

不同温度对极北海带幼苗生长及光合特性的影响

梁洲瑞^{1,2}, 刘福利^{1,2}, 袁艳敏³, 杜欣欣⁴, 汪文俊^{1,2}, 孙修涛^{1,2},
高亚平^{1,2}, 王飞久^{1,2}

(1. 农业农村部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室, 中国水产科学研究院 黄海水产研究所, 山东 青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266000; 3. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306; 4. 青岛农业大学 海洋科学与工程学院, 山东 青岛 266109)

摘要: 为研究极北海带幼苗在温度条件下的生理、生态适应性, 作者开展极北海带幼苗(1~15 cm)在不同温度下的相对生长速率以及光系统 II 最大荧光产量(F_v/F_m)、光合作用和呼吸作用等生长和生理响应研究, 探讨其最大表观光合速率、饱和光强(I_{sat})和光补偿点(I_c)等参数。得出以下结论: (1)极北海带幼苗生长的适宜温度范围为 9~15℃, 温度上限为 21℃; (2)极北海带幼苗在 21℃胁迫 24 h 以上, 可导致其光合系统 II 产生不可逆损伤; (3)叶片长度对其幼苗的 F_v/F_m 有显著影响, 较大的幼苗相对耐受高温; (4)在 5~17℃ 范围内, 极北海带幼苗 I_c 为 4.6~15.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, I_{sat} 为 52.4~100.3 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; (5)低温条件下, 极北海带幼苗可适应更弱的光照, 但相对不耐强光; 较大的极北海带幼苗则相对耐强光, 其适应更弱光照。本研究结果可为极北海带的人工育苗及养殖提供参考。

关键词: 极北海带; 温度; 叶绿素荧光; 饱和光强; 光补偿点

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2018)04-0071-08

DOI: 10.11759/hyxx20171121003

极北海带 (*Laminaria hyperborea*) 属于褐藻纲 (Phaeophyceae)、海带目 (Laminariales)、海带科 (Laminariaceae)、海带属 (*Laminaria*), 其喜流水通畅、底质类型为岩礁的潮下带环境, 广泛分布于大西洋东北海域, 是形成“海藻森林”的优势种, 从葡萄牙至巴伦支海的沿岸, 包括英国、法罗群岛和冰岛的沿岸都有其分布^[1-4]。据估计^[5-6], 极北海带在挪威沿岸的分布面积达 5 000~10 000 km^2 , 在 3~5 m 的水深范围内生物量达 6~16 kg/m^2 。极北海带垂直分布上限是略高于最低天文潮位处, 下限有时达 36 m, 在海水浑浊的环境中仅为 1~2.5 m^[2]。极北海带属多年生褐藻, 其平均寿命为 8~15 年, 在冰岛曾发现最大寿命为 25 年的极北海带^[6-8]。极北海带个体较大, 藻体明显分为叶(呈掌状, 完整藻体一般分叉形成 30 片叶)、柄和固着器, 柄和叶的最大长度一般分别为 1~3 m 和 1~2 m^[2, 9-10]。

极北海带柄和叶片的褐藻胶含量分别为 25%~30% 和 17%~33% (干质量比), 属于褐藻胶含量较高的种类^[11], 其褐藻胶凝胶强度明显较大, 这与其古罗糖醛酸 (Guluronic acid, G) 含量较高有关 (G 含量在

柄和叶片中分别占 68%~70% 和 44%~55%)^[11-12]。因此, 极北海带有重要的褐藻胶工业价值^[13], 挪威每年对其采收量达 13 万~18 万吨 (鲜质量)^[14]。目前, 挪威已开展了极北海带的人工养殖研究^[15-16]。另外, 极北海带也具有生态价值, 是海洋生物的索饵场、产卵场或栖息地, 对维护海洋生物多样性发挥重要作用^[17]。由于极北海带含有多种矿物元素、维生素等, 也可用于制作饲料添加剂及生物肥料^[18-19]。温度、光照等因子对大型海藻的生长发育有影响^[20-23]。极北海带

收稿日期: 2017-11-21; 修回日期: 2017-12-23

基金项目: 现代农业产业技术体系藻类体系离岸式养殖岗位专项 (CARS-50)、青岛市民生科技计划项目“极北海带海藻场构建关键技术研究” (17-3-3-65-nsh) 和中国水产科学研究院基本科研业务费专项课题 (2016PT03; 2016HY-JC0301)

[Foundation: China Agriculture Research System (CARS-50); Qingdao Science and Technology Project of People's livelihood “Key technology study of seaweed bed construction with *Laminaria hyperborea*” (17-3-3-65-nsh); Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, CAFS (2016PT03; 2016HY-JC0301)]

作者简介: 梁洲瑞 (1986-), 男, 广西钦州人, 助理研究员, 硕士, 主要从事海藻繁育与增养殖研究, 电话: 18660264396, E-mail: liangzr@ysfri.ac.cn; 通信作者: 刘福利 (1983-), 副研究员, 博士, 主要从事海藻繁育及增养殖研究, 电话: 0532-85838673, E-mail: liufl@ysfri.ac.cn

幼苗对温度的耐受、光照的适应特征是决定其种苗成活的关键^[24]。有人研究了不同季节极北海带叶片的固碳、呼吸和饱和光强等特征^[25-28]。Kain 等^[29]研究了极北海带游动孢子在不同温度下的特征, 对比了配子体在不同温度下的生长速率及发育特点; Bolton 等^[30]也分析了极北海带配子体对高温的耐受程度。Kain 等^[24]报道了极北海带幼苗在不同温度下的生长速率和细胞分裂特征。但对于极北海带幼苗的温度耐受性及光照适应性(如光补偿点和饱和光强等光合参数), 尚未见报道。

本研究以极北海带配子体克隆技术培育的幼苗为对象, 研究不同温度条件下, 其幼苗生长及光合特征, 探讨温度对其幼苗早期生长发育的影响, 为极北海带苗种繁育及人工增殖提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料

实验所用极北海带幼苗是通过配子体克隆技术培育获得, 极北海带配子体采集于法国布列塔尼半岛海区。幼苗培养条件为: 温度 11~13℃, 光合有效照射度(Photosynthetically Active Radiation, PAR)为 40~50 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 光周期 12L : 12D, 天然海水经过滤、高压灭菌冷却后, 作为培养液, 添加营养盐($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$: 0.4 mg/L, $\text{NO}_3^{-}\text{-N}$: 4 mg/L)。选取 1~15 cm 幼苗作为实验材料。

1.2 方法

使用液相氧电极(Hansatech Oxygraph, 英国)法测定表观光合速率与呼吸速率, 反应体系温度由恒温箱(Julabo, 德国)控制, 反应介质为灭菌天然海水, 以空气饱和的蒸馏水标定液相氧电极的满刻度, 通过加入少量保险粉($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4\cdot 2\text{H}_2\text{O}$)标定零刻度。叶绿素荧光参数 F_v/F_m (光系统 II 最大荧光产量)的测定采用水下饱和脉冲叶绿素荧光仪 DIVING-PAM(德国 WALZ 公司), 测定时需对幼苗先进行暗适应 20 min。以下各个处理组均添加相同浓度的氮/磷营养盐($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$: 0.4 mg/L, $\text{NO}_3^{-}\text{-N}$: 4 mg/L)。以下每个测量实验重复 3 次。

1.2.1 不同温度下极北海带幼苗的相对生长速率的测定

挑选 2~4 cm 的极北海带幼苗置于 GXZ 智能型光照培养箱, 进行 2 组测定相对生长速率的实验: (1)在 PAR 为 60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的条件下, 分别在 6、9、12、

15、18、21、22 和 24℃ 下持续培养 7 d。(2)在 PAR 为 20 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的条件下, 分别在 5、9、13、17 和 21℃ 下持续培养 7 d。实验开始前挑选藻体完整、无损伤腐烂的极北海带幼苗, 各处理组平均鲜质量为 0.55 $\text{g}\pm 0.03 \text{g}$, 鲜质量差异性不显著($P>0.05$)。每隔 2 d 换水一次, 7 d 后称量一次鲜质量, 计算相对生长速率(R_{RG} , relative growth rate), 计算公式如下: $R_{\text{RG}} = [\ln(W_t/W_0)/t] \times 100\%$, 其中 W_0 为初始藻的鲜质量(g), W_t 为实验结束时藻的鲜质量(g), t 为实验持续的时间(d)。

1.2.2 极北海带幼苗在不同温度下处理后的光系统 II 最大荧光产量 F_v/F_m 的测定

温度梯度设置为 6、9、12、15、18 和 21℃, PAR 为 50 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 进行 3 组测定 F_v/F_m 的实验: (1)随机挑选藻体完整、无损伤、叶片长度为 3~9 cm 的极北海带幼苗 60 株, 以 2~6 株幼苗为一组(总质量为 1.5 $\text{g}\pm 0.3 \text{g}$), 放于盛有 2 L 培养液的三角烧瓶中, 测定在各个温度下处理 1 h(包括暗适应的 20 min)后幼苗的 F_v/F_m 。(2)挑选叶片长度为 1~3 cm、5~7 cm 和 9~11 cm 的幼苗各 30 株, 按上述方法测定其 F_v/F_m 。(3)测定在 21℃ 下进行胁迫处理 12 h 和 24 h 后幼苗的 F_v/F_m , 接着在 12℃ 下进行恢复培养 24 h 和 48 h 后, 再分别测定其 F_v/F_m 。

1.2.3 不同温度下极北海带幼苗的表观光合速率和呼吸速率的测定

在 5、9、13 和 17℃ 下测定极北海带幼苗的表观光合速率及呼吸速率。挑选长度为 1.0 $\text{cm}\pm 0.2 \text{cm}$ 的极北海带幼苗, 称 0.020 $\text{g}\pm 0.002 \text{g}$ 放进液相氧电极反应杯, 反应杯中添加 2 mL 培养液并控制在所设置的温度下, 以 LED 灯做光源, 通过移动光源距离调节 PAR, 测定时将探头置于反应杯所在的中心位置, 正对光源读数。分别测出极北海带幼苗在 0、10、20、40、60、80、90、100、110 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 等 PAR 下的表观光合速率, 先在低 PAR 下测量, 当测量 PAR 逐渐增大直至使幼苗出现光抑制时, 再继续 2 个更高 PAR 水平下进行表观光合速率的测量。每个 PAR 下需稳定 10 min 左右再测量, 每次测定在 10 min 之内完成, 取较为平滑曲线计算光合/呼吸速率。每变换 1 次 PAR 测定前, 先更换 1 mL 新的培养液, 以减少因反应杯中培养液的氮磷消耗而产生的误差。另外, 挑选长度为 13 $\text{cm}\pm 2 \text{cm}$ 的幼苗, 在其中间部位剪下一片质量为 0.020 $\text{g}\pm 0.002 \text{g}$ 的叶片, 用上述同样方法, 在 13℃ 和 17℃ 下测定幼苗的表观光合速率及呼吸速率。剪下的小叶片需在培养液中放置 1 h 后

再进行测量,以减小藻体损伤对光合和呼吸作用所造成的影响。

1.3 数据处理

采用 SPSS 19.0 数据统计软件进行方差分析、多重比较,以 $P < 0.05$ 作为显著性差异,用 Excel 软件绘制图形。利用叶子飘等机理模型^[31]拟合极北海带幼苗的光合-光响应曲线,求出其光合参数——最大表观光合速率(maximal net photosynthetic rate, P_{nmax})、饱和光强(saturation irradiance, I_{sat})、光补偿点(light compensation point, I_c)、光响应曲线初始斜率 α 和暗呼吸速率(dark respiration rate, R_d)等。

2 结果

2.1 不同温度下极北海带幼苗的相对生长速率

由图 1 看出,在 PAR 为 $60 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 下, 12°C 温度组的 R_{RG} 最大,其他温度处理组与其相比均呈显著性差异($P < 0.05$),该条件下 R_{RG} 由大到小排序为: $12^\circ\text{C} > 15^\circ\text{C} > 9^\circ\text{C} > 18^\circ\text{C} > 6^\circ\text{C} > 21^\circ\text{C}$ 。由图 2 看出,在 PAR 为 $20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 下, 9°C 温度组的 R_{RG} 最大,其他温度处理组与其相比均呈显著性差异($P < 0.05$),该条件下 R_{RG} 由大到小排序为: $9^\circ\text{C} > 13^\circ\text{C} > 5^\circ\text{C} > 17^\circ\text{C} > 21^\circ\text{C}$ 。另外,幼苗在 22°C 下培养至第 4 天时就出现了严重的病烂现象,如叶片颜色变淡、有多个白点或穿孔;而在 24°C 下培养的幼苗在培养至第 2 天时就出现了上述病烂现象,且培养 3 d 后叶片就全部腐烂分解。

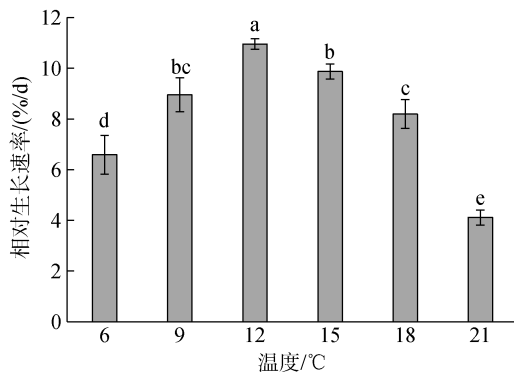


图 1 PAR 为 $60 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 下不同温度处理 7 d 后极北海带幼苗的相对生长速率

Fig. 1 The relative growth rates of *L. hyperborea* young seedlings treated with different temperatures for 7 days of cultivation at PAR of $60 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$

柱状图上的不同字母表示差异性显著,下同

The different letters on the histogram show significant differences

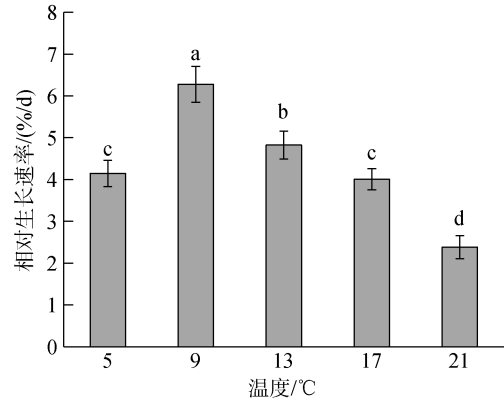


图 2 PAR 为 $20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 下,不同温度处理 7 d 后极北海带幼苗的相对生长速率

Fig. 2 The relative growth rates of *L. hyperborea* young seedlings treated with different temperatures for 7 days of cultivation at PAR of $20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$

2.2 极北海带幼苗在不同温度下处理后的叶绿素荧光参数 F_v/F_m

方差分析结果表明,温度及叶片长度对极北海带幼苗的 F_v/F_m 均有显著影响($P < 0.05$),见图 3 和图 4。 9°C 和 12°C 处理组的幼苗的 F_v/F_m 较高,该两组之间相比无显著性差异($P > 0.05$),而 18°C 和 21°C 的高温处理组的幼苗在处理 1 h 后的 F_v/F_m 均较低,与其他处理组相比均呈显著性差异($P < 0.05$),见图 3。如图 4 所示,同一温度下,幼苗长度越长, F_v/F_m 越高。对于 1~3 cm 长度组, 9°C 下的幼苗 F_v/F_m 最大,其他温度处理组与其相比呈显著性差异($P < 0.05$),在 $9\sim 21^\circ\text{C}$ 范围内的幼苗 F_v/F_m 随着温度的升高呈明

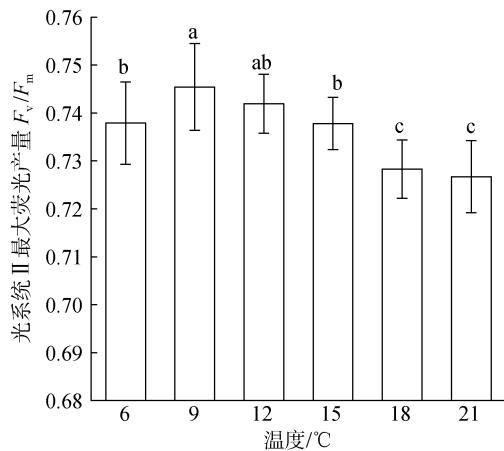


图 3 极北海带幼苗(长 3~9 cm)在不同温度下处理 1 h 后的 F_v/F_m

Fig. 3 F_v/F_m of *L. hyperborea* young seedlings with the length of 3~9 cm at different temperatures for 1 h respectively

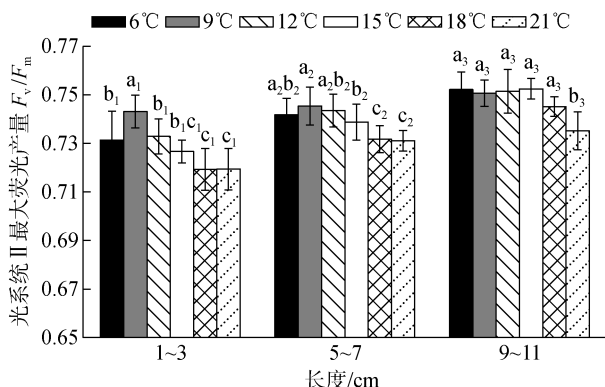


图 4 不同叶片长度的极北海带幼苗在不同温度下处理 1 h 后的 F_v/F_m

Fig. 4 F_v/F_m of *L. hyperborea* young seedlings with different length at different temperatures for 1 h respectively

柱状图上的字母下标为相同数字的作为同一组进行多重比较, 同一组的不同字母表示差异性显著, 下同

Marked as the same number on a histogram. The letters in the same group are compared. The different letters in the same group represent significant differences, and the following are the same

显逐渐下降的趋势。对于 5~7 cm 长度组, 18°C 和 21°C 处理组与其他组相比均呈显著性差异 ($P < 0.05$)。对于 9~11 cm 长度组, 6~18°C 范围内, 各处理组之间相比无显著性差异 ($P > 0.05$)。

方差分析结果表明, 21°C 胁迫时间的长短对不同长度的极北海带幼苗的 F_v/F_m 均有显著影响 ($P < 0.05$)。如图 5 所示, 在相同的胁迫处理时间下, 幼苗长度越长, F_v/F_m 越高。对于同一长度组, F_v/F_m 的变化趋势相同, 即随着 21°C 胁迫处理时间的增加, 幼苗的 F_v/F_m 逐渐降低, 且 F_v/F_m 在胁迫处理 1 h 后就与对照

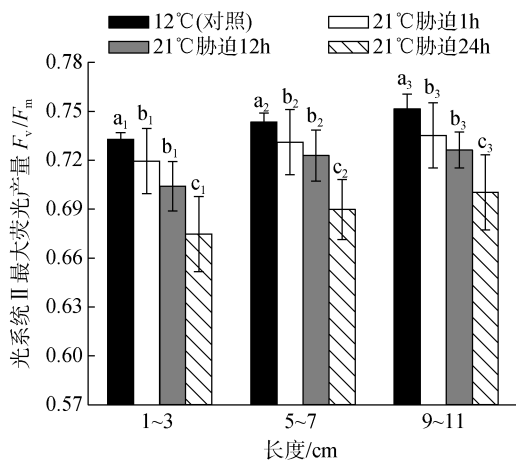


图 5 不同长度的极北海带幼苗在 21°C 下处理 1、12 和 24 h 后的 F_v/F_m

Fig. 5 F_v/F_m of *L. hyperborea* young seedlings with different length at 21°C for 1 h, 12 h and 24 h respectively

组 (12°C) 的相比呈显著性差异 ($P < 0.05$); 21°C 胁迫 1 h 和胁迫 12 h 的处理组之间相比无显著性差异 ($P > 0.05$), 而这两者与胁迫 24 h 的处理组之间相比均呈显著性差异 ($P < 0.05$)。如图 6 所示, 对于 5~7 cm 和 9~11 cm 长度组, 21°C 胁迫 12 h 处理组的幼苗在恢复培养 48 h 后的 F_v/F_m 与 12°C 组的相比均无显著性差异 ($P > 0.05$), 表明其已恢复至正常水平。而胁迫 24 h 处理组的 F_v/F_m 在恢复培养 24 h 和 48 h 后均无法恢复到正常水平, 与 12°C 组的相比呈显著性差异 ($P < 0.05$)。

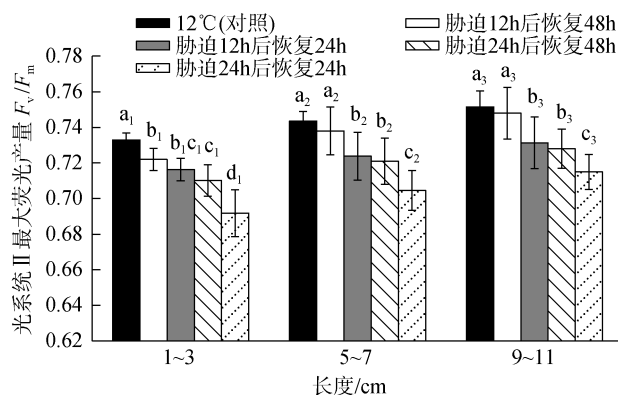


图 6 不同长度的极北海带幼苗在 21°C 下胁迫处理 12 h 和 24 h 后分别恢复培养 24 h 和 48 h 后的 F_v/F_m

Fig. 6 F_v/F_m of *L. hyperborea* young seedlings with different length at 21°C for 12 h and 24 h respectively and the recovery values after 24 h and 48 h

2.3 拟合极北海带幼苗的光响应曲线后求出的光合参数

由图 7 看出, 对于同一长度的极北海带幼苗, 在 5~17°C 范围内, 随着温度的升高, 幼苗的光补偿点 (I_c) 和饱和光强 (I_{sat}) 均呈逐渐升高的趋势, 而光响应曲线初始斜率 α 则呈逐渐降低的趋势。同一温度 (13°C 和 17°C) 下, 对于 I_c , 长度为 13 cm \pm 2 cm 的极北海带“大苗”均显著 ($P < 0.05$) 小于长度为 1.0 cm \pm 0.2 cm 的“小苗”, 而对于 I_{sat} 和 α , “大苗”均显著 ($P < 0.05$) 大于“小苗”。5、9、13 和 17°C 下, 长度为 1.0 cm \pm 0.2 cm 的幼苗 I_c 分别为 4.6、5.8、10.6、15.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, I_{sat} 分别为 52.4、59.1、64.2、71.9 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。13°C 和 17°C 下, 长度为 13 cm \pm 2 cm 的幼苗 I_c 分别为 3.5 和 9.2 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, I_{sat} 分别为 89.1 和 100.3 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。

2.4 不同温度下极北海带幼苗的表观光合速率和呼吸耗氧速率

由图 8 看出, 9°C 和 13°C 组中长度为 1.0 cm \pm 0.2 cm 的极北海带“小苗”的最大表观光合速率 (P_{nmax}) 较大,

与其他温度组的相比均呈显著性差异 ($P < 0.05$), 9℃组“小苗”的 P_{nmax} 次之。对于同一长度的极北海带幼苗, 在 5~17℃范围内, 随着温度的升高, 幼苗的呼吸速率 (R_d) 呈逐渐升高的趋势。同一温度 (13℃和 17℃) 下, 长度为 13 cm ± 2 cm 的“大苗”的 P_{nmax} 和 R_d 均显著小于“小苗” ($P < 0.05$)。

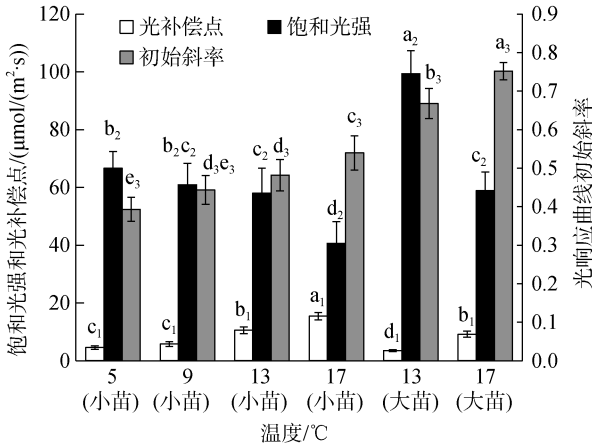


图 7 不同温度下极北海带幼苗的光补偿点、光响应曲线初始斜率和饱和光强

Fig. 7 The light compensation point, the initial slope of light response curve and saturation irradiance of *L. hyperborea* at different temperatures

小苗长度: 1.0 cm ± 0.2 cm; 大苗长度: 13 cm ± 2 cm

Small Seedling length: 1.0 cm ± 0.2 cm; Big seedling length: 13 cm ± 2 cm

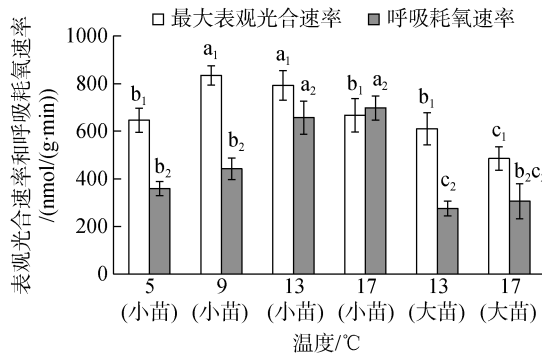


图 8 不同温度下极北海带幼苗的最大表观光合速率和呼吸耗氧速率

Fig. 8 The maximal net photosynthetic rates and dark respiration rates of *L. hyperborea* at different temperatures

小苗长度: 1.0 cm ± 0.2 cm; 大苗长度: 13 cm ± 2 cm

Small Seedling length: 1.0 cm ± 0.2 cm; Big seedling length: 13 cm ± 2 cm

3 讨论

本研究的 R_{RG} 结果显示, 低温组 (5℃和 6℃) 和高温组 (17~21℃) 的极北海带幼苗 R_{RG} 均较低, 9~15℃

时 R_{RG} 较高; 与 R_{RG} 结果相对应的是, 低温 (5℃) 和高温 (17℃) 下极北海带幼苗的 P_{nmax} 均较低, 而 9℃和 13℃组的幼苗具有较大的 P_{nmax} ; 另外, F_v/F_m 结果显示 9~15℃范围内的 F_v/F_m 均较大。因此, 极北海带幼苗的适宜温度范围在 9~15℃, 这与 Kain 等^[24, 29]和 Bolton^[30]的结果大致相似。真海带 (*Saccharina japonica*)^[32-33]、掌状海带 (*L. digitata*)^[34]、长海带 (*S. longissima*)^[35]、利尻海带 (*S. ochotensis*)^[36]、糖海带 (*L. saccharina*)^[30] 和巨藻 (*Macrocystis pyrifera*)^[37] 等大型冷温性海藻幼苗的生长适宜温度多在 10~15℃范围内, 但其最适温度、光照、营养盐等需求略有差别。

高温对冷温性大型海藻的生长和光合作用有较大影响^[38-39]。极北海带幼苗在 18℃和 21℃下短时间 (1 h) 胁迫处理后 F_v/F_m 均显著降低, 表明幼苗易受高温胁迫。幼苗在 21℃胁迫 24 h 并在适宜温度下分别恢复培养 24 h 和 48 h 后的 F_v/F_m 均无法恢复到正常水平, 表明 21℃下培养使幼苗的光系统 II 受到了不可逆的损伤。Kain 等认为^[24, 40], 高于 17℃时极北海带配子体存活率显著下降, 少数配子体能在 20℃下存活, 且当温度大于 19℃时, 配子体不能转变为孢子体, 在实验室适宜的条件下, 极北海带幼苗 (0.8~4 mm) 可在 20℃下常生长。Bolton 等^[30]研究表明, 极北海带配子体的生长限制温度为 21℃, 5~8 cm 的极北海带幼苗可在 0~20℃下生长, 而不能在 23℃下生长。而本研究中长度为 2~4 cm 的幼苗可在 21℃下生长, 当温度 ≥ 22℃时, 2~4 天后幼苗就开始病烂。据此, 21℃是极北海带幼苗室内培养的上限。

叶片长度对极北海带幼苗的 F_v/F_m 有显著影响, 同一温度下, 叶片越长则幼苗 F_v/F_m 越高, 由此推测较大的极北海带幼苗有着较高的光能转换效率。叶长较小组的 F_v/F_m 随着温度的升高呈现下降的趋势较明显, 表明较小的幼苗对温度的升高反应较敏感。在高温 (21℃) 胁迫处理时间一样的情况下, 叶片越长则幼苗的 F_v/F_m 越高, 且 5~11 cm 长度组在 21℃胁迫 12 h 后再恢复培养 48 h 后的 F_v/F_m 可恢复至正常水平, 而 1~3 cm 长度组的不能恢复, 表明较大的极北海带幼苗相对耐受高温。本研究发现, 同一温度下, 长 13 cm ± 2 cm 的“大苗”的 P_{nmax} 和 R_d 均显著小于 1.0 cm ± 0.2 cm 的“小苗”, 这可能与叶龄或叶片的厚薄有关。

极北海带分布在潮下带, 其幼苗表现出较低的 I_c 和 I_{sat} 。作者发现, 在 5~17℃范围内, 极北海带幼苗 (1~15 cm) I_c 范围为 4.6~15.4 μmol/(m²·s), I_{sat} 范围为

52.4~100.3 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。而长 0.8~1 cm 的海带(*S. japonica*)幼苗在 10°C 下的 I_c 为 8~10 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, I_{sat} 约为 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ^[41-42]。据此推测,极北海带相对海带更能耐受弱光,但更易受到强光的伤害。因此,极北海带幼苗在海上暂养时应当置于较低的水层。研究表明,极北海带叶片在不同季节(水温)下会表现出不同的 I_c 和 I_{sat} ^[37]。作者发现,极北海带幼苗的 I_c 和 I_{sat} 随着温度的升高均呈逐渐升高的趋势,而光响应曲线初始斜率 α 则呈逐渐降低的趋势。这表明在低温下,极北海带幼苗可适应较弱的光照,但其对强光的耐受性较低。大型藻类的 I_c 和 I_{sat} 还因不同生长阶段而有所差异^[43-44]。本研究发现,同一温度下,长 13 cm \pm 2 cm 的极北海带“大苗”的 I_{sat} 均显著大于长为 1.0 cm \pm 0.2 cm 的“小苗”,而对于 I_c 则相反,这表明较大的极北海带幼苗更耐受强光,且可适应更弱的光照。

参考文献:

- [1] Kain J M. Populations of *Laminaria hyperborea* at various latitudes[J]. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 1967, 15(1-4): 489-499.
- [2] Kain J M. Synopsis of biological data on *Laminaria hyperborea* [M]. FAO Fisheries Synopsis No. 87, 1971.
- [3] Kain J M, Jones N S. The biology of, *Laminaria hyperborea* VI. some norwegian populations[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1971, 51(2): 387-408.
- [4] Schoschina E V. On *Laminaria hyperborea* (Laminariales, phaeophyceae) on the murman coast of the barents sea[J]. *Sarsia North Atlantic Marine Science*, 1997, 82(4): 371-373.
- [5] Christie H, Jørgensen N M, Norderhaug K M, et al. Species distribution and habitat exploitation of fauna associated with kelp (*Laminaria hyperborea*) along the Norwegian Coast[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 2003, 83(4): 687-699.
- [6] Gunnarson K. Populations de *Laminaria hyperborea* et *Laminaria digitata* (Pheophycees) dans la Baie de Breiðfjrdur, Islande[J]. *Rit Fiskideildar*, 1991, 12: 1-148.
- [7] Sjøtun K, Fredriksen S, Lein T E, et al. Population studies of *Laminaria hyperborea* from its northern range of distribution in Norway[J]. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, 1993, 14: 215-221.
- [8] Kelly E. The role of kelp in the marine environment[J]. *Irish Wildlife Manuals*, 2005, 17: 1393-1399.
- [9] Kain J M. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea* I. vertical distribution[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1962, 42(2): 377-385.
- [10] Jupp B P, Drew E A. Studies on the growth of *Laminaria hyperborea*, (Gunn.) Fosl. I. Biomass and productivity[J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 1974, 15(2): 185-196.
- [11] Qin Y. Alginate fibres: an overview of the production processes and applications in wound management[J]. *Polymer International*, 2008, 57(2): 171-180.
- [12] Draget K I, Phillips G O, Williams P A. Handbook of Hydrocolloids[M]. 2009: 807-828. doi: 10.1533/9781845695873.807.
- [13] Bixler H J, Porse H. A decade of change in the seaweed hydrocolloids industry[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2011, 23(3): 321-335.
- [14] Vea J, Ask E. Creating a sustainable commercial harvest of *Laminaria hyperborea*, in Norway[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2011, 23(3): 489-494.
- [15] Stévant P, Rebours C, Chapman A. Seaweed aquaculture in Norway: recent industrial developments and future perspectives[J]. *Aquaculture International*, 2017(12): 1-18.
- [16] Skjermo J, Aasen I M, Arff J, et al. A new Norwegian bioeconomy based on cultivation and processing of seaweeds: Opportunities and R&D needs[R]. SINTEF Fisheries and Aquaculture, 2014: 1-46.
- [17] Dan A S, Burrows M T, Moore P, et al. Threats and knowledge gaps for ecosystem services provided by kelp forests: a northeast Atlantic perspective[J]. *Ecology & Evolution*, 2013, 3(11): 4016-4038.
- [18] 范晓. 海藻作为饲料添加剂的研究和利用[J]. *饲料工业*, 1991(11): 14-16.
Fan Xiao. Research and utilization of algae as feed additives[J]. *Feed Industry*, 1991(11): 14-16.
- [19] Schiener P, Black K D, Stanley M S, et al. The seasonal variation in the chemical composition of the kelp species *Laminaria digitata*, *Laminaria hyperborea*, *Saccharina latissima*, and *Alaria esculenta*[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2015, 27(1): 363-373.
- [20] Major K M, Davison I R. Influence of temperature and light on growth and photosynthetic physiology of *Fucus evanescens* (Phaeophyta) embryos[J]. *European Journal of Phycology*, 1998, 33(2): 129-138.
- [21] Wiencke C, Gómez I, Pakker H, et al. Impact of UV-radiation on viability, photosynthetic characteristics and DNA of brown algal zoospores: implications for depth zonation[J]. *Nuclear Instruments & Methods in Physics Research*, 2000, 147(1-4): 29-34.
- [22] Coelho S, Rijstenbil J W, Sousa-Pinto I, et al. Cellular responses to elevated light levels in *Fucus spiralis* embryos during the first days after fertilization[J]. *Plant Cell & Environment*, 2001, 24(8): 801-810.

- [23] 邓璐, 曹翠翠, 王宏伟. 温度、光照强度和盐度对海柏果孢子放散与附着的影响[J]. 海洋科学, 2015, 39(8): 24-27.
Deng Lu, Cao Cuicui, Wang Hongwei. Influence of temperature, light intensity and salinity on carpospores releasing and attachment of *Polyopes polyideoides* (Halymeniaceae, Rhodophyta)[J]. Marine Sciences, 2015, 39(8): 24-27.
- [24] Kain J M, Jones M N S. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea* IV. Growth of early sporophytes[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1965, 45(1): 129-143.
- [25] Lüning K. Seasonal growth of *Laminaria hyperborea* under recorded underwater light conditions near Helgoland[C]// Crisp D J. Proceedings of the Fourth European Marine Biology Symposium. Cambridge: Cambridge University Press, 1971: 347-361.
- [26] Kremer B P. Carbohydrate reserve and dark carbon fixation in the brown macroalga, *Laminaria hyperborea*[J]. Journal of Plant Physiology, 1984, 117(3): 233-242.
- [27] Willenbrink J, Rangonikübbeler M, Tersky B. Frond development and CO₂-fixation in *Laminaria hyperborea*[J]. Planta, 1975, 125(2): 161-170.
- [28] Drew E A, Jupp B P, Robertson W A A. Photosynthesis and growth of *Laminaria hyperborea* in British Waters[J]. Underwater Research, 1976: 369-379.
- [29] Kain J M, Jones N S. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea* III. Survival and growth of gametophytes[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1964, 44(2): 415-433.
- [30] Bolton J J, Lüning K. Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria*, species (Phaeophyta) in culture[J]. Marine Biology, 1982, 66(1): 89-94.
- [31] Ye Z P, Suggett D J, Robakowski P, et al. A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C3 and C4 species[J]. New Phytologist, 2013, 199(1): 110-120.
- [32] 姚海芹, 梁洲瑞, 刘福利, 等. 利用液相氧电极技术研究“海天1号”海带(*Saccharina japonica*)幼孢子体光合及呼吸速率[J]. 渔业科学进展, 2016, 37(1): 140-147.
Yao Haiqin, Liang Zhourui, Liu Fuli, et al. Preliminary studies on the photosynthetic and respiration rate of young sporophyte of a new *Saccharina* variety “Haitian No. 1” using liquid-phase oxygen measurement system[J]. Marine Fisheries Research, 2016, 37(1): 140-147.
- [33] 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.
Zeng Chengkui, Wu Chaoyuan, Sun Guoyu. The effect of temperature on the growth and development of *Laminaria japonica* sporophyte[J]. Acta Botanica Sinica, 1957, 6(2): 103-130.
- [34] 凌晶宇, 梁洲瑞, 王飞久, 等. 温度胁迫对掌状海带幼苗生长、抗氧化系统及叶绿素荧光的影响[J]. 海洋科学, 2015, 39(12): 39-45.
Ling Jingyu, Liang Zhourui, Wang Feijiu, et al. Effects of temperature stress on the growth, antioxidant system, and chlorophyll fluorescence of *Laminaria digitata*[J]. Marine Sciences, 2015, 39(12): 39-45.
- [35] 张泽宇, 范春江, 曹淑青, 等. 长海带海区暂养与栽培技术的研究[J]. 大连海洋大学学报, 1999, 14(1): 16-21.
Zhang Zeyu, Fan Chunjiang, Cao Shuqing, et al. Study on the indoor culture and cultivation of *Laminaria longissima* Mayabe[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 1999, 14(1): 16-21.
- [36] 张泽宇, 范春江, 曹淑青, 等. 利尻海带的室内培养与栽培的研究[J]. 大连海洋大学学报, 2000, 15(2): 103-107.
Zhang Zeyu, Fan Chunjiang, Cao Shuqing, et al. Indoor culture and cultivation of *Laminaria ochotensis*[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2000, 15(2): 103-107.
- [37] 凌晶宇, 梁洲瑞, 孙修涛, 等. 巨藻幼苗光合、呼吸作用的初步研究[J]. 水产学报, 2014, 38(6): 820-828.
Ling Jingyu, Liang Zhourui, Sun Xiutao, et al. Primary investigations on the photosynthesis and respiration of *Macrocystis pyrifera*[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(6): 820-828.
- [38] 李德茂, 王广策, 李兆生, 等. 光照强度和温度对营养生长的巨藻雌、雄配子体光合放氧的影响[J]. 海洋科学, 2005, 29(12): 51-55.
Li Demao, Wang Guangce, Li Zhaosheng, et al. The effects of light intensity and temperature on photosynthetic oxygen evolution of the female and male gametophytes of *Macrocystis pyrifera*[J]. Marine Sciences, 2005, 29(12): 51-55.
- [39] 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(1): 22-27.
Zhu Mingyuan, Wu Rongjun, Li Ruixiang, et al. Effects of temperature on the growth and Photosynthesis of young sporophyte of *Laminaria japonica*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(1): 22-27.
- [40] Kain J M. Biology of *Laminaria hyperborea* V. comparison with early stages of competitors[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1969, 49(2): 455-473.
- [41] 岳国峰. 海带配子体和幼孢子体无机碳营养的比较研究[D]. 青岛: 中国科学院海洋研究所, 2000.
Yue Guofeng. Comparative studies on inorganic carbon acquisition by gametophyte and juvenile sporophyte of

- Laminaria japonica*[D]. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2000.
- [42] 曾呈奎, 吴超元. 海带养殖学[M]. 北京: 科学出版社, 1962: 1-68.
Zeng Chengkui, Wu Chaoyuan. Cultivation of *Laminaria japonica*[M]. Beijing: Science Press, 1962: 1-68.
- [43] 曾呈奎, 潘忠正, 周百成. 底栖海藻比较光合作用研究 II. 潮间带褐藻的光合作用与光强的关系[J]. 海洋与湖沼, 1981, 12(3): 254-258.
Zeng Chengkui, Pan Zhongzheng, Zhou Baicheng. Comparative photosynthetic studies on benthic seaweeds II. The effect of light intensity on photosynthesis of intertidal brown algae[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1981, 12(3): 254-258.
- [44] 张栩, 李大鹏, 施定基, 等. 裙带菜配子体和幼孢子体的光合作用特性[J]. 海洋科学, 2004, 28(11): 20-27.
Zhang Xu, Li Dapeng, Shi Dingji, et al. Photosynthesis properties of gametophytes and juvenile sporophytes of algae, *Undaria pinnatifida*[J]. *Marine Sciences*, 2004, 28(11): 20-27.

Effect of different temperatures on growth and photosynthetic characteristic of *Laminaria hyperborea* young seedling

LIANG Zhou-rui^{1, 2}, LIU Fu-li^{1, 2}, YUAN Yan-min³, DU Xin-xin⁴, WANG Wen-jun^{1, 2}, SUN Xiu-tao^{1, 2}, GAO Ya-ping^{1, 2}, WANG Fei-jiu^{1, 2}

(1. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266000, China; 3. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 4. College of Marine Science and Engineering, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China)

Received: Nov. 11, 2017

Key words: *Laminaria hyperborea*; temperature; chlorophyll fluorescence; saturation irradiance; light compensation point

Abstract: To clarify the physiological and ecological adaptability of *Laminaria hyperborea* young seedling with the length of 1~15 cm, the growth and physiological responses including the relative growth rate, optimal chlorophyll fluorescence quantum yield (F_v/F_m), photosynthesis and respiration were studied under different temperatures in this study. Moreover, the parameters including the maximal net photosynthetic rate, saturation irradiance (I_{sat}) and light compensation point (I_c) were investigated. The main conclusions are as follows: (1) Under the experimental conditions, the optimum temperature for growth of *L. hyperborea* young seedling is 9~15°C, with 21°C as the upper limit temperature. (2) *L. hyperborea* young seedling easily suffered from high temperature stress and the photosystem II showed that 21°C for 24 h and more could made irreversible injury. (3) Length of blade influenced the F_v/F_m of young seedling obviously, and the larger seedling are relatively tolerant to high temperature. (4) I_c and I_{sat} is 4.6~15.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ and 52.4~100.3 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ respectively within 5~17°C. (5) *L. hyperborea* young seedling under low temperature can adapt to lower light condition but can't tolerate stronger light intensity than that under high temperature. The larger seedling are relatively tolerant to stronger light intensity and are adaptable in lower light condition. These results can provide the theoretical basis for the artificial breeding and cultivation of *L. hyperborea* in the future.

(本文编辑: 梁德海)