

盐度、光照和营养盐对孔石莼(*Ulva pertusa*)光合作用的影响

刘长发, 张泽宇, 雷衍之

(农业部海洋水产增养殖生态学重点开放实验室, 大连水产学院养殖系, 大连 116023)

摘要:通过测定光合作用产氧速率研究了孔石莼 *Ulva pertusa* 不育性变种在不同盐度、光强度和营养盐水平下的光合作用特性。结果表明, 盐度可影响光合作用速率, 在 2710 lx 光强下孔石莼在盐度 20‰ 左右有最大光合作用速率; 光合作用参数 P_m 为 $79.62 \text{ O}_2, \mu\text{g}/\text{cm}^2 \cdot \text{h}$, I_s 为 $191.08 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, I_c 为 $10.12 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$; 对营养盐(NH_4^+-N , NO_2^--N , $\text{PO}_4^{3--}\text{P}$)的吸收特征可用 Michaelis-Menten 方程描述, 低光强(106lx)下氨氮超过 0.07 mmol/L 时可抑制孔石莼的光合作用。

关键词:孔石莼不育性变种; 光合作用; 盐度; 光强度; 营养盐

Effects of salinity, light and nutrients on photosynthesis of sterile *Ulva pertusa*

LIU Chang-Fa, ZHANG Ze-Yu, LEI Yan-Zhi (Key Laboratory of Maricultural Ecology, Ministry of Agriculture; Department of Aquaculture, Dalian Fisheries University, Dalian 116023, China)

Abstract: The effects of salinity, irradiance and nutrients on photosynthetic oxygen production rate of *Ulva pertusa* (sterile type) were studied. The results showed that the photosynthetic rate was influenced by salinity, the oxygen production rate was higher at salinity 20‰ under irradiance 2710 lx. The maximum oxygen production rate (P_m), light saturation constant (I_s) and compensation light intensity (I_c) were $79.62 \text{ O}_2, \mu\text{g}/\text{cm}^2 \cdot \text{h}$, $191.08 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, $10.12 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, respectively. The nutrients (NH_4^+-N , NO_2^--N , $\text{PO}_4^{3--}\text{P}$) uptake of *U. pertusa* could be described by Michaelis-Menten model. Ammonia is toxic to *U. pertusa* at concentration above 0.07 mmol/L under lower irradiance (106 lx).

Key words: *Ulva pertusa*; photosynthesis; salinity; irradiance; nutrients

文章编号: 1000-0933(2001)05-0795-04 中图分类号: Q948 文献标识码: A

高密度、集约化水产养殖引发的环境问题主要表现在养殖废水导致的近岸水域富营养化, 并反过来制约水产产业的发展。因此养殖废水的处理尤其是生物处理以及生态养殖逐渐得到了水产养殖工作者的重视。海藻可有效地降低养殖海水的富营养化。研究表明, 绿藻门的孔石莼(*Ulva* sp.) 不仅可吸收水中的氮和磷等营养物质^[1~3], 而且孔石莼 *Ulva pertusa* 不育性变种还可以抑制水生细菌的生长, 尤其是 *Vibrio* 属细菌的生长、繁殖^[3]并具有耐高温性、不育性及行非固着的漂浮生活^[4,5]。因此孔石莼被广泛用于改善养殖水环境和处理养殖废水^[1,3]。天然水体中存在着大量不同种类的海藻和浮游植物, 它们对光和营养盐等环境资源的竞争能力控制着它们的产量。光饱和系数 I_s 和最大光利用系数 α^* 的大小代表了藻类对光的竞争能力, 藻类吸收营养盐的半饱和常数 K_s 则代表对营养盐的竞争能力。一些大型海藻光合作用及营养盐吸收的特征参数数据曾有报道^[1,2,6,7]。本研究通过对孔石莼变种吸收光和营养盐特性和耐盐特性的研究, 为养殖废水处理中孔石莼的培养提供参考。

1 材料与方法

基金项目: 大连市科委资助项目(皱纹盘鲍育苗水质及控制指标的研究)和辽宁省高校科研资助项目(No. 20102135)

收稿日期: 1999-07-26; 修订日期: 2000-08-16

作者简介: 刘长发(1964~), 男, 内蒙古通辽人, 博士, 副教授。主要从事水生毒理学和水产增养殖环境科学与技术研究。

孔石莼 *Ulva pertusa* 不育性变种源自日本。经室内培养后选取平展生长良好部分切成 $1 \times 1 \text{ cm}^2$ 的藻片后进行实验。实验海水取自大连市黑石礁海滨,经砂滤后煮沸。光强用 LI-185B 型量子/辐射/照度计测定;营养盐测定按《海洋监测规范》;碘量法测定溶氧。

1.1 盐度对光合作用速率的影响

于 150 ml 细口瓶中加入以海水和蒸馏水兑制成不同盐度的实验用水并加入 PES 培养液,投放 10 片藻片密封后于恒温培养箱中以日光灯为光源培养 18 h 后测定光合作用产氧速率,温度 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 、光强 2710 lx 和 370 lx, pH 8.0 ~ 8.2。

1.2 光合作用速率和光照强度的关系

于 150 ml 细口瓶中加入经 $0.45 \mu\text{m}$ 微孔滤膜过滤的虾池海水(温度 27.5°C 、盐度 28‰、pH 8.37)及 PES 培养液后投放 5 片藻片,密封后于光强比较稳定的中午(10:00 ~ 14:00)悬挂于虾池的不同深度以控制光强,每 0.5 h 测定 1 次挂瓶深度处光强,取平均值。

1.3 氮的吸收动力学

于 250 ml 锥形瓶中加入 200 ml 海水(盐度 31‰、pH 8.2),加入以不同浓度 NH_4Cl 和 NaNO_2 作为氮源的 PES 培养液,投放 15 片藻片,于光强相对稳定的中午(10:00 ~ 14:00)室内自然光照下充气培养 4 h 后测定氮的吸收率。温度 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 并每隔 0.5 h 测定 1 次光强,取平均值。

1.4 磷的吸收动力学

于 250 ml 锥形瓶中加入 200 ml 海水(盐度 31‰、pH 8.1),加入以不同浓度 KH_2PO_4 作为磷源的 PES 培养液,投放 15 片藻片,于恒温培养箱中以日光灯为光源充气培养 20 h 后测定磷的吸收率,温度 $20 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、光强为 2710 lx 和 370 lx。

2 结果与讨论

2.1 盐度对光合作用速率的影响

盐度影响孔石莼光合作用速率的结果如图 1 所示。在光照较弱($I=370 \text{ lx}$)的条件下,随着盐度的变化孔石莼变种的光合作用速率无明显的规律性变化,而在相对较强($I=2710 \text{ lx}$)的光照条件下,在盐度 20‰ 左右有最大光合作用产氧速率。已有的研究表明,光合作用和呼吸作用速率受盐度影响,如一种采自红树林河口并暴露于近岸海水中的红藻 *Hypnea musciformis* 具有宽的盐度耐性,冬季盐度为 20‰ 时光合作用和呼吸作用速率最大,夏季则为 36‰ 时最大^[6]。

2.2 光合作用速率和光照强度间的关系

光提供了植物光合作用时光化学提取电子和光系统固定碳所需要的能量。研究光合作用与光强间的关系可以估计植物对光的生理生态反应以及预测植物的原地光合作用。不同光照强度下孔石莼光合作用(以产氧速率表示)见图 2 所示。在低光照强度下,光合作用速率与光照强度呈线性比例。此时光合作用速率主要受光子的吸收率限制,光子的吸收率慢于平衡状态下从水到 CO_2 的电子转移率^[8]。随着光照强度的增加,孔石莼的光合作用速率表现出非线性增加,因为光子的吸收率增加到平衡状态——从水到 CO_2 的电子转移率^[8]。随着光照强度的增加,孔石莼的光合作用速率表现出非线性增加,因为光子的吸收率增加到平衡状态——从水到 CO_2 的电子转移率^[8]。根据 Baly(1935)提出的描述光合作用速率 $P(I)$ 与光照强度 I 的关系式:

$$P(I) = (P_m I / I_s) / (1 + I / I_s)$$

其中, P_m 为最大光合作用速率,本项研究中以光合作用产氧速率表示, I_s 为光饱和常数,最大光利用系数 $\alpha^* (=P_m / I_s)$ 表示低光照强度下 $P-I$ 曲线的初始斜率。得到孔石莼的光合作用参数 P_m 为 $79.62 \text{ O}_2, \mu\text{g}/\text{cm}^2 \cdot \text{h}$, I_s 为 $191.08 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, ($r=0.99$), 补偿光强 I_c 为 $10.12 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 最大光利用系数 α^* 为 0.417 O_2 ,

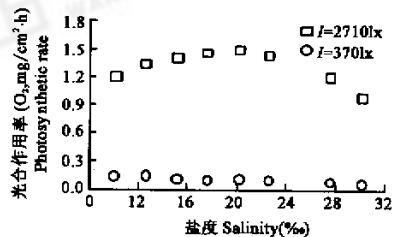


图 1 盐度对不育性孔石莼光合作用的影响

Fig. 1 Plot of oxygen production rate vs. salinity of sterile *U. pertusa*

$\mu\text{g}/\text{cm}^2 \cdot \text{h}/\mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 它表示光限制条件下的光合作用效率, 代表了植物对光的竞争能力, 最大光利用系数 α^* 受非酶的光化学反应控制^[2] 并与植物的光驯化有关。 α^* 越大植物对光的竞争能力越强。 小的 I_s 和 I_c 是荫生植物(Shade plant)的特征。 一般认为海藻属于荫生植物, I_c 为 $25 \sim 50 \mu\text{mol photons}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, I_s 小于 $200 \mu\text{mol photons}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ ^[6]。 Coutinho and Zingmark^[2] 曾报道了 *U. curvata* 的光合作用参数, 高营养水平下 I_s 为 $315 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 低营养水平下为 $274 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。

2.3 孔石莼吸收氮的动力学特征

孔石莼吸收氮的动力学曲线见图 3 所示, 可用基于酶动力关系的 Michaelis-Menten 方程描述:

$$v = V_m C / (K_m + C)$$

其中, v 为植物对水中营养盐的吸收速率, V_m 为最大吸收速率, 它反映营养水平和环境限制程度, V_m 越大、营养水平越低、环境限制程度越高; C 为水中营养盐浓度; K_m 为半饱和常数, 为吸收速率达到最大吸收速率一半时的水中营养物质浓度, 它是在一定条件下藻类对某种营养环境适应的结果, K_m 越小, 种群越能在低营养物质浓度下生长, 适应能力越强。 非常低的 K_m 和高高的 V_m 是“ r -选择”或快速吸收营养盐的机会主义特征, 高的 K_m 和低的 V_m 则是“ K -选择”特征。 在光照 $105.7 \pm 30 \text{ lx}$, 温度 $20 \text{ }^\circ\text{C}$ 下, NH_4^+-N 浓度小于 0.07 mmol/L 时, 孔石莼变种吸收 NH_4^+-N 的动力学参数 $V_m = 1.035 \times 10^{-4} \text{ mmol}/\text{cm}^2 \cdot \text{h}$, $K_m = 0.0551 \text{ mmol/L}$, $r = 0.956$, V_m/K_m 为 $18.8 \times 10^{-4} \text{ L}/\text{cm}^2 \cdot \text{h}$, 但是当 NH_4^+-N 浓度大于 0.07 mmol/L 时, 吸收率下降。 其原因可能是在较低的光密度下孔石莼对 NH_4^+-N 的利用速率较低, 而表现出 NH_3^+ “中毒”的抑制现

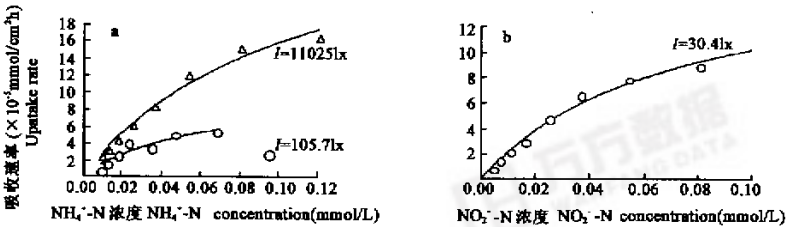


图 3 不育性孔石莼吸收氮的动力学曲线

Fig. 3 Michaelis-Menten curves for uptake rate of ammonia and nitrite by sterile *U. pertusa*

象(图 3a)。 在较强的光密度 $11025 \pm 988 \text{ lx}$, 温度 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 下, 孔石莼吸收 NH_4^+-N 的动力学参数 $V_m = 3.302 \times 10^{-4} \text{ mmol}/\text{cm}^2 \cdot \text{h}$, $K_m = 0.1078 \text{ mmol/L}$, $r = 0.992$, V_m/K_m 为 $30.6 \times 10^{-4} \text{ L}/\text{cm}^2 \cdot \text{h}$, 研究表明, 当氨氮浓度超过 1.0 mM 时对机体是有毒的, 光反应中止^[6], 但是可能受到光强度的影响, 光强越弱越易受氨氮影响。 孔石莼变种的 K_m 值高于 *U. lactuca*, $5.2 \sim 41 \mu\text{mol}/\text{L}$ ^[1], 也高于 *Codium fragile*, $1.47 \sim 2.1 \mu\text{mol}/\text{L}$, *Fucus spiralis*, $6.4 \sim 9.6 \mu\text{mol}/\text{L}$, *Macrocyctis pyrifera*, $5.3 \sim 50 \mu\text{mol}/\text{L}$ ^[7]。 在光密度 $30.4 \pm 6.1 \text{ lx}$, 温度 $20 \text{ }^\circ\text{C}$ 下, 孔石莼吸收 NO_2^--N 的动力学参数 $V_m = 1.737 \times 10^{-4} \text{ mmol}/\text{cm}^2 \cdot \text{h}$, $K_m = 0.0696 \text{ mmol/L}$, $r = 0.994$, V_m/K_m 为 $25.0 \times 10^{-4} \text{ L}/\text{cm}^2 \cdot \text{h}$ 。 温度升高, 光照强度增强孔石莼吸收 NH_4^+-N 的 V_m 和 K_m 都有所增大, 这可能是孔石莼对光水平适应的结果。 在较低的光照强度下, 孔石莼对营养环境的适应能力增强, 越能在低营养物质浓度下生长。 Coutinho and Zingmark^[2] 对 *U. curvata* 在不同 NH_4^+-N 水平下光利用率的研究结果表明, 光水平可以改变最大光合作用与生长的氮需要量, 光照强度在光合作用中起调节氮的限制作用的作用, 植物生长的“临界氮浓度(Critical N concentration)”与光强度和温度有关。 本项研究结果从另一

角度证明了这一点。

2.4 磷的吸收动力学

图4显示了孔石莼在不同光强下吸收磷的动力学特征。在光强 2710 lx、温度 20℃ 下,孔石莼吸收磷的动力学特征参数 $V_m = 1.276 \times 10^{-6}$ mmol/cm² · h, $K_m = 1.896 \times 10^{-3}$ mmol/L, $r = 0.991$, V_m/K_m 为 6.73×10^{-4} L/cm² · h; 在光强 370lx、温度 20℃ 下, $V_m = 7.270 \times 10^{-7}$ mmol/cm² · h, $K_m = 2.102 \times 10^{-3}$ mmol/L, $r = 0.988$, V_m/K_m 为 3.46×10^{-4} L/cm² · h。在温度不变的情况下 (20±0.5℃), 光照强度增大, 孔石莼吸收无机磷的动力学参数 V_m 增大, 而 K_m 则变化不大。

3 结论

(1) 孔石莼变种在盐度 20‰ 左右有最大光合速率。

(2) 光合作用参数 P_m 为 79.62 O₂ μg/cm² · h, I_s 为 191.08 μE/m² · s, I_C 为 10.12 μE/m² · s, 呈荫生植物特性; 最大光利用系数 α^* 为 0.417 O₂, μg/cm²h/μE/m² · s。

(3) 低光强 ($I = 106$ lx) 下氮可抑制孔石莼的光合作用, K_m 为 0.0551 mmol/L, 高光强 ($I = 11025$ lx) 下 K_m 为 0.1078 mmol/L。

(4) 孔石莼变种吸收磷的 K_m , 光强 370lx 下为 2.102×10^{-3} mmol/L, 光强 2710 lx 下为 1.896×10^{-3} mmol/L。

参考文献

[1] Cohen J and Neori A. *Ulva lactuca* biofilters for marine fishpond effluents. I. Ammonia uptake kinetics and nitrogen content. *Botanica Marina*, 1991, **34**:483~489.

[2] Coutinho R and Zingmark R. Interactions of light and nitrogen on photosynthesis and growth of the marine macroalga *Ulva curvata* (Kützting) De Toni. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1993, **167**:11~19.

[3] Nagahama T and Hirata H. Nitrogen uptake by the sterile *Ulva pertusa*, Ohmura Strain, and their interaction to the bacterial communities. *Suisanzoshoku*, 1990, **38**(3):285~290.

[4] Murase N, Maegawa M, Matsui T, *et al.* Growth and photosynthesis temperature characteristics of the sterile *Ulva pertusa*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1993, **60**(5):625~630.

[5] Migita S. The sterile mutant of *Ulva pertusa* Kjellman from Omura Bay. 长崎大学水产学部研究報告. 1985, (5):33~37.

[6] Dawes C J. *Marine Botany* (2nd ed.). New York: John Wiley & Sons, Inc., 1998. 71~91.

[7] Wheeler W N. Nitrogen nutrition of *Macrocystis*. In: *Synthetic and degradative processes in marine macrophytes*. Berlin: Walter de Gruyter & Co. 1982. 121~137.

[8] Sakshaug E, Bricaud A, Dandonneau Y, *et al.* Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *J. Plankton Res.*, 1997, **19**(11):1637~1670.

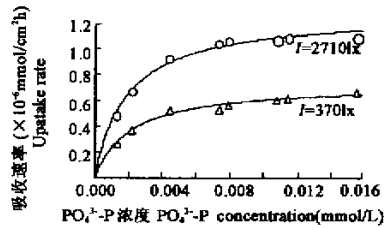


图4 不育性孔石莼吸收磷的动力学曲线

Fig. 4 Michaelis-Menten curve for uptake rate of phosphorus by sterile *U. pertusa*