

# 胶州湾冬季浮游植物光合作用特征原位研究\*

李俊磊<sup>1,2</sup> 孙晓霞<sup>1①</sup>

(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)

**提要** 目前关于中国近海浮游植物光合作用特征的研究较少,尤其是海洋浮游藻类冬季光合生理生态方面的研究少见报道。本实验利用浮游植物荧光仪 Phyto-PAM 测量了胶州湾浮游植物最大光化学量子产量、快速光曲线、光化学淬灭以及非光化学淬灭,通过显微镜镜检获得浮游植物群落结构组成与丰度结果,结合相应的环境因子,对胶州湾冬季浮游植物进行了原位光合作用特征研究。结果表明:调查期间胶州湾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,光能利用效率大部分处于 0.2—0.3 之间,快速光曲线十分典型,当光强超过  $1000\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$  后依然能保持较好的光合活性,光化学淬灭值较高;当光强超过  $1500\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$  后,相对电子传递速率开始下降,实际光量子收益达到最低,非光化学淬灭升高,此时海洋浮游植物将光合机构吸收的过量光能以热能的形式耗散掉,有效地保护了胶州湾浮游植物的光合器官不因高光强的照射而受到损伤。冬季大部分时期胶州湾浮游植物丰度极低,但是湾内浮游植物具有较强的光合活性,加上相对稳定的水文、生物等环境以及较丰富的营养盐和相对有利的营养盐结构,是推动冬季浮游植物高峰期出现的关键生理生态因素。

**关键词** 胶州湾; 浮游植物; 群落结构; 光合活性; 营养盐

**中图分类号** Q178.1 **doi:** 10.11693/hyhz20130400013

浮游植物是海洋生态系统中最主要的初级生产者,是食物链的基础环节,其全球生产力约占全球总初级生产力的 45%(Field *et al.*, 1998)。为充分了解海洋生态系统,需要对浮游植物生物量和初级生产力进行详细研究,而浮游植物光合能力和光合生理生态特征的时空分布与变化对于了解海洋生态系统初级生产与物质循环以及浮游植物种群动力学具有重要意义。

浮游植物的生长繁殖受到自身生物学特性和周围生态因子如光照、温度、盐度、营养盐的共同影响(Lalli *et al.*, 1993)。光合作用是浮游植物初级生产中最关键的过程,光合活性的高低对初级生产以及浮游植物的生长潜力、群落组成以及种群演替有重要影响,生活在不同海区的不同浮游植物具有不同的光合作用特征:在高营养盐低叶绿素海域(HNLC),浮

游植物的最大光化学量子产量很低,但是在该海域进行铁“施肥”实验后,浮游植物的光合作用能力明显增强(Kolber *et al.*, 1994; Boyd *et al.*, 2000);生活在北极海区的冰藻可以在极低的光照下达到光饱和(McMinn *et al.*, 2004);而热带和亚热带海区的硅藻必须在高光照下才能达到较高的光合效率(王小冬等, 2012),这是因为他们形成了很好的耐强光能力和光保护能力;生活在近海和大洋的硅藻也被证实具有不同的光合作用机制,近岸铁丰富环境下的硅藻到了大洋铁贫瘠的环境中,通过光系统 I(PSI)活性的成倍降低和细胞色素  $b_6f$  的浓度来调节并减少其快速补光能力,通过改变光合策略来适应新环境(例如铁贫瘠环境),深刻地影响了海洋浮游植物的分布与进化(Strzepek *et al.*, 2004)。不同海区浮游植物的不同光合特性对于这些藻类适应生活环境具有重要的意义。

\* 国家重点基础研究发展计划(973)项目, 2011CB403603 号; 中国科学院战略性先导科技专项, XDA05030401 号; 国家海洋公益性行业科研专项, 201005014 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: 2013-04-03, 收修改稿日期: 2013-04-26

浮游植物吸收的光能有三个走向: 进行光合驱动产生氧气并制造有机物; 以热能的形式耗散; 将所吸收的光能重新发射出来形成叶绿素荧光(Papageorgiou *et al.*, 2007)。这三个过程具有竞争关系, 任何一个效率的增加都能造成另外两个产量的下降。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光合作用机理尤其是光系统 (PS) 功能(Schreiber *et al.*, 1995) 以及不同生态因子对光合作用的影响机制(Bolhar-Nordenkamp *et al.*, 1989)。浮游植物是海洋食物网中低营养阶层的主体, 对外界环境异常敏感, 对抑制光合作用的环境因子都能够做出快速、准确的反应。最大光化学量子产量  $F_v/F_m$  常被用作反映各种外界胁迫条件对藻类光合作用的影响指标(Häder, 1998),  $F_v/F_m$  通常情况下是一个稳定值, 藻类约为 0.65(Kolber *et al.*, 1988), 但是当植物体受到胁迫时则明显下降。通过对大西洋热带海域调查发现, 富营养盐水域浮游植物的  $F_v/F_m$  大于贫营养盐水域(Babin *et al.*, 1996)。快速光曲线、光化学淬灭以及非光化学淬灭等参数也可以很好地反映浮游植物的“生长潜能”, 将浮游植物种群生物量的变化和不同类群光合作用潜力的变化与其它生态因子参数相结合, 可以很好地解释藻类群落变化甚至进行早期的藻华预警。在海洋浮游植物生理生态学研究, 利用叶绿素荧光技术分析水体中不同藻类群落结构组成和环境因子对藻类光合作用的影响, 很好地促进了水体初级生产力的预测、藻华暴发的检测和藻类光合机制的研究(Strzepek *et al.*, 2004; Jakob *et al.*, 2005; Napoléon *et al.*, 2012)。

胶州湾是一个半封闭的浅水海湾, 属暖温带季风型气候, 四周有高度密集的沿湾产业区, 湾内用于海港建设和发展贝类、藻类养殖。近几十年来, 胶州湾海洋生态系统受人类活动和海洋开发活动影响巨大(郭玉洁等, 1992), 浮游植物群落结构也发生了较大变化(吴玉霖等, 2005)。许多学者对胶州湾浮游植物初级生产和群落结构组成与变化做过系统研究, 研究显示, 12 月和次年 1 月胶州湾叶绿素浓度和初级生产力处于较低水平, 浮游植物生物量通常也处于一年中的最低值, 但 2 月份是浮游植物生物量的高峰期(刘东艳等, 2002; 孙松等, 2005; 李艳等, 2006; 范文锋, 2007), 这是湾内浮游植物光合作用在温度、营养盐、光照等多种生态因子综合影响下动态响应的结果。本研究以胶州湾为研究对象, 采用活体叶绿素荧光技术来检测胶州湾浮游植物的光合作用状态, 结合相

关环境因子, 分析浮游植物结构组成和变化与光合作用特征的关系, 结合世界其他海区浮游植物群落对当地生存环境的光适应机制研究案例, 探讨浮游植物光合机制与其生境和生态位选择的内在联系, 为胶州湾及近海生态系统的研究与管理提供重要科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 采样

具体采样时间为 2012 年 12 月 12 日和 12 月 13 日, 胶州湾调查水域共布设 10 个采样站位(图 1), 采用 ULM-500 光量子仪(Walz, Germany)测量表层光强。采用 Niskin 采水器采集表层水, 注入 50mL 塑料离心管用于光合作用现场测定; 取 1000mL 水样加入 Logul's 试剂固定用于浮游植物种类鉴定和计数; 取 500mL 水样用 GF/F 滤膜过滤, 存放于低温冰箱中 ( $-20^{\circ}\text{C}$ ) 冷冻保存用于测定表层叶绿素 *a* 浓度。采用 CTD(SBE25-02)测定表层水温度、盐度。

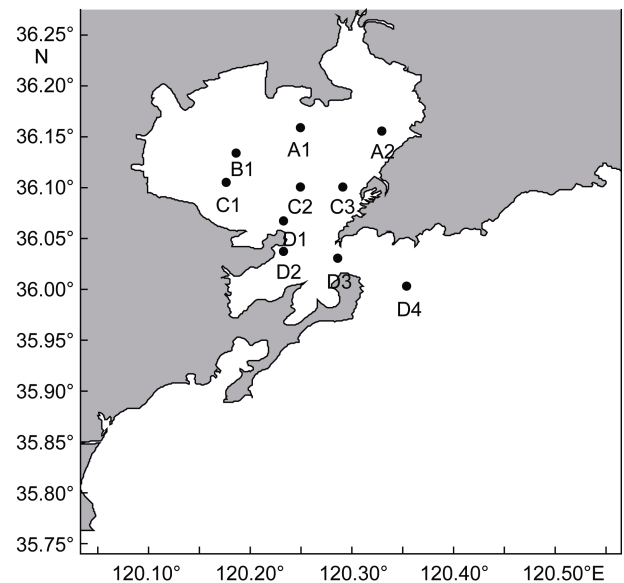


图 1 胶州湾调查站位图

Fig.1 Sampling stations in the Jiaozhou Bay

### 1.2 光合活性原位测定

主要光合作用参数通过 Phyto-PAM(Walz, Effeltrich, Germany)测定, 控制软件为 Phytowin2.13(Walz)。本次调查采用实验室培养的中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)作为硅藻参考光谱, 绿藻和蓝藻采用系统配置参照, 校零采用  $0.2\mu\text{m}$  滤器过滤的相应水样。为保证原位环境因子一致, 进行现场测量, 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。快速光曲线拟合采用 Platt 等(1980)的公式:

$$P = P_m \left(1 - e^{-\alpha \times \text{PAR}/P_m}\right) e^{-\beta \times \text{PAR}/P_m}$$

式中  $P$  代表光合速率, 即相对电子传递速率 (rETR);  $P_m$  代表无光抑制时的最大潜在相对电子传递速率 (rETR<sub>max</sub>);  $\alpha$  是  $P-I$  曲线的初始斜率, 反映了光能利用效率;  $\beta$  是光抑制参数;  $P_m$  与  $\alpha$  的比值为半饱和光强  $I_k$ 。所测得的其他荧光值经以下公式计算得到不同光强下的实际光化学量子产量  $\Phi_{\text{PS}}$ 、光化学淬灭 (qP) 和非光化学淬灭 (NPQ) (Bilger *et al.*, 1990):

$$\Phi_{\text{PS}} = (F_m' - F_t) / F_m'$$

$$\text{qP} = (F_m' - F_t) / (F_m' - F_0)$$

$$\text{NPQ} = (F_m - F_m') / F_m'$$

其中  $F_m'$  是某一光照强度下的稳定最大荧光值,  $F_t$  是浮游植物在稳定态时的荧光值。

### 1.3 浮游植物物种鉴定与生态因子测定

采集的浮游植物样品于 50mL 沉降器 (Hydro-Bios, Germany) 沉降 24h 后使用 Olympus IX51 倒置显微镜进行计数分类, 每站样品计数三次。叶绿素样品置于 90% 丙酮萃取 12—24h 后, 使用 Turner-Designs-Model 10 荧光计测定叶绿素  $a$  含量。营养盐含量通过连续流动分析仪 (QuAatro, Germany) 测定。

## 2 结果

### 2.1 胶州湾采样时的环境因子参数

12 月份胶州湾采样各站位表层环境因子主要有: 温度、盐度、光照、硝酸盐氮 ( $\text{NO}_3^-$ -N)、亚硝酸盐氮 ( $\text{NO}_2^-$ -N)、铵氮 ( $\text{NH}_4^+$ -N)、磷酸盐 ( $\text{PO}_4^{3-}$ -P)、硅酸盐 ( $\text{SiO}_3^{2-}$ -Si)、叶绿素  $a$  (chl  $a$ )。采样两天天气状况晴, 光照充足, 海面风浪较小。各项参数具体结果如见表 1。

表 1 胶州湾调查站位温盐、光照、营养盐、叶绿素  $a$

Tab.1 Measurements of water temperature, salinity, irradiance, nutrients, and chlorophyll  $a$  in the bay stations

站位	温度 (°C)	盐度	光照 ( $\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ )	硝酸盐 ( $\mu\text{mol}/\text{L}$ )	亚硝酸盐 ( $\mu\text{mol}/\text{L}$ )	铵氮 ( $\mu\text{mol}/\text{L}$ )	磷酸盐 ( $\mu\text{mol}/\text{L}$ )	硅酸盐 ( $\mu\text{mol}/\text{L}$ )	叶绿素 $a$ ( $\text{mg}/\text{m}^3$ )
A1	3.586	30.749	213.5	19.052	2.714	9.45	0.968	9.543	0.59
A2	3.348	29.678	189.7	80.027	6.794	43.01	2.318	26.881	0.69
B1	4.333	30.816	342.1	11.082	2.084	1.196	0.993	5.827	0.22
C1	1.141	29.569	262.2	47.406	4.757	2.496	0.7	9.309	0.37
C2	8.263	30.795	281.7	11.793	2.018	3.397	0.632	6.016	0.43
C3	4.743	30.428	130.4	44.401	5.065	20.153	1.296	17.85	0.6
D1	8.692	30.795	457.9	11.053	1.854	2.887	0.768	5.77	0.34
D2	8.445	30.81	699.6	12.794	2.29	2.271	0.723	6.76	0.53
D3	8.895	30.839	574.9	8.765	1.736	4.109	0.871	5.17	0.32
D4	9.272	30.86	644.3	6.344	1.186	1.375	0.468	3.98	0.59

### 2.2 浮游植物群落结构组成、分布及丰度

为了解胶州湾表层浮游植物群落结构组成、分布及丰度, 采用了显微镜镜检法对水样进行了分析。结果表明, 处于冬季初期的 12 月份, 胶州湾浮游植物丰度较低, 以硅藻为优势物种, 甲藻、金藻偶尔出现, 数量极少 (表 2)。其中, A2、B1、C1、C3 站丰度相对较高, 细胞数量在  $10 \times 10^4 \text{cell}/\text{m}^3$  以上, C1 站最高, 达  $25.48 \times 10^4 \text{cell}/\text{m}^3$ , 其他站位丰度很低, 浮游植物丰度的低值也导致叶绿素浓度的低值。中肋骨条藻 (*Skeletonema costatum*) 是 A2、B1、C1、C3、D2、D3 站的优势种, 其细胞数量占总细胞数量的 50% 以上; 加拉星杆藻 (*Asteronella kariana*) 和奇异

菱形藻 (*Nitzschia paradoxa* Gmelin) 在大部分站位的藻类组成中丰度也较高, 而且这两种藻分别是 C2、D1、D4 站的优势种。值得一提的是, 在个别站位, 裸藻的出现频率较高, 甚至成为 A1 站的优势种 (图 2)。12 月胶州湾表层浮游植物叶绿素  $a$  含量和浮游植物丰度都处于一个较低值, 其空间分布见图 3、图 4。

### 2.3 胶州湾 12 月份浮游植物光合作用测定结果

2.3.1 各站位 PSII 的最大光化学量子产量  $F_v/F_m$  各站位 PSII 的最大光化学量子产量  $F_v/F_m$  都处于较高值, A2 站最高达到 0.8, C1 站最低为 0.59, 其他各站保持在 0.69 左右 (图 5)。

表 2 12 月胶州湾表层浮游植物群落结构组成  
Tab.2 Species composition of phytoplankton in the Jiaozhou Bay

藻类名称	
硅藻门	中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cleve
	优美旭氏藻 <i>Schroederella delicatula</i>
	具槽帕拉藻 <i>Paralia sulcata</i> (Ehr.) Cleve
	柔弱根管藻 <i>Rhizosolenia delicatula</i> Cleve
	刚毛根管藻 <i>Rhizosolenia setigera</i> Brightwell
	中华盒形藻 <i>Biddulpha sinensis</i> Greville
	布氏双尾藻 <i>Ditylum brightwelli</i> (West) Grunow
	圆海链藻 <i>Thalassiosira rotula</i> Meunier
	海链藻 <i>Thalassiosira</i> sp.
	念珠直链藻 <i>Melosira moniliformis</i>
	密联角毛藻 <i>Chaetoceros densus</i> Cleve
	角毛藻 <i>C.</i> sp.
	奇异菱形藻 <i>Nitzschia paradoxa</i> Gmelin
	洛氏菱形藻 <i>N. lorenziana</i> Grunow
	新月菱形藻 <i>N. closterium</i> W. Smith
	菱形藻 <i>N.</i> sp.
	尖刺拟菱形藻 <i>Pseudonitzschia pungens</i>
	格氏圆筛藻 <i>Coscinodiscus granii</i>
	圆筛藻 <i>Coscinodiscus</i> sp.
	小环藻 <i>Cyclotella</i> sp.
	加拉星杆藻 <i>Asteronella kariana</i> Grunow
	针杆藻 <i>Synedra</i> sp.
	蜂腰双壁藻 <i>Diploneis bombus</i> Ehrenberg
	翼茧形藻 <i>Amphiprora alata</i> (Ehr.) Kuetzing
	羽纹藻 <i>Pinnularia</i> sp.
	曲舟藻 <i>Pleurosigma</i> sp.
甲藻门	梭角藻 <i>Ceratium fusus</i> (Ehrenberg) Dujardin
	海洋原甲藻 <i>Prorocentrum micans</i> Ehrenb
裸藻门	裸藻 <i>Euglena</i> sp.
金藻门	小等刺硅鞭藻 <i>Dictyocha fibula</i> Ehrenberg

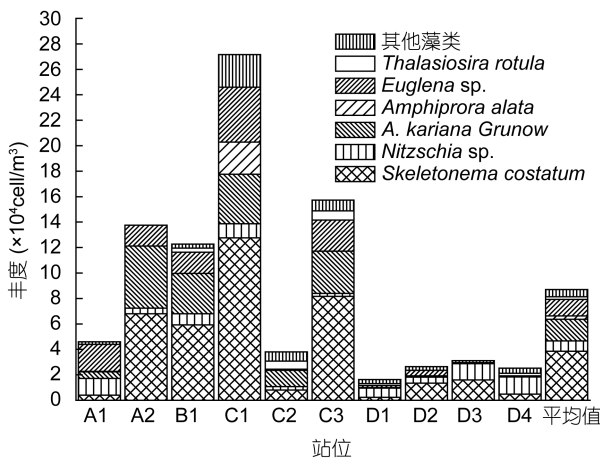


图 2 浮游植物群落结构组成、分布及丰度

Fig.2 Phytoplankton community structure, distribution, and abundance

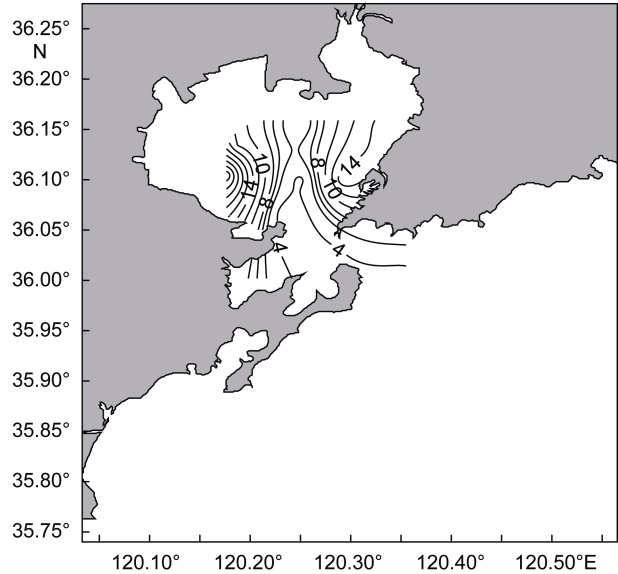


图 3 各站位表层浮游植物丰度空间分布图

Fig.3 Horizontal distribution of phytoplankton  
图中等值线单位  $\times 10^4$  cell/m<sup>3</sup>

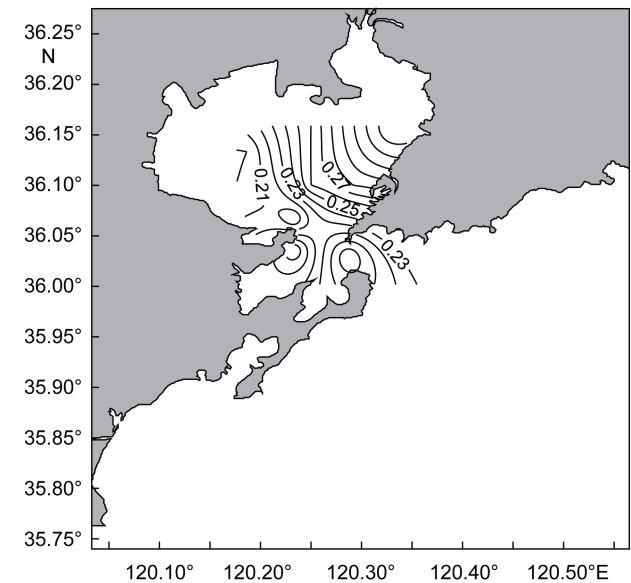


图 4 各站位表层叶绿素 a 空间分布图

Fig.4 Horizontal distribution of concentration of chlorophyll a  
图中等值线单位 mg/m<sup>3</sup>

2.3.2 快速光曲线 RLC 从图 6 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( $rETR_{\text{max}}$ ), 当光强超过  $1500\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ 后, 相对电子传递速率开始下降。

快速光曲线系数见表 3, 光能利用效率( $\alpha$ )大部分处于 0.2—0.3 之间, A2 站最高, 达到 0.33;  $rETR_{\text{max}}$  大

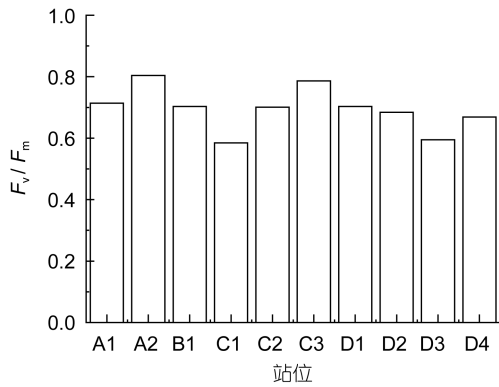


图5 浮游植物最大光化学量子产量

Fig.5 The maximum quantum yield of phytoplankton

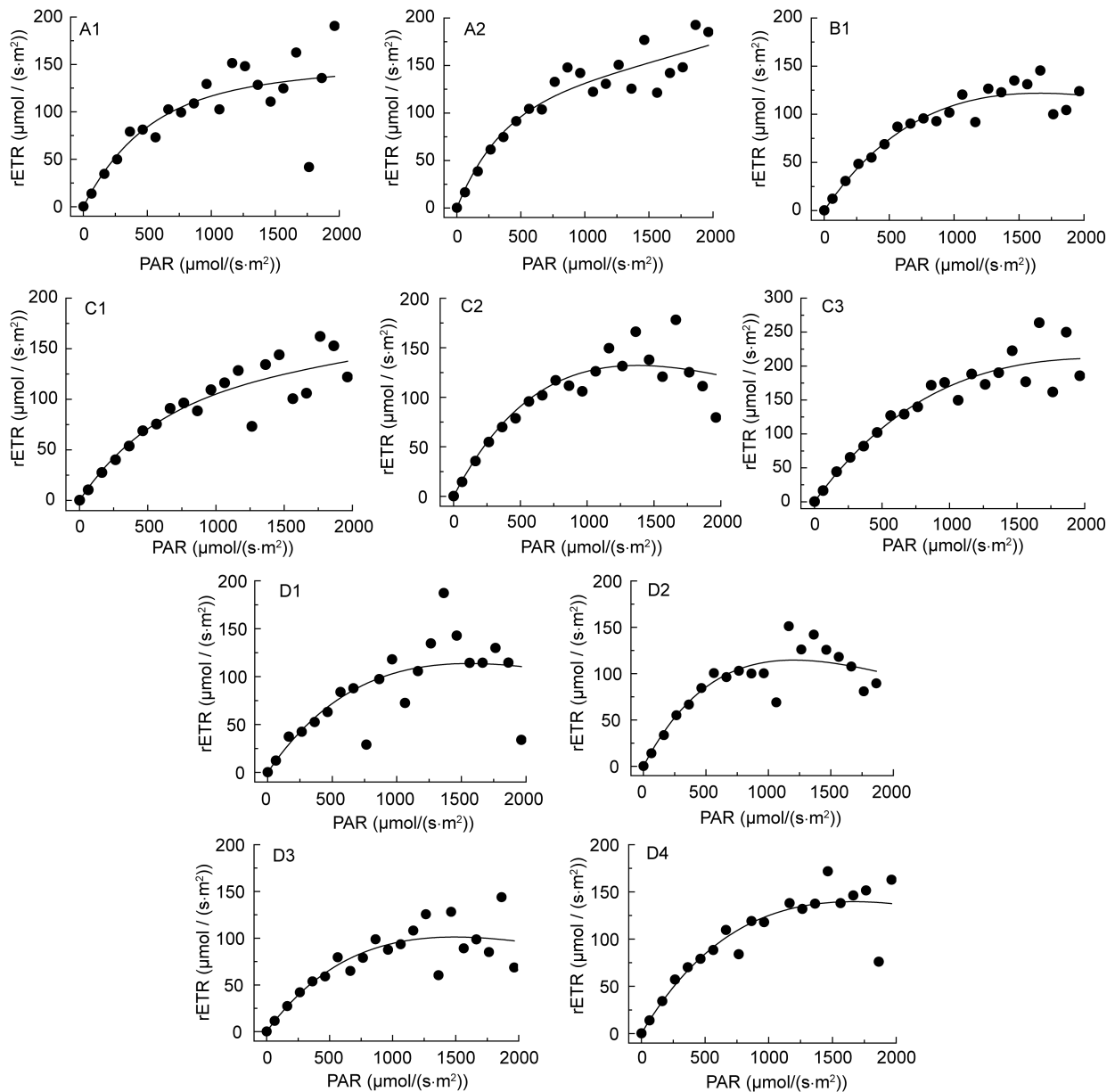


图6 浮游植物快速光曲线

Fig.6 The rapid light curves of phytoplankton

部分站位在 100—150 之间, C3 站最高, 达到 211.4; 半饱和光强( $I_k$ )均值为  $537.30\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ , 最低值出现在 A2 站, 最高值出现在 C3 站。

**2.3.3 实际光化学量子产量  $\Phi_{PS}$**  从图 8 可以看出, 各站位浮游植物  $\Phi_{PS}$  随着光强提高显著降低, 当光照强度从  $0\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$  增大到  $2000\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ ,  $\Phi_{PS}$  从最大光化学量子产量  $F_v/F_m$  逐渐趋近于 0, 这表示用于 PS 光化学的能量占 PS 天线系统吸收的总光能的比例越来越低, 从而保证光和系统不因吸收过量光能而受到损伤。

**2.3.4 非光化学淬灭 NPQ** 从图 9 可以看出, 各

表 3 浮游植物快速光曲线系数

Tab.3 The photosynthetic parameters obtained from the rapid light curves

站位	初始斜率( $\alpha$ )	rETR <sub>max</sub> ( $\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ )	$I_k$ ( $\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ )
A1	0.26	126.61	478.81
A2	0.33	109.52	327.25
B1	0.2	121.9	609.2
C1	0.2	108.92	544.6
C2	0.26	132.2	508.46
C3	0.28	211.4	755
D1	0.2	113.7	568.5
D2	0.26	114.6	440.77
D3	0.19	101.3	533.16
D4	0.23	139.6	606.96

站位浮游植物 NPQ 值随着光照强度的提高而增强,这表明样品中的海洋浮游植物将光合机构吸收的过量光能以热能的形式耗散掉,有效地保护了海洋浮游植物的光合器官不因高光强的照射而受到损伤。

**2.3.5 光化学淬灭 qP** qP 代表可变叶绿素荧光的光化学淬灭,即开放的反应中心捕获的激发能被转化为化学能而导致的荧光淬灭。qP 越大,PSII 反应中心的开放程度越大,电子传递活性也越大(Kooten *et al.*, 1990)。0 $\leq$ qP $<$ 1,除了 C3 与 D4 数值异常超过 1 以外(图中未给出),其余各站位的 qP 值均随着光照强度的增强而减弱,此趋势与 NPQ 值正好相反,这

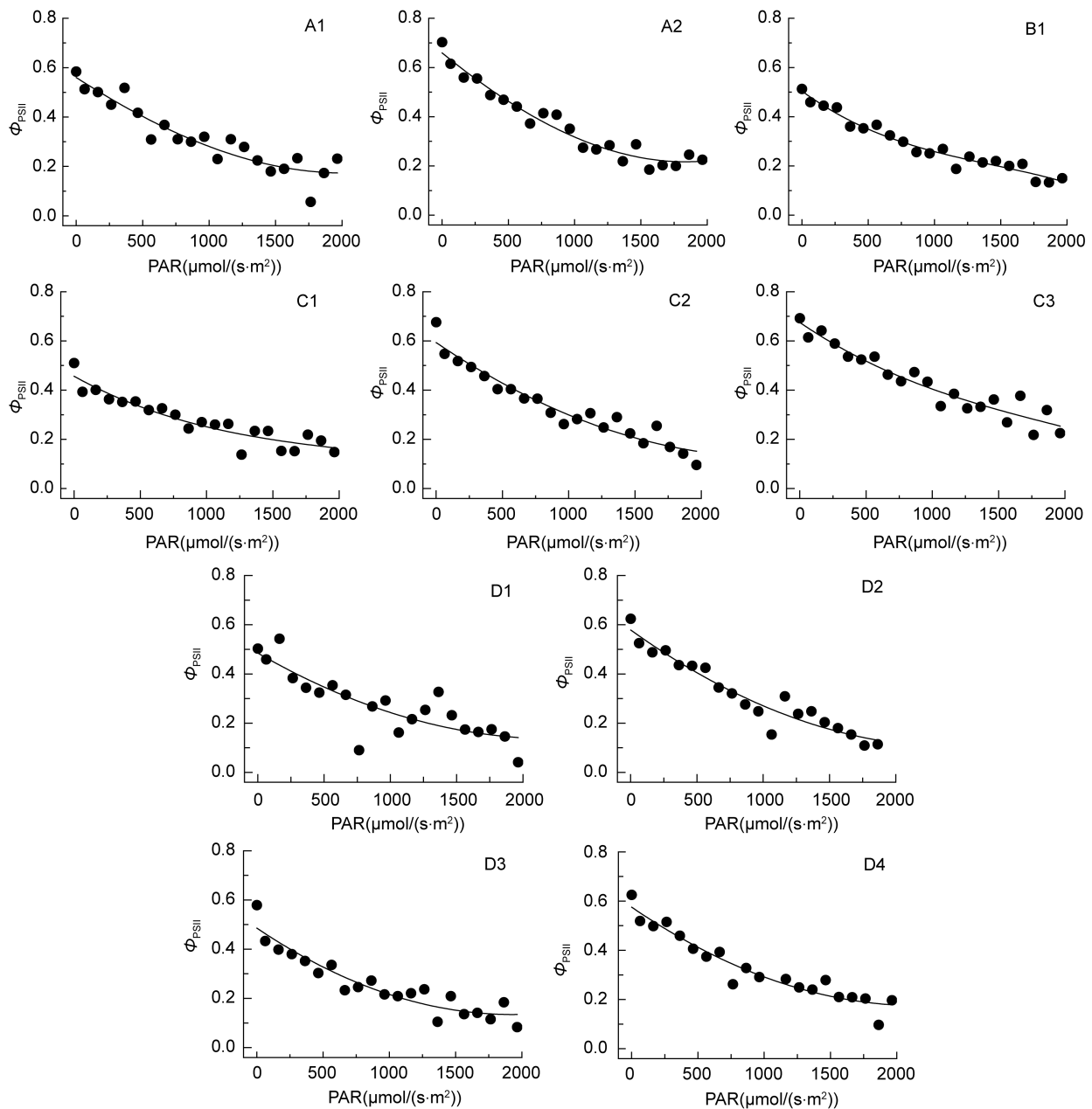


图 7 浮游植物实际光化学量子产量

Fig.7 The actual photochemical efficiency of PSII in the light

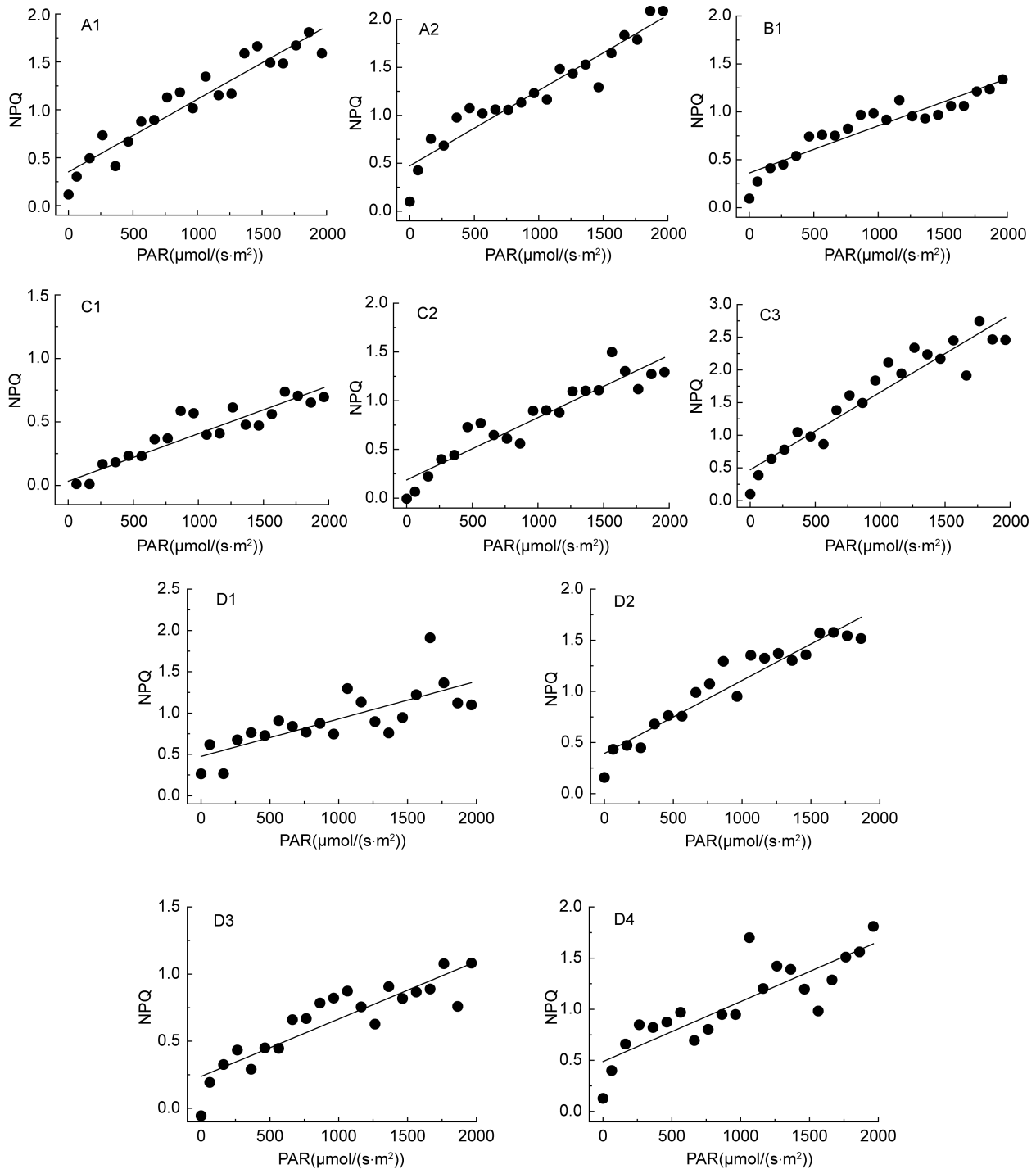


图 8 浮游植物非光化学淬灭

Fig.8 Non-photochemical quenching of phytoplankton

表明弱光照阶段, 浮游植物  $qP$  较高, 随着光照增强, 海洋浮游植物进行光化学反应的能力逐渐减弱, PS 电子传递活性逐渐降低, 所吸收的光能更多的用于热耗散, 从而保护光合系统不受损伤(图 10)。

### 3 讨论

近二十年来, 国外学者对世界许多海区的浮游

植物光合作用特征做过研究, 最大光化学量子产量  $F_v/F_m$  是研究中最常用和最具有代表性的一个光合活性指标, 它不仅能够反映各种外界环境因子对藻类光合作用的影响, 还有助于阐述浮游植物群落对某种生存环境的光适应机制。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(Cermeno *et al.*, 2005)。通常情况下, 在适宜浮游植物生长的高营养盐

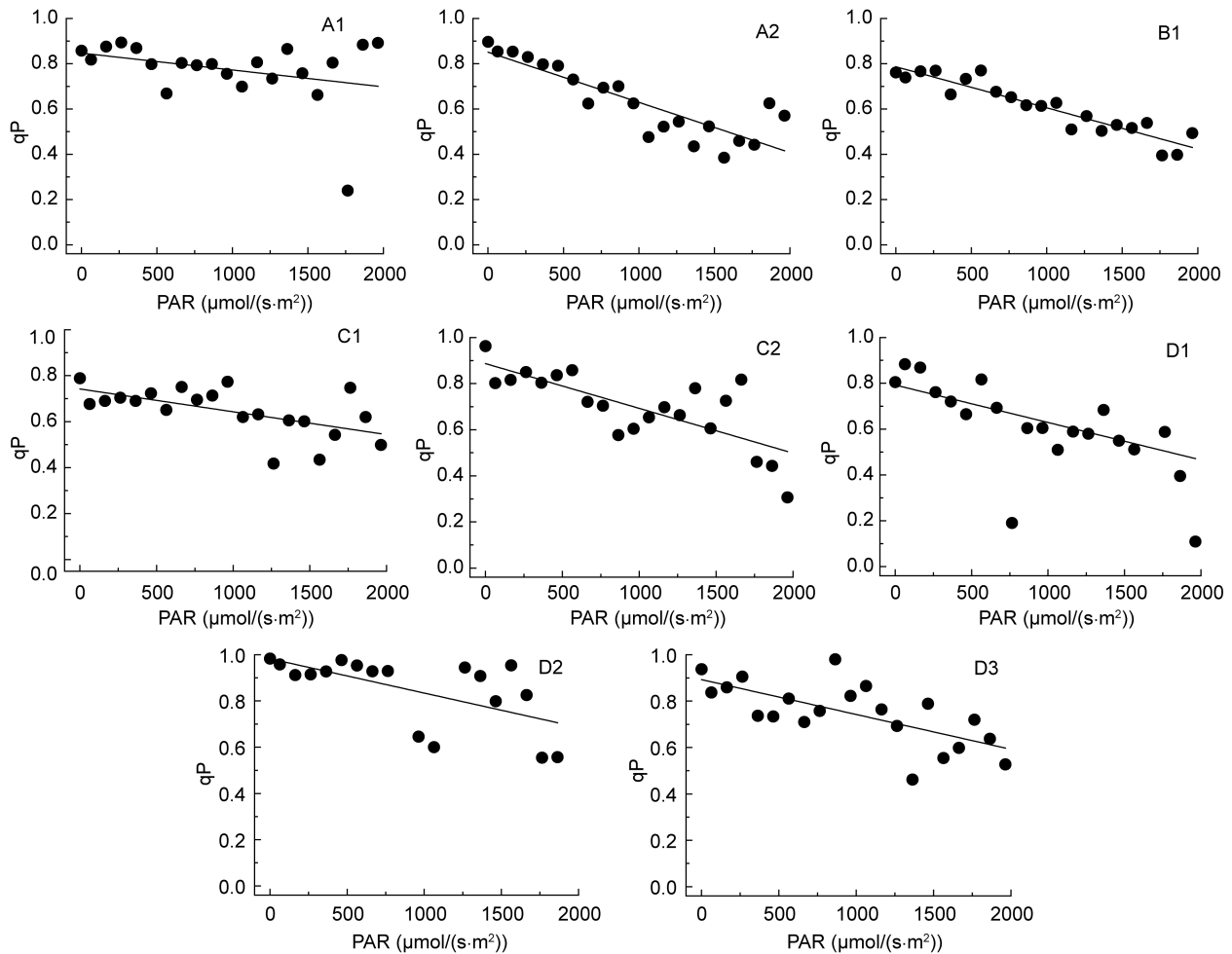


图9 浮游植物光化学淬灭

Fig.9 The photochemical quenching of phytoplankton

和光照充足的海区, 粒径相对较大的浮游植物能保持较高的叶绿素含量并显示出更高的光合活性 (Rosenbergl, 1993; Tamigneaux *et al*, 1999), 而南大洋一些海区浮游植物  $F_v/F_m$  与浮游植物的粒径呈反比, 这是因为在一些营养盐或者微量元素限制海区, 个体更小的浮游植物具有较高的表面积/体积比, 这有利于较小的浮游植物提高捕光效率和对营养盐的吸收并降低“封装效应”(package effect)(Kjørboe, 1993; Raven, 1998; Sosik, 2002)。  $F_v/F_m$  与海区的光照和水深也有重要关系。有的海区表层  $F_v/F_m$  小于次表层或者 10—20m 深度层, 这是因为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 光反应蛋白活性(Neale *et al*, 1991; Bergmann *et al*, 2002; Bouchard *et al*, 2005), 因此在高光照区域, 浮游植物可以通过降低 PSII 反应中心活性来降低光合利用效率, 而在低光强区域则通过激发光合机构活性来增

强光合效率(Bracher *et al*, 2000; Kaiblinger *et al*, 2007)。北冰洋南部斯瓦尔巴群岛某些区域浮游植物群落的光合活性值也具有很强的水深变化特征, 在 20—40m 水深范围内具有最大的  $F_v/F_m$  值, 约为 0.65, 这一数值接近理论最佳  $F_v/F_m$  值, 而表层  $F_v/F_m$  约比该值低 20%—30%, 40m 以下  $F_v/F_m$  值逐渐下降, 在 400m 深度处仅为 0.1(McMinn *et al*, 2004)。营养盐浓度和不同营养元素的比例也深刻影响浮游植物的光合活性。南极 Metz 冰舌附近海域真光层下方富营养盐海水的上涌导致夏季棕囊藻水华出现, 而这期间浮游植物的  $F_v/F_m$  明显高于周围海域(Vaillancourt *et al*, 2003)。营养盐结构严重失衡时, 过高的无机氮磷比 DIN/DIP 和无机硅磷比 DSi/DIP 将导致  $F_v/F_m$  下降(Goto *et al*, 2008), 磷限制使浮游植物细胞 ATP 合成的减少, 将导致 PSII 受损情况的进一步加剧(Lippemeier *et al*, 2001), 这也导致  $F_v/F_m$  持续下降。



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),例如处于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出现的最大值 (Suzuki *et al.*, 2002)。本次调查各站位 PS 的最大光化学量子产量  $F_v/F_m$  都处于较高值,变动范围为 0.58—0.8,均值为 0.69。分析环境因子结果可知,本月胶州湾各站 DIN 平均浓度为  $37.4\mu\text{mol/L}$ (其中硝酸盐氮比例最大),DIP 为  $0.97\mu\text{mol/L}$ ,DSi 为  $9.71\mu\text{mol/L}$ ,DIN/DIP 约为 38:1,DSi/DIP 约为 10:1,DSi/DIN 约为 0.26。近几十年来胶州湾各项营养盐浓度都呈现增加趋势,虽然营养盐比例一直偏离 Redfield 比值,但是 2000 年以后随着 DIN 增幅变缓,DIP 和 DSi 增幅加大,营养盐比例严重失衡问题逐渐得到缓解(孙晓霞等, 2011)。中肋骨条藻、尖刺拟菱形藻等被认为是嗜氮性硅藻,即使在氮磷比较高的情况下依然能够较好地生长(刘东艳等, 2002b),充足的营养盐和相对有利的营养盐结构为这类硅藻数量的增长提供了良好的物质基础。虽然冬季水温较低,但是光照处于适宜强度(晴朗的中午光强达  $700\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ ),较适宜的生态环境使得 12 月份胶州湾浮游植物处于很好的光合生理状态。

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。本次调查显示各站位样品快速光曲线十分典型,饱和光强处于  $1000\text{—}1500\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$  之间,浮游植物在该光强范围内  $r\text{ETR}$  不断增加并逐渐达到平稳状态( $r\text{ETR}_{\text{max}}$ ),当光强超过  $1500\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$  后,相对电子传递速率开始下降,该阶段实际为 PSII 活性动态的下调阶段(White *et al.*, 1999)。快速光曲线特征也能够表明 12 月份胶州湾浮游植物具有较好的光合活性和较强的生长潜力。

对快速光曲线进行拟合,得出光能利用效率( $\alpha$ )大部分处于 0.2—0.3 之间, $r\text{ETR}_{\text{max}}$  大部分站位在 100—150 之间;半饱和光强( $I_k$ )均值为  $537.30\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ 。 $\alpha$  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), $r\text{ETR}$  与光合放氧速率和  $\text{CO}_2$  固定速率在达到光饱和前具有良好的线性关系(Figueroa *et al.*, 2003), $I_k$  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, $\alpha$  等光和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高光强环境中的大亚湾浮游植物更加有效地利用光化学能(王小冬等, 2012)。生活在北极多年海冰覆盖区域的棕囊藻属群落具有较弱的光合活性,该区域浮游植物  $F_v/F_m$  约为 0.125,光合效率  $\alpha$  为 0.022,但是饱和光强却高达  $385.1\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ ,它们具有极低的光合活性却需要较高的光强来达到光饱和,从而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)。胶州湾冬季有效光合辐射较其他季节低,本次调查浮游植物的光能利用效率( $\alpha$ )大部分处于 0.2—0.3 之间,这也有利于提高冬季胶州湾浮游植物对光能的利用效率。虽然处于冬季,但是胶州湾浮游植物具有较大的半饱和光强  $I_k$  和相对最大电子传递速率  $r\text{ETR}_{\text{max}}$ ,表明此时浮游植物的光合潜力和光合活性比较高。

非光化学淬灭反映的是 PS 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(张守仁, 1999),由于测定的简便性,NPQ 通常被用作反映非光化学淬灭的指标(Schreiber, 2004)。本次调查站位大部分水深在 20m 左右,水体运动剧烈,底层浮游植物随水体到达光强较强的表层海区,需要有较强的耐强光辐射能力。由各站位的 NPQ 结果(图 8)可以看出,当光强从  $0\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$  一直增大到  $2000\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$  时,胶州湾各站位浮游植物 NPQ 值随光照强度的提高而增强,卡尔文循环受到抑制,光合机构吸收的过量光能以热能的形式耗散掉,这与浮游植物的叶黄素循环和反应中心的可逆失活等光保护机制有关(Olaizola *et al.*, 1994; Kashino *et al.*, 2002),有效保护了胶州湾海域浮游植物的光合器官不因高光强的照射而受到损伤。硅藻是真核浮游植物的一种关键类群并且是全球碳固定的主要贡献者(Dugdale *et al.*, 1998)。本研究中各站位优势物种为中肋骨条藻、加拉星杆藻、奇异菱形藻等成链状营群体生活硅藻,与单独生活的硅藻相比,这类硅藻具有较高的表面积/体积比率,不仅在营养盐竞争方面具有优势(Logan *et al.*, 1989),在捕获光子并传递光合电子方面的效率也高于单细胞,在光照较强的环境下,由于具有很好的光保护机制,可以耐受较高的光照,因此不会受到高光照的损伤;当处于光照较弱的环境时,它们也能提高光能利用效率,确保光合作用的顺利进行。本次胶州湾调查期间光照时间和强度处于一年中的最低值,这些硅藻相对较高的光捕获能力依

然能够使它们在冬季良好生长,由此可见硅藻较强的光适应能力是其经常在海洋水体中成为优势种的原因之一。

本实验通过研究发现,12月份胶州湾浮游植物丰度以及叶绿素浓度极低,浮游植物主要以集群化浮游硅藻为主要优势种,这与以往胶州湾浮游植物群落结构调查结果相一致(刘东艳等,2002a;李艳等,2006;范文锋,2007)。孙松等(2005)研究表明,12月和次年1月胶州湾叶绿素浓度和初级生产力处于较低水平,这主要是受冬季低温影响。通过对光合作用特征调查发现,这一季节胶州湾浮游植物光合作用活跃,光和潜力较强,具有较高的最大光化学量子产量 $F_v/F_m$ 值,快速光曲线RLC十分典型,光合效率 $\alpha$ 也处于适中的水平,虽然水温较低,但是光照适宜、营养盐含量与结构较稳定。根据以往调查,2月份是胶州湾浮游植物的高峰期(刘东艳等,2002a;李艳等,2006;范文锋,2007),结合本次调查分析可知,冬季湾内浮游植物较强的光合活性,加上相对稳定的水文、生物等环境以及丰富的营养盐和相对有利的营养盐结构,有助于中肋骨条藻等嗜氮性集群化硅藻的生长,是推动2月份冬季浮游植物高峰期出现的关键生理生态因素。

#### 4 小结

通过对胶州湾冬季浮游植物光合作用特征进行原位研究,可以得出如下结论:

胶州湾冬季浮游植物处于较好的光合生理状态,各站位PSII的最大光化学量子产量 $F_v/F_m$ 都处于较高值,变动范围为0.58—0.8,均值为0.69。光能利用效率( $\alpha$ )大部分处于0.2—0.3之间,快速光曲线十分典型,当光强超过 $1000\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ 后依然能保持较好的光合活性,光化学淬灭值较高;当光强超过 $1500\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ 后,相对电子传递速率开始下降,实际光量子收益达到最低,非光化学淬灭升高,此时海洋浮游植物将光合机构吸收的过量光能以热能的形式耗散掉,有效保护了胶州湾浮游植物的光合器官不因高光强的照射而受到损伤。虽然处于冬季,但是胶州湾浮游植物具有较大的半饱和光强 $I_k$ 和相对最大电子传递速率 $r\text{ETR}_{\text{max}}$ ,表明此时浮游植物的光合潜力和光合活性较高。

本次研究中各站位优势物种为中肋骨条藻、加拉星杆藻、奇异菱形藻等具有较高的表面积/体积比率的成链状营群体生活硅藻。冬季大部分时期胶州湾浮

游植物丰度和叶绿素含量极低,但是湾内浮游植物具有较强的光合活性,加上相对稳定的水文、生物等环境以及较丰富的营养盐和相对有利的营养盐结构,有助于中肋骨条藻等嗜氮性集群化硅藻的生长,是推动2月份冬季浮游植物高峰期出现的关键生理生态因素。

致谢 本研究中的海上调查和样品采集工作得到了本课题组赵增霞、王世伟、刘群、万艾勇老师和宁娟、杨洋同学以及“创新号”考察船全体工作人员的大力支持,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
- 刘东艳,孙军,2002a. 胶州湾浮游植物研究—II环境因子对浮游植物群落结构变化的影响. 青岛海洋大学学报:自然科学版,32(3): 415—421
- 刘东艳,孙军,陈宗涛等,2002b. 不同氮磷比对中肋骨条藻生长特性的影响. 海洋湖沼通报,(2): 39—44
- 孙松,张永山,吴玉霖等,2005. 胶州湾初级生产力周年变化. 海洋与湖沼,36(6): 481—486
- 孙晓霞,孙松,赵增霞等,2011. 胶州湾营养盐浓度与结构的长期变化. 海洋与湖沼,42(5): 662—669
- 李艳,李瑞香,王宗灵等,2005. 胶州湾浮游植物群落结构及其变化的初步研究. 海洋科学进展,23(3): 328—334
- 吴玉霖,孙松,张永山,2005. 环境长期变化对胶州湾浮游植物群落结构的影响. 海洋与湖沼,36(6): 487—498
- 张守仁,1999. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报,16(4): 444—448
- 范文锋,2007. 胶州湾及其邻近海域的浮游植物. 青岛:中国科学院海洋研究所硕士论文,10—17
- 郭玉洁,杨则禹,1992. 浮游植物. 见:刘瑞玉主编. 胶州湾生态学和生物资源. 北京:科学出版社,136—170
- 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, Paerl H *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
- Bilger W, Björkman O, 1990. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. Photosynthesis Research, 25(3): 173—185
- Bolhar-Nordenkamp H, Long S, Baker N *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
- Boyd P W, Watson A J, Law C S *et al*, 2000. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature*, 407(6805): 695—702
- 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
- Cermeno P, Estévez-Blanco P, Marañón *et al*, 2005. Maximum photosynthetic efficiency of size-fractionated phytoplankton assessed by C<sup>14</sup> 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
- Dugdale R C, Wilkerson F P, 1998. Silicate regulation of new production in the equatorial Pacific upwelling. *Nature*, 391(6664): 270—273
- 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 A 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
- Goto N, Kihira M, Ishida N, 2008. Seasonal distribution of photosynthetically active phytoplankton using pulse amplitude modulated fluorometry in the large monomictic Lake Biwa, Japan. *Journal of Plankton Research*, 30(10): 1169—1177
- Häder D P, Porst M, Santas R, 1998. Photoinhibition by solar radiation in the Mediterranean alga *Peyssonnelia squamata* measured on site. *Plant Ecology*, 139(2): 167—175
- Jakob T, Schreiber U, Kirchesch V *et al*, 2005. Estimation of chlorophyll content and daily primary production of the major algal groups by means of multiwavelength-excitation PAM chlorophyll fluorometry: performance and methodological limits. *Photosynthesis Research*, 83(3): 343—361
- 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
- Kashino Y, Kudoh S, Hayashi Y *et al*, 2002. Strategies of phytoplankton to perform effective photosynthesis in the North Water. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(22): 5049—5061
- Kjørboe T, 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in marine biology*, 29(1): 72
- 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 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
- Kooten O, Snel J F, 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25(3): 147—150
- Lalli C M, Parsons T R, 1993. *Biological Oceanography: An Introduction*. Pergamon Press, New York, US: 18—19
- Lippemeier S, Hintze R, Vanselow K *et al*, 2001. In-line recording of PAM fluorescence of phytoplankton cultures as a new tool for studying effects of fluctuating nutrient supply on photosynthesis. *European Journal of Phycology*, 36(1): 89—100
- Logan B E, Alldredge A L, 1989. Potential for increased nutrient uptake by flocculating diatoms. *Marine Biology*, 101(4): 443—450
- McMinn A, Hegseth E, 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
- Napoléon C, Claquin P, 2012. Multi-parametric relationships between PAM measurements and carbon incorporation, an in situ approach. *PLoS One*, 7(7): e40284
- Neale P J, Heaney S I, Jaworski G H, 1991. Response to high irradiance contribute to the decline of the spring diatom maximum. *Limnology and Oceanography*, 36(4): 761—768
- Olaizola M, Yamamoto H Y, 1994. Short-term response of the diadinoxanthin cycle and fluorescence yield to high irradiance in *Chaetoceros muelleri* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 30(4): 606—612
- 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): 275—290
- Platt T, Gallegos C, Harrison W, 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of marine research*, 38: 103—111
- Raven J A, 1998. The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful: the picophytoplankton. *Functional Ecology*, 12(4): 503—513
- Rosenberg I G, 1993. Environmental control and potential fate of size-fractionated phytoplankton production in the Greenland Sea (75°N). *Marine ecology progress series*, 98: 297—313
- Schreiber U, 2004. Pulse-amplitude (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview. *Chlorophyll *a* Fluorescence*. Springer Netherlands, Berlin, Germany: 279—319
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C, 1995. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. *Ecological Studies: Analysis and Synthesis*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Germany: 100
- Sosik H M, Olson R J, 2002. Phytoplankton and iron limitation of photosynthetic efficiency in the Southern Ocean during late summer. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(7): 1195—1216
- Strzpek R F, Harrison P J, 2004. Photosynthetic architecture differs in coastal and oceanic diatoms. *Nature*, 431(7009): 689—692
- Suzuki K, Liu H, 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*, 1581—1594
- Tamigneaux E, Legendre L, Klein B *et al*, 1999. Seasonal dynamics and potential fate of size-fractionated phytoplankton in a temperate nearshore environment

- (Western Gulf of St Lawrence, Canada). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 48(2): 253—269
- Vaillancourt R D, Sambrotto R N, Green S *et al*, 2003. Phytoplankton biomass and photosynthetic competency in the summertime Mertz Glacier Region of East Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50(8): 1415—1440
- White A J, Critchley C, 1999. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research*, 59(1): 63—72

## PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF PHYTOPLANKTON IN WINTER IN THE JIAOZHOU BAY

LI Jun-Lei<sup>1,2</sup>, SUN Xiao-Xia<sup>1</sup>

(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*)

**Abstract** The photosynthetic characteristics of phytoplankton in Chinese offshore was less known because the studies were few. In this paper, Phyto-PAM (Pulse Amplitude Modulation) was applied to measure  $F_v/F_m$  (maximum quantum yield of PSII), RLCs (rapid light curves), qP, and NPQ (photochemical and non-photochemical quenching of phytoplankton). Phytoplankton community structure, distribution, and abundance, and the environmental parameters were also investigated to study the in situ photochemical vitality of phytoplankton in December (wintertime) in the Jiaozhou Bay. Results show that the photochemical vitality and potential of phytoplankton were active during this period;  $F_v/F_m$  maintained at about 0.69; most of the light utilization efficiencies ( $\alpha$ ) were between 0.2 to 0.3. Typical RLCs suggest that saturated electron transport appeared at PAR of  $1000\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ , when PAR rose to  $1500\mu\text{mol}/(\text{s}\cdot\text{m}^2)$ , rETR (relative electron transport rate) began to decline,  $\Phi_{\text{PS}}$  (the actual photochemical efficiency of PS) reduced to the minimum and NPQ increased. Excess light energy was dissipated in heat, protecting marine phytoplankton photosynthesis apparatus from the damage of high intensity irradiation. Though phytoplankton abundance was extremely low in December. Strong photochemical activity combined with relatively stable hydrological, biological environment, and rich nutrients would lead to the peak of phytoplankton abundance in February in the Jiaozhou Bay.

**Key words** Jiaozhou Bay; phytoplankton; community structure; photosynthetic characteristics; nutrient