

## 几种海藻的渗透生理与它们在 潮间带分布的关系\*

方同光 張学明 趙学武

(山东海洋学院生物系)

决定潮间带藻类分布的因素是极其复杂的<sup>[2]</sup>。潮间带与潮下带比较,潮间带有些生态因子的变化比较剧烈,例如潮间带的石沼,会因下雨或天晴而引起盐度和温度的剧烈变化,潮汐所形成的藻体周期性暴露而引起干旱失水,石沼中藻类的光合作用和呼吸作用引起海水 pH 值的改变等等。因此研究潮间带藻类的生命活动和藻类的分布的时候,必须考虑这些潮间带的生态因子变化的特点。

潮间带的这些生态因子变化剧烈,其中尤以海水渗透压的变化更为突出。海水盐度的剧烈变化,意味着海水渗透压的剧烈变化。潮汐引起的藻体周期性暴露于大气中的干旱状态,必然是失水后藻体表面盐度的增加而产生的渗透压上升。因此藻类忍受渗透压变化的程度,以及藻类在不同渗透压的海水中的生理变化,成为研究潮间带藻类分布所要考虑的重要因素之一。

在这方面,国外学者曾经做过了一些研究。根据 Blinks 的报导<sup>[10]</sup>,早在 1921 年, Legendre 就研究过石蓴在不同渗透压的海水中的光合作用变化,1929 年 Hoffman 也研究过浒苔的不同渗透压的海水中的呼吸作用,而 1933 年 Issac 研究鹿角菜(*Pelvetia*)忍受干旱的程度。根据板村徹<sup>[3]</sup>和 Biebl<sup>[9]</sup>的报导, Höfler 在 1930 和 1931 年,曾研究某些红藻的质壁分离和抵抗渗透压变化,而 Biebl 本人也在 1938、1939 和 1952 年在英国的 Plymouth, 德国的 Helgoland 和意大利的 Naples 对潮间带藻类忍受渗透压变化的范围作了广泛的研究。近年来, Kanwisher 在 1957 年研究高纬度地区的一些褐藻和石蓴暴露于大气时的失水程度以及这些藻类在低温失水时和在各种盐度的海水中的呼吸作用<sup>[15]</sup>。1961 年, Алфимов 等研究亚速海潮间带的刚毛藻在不同盐度的海水中,藻体灰分、维生素 B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub> 和尼克酸的含量的变化<sup>[7]</sup>。

青岛太平角潮间带地区,在 8 月中旬到 10 月中旬期间,是一年中海藻分布为较少的季节。分布的海藻主要有刚毛藻 (*Cladophora* sp.), 螺旋浒苔 (*Enteromorpha spiralis*), 肠浒苔 (*E. intestinalis*), 石蓴 (*Ulva lactuca*) 和鼠尾藻 (*Sargassum Thunbergii*)。在这期间,藻类的羣落和分布情况稳定;另一方面,这个季节的潮间带的一些生态因子的变化在全年中又是最剧烈的。夏秋季节,青岛地区晴雨交错,石沼中的温度、盐度和海水渗透压的变化幅度甚大。因此有必要在夏秋时节,对潮间带石沼的生态因子的变化,特别是渗透压的变化,不同藻类对渗透压变化的适应情况,以及在不同渗透压的海水中藻类的生理表

\* 本文承科学院海洋研究所曾呈奎所长和北京农业大学姜成后教授提出宝贵意见,特此志谢。

現和它們在潮間帶分布的關係等問題進行研究。為了探討這問題，我們對石沼中生長的上述藻類的滲透生理和分布之間的關係，做了一些工作。現將結果與討論敘述于下。至於附生在岩石上的藻類當暴露而失水干旱時的生理變化與分布的關係尚在研究中，將另文討論。

## 一、實驗方法

在青島太平角海灘的潮間帶地區，選擇山東海洋學院海帶養殖場的海灘，觀察藻類在不同潮帶的石沼中的生長情況，測定不同石沼的海水溫度、pH 值、氯度、鹽度、海水滲透壓、石沼退潮後暴露於大氣的時間等生態因子。

海水的 pH 值，用比色法測定，然後根據 Buch 和 Nynäs 的鹽誤及溫度校正數據<sup>[13]</sup>，計算現場海水的 pH 值。

海水的氯度，按 Knudsen 法測定<sup>[14]</sup>，所用的標準海水是本院標準海水廠 1960 年製造的 (Cl%19.396)。根據測定的氯度，換算鹽度。海水的滲透壓系按照三宅泰雄<sup>[1]</sup>公式，從海水的氯度換算。

海藻維持正常形態的忍受滲透壓變化範圍，用蔗糖溶液的質壁分離法測定。關於質壁分離法所用的滲透液，過去曾有討論<sup>[10]</sup>。Biebl 把海藻直接放在濃縮和稀釋的海水中 24 小時，直接測定忍受滲透壓變化範圍<sup>[9]</sup>，這方法的優點在於比較接近自然條件的變化，但藻類放在海水中時間過長，不論低滲或高滲，鹽類都容易滲入或滲出海藻細胞膜<sup>[10,14]</sup>，而改變滲透壓的界限。我們採取一般海藻，尤其是对褐藻所常用的新鮮蔗糖液作為質壁分離液<sup>[3]</sup>。由於鼠尾藻的一般藻體細胞，胞壁厚，富含膠體物質，原生質與胞壁粘合甚緊，不易觀察，而雄性生殖托中的隔絲細胞，胞壁薄而液泡大，所以我們以這些隔絲細胞作為觀察滲透壓變化的對象。

不同藻類和同一藻類生長於生態因子不同的石沼中的藻體細胞的吸附水，根據 Вальтер<sup>[8]</sup> 所介紹的杜曼斯基的折射儀法測定，用的是 Abbé 折射儀，溫度  $20 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ，蔗糖液濃度為 50%<sup>[2]</sup>。預先用水提取，求得藻體細胞液中的含糖量，然後分別按照張吟秋修正的 Вальтер 計算公式和 Ермаков 計算公式<sup>[4,5,8]</sup>，算出吸附水含量。

根據藻類所處的環境條件的實際海水滲透壓變化情況，又參考海藻維持正常形態所能忍受的滲透壓變化範圍，以青島太平角潮下帶的海水鹽度為標準，按 ZoBell<sup>[11]</sup> 配方配制 0.50, 0.75, 1.00, 1.25 和 1.50 倍的人工海水。試驗方法是把藻類放在不同濃度的海水中培養，觀察其生長情況，同時以黑白瓶法測鼠尾藻和石蓴在不同滲透壓的海水中的光合作用和呼吸作用。本來，用黑白瓶法測定光合作用和呼吸作用不如氣量法準確，特別是材料量多和時間延長的場合下，密閉的瓶中的條件愈來愈不正常，必然影響到實驗數據的準確性。但是，這個方法可以用於野外，對生態生理方面的研究較為適用。只要適當控制所用植物材料的數量和反應的時間，使藻體的光合作用放出的氧量未達到氧在海水中的飽和溶解度，使藻體的呼吸作用消耗的氧量不超過海水含氧量的 40%，這方法是可以用的並且有其方便之處，現在仍然有很多的藻類學家採用<sup>[11]</sup>。同時，用這方法來比較各個處理之間的光合作用或呼吸作用的相對強度，方法的局限性就不至於影響實驗的結果過大，而能和其它方法同樣地用來闡明生態生理的規律性。

藻体放于约 500 毫升预先标定过的锥形瓶里，整个瓶子放在长 60 厘米高 40 厘米宽 30 厘米的玻璃水箱中，以保持温度稳定。温度变动在  $\pm 0.2-0.8^{\circ}\text{C}$  的范围。日光灯强度分别为 625 和 1126 米烛。实验过程中不断振荡。处理时间为 1—2 小时。用 Winkler 方法测定氧的释放量和消耗量<sup>[1,6]</sup>，各个重复之间的误差小于 1%。

另外，还测定鼠尾藻呼吸作用所放出的  $\text{CO}_2$  量。同样地把藻体放于黑瓶中，振荡。处理两小时。这项测定工作在 10 月 4 日进行，这时气温较低，鼠尾藻的受精卵已经放散，呼吸强度较弱。在水箱中安置电热棒和温度控制器，保持水温  $30 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ 。以通常所用的 Wattenberg 方法测总碱度。同时测定氯度、温度和 pH 值的变化，根据 Buch 的  $\text{CO}_2$  在不同氯度和温度的海水中的第一离解常数  $K'_1$  和第二离解常数  $K'_2$ ，以及 Buch 的硼酸在不同氯度和温度的海水中的离解常数  $K'_B$ ，计算出碳酸碱度和  $\Sigma\text{CO}_2$  的量<sup>[13]</sup>。

在实验期间，上述藻类的群落稳定而且都是处于生长的时期，所以实验用的材料是成长的个体。测吸附水的材料选取不同石沼中生长时期相同，大小一致的藻体，以便比较不同位置石沼的藻体吸附水含量。测呼吸作用与光合作用则选取同一石沼中的完整无损和大小一致的藻体，以便比较不同海水渗透压对其影响。材料的表面干净，无其他附生藻类，同时采集的地点固定。鼠尾藻则剪取生长整齐的生殖枝。取材时尽量减少因个体变异和因生长时期不同而产生的误差。

## 二、结果及讨论

### 1. 青岛太平角潮间带石沼的生态因子和藻类分布情况

山东海洋学院海带养殖场的海滩面积较小，倾斜度约 30—40 度，纯系岩石，从沿岸到海上分布着许多不同高度的石沼。从所分布的藻类情况看来，是整个太平角地区的典型。从 8 月中旬到 10 月中旬，分布的藻类群落较稳定。10 月中旬以后，藻类的群落分布就开始发生季节性的变化，于是停止了研究。8 月 15—20 日，选择高低位置不同的固定石沼，测定其生态因子的变化。恰好这六天中，有大雨，有炎热的晴天，也有多云或少云的阴天。每天从退潮时开始，每隔一小时，连续测定石沼中的海水温度、pH 值、氯度、盐度和渗透压值的变化，直到涨潮后石沼被重新淹没为止。记录石沼露出海面的时间和藻类分布的情况。现在选择其中彼此间差别较大的雨天（8 月 16 日）和晴天（8 月 20 日）部分石沼的测定数据列成表 1，以资比较。

一部分石沼位置于潮上带，海水一般不能淹没，但浪花可及。这类石沼体积小而稍深，小者仅数升，大者也只不过十多升；其中分布有刚毛藻和螺旋浒苔。这些石沼的生态因子的变化最大，晴天和雨天之间，温度相差  $9^{\circ}\text{C}$  多，下雨时，盐度迅速下降到 2.88‰，几乎成淡水，海水渗透压下降到 2.12 大气压。同一潮水的涨落之间，温度变化幅度也可达  $2.3^{\circ}\text{C}$ ，盐度变化幅度达 1.63‰。涨潮后，浪花使其恢复原来状态。石沼受大气气象条件的影响大，其温度的变化几乎与大气的温度变化相同。海水低渗透压大幅度变化是这些石沼的特点。由于这些石沼从未干涸，刚毛藻和螺旋浒苔长期浸于水中，而不暴露于大气，所以藻体未曾失水干燥。藻体处于低渗透压大幅度变化的环境条件中。

高潮带的石沼仅有极少数的零星的生长不良而个体矮小的鼠尾藻，未予观察和测定。中潮带主要分布有鼠尾藻、石蓴和肠浒苔。鼠尾藻生长繁茂，遍布于中潮带所有石沼中，

表1 青島太平角潮間帶石沼的生态因子与藻类分布  
Table 1 Ecological factors of tide pools and distribution of algae in the littoral zone of Taiping Chiao, Tsingtao.  
(1962年8月)

A 位置	B 天气	C 观察日期		F 海水温度 °C	pH	氯度 (Cl‰)	盐度 (S‰)	G 海水渗透压 (大气压)	H 石沼露出海面的时间(小时)	I 藻类生长情况
		D 日期	E 时间							
J 高潮带 (4.5m)	M 雨	8.16	11:45	21.0	8.70	1.58	2.88	2.12		主要生长有刚毛藻、螺旋藻等；海水浓度变化较大，所有藻体均长期浸在水中，而不暴露于大气
	N		11:45	30.1	8.82	16.10	29.09	22.16		
	晴	8.20	16:30	27.8	8.87	17.00	30.72	23.23		
K 中潮带 (3.0m)	M 雨	8.16	12:55	24.2	8.53	11.48	20.75	15.50		主要生长有鼠尾藻，落潮后藻体可以完全暴露在大气中；中潮带下部还分布有石蓴和腸藻等
	N	8.20	12:30	28.2	8.82	15.72	28.40	21.52	5	
	晴		16:20	30.8	8.86	16.13	29.14	22.26		
L 低潮带 (0.8m)	M 雨	8.16	11:55	23.2	8.15	14.92	26.96	20.07		生长有鼠尾藻、石蓴等
	N	8.20	11:50	25.5	8.24	15.69	28.33	21.27		
	晴		16:40	27.0	8.30	14.91	26.94	20.32		

Explanations:

A. Location;

B. Weather;

C. Date of observation;

D. Date;

E. Time;

F. Temperature of sea water;

G. Osmotic pressure of sea

water (atm.);

H. Duration of exposure (hrs.)

I. Algal growth;

J. Supralittoral zone;

K. Littoral zone;

L. Infralittoral zone;

M. Raining;

N. Clear.

只有少数生长于岩石上；石蓴的数量较少，分布在中潮带下部的岩石上和石沼中；腸藻的数量极少，一般分布于靠近低潮带石沼沉积的淤泥上。从表1所列的测定的数据看来，中潮带的生态因子的变化幅度小于潮上带。就是中潮带之中，石沼位置愈高，其生态因子的变化愈大，石沼位置愈低，则愈小。由于石沼较大以及潮汐作用，雨天石沼海水盐度仅降到20.75‰，海水渗透压仅降到15.50大气压。鼠尾藻显然十分适应中潮带石沼的生态环境，群落非常茂盛。石蓴虽然分布的位置靠近低潮带，但多数长在岩石上，退潮后藻体暴露于大气中，失水干燥十分显著。失水使藻体表面的盐分上升，渗透压升高，藻体温度也相应提高。因而中潮带的藻类，特别象石蓴，显然能够适应暴露于大气中的干燥而失水的高渗透压环境条件。

低潮带的生态因子，从表1看来，变化的幅度最小，氯度和盐度都比大洋海水偏低，这是由于夏秋季节多雨的缘故。分布的藻类主要有鼠尾藻、石蓴和其它藻类。藻类的种类及数量都较多。

所有石沼，退潮后，海水的pH值即开始提高，石沼的地位愈高，pH值提高得也愈多；Feldmann指出，石沼中的藻类的光合作用不断消耗CO<sub>2</sub>而使pH值提高<sup>[2]</sup>。涨潮后pH值得到复原。

## II. 刚毛藻、藻苔、石蓴和鼠尾藻的渗透生理

潮间带石沼的生态因子，盐度和温度的变化都相应地引起海水渗透压的变化，同时潮间带藻类暴露于大气而失水干燥时，也引起渗透压的剧烈变化。因此，我们认为，藻类忍

受渗透压变化的程度必然成为决定藻类分布的重要条件之一。

藻类的忍受渗透压变化的范围，是以能够维持正常形态结构为测定标准的。藻类在不能忍受的高渗海水或低渗海水中培养时，形态结构被破坏，往往随着发生藻体的死亡。正常的生理功能只能在形态结构正常的藻体中进行。形态结构的破坏是在不能忍受的渗透压的条件下的生理功能反常的结果。当然，在渗透压改变的条件下，往往生理功能先开始反常，而形态结构并不立即反映其变化；形态结构的变化往往落后于机能的变化，这点以下还要谈到。

以质壁分离做为测定忍受高渗压的界限。板村徹<sup>[3]</sup>指出：“对最敏感的海藻来说，引起伤害的浓度与质壁分离的浓度几乎相等，所以把质壁分离的临界浓度，就可当作引起伤害的浓度看待。”对于能忍受暴露于大气中的藻类，抵抗干旱失水的能力颇大，失水后藻体表面海水浓缩而引起质壁分离，但盐类可以透入原生质而使质壁分离复原，在复原之前对质壁分离的抵抗能力很大<sup>[3]</sup>。这种藻类忍受高渗压的界限实际上比质壁分离时的渗透压界限为高。考虑到潮間带一般石沼中的海水渗透压实际上不会超过质壁分离的渗透压界限，所以没有进一步研究各种藻类忍受质壁分离时间的长短，以及是否能够复原，这点留待以后作进一步的深入研究。

藻体细胞在低渗溶液中处理一小时，观察其是否维持正常形态，做为测定忍受低渗压界限的标准。在不能忍受的低渗压下，浒苔和石蓴的叶绿体归到一边，刚毛藻细胞膨胀破裂，鼠尾藻的雄性生殖托的隔丝细胞的液泡过分膨大，胞质被挤在一边，呈现形态反常。这种使藻类的形态结构遭到破坏的低渗压界限，并不一定与藻类能够生存的低渗压界限完全相吻合，因此处理之后，还另外再放回正常海水中，观察它是否能够复原，记录下不能复原的低渗压界限。

在自然界中石沼会因下雨而使海水浓度渐低，涨潮后又复原，藻体浸在最低浓度的海水中亦不过一小时多，所以实验的处理时间也是一小时。实验结果见表 2。

由表 2 看来，藻类维持正常形态的忍受渗透压变化范围和藻类所处的环境条件之间有密切的联系。刚毛藻和螺旋浒苔所处的石沼，从未干涸，藻体也从未暴露于大气中而失水干燥，因此忍受高渗压的界限偏低；石沼受雨水影响，海水浓度可变为极低，因此忍受低渗压的范围可达 6.7 大气压。进一步观察其可以复原的低渗压忍受界限，那就更低了，即可达 2.64 大气压。其低渗压忍受界限与石沼的海水在雨天的低渗压 2.12 大气压相吻合。刚毛藻忍受渗透压变化范围为 2.64 到 32.1 大气压，而螺旋浒苔为 2.64 到 39.8 大气压。

石蓴和腸浒苔生长在中潮带下部，海水的低渗透压变化程度较小，藻体忍受低渗透压的程度亦有限，石蓴不能忍受 14.31 大气压以下的低渗，腸浒苔不能忍受 11.11 大气压以下的低渗，而且两者在低渗透压中处理一小时，都是不能复原的。由于大部分石蓴着生在岩石上，能抵抗暴露于大气中的失水干燥，因此忍受高渗压的界限最高，达 48.4 大气压，相当于 2.34 倍的海水浓度。石蓴维持正常形态的渗透压变化范围为 14.31—48.4 大气压，腸浒苔为 11.11—42.5 大气压。

鼠尾藻既能忍受高渗压，又能忍受低渗压，其忍受渗透压的程度大于其它藻类，为 1.32—45.4 大气压。这数据是从雄性生殖托的隔丝细胞测定的，藻体其它部位的细胞，其忍受渗透压变化的程度必然更大。鼠尾藻的分布广泛，群落茂盛，遍布整个低潮带至高潮

表2 青島太平角潮間帶各種藻類維持正常形態的滲透壓變化忍受範圍  
Table 2 Tolerance of the algae in the littoral zone of Tai-Pin  
Chiao to changes of osmotic pressure.

(1962年8月28日—9月5日)

A 藻類名稱	B 質壁分離			F 忍受低滲溶液的界限						I 維持正常形態的滲透 壓變化忍受範圍	
	C 蔗糖 濃度 (M)	D 滲透壓 (大氣壓)	E 相當于海 水的倍數	G 蔗糖液處理一小時			H 蔗糖液處理一小時後放 回海水,使其復原的界限			D 滲透壓 (大氣壓)	E 相當于海 水的倍數
				C 蔗糖濃 度(M)	D 滲透壓 (大氣壓)	E 相當于海 水的倍數	C 蔗糖濃 度(M)	D 滲透壓 (大氣壓)	E 相當于海 水的倍數		
J 剛毛藻	0.95	32.1	1.55	0.25	6.7	0.32	0.10	2.64	0.13	2.64—32.1	0.13—1.55
K 螺旋澱苔	1.10	39.8	1.93	0.25	6.7	0.32	0.10*	2.64	0.13	2.64—39.8	0.13—1.93
L 腸澱苔	1.15	42.5	2.06	0.40	11.11	0.54	0.40	11.11	0.54	11.11—42.5	0.54—2.06
M 石蓴	1.25	48.4	2.34	0.50	14.31	0.69	0.50	14.31	0.69	14.31—48.4	0.69—2.34
N 鼠尾藻	1.20	45.4	2.19	0.10	2.64	0.13	0.05	1.32	0.06	1.32—45.4	0.06—2.19

\* 有一部分在0.1至0.4M之間。

Explanations:

- |  |   |
|--|---|
| A. Algae;                              | H. In sucrose sol. for 1 hr. then back to sea water;  |
| B. Plasmolysis;                        | I. Range of tolerance to changes of osmotic pressure; |
| C. Concentration of sucrose (M);       | J. Cladophora sp.;                                    |
| D. Osmotic pressure (atm.);            | K. Enteromorpha spiralis;                             |
| E. As compared with that of sea water; | L. E. intestinalis;                                   |
| F. Tolerance to hypotonic solution;    | M. U. lactuca;  |
| G. In sucrose solution for 1 hr.;      | N. S. Thunbergii.                                     |

帶的石沼中,這與忍受滲透壓變化程度大的特性有一定的聯繫。

高等植物的牽涉到細胞忍受高滲壓變化的抗寒、抗旱和抗鹽等特性與細胞的吸附水含量有一定的聯繫<sup>[16]</sup>。以折射儀法(Думанский法)測定石蓴以及中潮帶不同位置的鼠尾藻藻體的吸附水含量,測定結果見表3。

表3 石蓴和鼠尾藻藻體的自由水和吸附水含量  
Table 3 Free and bound water content in the thalli  
of *U. lactuca* and *S. Thunbergii*.

(1962年10月11日)

A 藻類名稱	B 在潮間帶的生長位置	C 自由水含量 (占藻體總含水量的%)	D 吸附水含量 (占藻體總含水量的%)
鼠尾藻 <i>Sargassum Thunbergii</i>	中潮帶下部E	99.389	0.611
	中潮帶中部F	99.382	0.618
	中潮帶上部G	98.995	1.005
石蓴 <i>U. lactuca</i>	中潮帶中部F	99.709	0.291

Explanations:

- |                             |                          |
|-----------------------------|--------------------------|
| A. Algae;                   | E. Lower littoral zone;  |
| B. Location;                | F. Middle littoral zone; |
| C. Free water content (%);  | G. Upper littoral zone.  |
| D. Bound water content (%); |                          |

表 3 的数据,是根据修正的 Ермаков 介绍的公式计算的,比修正的 Вальтер 介绍的公式计算的结果一概偏高 2—5%,但两者尽管有差别,所表现的规律则是一致的。

鼠尾藻所含的吸附水量比石蓴高。分布于中潮带的鼠尾藻,在下部的含吸附水 0.611%,在中部的含 0.618%,在上部的含 1.005%。分布的地势愈高,石沼暴露于大气中的时间愈长,藻体的吸附水含量也愈大。石蓴分布于中潮带下部,或生在石沼中,或生在岩石上,个体变异程度较大,测定的吸附水含量的数据在 0.13—0.45% 之间,大部分的数据集中在 0.30% 左右,表 3 所列举的 0.291%,仅是其中之一,做为代表。

从分布的石沼的地位看来,石蓴分布在中潮带下部,其吸附水含量低于鼠尾藻,这似乎是合乎规律的,然而从忍受高渗透压的程度看来,石蓴和鼠尾藻相同,甚至更高,因而单从吸附水因素是很难全面解释这种现象。上面说过,鼠尾藻大部分是生长于石沼中的,而石蓴不然,有一大部分生长在岩石上,退潮后的失水干旱,使藻体极度干燥,结果盐类透入原生质内而提高保水力。Blinks (1951)<sup>[10]</sup> 对礁膜的渗透特性也有类似的想法。有些学者证明石蓴很容易让盐类透入和透出细胞的,如 Steemann Nielsen 指出石蓴叶状体细胞透过盐类的数量较大<sup>[9]</sup>。Scott 等把石蓴放在与海水等渗的蔗糖液中,钠与钾迅速地透出到外界溶液中,2—3 小时即损失掉其原来含量之 85%,当藻体移放到正常海水中时,那么钠与钾又迅速地透入到细胞中去,特别是钠,极易恢复原来含量的水平<sup>[17]</sup>。Scott 等用  $\text{Na}^{24}$  做示踪实验,指出在 10—20 秒钟内,大约有 92% 的  $\text{Na}^{24}$  进入藻体,同时藻体内的  $\text{Na}^{24}$  可以在 5 秒钟内,有 88% 与外界交换<sup>[18]</sup>。这些证据说明盐类,特别是钠,很容易透过原生质膜,结果必然引起石蓴藻体细胞的渗透压的改变。因而我们想象,石蓴是以调整原生质的透性为主要途径来适应高渗透压海水或适应失水干旱,在这种情况下,吸附水含量的因素,倒降为次要的地位。

应当指出,藻体的个体发育的不同时期,其渗透生理特性是不同的<sup>[10]</sup>。我们只在 8 月中旬到 10 月中旬,藻类群落稳定的这段时期内进行观察,这时期内藻类绝大部分处于成体时期。至于这时期之前,即藻体幼小而藻类群落未稳定之前,或者这时期之后,群落发生变化,即藻类衰老时期的渗透特性,究竟怎样,亦即藻类个体发育过程的渗透特性变化,将来另文讨论。

由上面的分析可以知道,藻类细胞的吸附水量,以及藻类忍受渗透压变化的程度大小与藻类的分布有一定的联系。藻类所处的生态环境条件,尤其是海水的渗透压变化,影响藻类内部的渗透生理特性;这种已经形成的特性又保证藻类适应所处的环境条件。

### III. 在不同渗透压的海水中,藻类的呼吸作用与光合作用的变化

不同浓度的海水,不仅其渗透压不同,所溶解的氧气和二氧化碳的量亦有区别。测定从 0.5 倍到 1.5 倍的人工海水中所含的  $\text{O}_2$  和  $\text{CO}_2$  量,结果如图 I 所示。 $\text{CO}_2$  随着海水浓度的增加而直线地提高其溶解量。 $\text{O}_2$  却是随着海水浓度的增加而曲线地降低其溶解量。同样的人工海水,于配制的第四天,即 9 月 11 日测定,溶解氧的量如 A 曲线,它低于 9 月 17 日测定的 B 曲线。后者配制的時間久,溶解的氧也更多。同时 9 月 11 日的海水温度高过于 9 月 17 日的海水温度  $1^\circ\text{C}$  左右。海水温度愈低,溶解氧的数量愈多,这个规律 Fox 早已叙述过<sup>[13]</sup>。不过 A 和 B 的曲线形状是一致的。

各种类型的海藻,在不同渗透压的海水中,其生理表现往往不相同<sup>[10]</sup>。因此选择在青

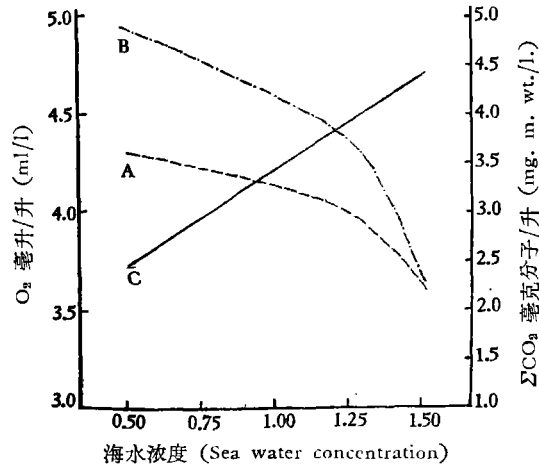


图1 人工配制的不同浓度海水中溶解的  $O_2$  和  $CO_2$  量,海水浓度以青島太平角的海水浓度为1倍計算

Fig.1 The dissolved  $O_2$  and  $CO_2$  content in artificial sea water of different concentration. With sea water in Tai-Pin Chiao as standard.

A---- $O_2$ , 于9月11日測,  $23.6 \pm 0.2^\circ C$

Determined on September 11;

B-·-· $O_2$ , 于9月17日測,  $22.7 \pm 0.8^\circ C$

Determined on September 17;

C—— $CO_2$ , 于10月4日測,  $21^\circ C$

Determined on October 4.

表4 石蓴在不同濃度的海水中的呼吸作用強度和光合作用強度的

Table 4 Rate of respiration and photosynthesis of *U. lactuca* in sea water of different concentration

光照強度 light intensity. 625 米燭 (lux)

溫度 Temperature  $23.6 \pm 0.2^\circ C$

(1962年9月11日)

A 海水浓度 (以青島太平 角海水浓度为 1倍計算)	海水盐度 (‰)	B 海水渗透压 (大气压)	C 海水含氧量 ( $O_2$ 毫升/升)	D 呼吸作用強度 ( $O_2$ 毫升/克干物质/小时)	E 光合作用強度 ( $O_2$ 毫升/克干物质/小时)
1.50 倍	39.22	29.09	3.646	1.525	0.671
1.25 倍	34.65	25.70	4.027	1.494	0.797
1.00 倍	27.85	20.65	4.147	1.545	1.422
0.75 倍	21.09	15.64	4.231	1.516	1.057
0.50 倍	14.18	10.50	4.314	1.542	0.498

Explanations in table 4, table 5 and table 6;

A. Concentration of sea water (sea water in Tai-Pin Chiao as standard).

B. Osmotic pressure of sea water (atm.).

C.  $O_2$  content in sea water ( $O_2$  ml/l.);

D. Rate of respiration ( $O_2$  ml/g.dry matter/hr.);

E. rate of photosynthesis ( $O_2$  ml/g.dry matter/hr.).

島太平角分布最广泛的鼠尾藻和石蓴,研究其在不同渗透压的海水中的光合作用和呼吸作用的強度变化,測定結果見表4、表5和表6。

从表4、5和6,可以看到下列几点結果:



表 5 石莴在不同浓度的海水中的呼吸作用强度和光合作用强度  
**Table 5 Rate of respiration and photosynthesis of *U. lactuca* in sea water of different concentration**  
 光照强度 light intensity 1126 米烛 (lux)  
 温度 Temperature  $22.7 \pm 0.8^\circ\text{C}$   
 (1962 年 9 月 17 日)

A 海水浓度 (以青岛太平洋 角海水浓度为 1 倍计算)	海水盐度 (‰)	B 海水渗透压 (大气压)	C 海水含氧量 (O <sub>2</sub> 毫升/升)	D 呼吸作用强度 (O <sub>2</sub> 毫升/克干物质/小时)	E 光合作用强度 (O <sub>2</sub> 毫升/克干物质/小时)
1.50 倍	39.22	29.09	3.689	0.649	1.686
1.25 倍	34.65	25.70	4.400	0.825	1.783
1.00 倍	27.85	20.65	4.585	0.845	2.163
0.75 倍	21.09	15.64	4.761	0.843	1.888
0.50 倍	14.18	10.50	4.940	0.804	1.888

表 6 鼠尾藻在不同浓度的海水中的呼吸作用强度和光合作用强度  
**Table 6 Rate of respiration and photosynthesis of *S. Thunbergii* in sea water of different concentration**  
 光照强度 light intensity 1126 米烛 (lux)  
 温度 Temperature  $23 \pm 0.5^\circ\text{C}$   
 (1962 年 9 月 13 日)

A 海水浓度 (以青岛太平 角海水浓度为 1 倍计算)	海水盐度 (‰)	B 海水渗透压 (大气压)	C 海水含氧量 (O <sub>2</sub> 毫升/升)	D 呼吸作用强度 (O <sub>2</sub> 毫升/克干物质/小时)	E 光合作用强度 (O <sub>2</sub> 毫升/克干物质/小时)
1.50 倍	39.22	29.09	3.536	0.362	0.621
1.25 倍	34.65	25.70	4.288	0.397	0.551
1.00 倍	27.85	20.65	4.552	0.474	0.727
0.75 倍	21.09	15.64	4.670	0.505	0.619
0.50 倍	14.18	10.50	4.873	0.496	0.524

1. 石莴的光合作用强度,在光强为 625 米烛时,释放氧的数量一概少于呼吸作用所消耗的氧量,显然这个光强度是在补偿点以下的。对石莴和鼠尾藻,1126 米烛的光强度都在补偿点以上。

2. 对这两种海藻,光合作用强度都是以在正常渗透压的海水中最大,而海水渗透压较高或较低时,光合作用强度都下降。比较起来,石莴的变化较为显著。说明了它在渗透压变化的环境中的适应力不如鼠尾藻。

3. 相反地,这两种海藻的呼吸作用受海水渗透压变化的影响很小。石莴的呼吸作用,在两个实验中有了很大的差异;这是由于实验时间和所用材料都不同,而且处理的时间也不同,9 月 11 日的为 1 小时而 17 日的为 2 小时。可以认为,处理时间越长,由于氧的消耗,因而黑瓶中的条件也愈来愈不正常。

此外在 10 月 4 日测定鼠尾藻呼吸作用的 CO<sub>2</sub> 释放量,也表现呼吸作用受海水渗透压变化影响很小的现象。

### 三、结 语

海藻类在潮间带的分布是许多因素形成的,其中一个重要因素是它们的渗透生理特性。通过实验,证明了忍受渗透压变化的能力越强,则分布在潮间带的范围越广。在所试

驗的海藻中,鼠尾藻能忍受的渗透压变化范围为 1.32—45.4 大气压,它在潮間带的石沼中占显著优势,分布也最为广泛。刚毛藻和螺旋浒苔生长在受降水影响很大的潮上带石沼中,它們的忍受能力分别为 2.64—32.1 和 2.64—39.8 大气压,较为适应于低渗透压的变化。石蓴生长于较长时间暴露于大气的失水干旱环境,腸浒苔生长于中潮带下部石沼的淤泥中,它們的忍受能力分别为 14.31—48.4 和 11.1—42.5 大气压,较为适应于高渗透压的变化。

渗透压变化的适应能力高低,看来,是与不同渗透压海水中的光合作用和呼吸作用强度有关的。鼠尾藻和石蓴在正常浓度海水中的光合作用最强,在渗透压较高或較低的海水中,光合作用强度一概下降,但鼠尾藻的下降程度小于石蓴。在自然条件下,也显示了鼠尾藻有較强的渗透压变化适应能力。

因此,可以认为,藻类的渗透生理特性是在潮間带的一定生态条件下形成的。不同海藻类型的生理特性反映了該藻类所处的环境条件变化的特点,能够保证該藻类适应一定的环境,藻类的渗透生理特性和所处的环境条件之間有一定的規律性联系。

### 参 考 文 献

- [ 1 ] 辛学毅等編, 1952. 海洋化学, 山东大学海洋系讲义。
- [ 2 ] 余叔文等, 1960. 从杜曼斯基的束縛水測定法談水在植物体内的状态. 植物生理通訊, 总 51 期, 28—34 頁。
- [ 3 ] 板村徹著, 1952. 植物細胞渗透生理. 科学出版社。(金連緣譯)
- [ 4 ] 耶尔馬科夫等著, 1956. 植物生物化学研究法. 科学出版社。(吳湘鈺譯)
- [ 5 ] 张吟秋, 1959. 关于束縛水計算公式的討論. 植物生理学通訊, 总 49 期, 第 6 号, 36—40 頁。
- [ 6 ] 苏联国立海洋研究所編, 1950. 海水化学分析指导. 科学出版社。(姜康后等譯)
- [ 7 ] Алфимов, Н. Н. и А. И. Прошкина-Лавленко, 1961. К биологии и биохимии *Cladophora siwascensis* Meyer. Док. АН СССР, 136(1):230—232.
- [ 8 ] Вальтер, О. А., Л. М. Пиневич и И. Н. Варасова, 1957. Практикум по физиологии растений с основами биохимии, Селехозгиз.
- [ 9 ] Biebl, R., 1952. Ecological and non-environmental constitutional resistance of the protoplasm of marine algae. *J. Marine Biol. Assoc. United Kingdom*. 31(2):307—316.
- [ 10 ] Blinks, L. R., 1951. Physiology and biochemistry of algae. In "Manual of phycology" (G. M. Smith ed.), pp. 263—292. *Chronica Botanica*.
- [ 11 ] Tseng, C. K. (曾呈奎) and B. M. Sweeney, 1946. Physiological studies of *Gelidium cartilagineum*. 1. Photosynthesis, with special reference to the carbon dioxide factor. *Amer. J. Bot.* 33(9):706—715.
- [ 12 ] Feldmann, J., 1951. Ecology of marine algae. In "Manual of phycology" (G. M. Smith ed.), pp. 313—334. *Chronica Botanica*.
- [ 13 ] Harvey, H. W., 1955. The chemistry and fertility of sea water. Cambridge press.
- [ 14 ] Jacques, A. G., 1939. The kinetics of penetration, XIX. Entrance of electrolytes and water into impaled *Halicystis*. *J. Gen. Physiol.* 22(6):757—774.
- [ 15 ] Kanwisher, J., 1957. Freezing and drying in intertidal algae. *Biol. Bull.* 113(2):274—285.
- [ 16 ] Levitt, J., 1958. Frost, drought and heat resistance. In "Protoplasmalugia" (L. V. Heilbrunn und F. Weber ed.), Vol. 8, No. 6, Springer-Verlag.
- [ 17 ] Scott, G. T. and H. R. Hayward. 1954. Evidence for the presence of separate mechanisms regulating potassium and sodium distribution in *Ulva lactuca*. *J. Gen. Physiol.* 37(5):601—620.
- [ 18 ] Scott, G. T.; R. D. Voe; H. Hayward and G. Craven. 1957. Exchange of sodium ions in *Ulva lactuca*. *Science*, 125(3239):160.
- [ 19 ] Steemann Nielsen E., 1951. Passive and active ion transport during photosynthesis in water plants. *Physiol. Plantarum*. 4:189—198.

## OSMOTIC PHYSIOLOGY OF SOME MARINE ALGAE IN RELATION TO THEIR DISTRIBUTION IN INTERTIDAL ZONE

FANG TUNG-KWANG, CHANG HSÜEH-MING AND CHAO HSÜEH-WU

(Department of Biology, Shantung College of Oceanology)

### (ABSTRACT)

The factors affecting the distribution of marine algae in the intertidal zone are very complex. Ecological factors such as the changes in the osmotic pressure of sea water in tide pools, after long exposure to air at low tides, may be of great importance in the distribution of algae in this particular zone. Therefore, it is of interest to study the tolerance of algae to changes in osmotic pressure of surrounding sea water and their physiological functions in sea water of various osmotic pressures, especially in relation to their distribution.

The materials used for the present work were collected from the intertidal zone of Taiping Chiao, Tsingtao, in mid-August to mid-October 1962, the most common forms being *Cladophora* sp., *Enteromorpha spiralis* Tseng et Chang, *E. intestinalis* (L.) Link, *Ulva lactuca* L. and *Sargassum Thunbergii* (Mert.) O. Kuntze etc. The association and distribution of these algae appeared to be quite stable during this period. Determinations of temperature, pH value, chlorinity and osmotic pressure of sea water in various tide pools of intertidal zone were made and the osmotic physiology in relation to distribution of algae studied.

(1) *Cladophora* sp. and *E. spiralis* distributed in small but deep tide pools of supralittoral zone, sea water being replenished by wave spray. The salinity could be lowered to 2.88‰ and the osmotic pressure of the sea water to 2.12 atm. by rains. The temperature of the sea water in raining days might be as much as 10°C lower than that in clear days, and within a single low tide period, the temperature might vary 2.3°C, and salinity 1.63‰. However, the algae were not exposed to air, but bathed in sea water all the time. Thus, in the tide pools of supralittoral zone, the algae grew under an environmental condition characterized by sea water of lower osmotic pressure caused by precipitation.

Ecological factors varied less in the littoral zone than in the supralittoral zone. *Sargassum Thunbergii* grew luxuriantly in practically all the tide pools of the littoral belt, where it was the dominant species. *E. intestinalis* grew on the muddy bottom of the tide pools in the lower littoral zone, together with *U. lactuca*. The thalli of *U. lactuca* also grew on rock, exposed at times to air, apparently capable of drought resistance.

Very little variation of ecological factors existed in the infralittoral zone where *Sargassum* and *Ulva* were distributed.

(2) The ability of the algae to tolerate changes of osmotic pressure, maintaining their normal structure were determined by the plasmolytic method. It was found that *Cladophora* sp. and *E. spiralis* were able to tolerate 2.6—32.1 and 2.6—39.8 atm. of osmotic pressure of sea water respectively. Both of them showed resistance to changes of lower osmotic pressure, of which the lowest limit was 2.6 atm., very close to that of

the sea water in the tide pools where these algae were found. The tolerance of *U. lactuca* and *E. intestinalis* to osmotic pressure changes was found to be from 14.3—48.4 atm. and 11.1—42.5 atm. respectively. Apparently, the ability of *U. lactuca* to tolerate higher osmotic pressures better than lower ones enabled it to extend its distribution to rocks subjected to long exposure to air. The paraphyses cells of the male conceptacles of *Sargassum Thunbergii* tolerated from 1.32—45.4 atm. of osmotic pressure very likely, it was this ability to tolerate wide ranges of osmotic changes that made possible the wide distribution of this *Sargassum*, markedly predominant in the tide pools of the intertidal zone.

(3) The contents of bound water of algal thalli were determined by the Dumonsky method. *U. lactuca* which distributed at the lower littoral zone contained 0.13—0.45% of bound water (mostly about 0.3%). The bound water contents of *S. Thunbergii* from the lower littoral zone were 0.61%, from the middle 0.62%, and from the upper littoral zone 1.00%, showing that samples from the highest position had the highest bound water content. A certain correlation appeared to exist between the bound water contents and the distribution of algae.

(4) Experiments were made to measure the photosynthesis and respiration of *U. lactuca* and of *S. Thunbergii* in artificial sea water. The results showed that photosynthesis of *U. lactuca* under light intensity both above (1,126 lux) and below (625 lux) the compensation point, and *S. Thunbergii* under the light intensity of 1,126 lux, attained maximum rates in the sea water of normal concentration, and that photosynthesis decreased in both diluted sea water and concentrated ones. The decrease was less in *Sargassum* than in *Ulva*.

Quantitative measurements of respiration of *U. lactuca* by determining the rate of oxygen consumption, and that of *S. Thunbergii* by determining the rate of oxygen consumption and that of carbon dioxide evolution were made, and all the results showed that the respirations were mere slightly affected by changes of osmotic pressure in artificial sea water.

The present work gives additional evidences that the osmotic physiological properties of various types of marine algae in intertidal zones were formed under their special ecological conditions, reflecting the characteristics of the environments in which they naturally occur.