

# 底栖海藻比较光合作用研究

## I. 潮间带绿藻光合作用特性和色素组成\*

曾呈奎 周百成 潘忠正

(中国科学院海洋研究所)

底栖海藻着生在海底的底质上。由于潮汐的作用,覆盖在它们上面的海水的深度也相应地不断变化,使它们经历着周而复始的被海水淹没和干出的过程。海水深度的变化不仅造成照射到海底的阳光的强度的变化,而且由于海水对不同波长的光的选择性衰减作用,还使光谱组成随深度而变化。光谱组成的变化又随海水的光学类型而异<sup>[6]</sup>。因此,生长在这种环境中的海藻的光合作用对光照条件的适应必然反映在光强适应和光质适应两个方面,呈现错综复杂的关系。

海藻所处的这种不同于陆生植物的特殊光照条件,早已引起人们的注意,不少学者研究过它们的光合作用同光强和光质的关系。当从理论上说明这种关系时,发生过光质适应理论和光强适应理论的争论<sup>[11]</sup>。近年来,不少学者根据新的理论和概念,采用新的技术,对这个复杂的问题继续进行着研究。Halldal<sup>[3]</sup>, Kageyama 等<sup>[7]</sup>, Ramus 等<sup>[13]</sup>, 以及 Yokohama<sup>[14,15]</sup>都报道了从不同角度进行研究的所得的结果。

绿藻的光合作用色素和叶绿体的亚微结构都同苔藓植物和维管束植物相似。它们是陆生植物的先驱。另一方面,潮间带是海洋和陆地之间的过渡地带。因此,研究潮间带绿藻的光合作用同光照条件的关系不仅对海藻的人工养殖有一定的参考价值,而且对研究植物从水体登上陆地的进化过程,了解在这种进化过程中光合作用特性和色素系统的变化是十分重要的。

在研究黄海西部沿岸的底栖海藻的光合作用同光照条件的关系时,我们首先从潮间带底栖绿藻着手,研究了它们的光合作用速度同光强的关系及其光合作用色素的组成。现将主要研究结果报道如下。

### 一、材料和方法

底栖海藻和海草采自青岛太平角、汇泉湾和鲁迅公园的潮间带。为了进行对比,还用野生刺槐和市售菠菜的叶子提取色素,进行测定。

海藻光合作用速度根据 Haxo 等<sup>[4]</sup>的原理测定。测定装置在以前所用的装置<sup>[1]</sup>的基础上作了改进。用 2AT 型溶氧仪的复膜电极代替裸露铂电极。藻体紧贴电极表面。氧电极室中注入经空气平衡过的海水。这个电极小室埋入恒温水套内,用 U8 型超级恒温

\* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第 531 号。本文承吴超元、张德瑞同志审阅,在工作中得到平仲良、费修綆、张峻甫、董美龄等同志的帮助,在此表示感谢。

本刊编辑部收到稿件日期: 1979 年 3 月 5 日。

水浴循环流水恒温。氧电极连接 883 型笔录式极谱仪, 自动记录海藻光合作用放氧的时间进程曲线。按 Haxo 等<sup>[4]</sup>的方法计算光合作用速度。测定时的水温为 20°C; 光源是 110 伏, 100 瓦钨丝灯; 用调节灯和电极上的藻体间距离改变光强 (用 ZD-S1B 型浅水照度计测定; 并用中国计量科学研究院标定的标准灯泡校准)。

用丙酮提取海藻、海草和陆生高等植物叶子的色素。用 PM-6 型分光光度计 (带宽 2 毫微米, 波长精度 0.5 毫微米) 测定叶绿素的含量和 80% 丙酮溶液的吸收光谱。叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量按 Arnon 公式计算。

## 二、结 果

用 12 种潮间带底栖绿藻测定光合作用速度同光强的关系。这 12 种绿藻包括 3 种石蓴: 孔石蓴 (*Ulva pertusa*)、长石蓴 (*U. linza*) 和花石蓴 (*U. conglobata*), 2 种浒苔: 肠浒苔 (*Enteromorpha intestinalis*) 和螺旋浒苔 (*E. spiralis*); 囊礁膜 (*Monostroma angicava*), 2 种羽藻: 藓羽藻 (*Bryopsis hypnoides*) 和羽藻 (*B. plumosa*), 2 种刚毛藻: 花刚毛藻 (*Cladophora fasciculata*) 和另一种刚毛藻 (*Cladophora* sp.), 松藻 (*Codium fragile*) 和软丝藻 (*Ulothrix flacca*)。根据曾呈奎等<sup>[2]</sup>关于海藻区系的研究结果, 孔石蓴、长石蓴、肠浒苔、囊礁膜、藓羽藻和松藻都是黄海西部沿岸海藻区系的优势种。因此, 对于这一地区的底栖绿藻, 这些测定结果有一定的代表性。

这 12 种潮间带底栖绿藻的光合作用速度和光强的关系用图 1—4 的光曲线表示。这些绿藻中, 孔石蓴的光饱和点最低, 约 14000 米烛左右 (图 1)。其余 11 种绿藻的光饱和点都在 20000 米烛以上。花石蓴的光饱和光强约为 25000 米烛而长石蓴和囊礁膜的光饱和光强约为 30000 米烛 (图 1, 2)。在测定的光强范围内 (40000 米烛或 32000 米烛) 肠浒苔、螺旋浒苔、花刚毛藻、刚毛藻接近光饱和, 松藻、羽藻和藓羽藻尚未达到光饱和。从光曲线的趋势看, 软丝藻的光饱和点可能最高 (图 2—4)。

除测定各种海藻的光曲线外, 还测定了各种海藻的色素的 80% 丙酮溶液的吸收光谱以及叶绿素 a 和 b 的比值。为进行比较, 同时测定了陆生双子叶植物刺槐 (*Robinia pseudoacacia*)、菠菜 (*Spinacia oleracea*) 和海洋单子叶植物大叶藻 (*Zostera marina*) 的 80% 丙酮溶液的吸收光谱以及叶绿素 a 和 b 的比值。图 5 就是这些高等植物色素溶液的吸收

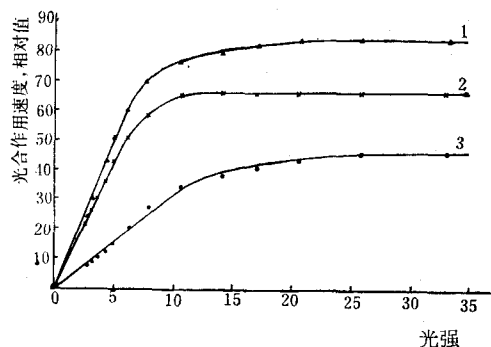


图 1 三种石蓴的光合作用速度同光强的关系

Fig. 1 The photosynthetic rates of 3 species of *Ulva* as a function of light intensity

1. 花石蓴 (*Ulva conglobata*); 2. 孔石蓴 (*U. pertusa*); 3. 长石蓴 (*U. linza*).

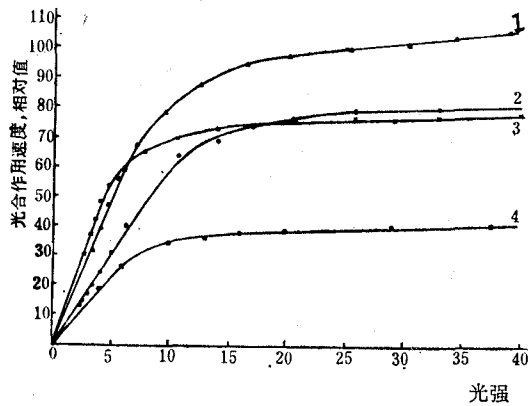


图2 软丝藻、肠浒苔、螺旋浒苔和囊礁膜的光合作用速度同光强的关系  
Fig. 2 The photosynthetic rates of 4 species of marine green algae as a function of light intensity

1. 软丝藻 (*Ulothrix flacca*); 2. 肠浒苔 (*Enteromorpha intestinalis*);  
3. 螺旋浒苔 (*E. spiralis*); 4. 囊礁膜 (*Monostroma angicava*)。

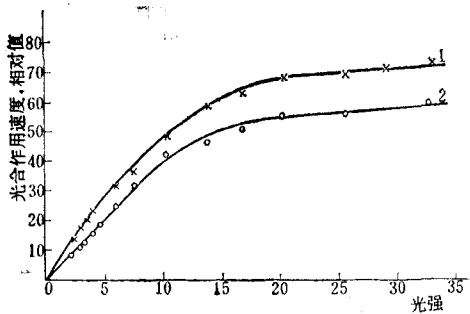


图3 两种羽藻的光合作用速度同光强的关系

Fig. 3 The photosynthetic rates of 2 species of *Bryopsis* as a function of light intensity

1. 蕨羽藻 (*Bryopsis hypnoides*);  
2. 羽藻 (*B. plumosa*)。

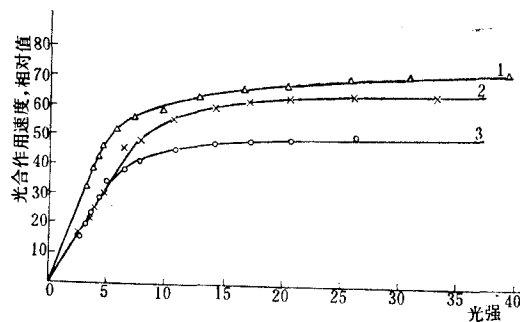


图4 松藻和两种刚毛藻的光合作用速度同光强的关系

Fig. 4 The photosynthetic rates of 3 species of marine green algae as a function of light intensity

1. 松藻 (*Codium fragile*); 2. 花刚毛藻 (*Cladophora fasciculata*); 3. 刚毛藻 (*Cladophora sp.*)。

光谱。12种海产绿藻的色素的80%丙酮溶液的吸收光谱有两种类型。孔石蓴、长石蓴、花石蓴、肠浒苔、螺旋浒苔、囊礁膜和软丝藻属于一种类型,松藻、花刚毛藻、刚毛藻、蕨羽藻和羽藻属于另一种类型,分别以孔石蓴和松藻为例,示于图6。

底栖绿藻的色素溶液的吸收光谱同高等植物有明显的区别。高等植物,无论是陆生的刺槐、菠菜或海产的大叶藻,吸收光谱的蓝光吸收峰(434毫微米)同其长波长侧的肩峰(455毫微米附近)的高度之差比较大。蓝光吸收峰的短波长一侧的肩峰都明显的高于长波长一侧的肩峰。红光吸收峰的短波长侧比较陡峭,645毫微米附近吸收较少。相反,海产底栖绿藻645毫微米附近吸收较少。蓝光吸收峰同455毫微米附近的肩峰之差较小。这个肩峰的高度同蓝光峰短波长侧的肩峰的高度相等或略低。因为663和434毫微米的峰分别是叶绿素a的红光吸收峰和蓝光吸收峰,645和455毫微米分别是叶绿素b的红光吸收峰和蓝光吸收峰的位置。所以,吸收光谱的上述差别说明海产绿藻的叶绿素b的相对含量比陆生和海产的高等植物中的含量都高。此外,在海产绿藻中,正如图6中

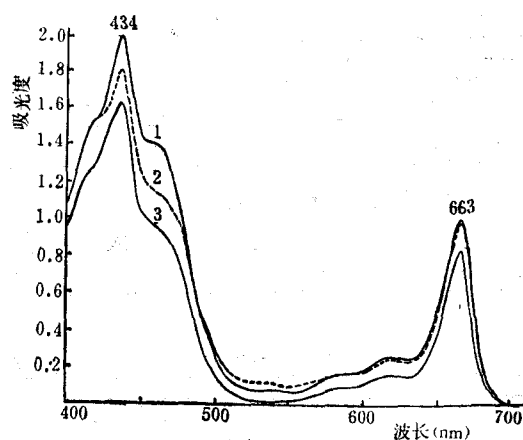


图 5 海洋和陆生高等植物的色素的 80% 丙酮溶液的吸收光谱

Fig. 5 Absorption spectra of the pigments of marine and land higher plants in 80% acetone

1. 大叶藻 (*Zostera marina*); 2. 刺槐 (*Robinia pseudoacacia*);  
3. 菠菜 (*Spinacia oleracea*).

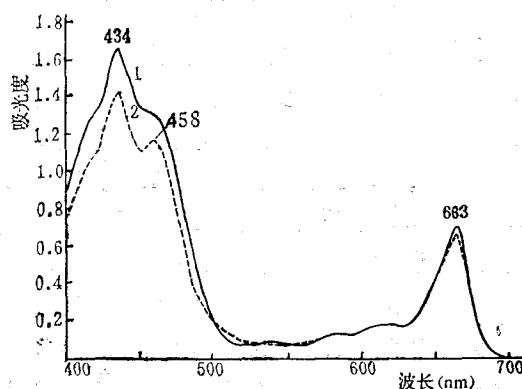


图 6 海藻的色素的 80% 丙酮溶液的吸收光谱

1. 孔石蓴 (*Ulva pertusa*); 2. 松藻 (*Codium fragile*).

的孔石蓴和松藻那样,吸收光谱有两种类型。管藻目的松藻、藓羽藻和刚毛藻目的刚毛藻都有一个明显的 458 毫微米吸收峰。石蓴目的绿藻同高等植物一样,没有 458 毫微米吸收峰,只有一个倾斜的肩峰。这个 458 毫微米吸收峰可能是因为管藻目和刚毛藻目含有特殊的管藻黄素以及叶绿素 b 含量较高的缘故。

用这些绿藻的色素的 80% 丙酮溶液测定,按 Arnon 公式计算叶绿素 a 和 b 的含量以及叶绿素 a 与 b 的比值。这一比值孔石蓴为 1.75,螺旋浒苔为 1.74,松藻为 1.48,藓羽藻为 1.44,都小于 2.00。海产高等植物大叶藻是 2.40,陆生高等植物刺槐是 3.02,都比海产绿藻的比值高。同吸收光谱一样,这些数据说明海产绿藻的叶绿素 b 的相对含量比陆生的和海产的高等植物都高。

### 三、讨 论

潮间带的底栖绿藻属于浅水藻类。这 12 种绿藻生长的地方,在满潮时,一般水深

1—3 米。软丝藻生长在高潮带石沼中,潮位最高。在退潮时,长在岩石上的藻类全部干出水面,石沼中的藻也接近水面。这时的光照条件几乎与陆生植物相同。在这 12 种绿藻中,孔石蓴的光饱和点最低,但也在 14000 米烛左右。其余各种绿藻的光饱和点都在 20000 米烛以上。其中孔石蓴的光曲线同 Yokohama<sup>[14]</sup>的结果相近,松藻的光曲线同 Ramus 等<sup>[13]</sup>的结果相近。其它海藻虽然因物种不同,无法直接比较。但是,我们的结果和 Yokohama<sup>[14]</sup>、King 等<sup>[9]</sup>以及 Ramus 等<sup>[13]</sup>的结果都说明大部分潮间带的底栖绿藻都属于适应高光强的类型。它们的光合作用的光饱和点都比较高。这同那里的阳光较强是相适应的。

管藻目的绿藻含有管藻黄素,这是和其它绿藻不同之处。根据近年来的研究结果,这种色素可能不是管藻目所特有的。Yokohama<sup>[14]</sup>对活体吸收光谱的测定和 Ikemori 等<sup>[5]</sup>的纸层析结果都已证明深水的石蓴目绿藻日本石蓴 (*Ulva japonica*) 也有管藻黄素。除此以外,绿藻的光合作用色素的种类和裸藻、轮藻以及陆生植物都是相同的。这些植物都含有叶绿素 a 和 b,属于同一条进化途径。

值得注意的是在这一条进化途径中,光合色素的种类虽然是相同的,但叶绿素 a 和 b 的比例却不是一成不变的。Willstätter 等和 Seybid 等都发现海产绿藻的叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值比陆生植物低(见 Rabinowitch<sup>[11]</sup>)。近年来,Keast 等<sup>[8]</sup>、Ogawa 等<sup>[10]</sup>、Ramus 等<sup>[13]</sup>以及 Yokohama<sup>[14]</sup>的研究结果都进一步证实了这一发现。虽然由于所用的材料、溶剂、计算公式不同,各人所得的数据之间略有差别,但是都说明海产绿藻的叶绿素 a 和 b 的比值确实是低的。例如孔石蓴,我们测得的比值为 1.75, Yokohama<sup>[14]</sup>测得的为 1.5。我们测得松藻的比值为 1.48, Ogawa 等<sup>[10]</sup>测得的为 2.0,而 Ramus 等<sup>[13]</sup>测得的又为 1.51—1.54。海产高等植物大叶藻,我们测得的比值为 2.40, Ogawa 等<sup>[10]</sup>测得的为 2.8。陆生高等植物,我们和 Ogawa 等<sup>[10]</sup>所测得的比值都是 3.0 左右。因此,在这一条进化途径中,可以分为叶绿素 a 和叶绿素 b 的比值为 2.0 和 3.0 两种类型。海产绿藻属于前一种类型,海产和陆生高等植物属于后一种类型。Ogawa 等<sup>[10]</sup>指出,这种差别主要是由于光系统 II 中的两种色素的比例的差别造成的。海产绿藻的光系统 II 的叶绿素 b 的含量比高等植物高。因此,我们认为在这条进化途径中,光系统 II 可能有两种类型,叶绿素 b 含量高的是—种原始类型,叶绿素 b 含量低的是一种进化程度较高的类型。

Rabinowitch<sup>[11]</sup>在评述早期的发现时,根据海藻的叶绿素 b 的相对含量较高等特点,将海产绿藻归入“阴生植物”类。但是,根据上述结果,潮间带的底栖绿藻的叶绿素 b 的含量虽高,仍适应高光强。另一方面,虽然大叶藻生长的环境同这些底栖绿藻相似,甚至比这些绿藻长得更深,但仍保持着叶绿素 b 含量低的特点。由此可见,这种叶绿素 a 和 b 的比值的差别,可能是长期进化的结果。为了检验这是否是普遍的规律,还需要对更多的藻类和陆生植物进行比较测定。如果事实上确实如此,那么不仅说明在进化过程中海产绿藻的光合色素的组成,特别是光系统 II 的集光色素的组成同高等植物有明显的差别,而且进一步说明象大叶藻这样的现代海洋中的高等植物不是在海洋中起源的,而是从陆地重返海洋,终于成为海洋中的高等植物。

## 参 考 文 献

- [1] 周百成, 1966. 海藻光合作用研究的极谱测定法. 海洋与湖沼 8 (1): 38—42.
- [2] 曾呈奎、张峻甫, 1962. 黄海西部沿岸海藻区系的分析研究. I. 区系的温度性质. 海洋与湖沼 4 (1—2): 49—59.
- [3] Halldal, P., 1973. Accessory pigments and enhancement. In Primary molecular events in photobiology. Elsevier Sci. Pub. Co., Amsterdam, London and New York.
- [4] Haxo, F. T. and L. R. Blinks, 1950. Photosynthetic action spectra of marine algae. *J. Gen. Physiol.* 33(4): 389—422.
- [5] Ikemori, M. and S. Arasaki, 1977. Photosynthetic pigments in marine algae. I. Two-dimensional paper chromatographic separation of chlorophylls and carotenoids from green algae and sea grasses. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 25(2): 58—66.
- [6] Jerlov, N. G., 1968. Optical oceanography. Elsevier Oceanography Series 5. Elsevier Sci. Pub. Co., Amsterdam, London and New York.
- [7] Kageyama, A. and Y. Yokohama, 1974. Photosynthetic properties of marine benthic brown algae from different depths in coastal area. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 22(4): 119—123.
- [8] Keast, J. F. and B. R. Grant, 1976. Chlorophyll A:B ratios in some siphonous green algae in relation to species and environment. *J. Phycol.* 12(3): 328—331.
- [9] King, R. J. and W. Schramm, 1976. Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Marine Biology* 37(3): 215—222.
- [10] Ogawa, T., Nakamura, K. and K. Shibata, 1975. Chlorophyll composition in the two photosystems of marine green algae. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)* 49: 37—48.
- [11] Rabinowitch, E. L., 1945. Photosynthesis and related processes. Interscience, New York. Vol. 1.
- [12] ———, 1951. Photosynthesis and related processes. Interscience, New York. Vol. 2. Part 1.
- [13] Ramus, J., Beale, S. L., Mauzerall, D. and K. L. Howard, 1976. Changes in photosynthetic pigment concentration in seaweeds as a function of water depth. *Marine Biology* 37(3): 223—230.
- [14] Yokohama, Y., 1973a. Photosynthetic properties of marine benthic green algae from different depths in the coastal area. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 21(2): 70—75.
- [15] ———, 1973b. Photosynthetic properties of marine benthic red algae from different depths in coastal area. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 21(4): 119—124.

## COMPARATIVE PHOTOSYNTHETIC STUDIES ON BENTHIC SEAWEEDS

### I. PHOTOSYNTHETIC PROPERTIES AND PIGMENT COMPOSITION OF INTER-TIDAL GREEN ALGAE\*

Zeng Chengkui (C. K. Tseng), Zhou Baicheng and Pan Zhongzheng

(Institute of Oceanology, Academia Sinica)

#### Abstract

Twelve intertidal marine benthic green algae, including *Ulva pertusa*, *U. linza*, *U. conglobata*, *Enteromorpha intestinalis*, *E. spiralis*, *Monostroma angicava*, *Bryopsis hypnoides*, *B. plumosa*, *Codium fragile*, *Cladophora* sp., *C. fasciculata* and *Ulothrix flacca* were employed in the present studies. The effect of light intensity on photosynthetic rates of these marine benthic green algae were measured by continuously recording oxygen electrode system. The photosynthetic rate of the green alga *Ulva pertusa* saturated approximately at 14000 Lux, while those of the other species were beyond 20000 Lux. The resulting photosynthetic light curves (Figs. 1—4) indicated that all the species under investigation have relatively high saturation levels.

Absorption spectra of the pigments in 80% acetone and the chlorophyll a/b ratio of intertidal benthic green algae were measured. A marine seed plant, *Zostera marina* and two other species of land seed plants *Robinia pseudoacacia* and *Spinacia oleracea* were measured similarly for comparison. The thalli of marine green algae were found to be different from higher plant leaves in the absorption bands of chlorophyll b relative in height to those of chlorophyll a (Fig. 5 and Fig. 6). The a/b ratios found for *Ulva pertusa*, *Enteromorpha spiralis*, *Codium fragile* and *Bryopsis hypnoides* were respectively 1.75, 1.74, 1.48 and 1.44 which are appreciably different from the ratios obtained for *Zostera marina* and *Robinia pseudoacacia*, being 2.40 and 3.02 respectively. Adaptation to higher light intensity and the lower a/b ratio are characteristic of the intertidal benthic green algae and seem to be of significance in the evolution of photosynthetic organisms.

\* Contribution No. 531 from the Institute of Oceanology, Academia Sinica.