

2014 年冬季西太平洋浮游植物光合作用特征*

李俊磊^{1,2} 孙晓霞^{1,2,3①} 张文静^{1,2} 陈芸燕^{1,2}

(1. 中国科学院海洋研究所胶州湾海洋生态系统国家野外科学观测研究站 青岛 266071; 2. 中国科学院大学 北京 100049;
3. 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋生态与环境科学功能实验室 青岛 266071)

摘要 利用浮游植物荧光仪 Phyto-PAM 测量了西太平洋浮游植物最大光化学量子产量、快速光曲线系数, 结合相应的生态因子, 对西太平洋浮游植物进行了原位光合作用特征研究。结果表明: 西太平洋走航断面表层浮游植物最大光化学量子产量 F_v/F_m 值基本在 0.2 以下, 而 DY(大洋)断面 F_v/F_m 平均值仅为 0.16, 光能利用效率 α 的变化范围为 0.007—0.117, 平均值为 0.039; 相对最大电子传递速率 $rETR_{max}$ 变化范围为 6.8—113.4($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$), 平均值为 32.72($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$); 饱和光强 E_k 的变化范围为 60.3—1662.7($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$), 平均值为 846.83($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$)。DY 断面 F_v/F_m 最大值水层与 DCM 层(叶绿素最大层)相吻合, 既保护了浮游植物光反应中心不受强烈光辐射影响, 又支持了 DCM 层浮游植物相对较强的光合作用和对整个水体初级生产力的贡献率。DY 断面浮游植物具有极低的光能利用效率却需要较高的光强来达到光饱和, 导致这种生活环境下浮游植物处于一种低活衰老的状态, 这是造成某些大洋海区低生产力现象出现的原因之一。

关键词 西太平洋; 浮游植物; 光合活性; 生态因子

中图分类号 Q948.8 doi: 10.11693/hyhz20160300062

海洋浮游植物是海洋最主要的初级生产者, 承担着地球上半的光合作用任务, 贡献了全球总初级生产力的 45%—50%(Field *et al.*, 1998)。光合作用是浮游植物初级生产中最为关键的过程, 浮游植物吸收光能后进行光合驱动产生氧气并制造有机物, 其余的光能以热能的形式耗散, 或者重新发射形成叶绿素荧光(Papageorgiou *et al.*, 2007)。测量叶绿素荧光产量, 可以获得光化学过程与热耗散效率的变化信息, 并且可以进一步研究不同生态因子对光合作用的影响机制(Bolhar-Nordenkamp *et al.*, 1989)。活体叶绿素荧光检测技术具有简便、快捷、无破坏性的优点, 并可以应用于大时空尺度下的海洋调查中, 成为近 20 年来海洋学研究的一项重要技术手段(Fu *et al.*, 2013)。

在一系列可以反映浮游植物光合信息的叶绿素荧光参数中, 最大光化学量子产量 F_v/F_m 是反映各种

外界胁迫条件对藻类光合作用影响的一个重要指标(Häder *et al.*, 1998), F_v/F_m 通常情况下是一个稳定值, 藻类约为 0.65, 但是当植物体受到胁迫时则明显下降(Kolber *et al.*, 1988)。20 世纪 90 年代, Kolber 等(1990)最早开展了应用活体叶绿素荧光技术研究野外浮游植物光合作用工作, 其在缅甸湾的调查发现, F_v/F_m 值与距无机氮盐跃层的距离成反比, 首次证实了在自然水体中浮游植物光化学效率会受营养盐限制的影响(Kolber *et al.*, 1990)。随后他们在高营养盐低叶绿素海域的研究显示, 铁加富实验可以明显增强浮游植物的光合作用能力(Kolber *et al.*, 1994)。近年来国内学者开始对中国近海浮游植物光合作用特征进行相关研究。付翔(2007)在胶州湾的研究表明, 浮游植物 F_v/F_m 受到营养盐的影响存在滞后效应, 即 F_v/F_m 的变化更可能是对营养盐浓度变化的响应而不取决于营

* 海洋专项子课题“热带西太平洋生物多样性与生物生产过程”, XDA11030204 号; 国家重点基础研究发展计划(973 计划)“陆坡浮游生物群落分布及功能”, 2014CB441504 号; 青岛海洋科学与技术国家实验室鳌山科技创新计划项目“近海生态灾害发生机理与防控策略”, 2016ASKJ02 号; 国家基金委-山东省联合基金项目“海洋生态与环境科学”, U1406403 号。李俊磊, E-mail: lijunleiabc@126.com

通讯作者: 孙晓霞, 博士, 研究员, Email: xsun@qdio.ac.cn

收稿日期: 2016-03-21, 收修改稿日期: 2016-07-08

养盐浓度本身(付翔, 2007);王小冬等(2012)在大亚湾的研究表明, 热带和亚热带海区的硅藻必须在高光照射下才能达到较高的光合效率, 这是因为它们形成了很好的耐强光能力和光保护能力(王小冬等, 2012); Wang 等(2014)通过对长江口中肋骨条藻和东海原甲藻赤潮暴发前后浮游植物光合活性变化研究得出结论, 赤潮暴发前 F_v/F_m 的值会升高, 表明 F_v/F_m 可以作为预测赤潮暴发的一个重要指标(Wang *et al.*, 2014)。

受光照、温度、营养盐等环境因子的影响, 分布在不同海区的浮游植物会呈现不同的光合作用特征(Suggett *et al.*, 2009)。赤道西太平洋海区年均水温高, 表层海水盐度相对较低, 受温跃层影响营养跃层深度较深, 富营养盐海水难以上涌, 导致表层生产力水平低, 叶绿素(chl *a*)浓度通常低于 $1\text{mg}/\text{m}^3$, 具有高温寡营养低生产力的特征(Messié *et al.*, 2006)。对该地区海洋浮游植物分布和初级生产已有一定了解, 而对该地区的浮游植物光合作用特征的研究未见报道。本研究借助 2014 年冬季西太平洋雅浦海山航次, 采用

活体叶绿素荧光技术, 从中国近海到菲律宾海北赤道流区(117°E — 137°E , 8° — 35°N)进行了较大空间尺度海区的浮游植物光合作用特征原位调查研究, 结合同步采集的温度、盐度、营养盐、叶绿素 *a* 浓度等生态因子数据, 分析探讨该区域浮游植物光合机制与其生境和生态位选择的内在联系, 为系统研究热带西太平洋生态系统特征提供数据支持和重要的科学依据。

1 材料与方法

1.1 调查站位

本研究搭乘“科学号”海洋考察船, 于 2014 年 12 月 3 日—2015 年 1 月 7 日对中国近海到西太平洋暖池区两个走航断面共 57 个站位表层海水进行了浮游植物光合作用特征调查, 其中走航 A 断面 27 个站, 走航 B 断面 30 个站。另在菲律宾海选取了 9 个站位(DY 断面)不同水层进行浮游植物光合作用特征研究, 该断面跨越黑潮源区(DY1-4)和北赤道流海区(DY8-12)。具体采样站位详见图 1。

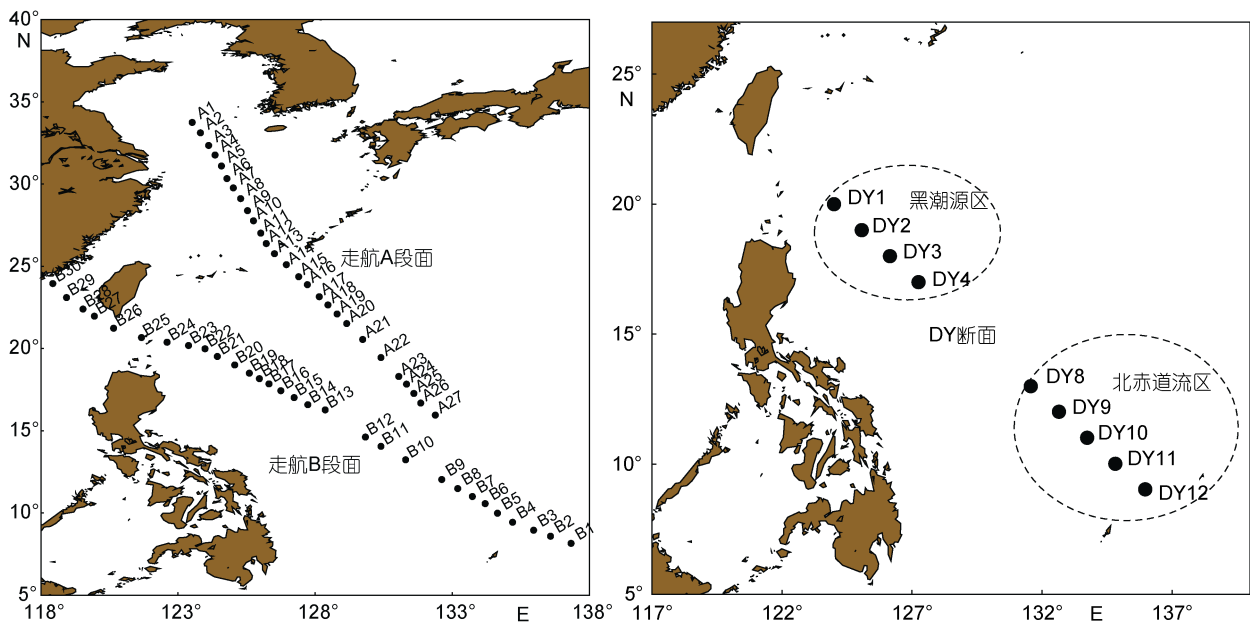


图 1 中国近海到西太平洋走航 A、B 断面和大洋区 DY 断面调查站位图

Fig.1 Sampling stations in the western Pacific: Transect A, Transect B, and Transect DY

1.2 水样采集与环境要素测定

走航断面的表层海水由科学号走航实验室采水系统采集, 采用 CTD(SBE25-02)测定表层水温度、盐度。DY 断面采用 Niskin 采水器在各站采集水样, 采水层次为表层、30m、75m、100m、150m 和 200m, 用 CTD(SBE 9)测量温度、盐度。走航断面与 DY 断面叶绿素 *a* 采集与测定根据海洋调查规范(GB/T12763.6-

2007)进行, 水样先用 $200\mu\text{m}$ 的筛绢过滤, 滤去水体中的浮游动物, 用 $0.7\mu\text{m}$ 的 GF/F 玻璃纤维滤膜进行总叶绿素过滤, 过滤体积为 2000mL , 样品避光 -20°C 冷冻保存。在实验室内样品经 90%丙酮萃取, 用 Turner-Designs- Model 10 荧光光度计测定, 计算总叶绿素 *a* 的含量。

DY 断面硝酸盐、亚硝酸盐、磷酸盐、硅酸盐样

品的采集按照海洋调查规范(GB12763.6-2007)进行,水样过滤后装入 250mL 的高密度聚乙烯瓶中,氯仿固定后于 -20°C 下冷冻保存,在实验室通过连续流动分析仪(QuAAtro, Germany)测定。

1.3 光合活性原位测定

利用 Phyto-PAM(Walz, Effeltrich, Germany)测定主要光合作用参数,控制软件为 Phytowin2.13(Walz)。每站位表层水用移液器取 2mL 水样放入测量杯,经过暗适应 10min,打开光通量密度很弱的测量光(Measuring Radiation)获得初始荧光 F_0 ,然后打开饱和脉冲(Saturation Pulse)获得最大荧光 F_m ,继而便可获得 PSII 的最大光化学量子产量 $F_v/F_m=(F_m-F_0)/F_m$,它反映着植物体进行光化学反应的最大潜力。光合有效辐射 PAR 从 $1\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ 开始,每隔 20s 使光化光(Actinic Light)增强 $100\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ 直至 $2000\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$,则得到快速光曲线 RLC。快速光曲线按照 Platt 等(1980)的公式: $P=P_m(1-e^{-\alpha\times\text{PAR}/P_m})e^{-\beta\times\text{PAR}/P_m}$,采用最小二乘法用 OriginPro 8.0 软件进行拟合,获得最大潜在相对电子传递速率 P_m ($r\text{ETR}_{\text{max}}$)和光能利用效率 α 等光合活性参数。

1.4 数据分析

用 Origin8.0 软件和 Surfer9.0 软件作图,用 SPSS 16 软件进行独立样本 T 检验, Pearson 相关性分析和双侧显著性检测。

2 结果

2.1 A、B 断面 F_v/F_m 、温度、盐度、叶绿素的分布趋势

走航 A 断面和 B 断面 F_v/F_m 、温度、盐度、叶绿

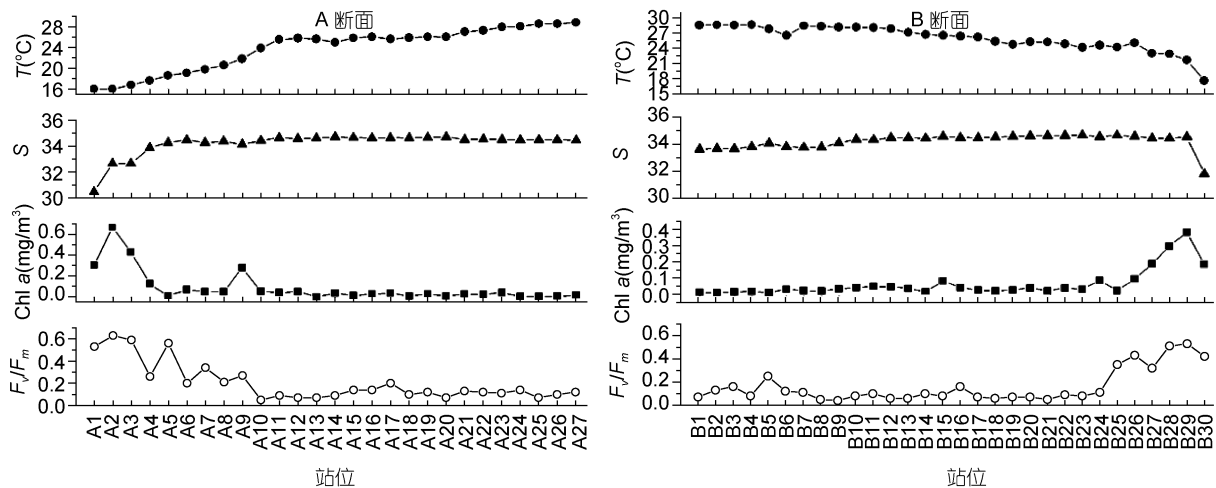


图 2 A 断面和 B 断面表层最大光化学量子产量 F_v/F_m 、温度、盐度、叶绿素分布趋势

Fig.2 Distribution of F_v/F_m , temperature, salinity, chl a on transect A and transect B

素的分布趋势如图 2 所示。A 断面从中国外海延伸到西太平洋赤道逆流区,海水温度呈不断上升趋势,A1 站位温度最低,为 16.0°C ,到 A11 温度上升到 25°C ,A24 以后温度保持在 28°C 以上。盐度也呈现不断上升趋势,从中国外海 A1 站位海水盐度数值约为 30.5,到 A5 站位以后盐度值维持在 34 以上。Chl a 浓度总体呈现下降趋势,最高值为 A2 站位的 $0.68\text{mg}/\text{m}^3$,A9 站位以后基本维持在 $0.1\text{mg}/\text{m}^3$ 以下。最大光化学量子产量 F_v/F_m 分布趋势与 chl a 浓度分布趋势相似,数值从中国外海向外不断下降,最高值为 A2 站位的 0.63,A9 站位以后基本维持在 0.2 以下。

B 断面从高温高盐的西太平洋暖池区域开始,经过赤道逆流区、黑潮区,穿越巴士海峡,一直延伸到中国福建近海。由图 2 可知,从 B1 站位开始,海水温度呈不断下降趋势,从 B1 站位的 29.02°C 下降到福建近海 B30 站位的 17.65°C 。而盐度数值基本维持在 34 左右。Chl a 浓度从 B1 到 B25 都低于 $0.1\text{mg}/\text{m}^3$,靠近台湾与福建近海开始升高,最大值出现在 B29 站位,Chl a 浓度为 $0.68\text{mg}/\text{m}^3$ 。 F_v/F_m 分布趋势与 chl a 浓度分布趋势相似,数值从西太平洋暖池区到福建近海不断升高,最高值为 B29 站位的 0.53,但是 B23 站位以前基本维持在 0.2 以下。

2.2 DY 断面 F_v/F_m 、温度、盐度、营养盐、叶绿素垂直分布

DY 断面最大光化学量子产量 F_v/F_m 与温度、盐度、营养盐、叶绿素垂直分布见图 3。 F_v/F_m 的变化范围为 0.01—0.37,平均值为 0.16 ± 0.09 , F_v/F_m 最大值水层出现在 100m 层,平均值为 0.25 ± 0.10 (图 3a),而

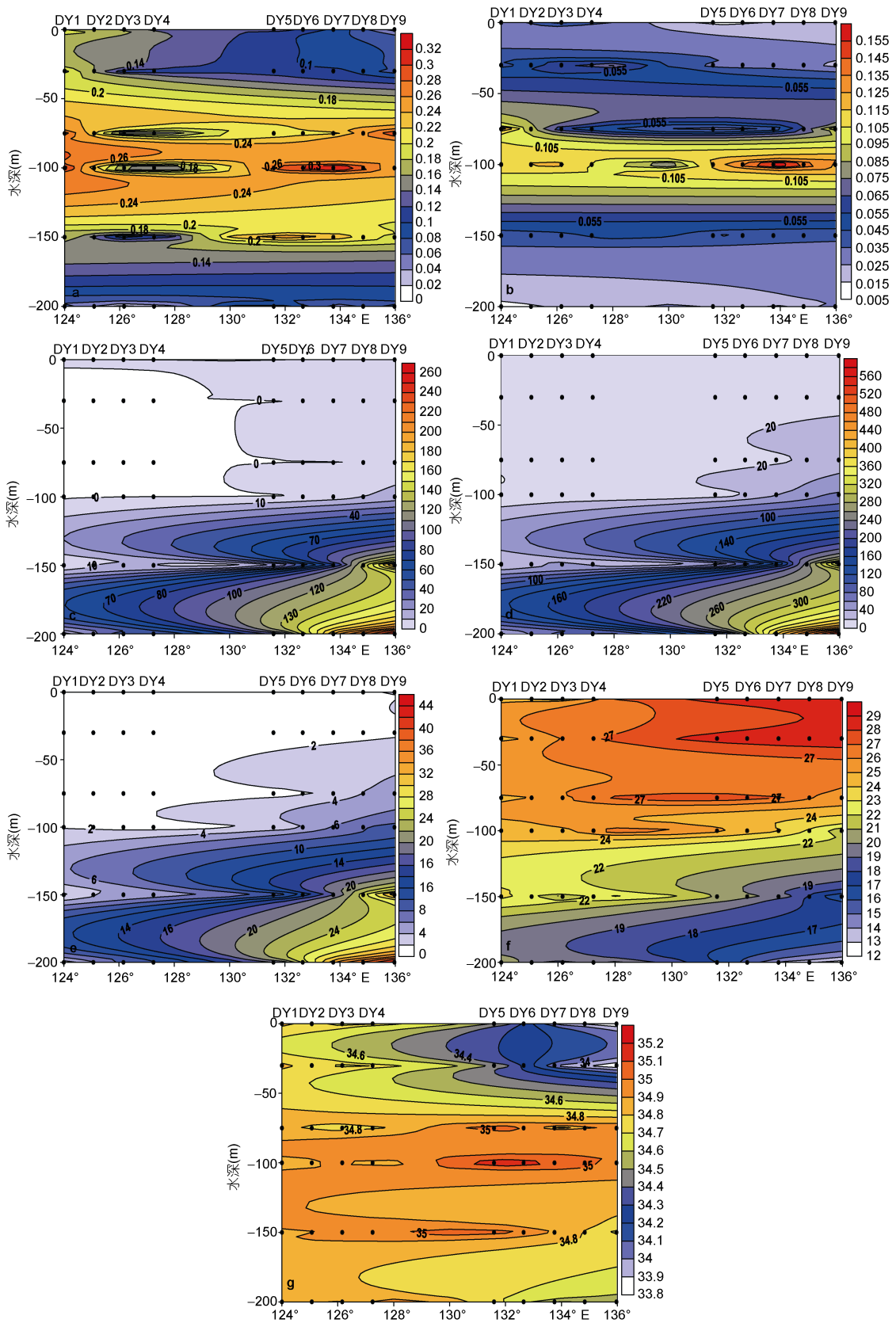


图3 DY断面 F_v/F_m 、温度、盐度、营养盐、叶绿素垂直分布

Fig.3 Vertical distribution of F_v/F_m , temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity, chl a , nutrients on transect DY

注：a: F_v/F_m ; b: 叶绿素 a , 单位 mg/m^3 ; c: 总氮浓度, 单位 $\mu\text{g}/\text{L}$; d: 硅酸盐, 单位 $\mu\text{g}/\text{L}$; e: 磷酸盐, 单位 $\mu\text{g}/\text{L}$; f: 温度, 单位 $^{\circ}\text{C}$; g: 盐度

chl *a* 浓度最大值(DCM)水层同样出现在 100m 层(只有 DY1 出现在 75m 层), 平均值为 0.129mg/m³(图 3b)。图 3f—g 代表 DY 断面温度和盐度分布。DY 断面 75m 以上海水温度维持在 25°C 以上, 75m 以下开始出现温跃层(图 3f), 图 3g 显示表层海水盐度较低, 盐度高值层出现在 75—100m 层。图 3c—e 分别是 DY 断面总氮浓度、硅酸盐、磷酸盐分布图, 各营养盐浓度在 200m 以下较高。

根据站位设置, DY 断面分为黑潮源区站位 (DY1—4) 和北赤道流海区站位 (DY8—12), 为比较两部分站位之间 F_v/F_m 以及环境因子差异性, 我们进行独立样本 *T* 检验。根据检验结果可知, 黑潮源区站位与北赤道流海区站位相比, 营养盐浓度含量较低 (两个区域营养盐最大层总氮浓度、硅酸盐、磷酸盐含量均差异显著, $P < 0.05$), 表层盐度较高 ($P < 0.05$), 但是 DCM 层叶绿素浓度差异不显著。另外, 两个海域相同水层之间 F_v/F_m 差异不显著 ($P > 0.05$)。

2.3 DY 断面 F_v/F_m 与其他光合活性系数测定结果

2.3.1 DY 断面 F_v/F_m 与其它光合活性系数垂直分布

DY 断面 F_v/F_m 、光能利用效率 α 、最大电子传递速率 $rETR_{max}$ 、饱和光强 E_k 垂直分布如图 4 所示。 F_v/F_m 垂直分布特点在图 3a 已有描述。光能利用效率 α 的变化范围为 0.007—0.117, 平均值为 0.039 ± 0.028 , α 最大值水层出现在 75m 层, 平均值为 0.060 ± 0.038 。 $rETR_{max}$ 变化范围为 6.8—113.4 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$), 平均值为 32.72 ± 21.56 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$), $rETR_{max}$ 最大值水层出现在 100m 层, 平均值为 46.54 ± 35.98 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$)。饱和光强 E_k 的变化范围为 60.3—1662.7 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$), 平均值为 846.83 ± 356.15 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$), E_k 最大值水层出现在表层, 平均值为 1099.57 ± 388.70 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$)。

2.3.2 DY 断面 100m 层(DCM 层)浮游植物快速光曲线

为了解西太海区浮游植物快速光曲线(RLC)特点, 选取 DY 断面 100m 层(DCM 层)为代表水层进行

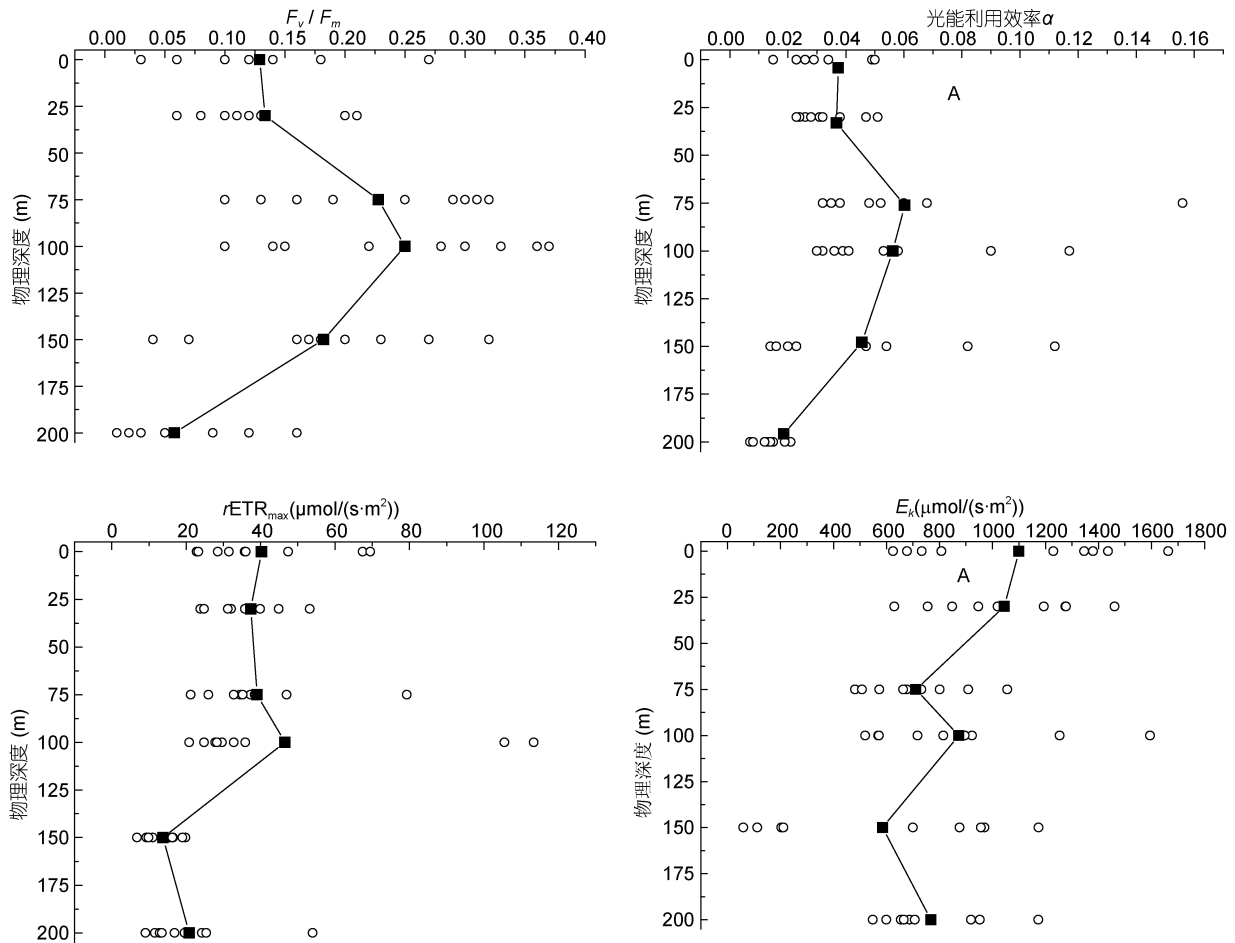


图 4 DY 断面最大光化学量子产量 F_v/F_m 、光能利用效率 α 、最大电子传递速率 $rETR_{max}$ 、饱和光强 E_k 垂直分布

Fig.4 Vertical variations in F_v/F_m , α , $rETR_{max}$, and E_k of phytoplankton community on transect DY

注: 图中黑色方块代表每层光合系数的平均值

研究。由图 5 可以看出, 各站位样品快速光曲线十分典型, 在低光强范围内, 随光照强度的上升, 浮游植物样品 $rETR$ 快速上升, 当光强超过 $1000\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ 后, $rETR$ 增速缓慢并逐渐达到平稳状态($rETR_{\text{max}}$)。快速光曲线系数见表 1, 光能利用效率(α)大部分低于 0.1,

DY11 站最高, 达到 0.33; $rETR_{\text{max}}$ 大部分站位低于 $100\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$, DY10 站最高, 达到 $113.4\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$; 饱和光强(E_k)均值为 $873.02\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$, 最高值出现在 DY10 站。

根据独立样本 T 检验结果可知, 黑潮源区站位

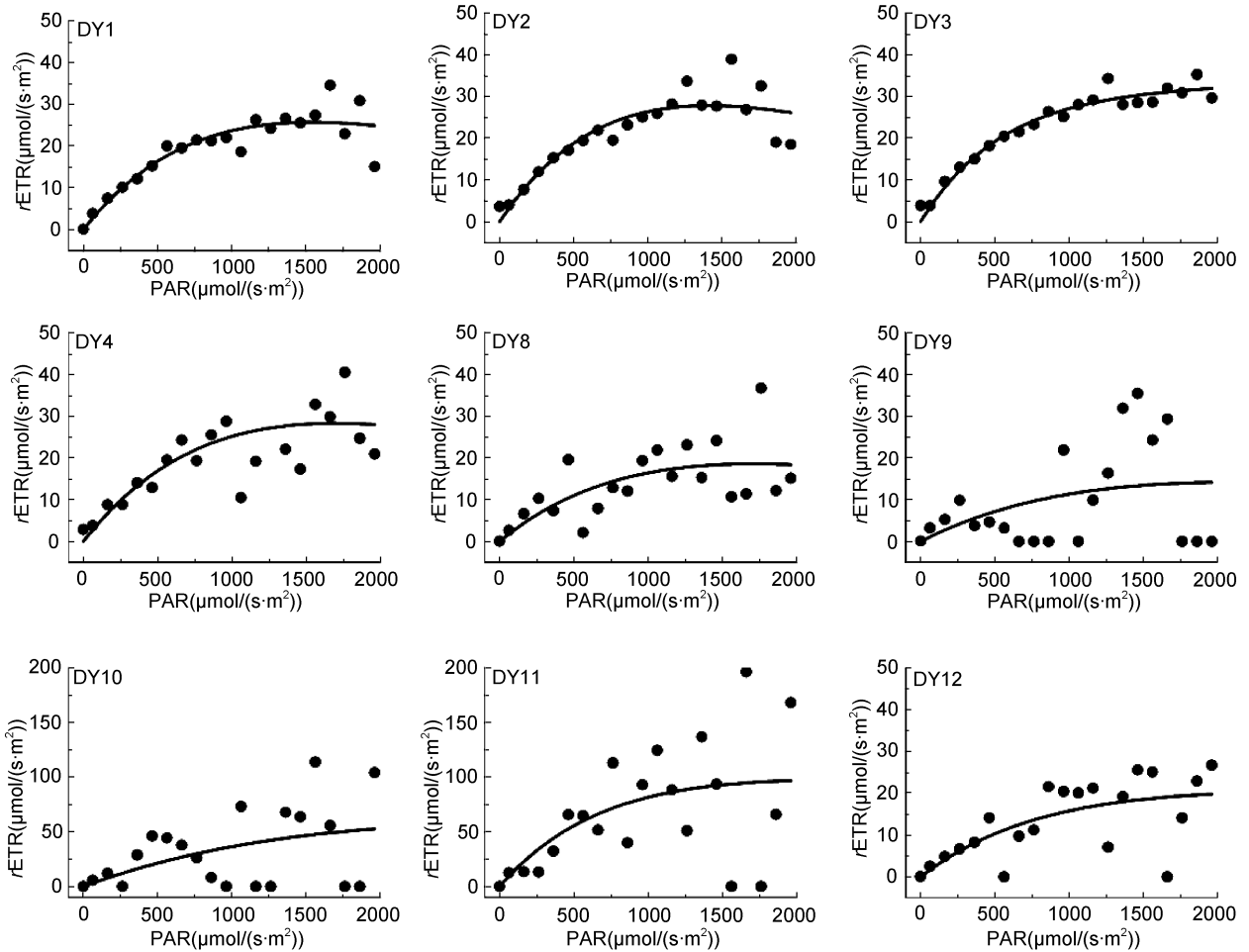


图 5 DY 断面 100m 层(DCM 层)浮游植物快速光曲线

Fig.5 The rapid light curves of phytoplankton at depth 100m(DCM) on transect DY

表 1 DY 断面 100m 层(DCM 层)浮游植物快速光曲线系数

Tab.1 The photosynthetic parameters obtained from RLCs at depth 100m (DCM) on transect DY

站位	F_v/F_m	初始斜率(α)	$rETR_{\text{max}}$ ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$)	E_k ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$)
DY1	0.37	0.039	35.9	922.8
DY2	0.14	0.053	27.8	519.9
DY3	0.15	0.058	32.8	568.9
DY4	0.10	0.041	29.6	717.3
DY8	0.28	0.036	20.8	571.4
DY9	0.33	0.032	28.3	894.9
DY10	0.36	0.090	113.4	1594.2
DY11	0.30	0.117	105.5	1253.4
DY12	0.22	0.030	24.8	814.4
平均值±标准差	0.25±0.10	0.055±0.029	46.54±35.97	873.02±354.18

(DY1—4) 与北赤道流海区站位相比 (DY8—12), 100m 层 F_v/F_m 以及其它光曲线系数 α 、 $rETR_{max}$ 、 E_k , 差异均不显著 ($P > 0.05$)。

2.4 走航断面和 DY 断面 F_v/F_m 与其他生态因子相关性分析

为了研究调查海域 F_v/F_m 与环境因子的关系, 我

们将走航站位和 DY 断面站位的 F_v/F_m 与温度、盐度、叶绿素、各种营养盐等环境要素进行相关性分析。表 2 显示, 走航站位的 F_v/F_m 与叶绿素浓度呈极显著正相关关系, 与温度和盐度呈极显著负相关关系; DY 断面站位 F_v/F_m 与叶绿素浓度和盐度呈极显著正相关关系。

表 2 走航断面以及 DY 断面 F_v/F_m 与其它生态因子相关性分析

Tab.2 Correlations between F_v/F_m concentrations and the ecological factors on transect A、B and transect DY

	温度(°C)	盐度	叶绿素 a (mg/m ³)	总氮浓度(μg/L)	硅酸盐(μg/L)	磷酸盐(μg/L)
走航断面 F_v/F_m	-0.767**	-0.527**	0.780**			
DY 断面 F_v/F_m	0.14	0.499**	0.562**	-0.242	-0.223	-0.17

注: *表示差异显著($P < 0.05$), **表示差异极显著($P < 0.01$)

3 讨论

最大光化学量子产量 F_v/F_m 是海洋浮游植物光合作用特征研究中最常用和最具有代表性的一个光合活性指标, 能够反映各种外界环境因子对藻类光合作用的影响, 不同生存环境下不同种类的浮游植物具有不同的 F_v/F_m 值(Cermeño *et al*, 2005)。通常情况下, 生活在营养盐丰富的温带海区的浮游植物具有较好的光合活性(F_v/F_m 值接近 0.65)(McMinn *et al*, 2004)。胶州湾冬季浮游植物具有较高的光合活性与潜力, 最大光化学量子产量保持在 0.69 左右(李俊磊等, 2014)。大亚湾秋季调查显示, 浮游植物最大光量子收益(F_v/F_m) 范围在 0.5—0.7 之间, 说明浮游植物细胞生长良好(王小冬等, 2012)。美国大陆架边缘的乌尼马克岛海域具有丰富的营养元素, 浮游植物 F_v/F_m 值为 0.61, 是整个阿留申群岛附近海域调查时出现的最大值, 但是越深入大洋海区, F_v/F_m 相对越低(Suzuki *et al*, 2002)。本次调查从中国近海到菲律宾海北赤道流区(117°—137°E, 8°—35°N), 跨越了较大空间尺度海区内, 研究发现, 近海表层浮游植物 F_v/F_m 值大于外海大洋, 近海 F_v/F_m 通常可以接近藻类最适值 0.65, 而越向外海直至大洋区, F_v/F_m 不断下降。A9 站位以后, B25 站之前, 表层 chl a 浓度基本维持在 0.1mg/m³ 以下, 而 F_v/F_m 值基本在 0.2 以下, 说明大洋表层浮游植物细胞生长状况较差, 可能受到温度、光照、营养盐等因素的限制(Kruskopf *et al*, 2006)。在一些高温寡营养低生产力的大洋海区, 通常存在被称为“海洋沙漠”的海域, 其主要特征是海水表层的叶绿素含量极低, 初级生产者的数量和种类极少, 通常每立方米表层海水的叶绿素含量在 0.07mg

以下, 结合本次光合活性调查结果来分析这种现象出现的原因, 最大可能就是由于温盐跃层导致下层富含营养盐海水难以上涌, 再加上表层较强的光照辐射和较高的温度, 环境因子的限制抑制了浮游植物光合作用, 导致光合活性降低, 固碳能力下降, 造成了该海域低生产力现象的出现。

F_v/F_m 与海区的光照和水深也有重要关系。北冰洋南部斯瓦尔巴群岛海区浮游植物光合活性调查显示, 在 20—40 米水深范围内 F_v/F_m 最大, 约为 0.65, 表层 F_v/F_m 约比该值低 20%—30%, 40 米以下 F_v/F_m 值逐渐下降, 在 400 米深度处仅为 0.1(McMinn *et al*, 2004)。这种分布特征是由于表层强烈的光辐射和紫外线照射会降低甚至损伤浮游植物 PS II 光反应蛋白活性(Neale *et al*, 1991; Bergmann *et al*, 2002; Bouchard *et al*, 2005), 因此表层浮游植物需要通过降低 PS II 反应中心活性来降低光合利用效率 (Bracher *et al*, 2000; Kaiblinger *et al*, 2007)。根据对 DY 断面调查显示, F_v/F_m 的变化范围为 0.01—0.37, F_v/F_m 最大值水层出现在 100m 层, 平均值为 0.25±0.10, 并且与 DCM 层相吻合。寡营养盐海区 DCM 层深度主要受物理因素(光照条件及水体混合程度)影响, DCM 层贡献的初级生产力约占整个水体的 30%—70%, 随海洋表面辐照度增强, 真光层变厚, DCM 层显著变深(Hanson *et al*, 2007)。DY 断面 F_v/F_m 最大值水层与 DCM 层相吻合, 既保护了浮游植物光反应中心不受强烈光辐射影响, 又支持了 DCM 层浮游植物相对较强的光合作用和对整个水体初级生产力的贡献率。

F_v/F_m 值与生态因子的相关性因海域而异, 一般来说, F_v/F_m 值与营养盐浓度呈正相关(Babin *et al*,

1996), 营养盐(特别是氮盐)的供应状况是影响浮游植物光化学效率的主要因素之一(Kolber *et al*, 1988)。但也有调查研究显示 F_v/F_m 值与任何一种营养盐都没有明显的相关性, Olaizola 等(1996)将这一现象解释为水体运动、光照条件等因素的影响(Olaizola *et al*, 1996)。本次调查显示, 走航站位的 F_v/F_m 与叶绿素浓度呈极显著正相关关系, 与温度和盐度呈极显著负相关关系; DY 断面站位 F_v/F_m 与叶绿素浓度和盐度呈极显著正相关关系。根据上文的分析, 我们可以推断大洋海区 F_v/F_m 最大值水层与 DCM 层的一致性, 是导致 F_v/F_m 与叶绿素浓度呈极显著正相关关系的原因, 而由于走航站位和大洋站位在空间尺度和调查水层的差异性, 造成了 F_v/F_m 与生态因子相关性的差异。

快速光曲线 RLC 可用于分析海洋浮游藻类的实际光合作用能力, 并能反映海洋浮游藻类在一定光强范围内的潜在光合能力。对快速光曲线进行拟合, 可以得到一系列重要光合活性参数。 α 是快速光曲线的初始斜率, 由叶绿素的吸收截面积和最大光化学量子产量决定, 反映了光能利用的效率(Dubinsky *et al*, 2009), $rETR$ 与光合放氧速率和 CO_2 固定速率在达到光饱和前具有良好的线性关系(Figueroa *et al*, 2003), E_k 可以反映浮游植物对强光的适应能力, 不同海区的浮游植物具有不同的光适应机制, α 值等光合参数也随藻类生活环境的变化而改变。夏季大亚湾高光照条件下浮游植物的光能利用效率低于 0.2, 而饱和光强超过 $1500 \mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$, 这有利于长期生活在大亚湾浮游植物更加有效的利用光化学能(王小冬等, 2012)。胶州湾冬季有效光合辐射较其他季节低, 但浮游植物的光能利用效率 α 大部分处于 0.2—0.3 之间, 有利于提高冬季胶州湾浮游植物对光能的利用效率, 最大电子传递速率 $rETR_{\text{max}}$ 也较高, 表明此时浮游植物的光合潜力和光合活性比较高(李俊磊等, 2014)。本次调查显示 DY 断面 F_v/F_m 平均值仅为 0.16, 光能利用效率 α 的变化范围为 0.007—0.117, 平均值为 0.039; 最大电子传递速率 $rETR_{\text{max}}$ 变化范围为 6.8—113.4 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$), 平均值为 32.72 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$); 饱和光强 E_k 的变化范围为 60.3—1662.7 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$), 平均值为 846.83 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$)。分析表明 DY 断面浮游植物具有极低的光能利用效率却需要较高的光强来达到光饱和, 导致这种生活环境下浮游植物处于一种低活衰老的状态(McMinn *et al*, 2004), 这是造成大洋海区低生产力的现象出现的原因之一。

4 小结

通过对冬季西太平洋浮游植物光合作用特征进行原位研究, 可以得出如下结论:

(1) 在一些高温寡营养低生产力海域, 温盐跃层导致下层富含营养盐海水难以上涌, 再加上表层较强的光照辐射和较高的温度, 环境因子的限制抑制了浮游植物光合作用, 导致光合活性降低, 固碳能力下降, 造成了低生产力海域的出现。

(2) DY 断面 F_v/F_m 最大值水层与 DCM 层相吻合, 既保护了浮游植物光反应中心不受强烈光辐射影响, 又支持了 DCM 层浮游植物相对较强的光合作用和对整个水体初级生产力的贡献率。大洋海区 F_v/F_m 最大值水层与 DCM 层的一致性, 是导致 F_v/F_m 与叶绿素浓度呈极显著正相关关系的原因。

(3) DY 断面 F_v/F_m 平均值仅为 0.16, 光能利用效率 α 的变化范围为 0.007—0.117, 平均值为 0.039; 最大电子传递速率 $rETR_{\text{max}}$ 变化范围为 6.8—113.4 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$), 平均值为 32.72 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$); 饱和光强 E_k 的变化范围为 60.3—1662.7 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$), 平均值为 846.83 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$)。分析表明 DY 断面浮游植物具有极低的光能利用效率却需要较高的光强来达到光饱和, 导致这种生活环境下浮游植物处于一种低活衰老的状态, 这是造成大洋海区低生产力现象出现的原因之一。

致谢 本研究中温盐数据由中国科学院海洋研究所海洋专项办公室提供, 营养盐数据由李学刚老师和李宁老师提供, 此次海上调查得到了“科学号”考察船全体工作人员的支持, 谨致谢忱。

参 考 文 献

- 王小冬, 江 涛, 岑竞仪等, 2012. 大亚湾浮游植物光合作用特征. 海洋与湖沼, 43(3): 589—594
- 付 翔, 2007. 中国近海浮游植物光合作用研究——初级生产力模型计算与活体叶绿素荧光测量. 青岛: 中国科学院海洋研究所博士学位论文, 138—140
- 李俊磊, 孙晓霞, 2014. 胶州湾冬季浮游植物光合作用特征原位研究. 海洋与湖沼, 45(3): 468—479
- Babin M, Morel A, Claustre H *et al*, 1996. Nitrogen-and irradiance-dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 43(8): 1241—1272
- Bergmann T, Richardson T L, Paerl H W *et al*, 2002. Synergy of light and nutrients on the photosynthetic efficiency of phytoplankton populations from the Neuse River estuary, North Carolina. Journal of Plankton Research, 24(9): 923—933

- Bolhar-Nordenkamp H R, Long S P, Baker N R *et al*, 1989. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, 3(4): 497—514
- Bouchard J N, Campbell D A, Roy S, 2005. Effects of UV-B radiation on the D1 protein repair cycle of natural phytoplankton communities from three latitudes (Canada, Brazil, and Argentina). *Journal of Phycology*, 41(2): 273—286
- Bracher A, Wiencke C, 2000. Simulation of the effects of naturally enhanced UV radiation on photosynthesis of Antarctic phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 196: 127—141
- Cermeño P, Estévez-Blanco P, Marañón E *et al*, 2005. Maximum photosynthetic efficiency of size-fractionated phytoplankton assessed by ¹⁴C uptake and fast repetition rate fluorometry. *Limnology and Oceanography*, 50(5): 1438—1446
- Dubinsky Z, Stambler N, 2009. Photoacclimation processes in phytoplankton: mechanisms, consequences, and applications. *Aquatic Microbial Ecology*, 56(2-3): 163—176
- Field C B, Behrenfeld M J, Randerson J T *et al*, 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374): 237—240
- Figueroa F L, Conde-Álvarez R, Gómez I, 2003. Relations between electron transport rates determined by pulse amplitude modulated chlorophyll fluorescence and oxygen evolution in macroalgae under different light conditions. *Photosynthesis Research*, 75(3): 259—275
- Fu X, Li F, Lü Z B *et al*, 2013. Lagged response of phytoplanktonic photosynthetic competence to variation of nitrogen concentration in Jiaozhou Bay, China. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 31(6): 1295—1305.
- Häder D P, Porst M, Santas R, 1998. Photoinhibition by solar radiation in the Mediterranean alga *Peyssonelia squamata* measured on site. *Plant Ecology*, 139(2): 167—175
- Hanson C E, Pesant S, Waite A M *et al*, 2007. Assessing the magnitude and significance of deep chlorophyll maxima of the coastal eastern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(8-10): 884—901
- Kaiblinger C, Greisberger S, Teubner K *et al*, 2007. Photosynthetic efficiency as a function of thermal stratification and phytoplankton size structure in an oligotrophic alpine lake. *Hydrobiologia*, 578(1): 29—36
- Kolber Z, Zehr J, Falkowski P, 1988. Effects of growth irradiance and nitrogen limitation on photosynthetic energy conversion in photosystem II. *Plant Physiology*, 88(3): 923—929
- Kolber Z, Wyman K V, Falkowski P G, 1990. Natural variability in photosynthetic energy conversion efficiency: a field study in the Gulf of Maine. *Limnology and Oceanography*, 35(1): 72—79
- Kolber Z S, Barber R T, Coale K H *et al*, 1994. Iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific Ocean. *Nature*, 371(6493): 145—149
- Kruskopf M, Flynn K J, 2006. Chlorophyll content and fluorescence responses cannot be used to gauge reliably phytoplankton biomass, nutrient status or growth rate. *New Phytologist*, 169(3): 525—536
- McMinn A, Hegseth E N, 2004. Quantum yield and photosynthetic parameters of marine microalgae from the southern Arctic Ocean, Svalbard. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 84(5): 865—871
- Messié M, Radenac M H, 2006. Seasonal variability of the surface chlorophyll in the western tropical Pacific from SeaWiFS data. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 53(10): 1581—1600
- Neale P J, Heaney S I, Jaworski G H M, 1991. Responses to high irradiance contribute to the decline of the spring diatom maximum. *Limnology and Oceanography*, 36(4): 761—768
- Olaizola M, Geider R J, Harrison W G *et al*, 1996. Synoptic study of variations in the fluorescence based maximum quantum efficiency of photosynthesis across the North Atlantic Ocean. *Limnology and Oceanography*, 41(4): 755—765
- Papageorgiou G C, Tsimilli-Michael M, Stamatakis K, 2007. The fast and slow kinetics of chlorophyll *a* fluorescence induction in plants, algae and cyanobacteria: a viewpoint. *Photosynthesis Research*, 94(2—3): 275—290
- Platt T, Gallegos C L, Harrison W G, 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 38(4): 687—701
- Suggett D J, Macintyre H L, Kana T M *et al*, 2009. Comparing electron transport with gas exchange: parameterising exchange rates between alternative photosynthetic currencies for eukaryotic phytoplankton. *Aquatic Microbial Ecology*, 56(2—3): 147—162
- Suzuki K, Liu H B, Saino T *et al*, 2002. East-west gradients in the photosynthetic potential of phytoplankton and iron concentration in the subarctic Pacific Ocean during early summer. *Limnology and Oceanography*, 47(6): 1581—1594
- Wang Z Y, Wang J T, Tan L J, 2014. Variation in photosynthetic activity of phytoplankton during the spring algal blooms in the adjacent area of Changjiang River estuary. *Ecological Indicators*, 45: 465—473

PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF PHYTOPLANKTON IN THE WESTERN PACIFIC IN WINTER 2014

LI Jun-Lei^{1,2}, SUN Xiao-Xia^{1,2,3}, ZHANG Wen-Jing^{1,2}, CHEN Yun-Yan^{1,2}

(1. Jiaozhou Bay Marine Ecosystem Research Station, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China)

Abstract Photosynthetic characteristics of phytoplankton across three transects in the western Pacific in winter 2014 were studied using Phyto-PAM (Pulse Amplitude Modulation). Environmental parameters were used to understand relationship between photochemical competence of phytoplankton and ecological factors. Results show that the photosynthetic efficiency of photosystem II (F_v/F_m) on all three transects was below 0.2. For Transect DY however, the mean F_v/F_m was 0.16, the light utilization efficiency (α) ranged from 0.007—0.117 in average of 0.039; maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$) ranged from 6.8—113.4 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$) in average of 32.72; light saturation intensity (E_k) ranged from 60.3—1662.7 ($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$) in average of 846.83($\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$). The layer with maximum F_v/F_m agreed with the deep chlorophyll maximum (DCM), which could protect the photochemical reaction center of phytoplankton from harm of intense light radiation, and guarantee the contribution rate of DCM layer to the primary productivity in all water body. The α value of phytoplankton was extremely low as phytoplankton required a higher light intensity to achieve light saturation, reflecting that the photosynthetic activity of phytoplankton was relatively low in the western Pacific, which is one of the reasons for local low productivity.

Key words the western Pacific; phytoplankton; photosynthetic characteristics; ecological factors