

温度对海带幼孢子体生长和光合作用的影响

朱明远¹, 吴荣军^{2*}, 李瑞香¹, 岳国锋¹, 孙丕喜¹,
Jean-Marc Deslous-Paoli³, Isabelle Auby³

(1. 国家海洋局第一海洋研究所, 青岛 266061; 2. 南京气象学院环境科学系, 南京 210044;
3. 法国海洋开发研究院生态和海水养殖研究中心)

摘要:根据欧盟项目的总体研究计划, 在室内和围隔实验中研究了海带幼孢子体在不同温度条件下的生长情况和光合作用曲线, 得出幼孢子体在 15°C 下生长情况最好, 而且其长度和重量的日增加量均和温度有线性相关关系。 P_m 值在 15°C 时为 579 molO₂/(gDW · h), 围隔实验中为 642(molO₂/(gDW · h))。由于围隔实验海区的光照强于室内, 使得围隔中海带的光合作用曲线其光饱和点高于室内实验海带的光饱和点。海带光饱和参数(I_s)与温度有线性相关关系($R^2=0.7367, p<0.05$)。5°C 时, I_s 值平均为 96 μE/(m² · s), 10°C 时为 71 μE/(m² · s), 15°C 时为 31 μE/(m² · s)。呼吸速率 R 值在 5°C 时最低, 为 54 μmolO₂/(gDW · h), 10°C、15°C 和围隔中均高于 5°C 时的呼吸速率, 并且在 10°C 达到最高。本次实验研究得出的生长和光合作用参数将有助于合理确定桑沟湾中海带的养殖容量。

关键词:海带; 幼孢子体; 生长; 光合作用

The impacts of temperature on growth and photosynthesis of *Laminaria japonica* juvenile sporophytes

ZHU Ming-Yuan¹, WU Rong-Jun^{2*}, LI Rui-Xiang¹, YUE Guo-Feng¹, SUN Pi-Xi¹, Jean-Marc Deslous-Paoli³, Isabelle Auby³ (1. First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Qingdao 266061; 2. Department of Environmental Science, Nanjing Institute of Meteorology, Nanjing 210044; 3. Research Center of Marine Ecology and Aquaculture, Marine Exploitation Academe, France). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 22~27.

Abstract: This work is based on an EU project which intends to conduct research work on the carrying capacity for aquaculture and environmental in two semi-enclosed and shallow bays in North China, Jiaozhou Bay and Sanggou Bay. Sanggou Bay is located at 37°01'~37°09'N, 122°2'~122°35'E with an area of about 133km², which is fully exploited by aquaculture activities, and 1/3 of the total surface is dedicated to the culture of kelp and shellfish. Kelp grows on ropes in the field from October to April-May. Kelp yield reaches 81000 metric tons in Sanggou Bay in 1994. This species is considered as winter plants, with growth of sporophytes occurring at low temperature during winter and early spring.

Accompanying the fast development of aquaculture, some problems have been brought out, such as serious mortality of scallops and perishment of kelps without disease. Therefore, an integrated programme that establishes the limits of carrying capacity and the impacts in terms of temperature conditions, nutrient uptake, biodeposition and food consumption is urgently required for the sustainable development of aquaculture in these alongshore environments.

In this paper researches on growth and P/I curves of *Laminaria japonica* juvenile sporophytes, sampled from Sanggou Bay, were studied by indoor and mesocosm experiments under different temperatures.

基金项目: 欧盟资助项目(ERBIC18-CT98-0291); 科技部国际合作重点联合资助项目(2002CB714008)

收稿日期: 2002-11-18; **修订日期:** 2003-05-10

作者简介: 朱明远(1943~), 男, 上海人, 研究员, 主要从事海洋生态学和赤潮方面的研究。E-mail: myzhu@public.qd.sd.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: rongjunwu@sina.com

Foundation item: Funded by European Union Project (No. ERBIC18-CT98-0291) and International Cooperation Project of Science and Technology Ministry (No. 2002CB714008)

Received date: 2002-11-18; **Accepted date:** 2003-05-10

Biography: ZHU Ming-yuan, Professor, mostly research marine ecology and red tide. E-mail: myzhu@public.qd.sd.cn

The equipment for measuring P/I curves was integrated with oxygen monitoring box, oxygen electrode unit DW3, red light source control box LC1, red light source 660 nm, experimental chamber, stirrer, light meter, computer and temperature regulator *et al.*. After being measured all the parameters were calculated by software, including photosynthesis rate (P_m), light saturated parameter (I_s) and respiration rate (R).

The results showed that the growth of juvenile sporophytes was good in 15°C, and the development percent day of length and wet weight were linear with temperature. The P_m value was 579 μmol O₂/(g DW · h) at 15°C, and it was 642 μmol O₂/(g DW · h) in mesocosm (14.4°C). The light saturated point of P/I curves in mesocosm experiment was higher than indoor experiment due to the higher outdoor light intensity. There was significant correlation between light saturated parameter (I_s) and temperature. The average I_s was 96, 71, 31 μE/(m² · s) at 5°C, 10°C and 15°C respectively. The respiration rate value was 54 μmol O₂/(g DW · h) at 5°C, which was lower than that at 10°C and 15°C.

All the parameters of growth and photosynthesis from these experiments, will help to make simulation of the impact of *Laminaria japonica* culture, and to evaluate the carrying capability of *Laminaria japonica* in Sanggou Bay.

Key words: *Laminaria japonica*; juvenile sporophytes; growth; photosynthesis

文章编号:1000-0933(2004)01-0022-06 中图分类号:Q14,Q178 文献标识码:A

自从 20 世纪 50 年代以来,筏式养殖法和夏苗培育法得到推广,特别是 70 年代的顺流筏深水大流平养法的推广应用,我国海带(*Laminaria japonica*)的养殖产量得到了很大的提高。并已成为我国北方海区的主要养殖品种之一^[1]。1997 年,整个黄海水域海带产量为 49.6 万 t,占黄海区藻类养殖总产量的 78.5%。1998 年,我国海带产量达到 79.3 万 t,占藻类养殖总产量的 77.4%^[2]。

海带是一种低温种,其幼孢子体的发生和发育都是在冬季和初春进行的^[3,4]。国内一些学者已对环境因子如温度、光照、营养盐与生长发育和光合作用的关系作了一些研究^[4~7],国外一些学者也对其它大型海藻的光合作用作了较多的研究工作^[8~12]。

研究海带生长发育与环境条件的关系对于提高养殖效益,合理控制海水养殖容量,优化养殖结构,调节近岸海域、海湾和养殖区的水质状况^[13,14],以及海水养殖业的可持续发展都是很有益的。

本文研究了不同温度条件下海带幼孢子体的生长和光合作用曲线。对不同温度下海带的生长情况进行比较,光合作用曲线用灵敏度高的氧电极法测定,并应用生态模式^[15,16]得到不同 P/I 曲线的光饱和参数进行比较研究。

1 材料与方法

1.1 实验材料

海带幼孢子体采自山东荣成市桑沟湾海带养殖区。实验用海水为低营养盐海水,实验前用玻璃纤维滤膜(GF/F 膜)过滤。

1.2 测定及计算方法

(1)干湿重测定 用 LIBROR AEG-220G 电子分析天平称重,精确到 0.0001g。先用蒸馏水冲洗,用滤纸吸干叶片表面的水分后称湿重,在 90°C 烘箱中烘 48h 后称干重。

(2)叶绿素测定 在海带叶片中部打二孔,研磨后用丙酮萃取,采用 721 分光光度计测定。

(3)碳氮比测定 样品在 70°C 干燥后用 CHN 分析仪测定。

(4)光合作用测定 用氧电极法测定,所用仪器为 Hansatech 公司生产的光合作用测定仪,该仪器由氮源,氧电极盒,光强控制器,氧测定系统和计算机组成。在每株海带叶片中部切下一正方形小片(4.14±0.5544cm²),测定光合作用 P/I 曲线。

(5)光饱和参数计算 用以下方程来计算光合作用 P/I 曲线光饱和参数^[15]:

$$P(I_s) = P_m \equiv P_s \left(\frac{\alpha}{\alpha + \beta} \right) \left(\frac{\beta}{\alpha + \beta} \right)^{\frac{I_s}{\alpha}} \quad I_s \alpha \equiv P_m / \alpha$$

其中,α 为 P/I 曲线的初始斜率[(μg O₂/(μg chla · h))/(μmol/(m² · s))];β 是表示光抑制程度的参数[(μg O₂/(μg chla · h))/(μmol/(m² · s))]; P_m 是在光强达到饱和时的最大光合速率; I_s 是低光强的适应指数,即光半饱和常数^[17] μmol/(m² · s)。

1.3 实验设计

1.3.1 控制条件下温度对海带的影响实验

①分选同规格(长 10.33±0.4795cm,宽 1.58±0.1449cm)的海带,仔细清洗干净,在黑暗条件下置于过滤海水中 1 昼夜;

②海带放入水缸前测定其长、宽、湿重,并取同批海带测定其叶绿素含量、干重和 C,N 含量;

③将已加入过滤海水的 30 个 4 升的玻璃水缸置于 3 个光照培养箱中,温度分别为 15°C、10°C、5°C,并保持恒定,光照强度一致(100 μmol/(m² · s)),光周期(10:14h)与 11 月中旬昼夜长短相同;

④在实验组水缸中,将所选的6株幼海带等间距夹于直径为10cm比较松弛的棕绳上,悬浮在水缸中;

⑤实验开始9d后测定每缸3株海带的光合作用(P/I)曲线,另3株海带测定其长、宽、干湿重,叶绿素含量,C、N含量。

1.3.2 现场围隔实验 围隔实验在青岛团岛湾进行,与室内实验同步,使用5个围隔袋(3.5m³),实验内容同“1.3.1”。

2 结果

2.1 不同温度下海带的生长状况

实验用海带的长度和湿重相关性如图1所示,幼海带湿重(WG)与长度(L)呈指数相关($WG = 0.0017L^{2.0993}$)。8d的室内培养实验表明,在10℃和5℃条件下湿重和长度增加值在实验前后没有显著的差异($p > 0.05$),而15℃时湿重和长度增加值在实验前后都有明显的差异($p < 0.05$)。但湿重增加百分比(相对海带初始湿重)与温度有显著的相关性($p < 0.05$)(图2)。

在室内实验中,长度日增长和干重日增长都和温度有显著的线性相关关系(R^2 分别为0.9646和0.9584, $p < 0.05$)

2.2 不同温度下海带的生理状况

2.2.1 海带中C和N含量的变化 实验前后的C和N含量如表1所示,海带幼苗的N含量平均值是干重平均值的2.68%,该值高于海带保持高生长率所需要的N含量的阈值(2.1%)^[11]。实验前后,N含量都有所减少,C含量都有所增加(10℃除外),C/N值都增加(表1)。温度对海带N含量的增加值和C含量的减少值有线性相关关系,如图3所示。

2.2.2 海带中叶绿素a含量的变化 8d的室内实验结束时的叶绿素a含量只有开始时的30%,而在围隔实验中叶绿素a变化不明显,相对干重来说,11月份幼海带中叶绿素a的含量是0.33g/gDW。叶绿素a含量的变化如表2所示。

2.2.3 海带光合作用曲线及光合参数的变化 海带的光合作用 P/I 曲线由图4示出,可以看出,15℃时的海带室内实验和围隔实验中的 P/I 曲线 α 和 I_s 值高于10℃和5℃, P_m 值也有类似的现象。室内实验中,5℃时的 P_m 值为441μmol O₂/(gDW·h)(sd=96,n=9),10℃时为429(sd=71,n=9),15℃时为579μmol O₂/(gDW·h)(sd=31,n=15),围隔实验(14.4℃)中为642μmol O₂/(gDW·h)(sd=106,n=12)。而Wu等测定的自然海区幼海带光合作用 P_m 值在5℃时值为538μmol O₂/(gDW·h),15℃为744μmol O₂/(gDW·h)。由此可以看出,本次实验在不同温度条件下的 P_m 均低于Wu得出的 P_m 。在围隔实验中其 P_m 和Wu中15℃时的相近。

在不同温度下,海带光饱和参数(I_s)与温度有线性相关关系($R^2=0.7367$, $p < 0.05$)(图5a)。5℃时, I_s 值平均为96μE/(m²·s)(sd=16,n=15),10℃时为71μE/(m²·s)(sd=15,n=9),15℃时为31μE/(m²·s)(sd=25,n=9)(图5b)。

呼吸速率 R 值在5℃时最低,为54μmol O₂/(gDW·h)(sd=8.5),10℃、15℃和围隔中均高于5℃时的呼吸速率(图5c),这是Wu在5℃条件下测定的 R 值(为17μmol O₂/(gDW·h))的三倍多。Wu在15℃和25℃条件下测定的 R 值分别为34和71μmol O₂/(gDW·h)^[4],均低于本次实验测定的 R 值。15℃测定的 R 值也低于本次实验在围隔中测定的 R 值(82μmol O₂/(gDW·h))。

3 讨论

3.1 温度与海带生长的关系

衡量生长情况的最好指标是海带干重量的变化,其次就是藻体的长度,温度是影响生长的主要因子^[5]。曾呈奎对海带孢子体的生长实验表明,20℃是海带生长的最高耐受温度,生长的温度耐受范围为1~13℃,5~10℃为最适温度范围^[5],而其配子体和幼孢子体的温度适宜范围是5~18℃^[18]。藻体干重增长的适宜温度范围为13~20℃^[6]。本实验研究表明,在15℃条件下,幼

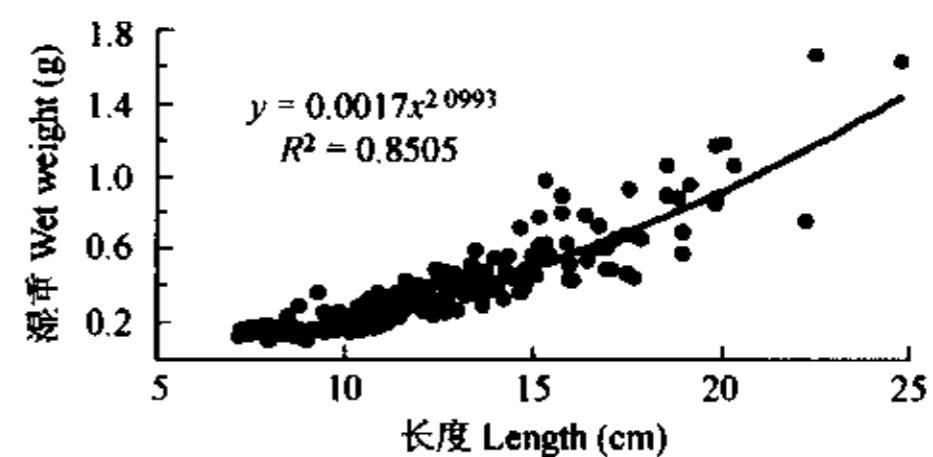


图1 实验用桑沟湾幼海带长度、湿重比例

Fig. 1 Length/wet weight ratio for young sporophyte of *L. japonica* in Sanggou Bay

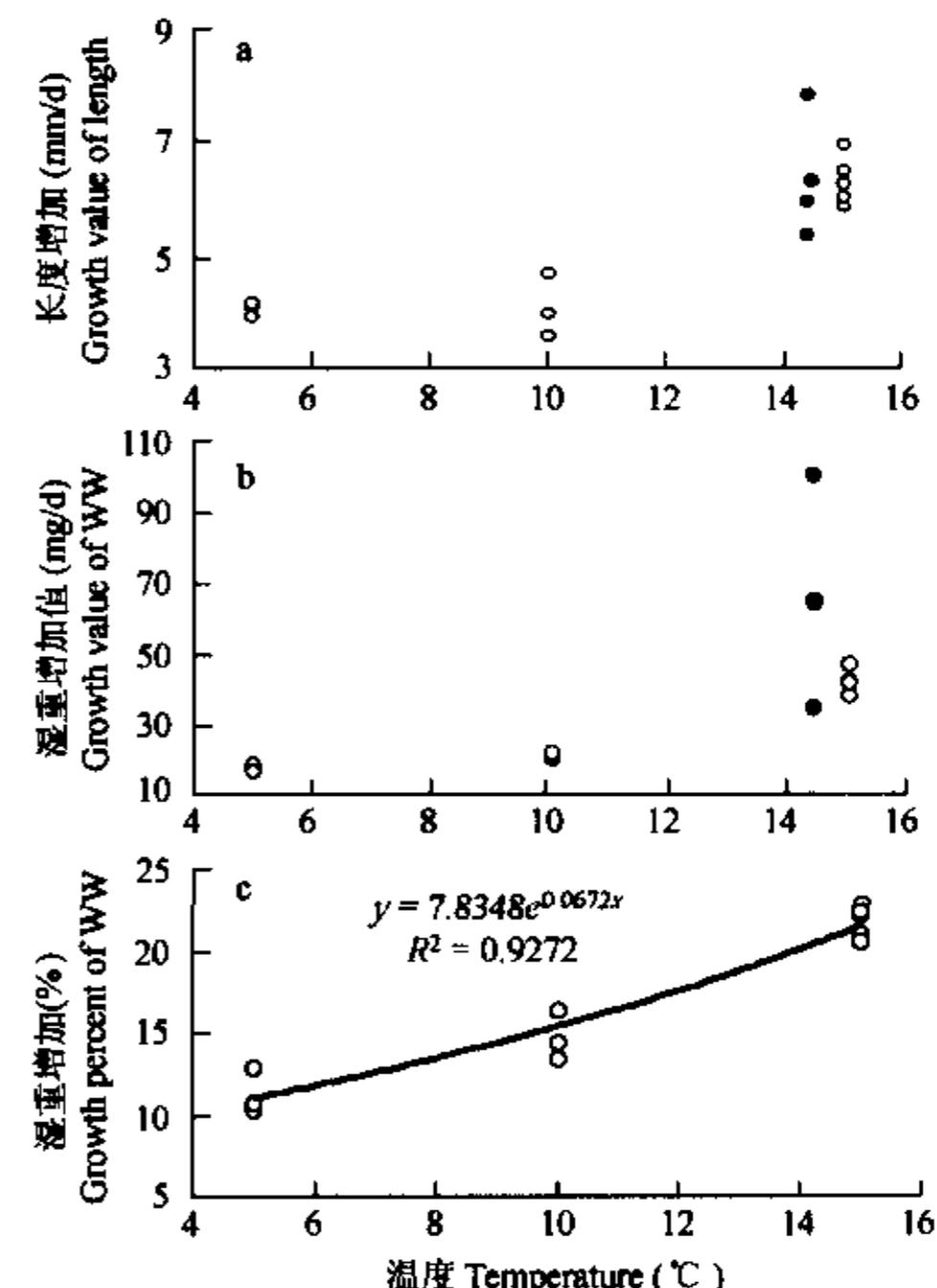


图2 室内实验温度对长度增加值(a)和湿重增加值(b)以及湿重的增加值百分比(c)的影响
Fig. 2 Impacts of temperature on mean growth in length(a) and Wet weight(b) laboratory experiment, and on mean increase percentage in wet weight in laboratory experiment(c)

黑点示围隔实验 Black dot: mesocosm results

表 1 海带幼孢子体在不同温度条件下实验前后的 C 和 N 含量

Table 1 Initial and final value of nitrogen and carbon content of young *L. japonica* at different temperature in laboratory experiment and mesocosm experiment

	实验开始值 Initial value			实验结束值 Final value
N 含量 N content(μg/mgDW)	26.8 (sd=2.3, n=12)	15°C	21.5 (sd=3.2, n=5)	5°C 19.2 (sd=2.9, n=3)
		10°C	18.6 (sd=1.5, n=3)	围隔 mesocosm 26.6 (sd=3.9, n=4)
C 含量 C content(μg/mgDW)	226.8 (sd=11.8, n=12)	15°C	244.6 (sd=56.2, n=5)	5°C 228.4 (sd=8.6, n=3)
		10°C	224.1 (sd=4.7, n=3)	围隔 mesocosm 244.1 (sd=25.7, n=4)
C/N	8.5 (sd=0.5, n=12)	15°C	11.3 (sd=1.2, n=5)	5°C 12 (sd=1.4, n=3)
		10°C	12.1 (sd=0.8, n=3)	围隔 mesocosm 9.2 (sd=0.4, n=4)

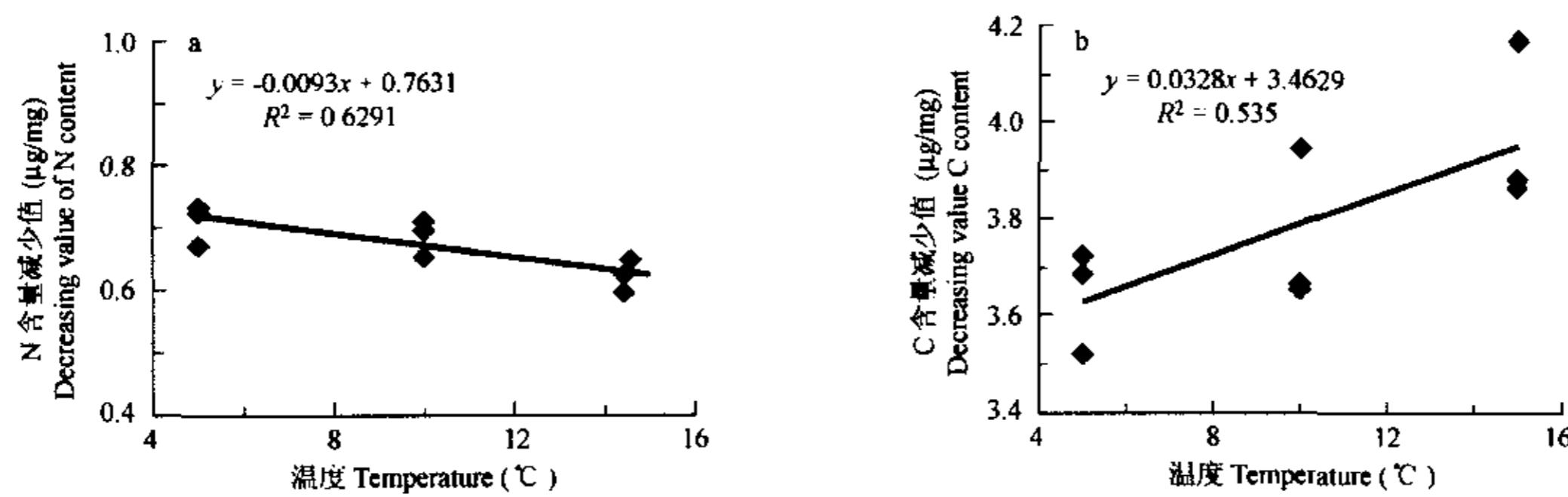


图 3 不同温度下海带幼孢子体 N 含量(a)和 C 含量(b)的变化

Fig. 3 The variation of nitrogen content (a) and carbon content (b) in the sporophyte of *L. japonica* with different temperature

表 2 海带幼孢子体在不同温度条件下实验前后的叶绿素含量

Table 2 Initial and final chlorophyll contents in young *L. japonica* at different temperature in laboratory experiment and mesocosm experiment

	实验开始值 Initial value			实验结束值 Final value
叶绿素 a Chlorophyll a(μg/gWW)	314 (sd=81, n=15)	15°C	134 (sd=23, n=15)	5°C 157 (sd=40, n=9)
		10°C	125 (sd=21, n=9)	围隔 mesocosm 386 (sd=105, n=12)
叶绿素 c Chlorophyll a(μg/gWW)	67 (37, n=15)	15°C	22 (sd=13, n=15)	5°C 26 (sd=15, n=9)
		10°C	19 (sd=6, n=9)	围隔 mesocosm 91 (sd=22, n=12)

海带的生长情况最好,这和一些学者的研究结果是一致的。海带的生长适温和其他海带差不多,长海带幼孢子体在暂养期间的生长和海区的水温呈负相关关系,10~15°C是长海带幼孢子体生长的适宜温度^[19],利尻海带幼孢子体的生长最适宜温度也为10~15°C^[20]。有研究认为,温度增加,叶绿素 a 含量增加^[21],而且,红藻 *Gracilaria tikvahiae* 随温度增加时叶绿素 a 含量增加与温度升高时硝酸氮吸收率和生长率的增加紧密相关^[10]。本次实验中温度越高,叶绿素 a 值越高,而 5°C 时较高的叶绿素含量,可能是由于叶绿素测定时的误差造成的。

实验前后的 C 和 N 含量如表 1 所示,海带幼苗的 N 含量平均值是干重平均值的 2.68%,该值高于海带保持有高生长率所需要的 N 含量的阈值(2.1%)^[9]。在海带生长快速期,其 C/N 值可达 50/1^[10],而对桑沟湾成体海带在后成期末 C/N 值的测定结果表明(欧盟项目研究报告),其值只有以前的一半(表 3),幼海带的 C/N 值为 8.5,低于生长期的 1/10^[10]。

由图 5b 看出,光合作用速率也随温度的增加而增加,这说明,在海带的早期生长发育过程中,在较低温度下,对氮源的利用率低,以及可能缺少光合作用的主产物——碳水化合物的同化,形成新的机体组织^[22],而光合作用产物得到累积,增加了干物质的含量,干湿重比例也就增加。而随温度升高,对氮源的利用率低和高的光合作用速率,并且加强了碳水化合物的同化,机体组织变大,长度和湿重也就显著增加。同时,干湿重比例降低时,光合作用加强^[3],这些都是一致的。

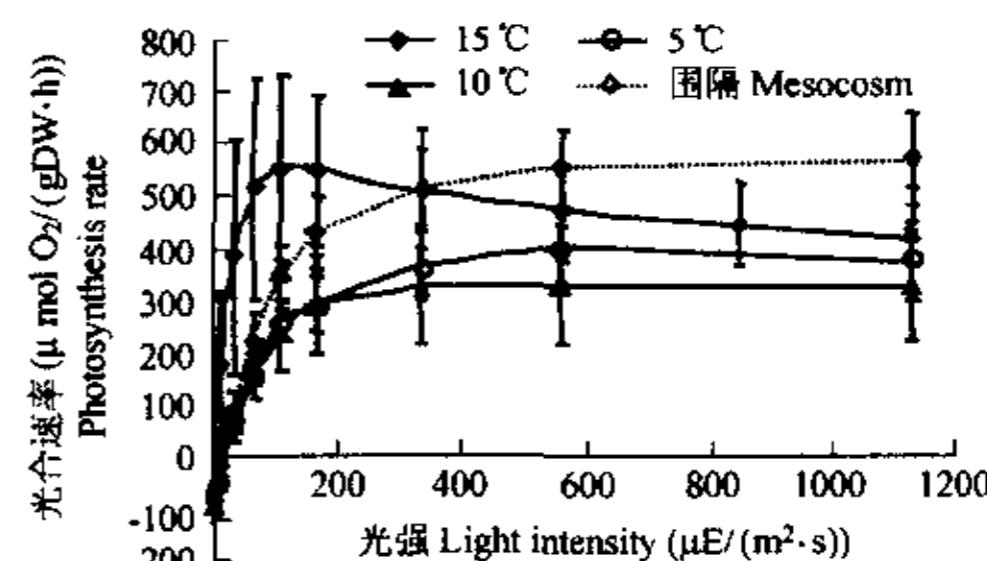


图 4 不同温度下的光合作用 P/I 曲线

Fig. 4 The P/I curve with different temperature

表3 4月份桑沟湾不同站位成体海带叶片的C、N含量

Table 3 The carbon and nitrogen contents in the blade of the older *L. japonica* at the different stations in April in Sanggou Bay

	站位 1 Station 1 1999-04-27	站位 2 Station 2 1999-04-28	站位 3 Station 3 1999-04-29	站位 4 Station 4 1999-04-29
N 含量 N content(μg/mg DW)	10.9 (0.2*)	14.4 (0.2)	13.7 (0.8)	13.8 (0.5)
C 含量 C content(μg/mg DW)	333 (16.0)	311 (8.0)	316 (13.0)	290 (9.0)
C/N	30.5 (0.9)	21.5 (0.4)	23 (0.5)	21.1 (0.3)

* 表示标准差 standard deviation

3.2 温度与海带光合作用的关系

本实验所用的氧电极法所用仪器的操作简单, 氧电极灵敏度高, 更能取得较好的实验结果, 能直接根据得到的光合作用 P/I 曲线计算出光饱和参数。

一些研究认为, 环境温度越高, 光合作用的适宜温度越高^[3,11], 南极 4 种大型褐藻全年的光合作用 P_m 值和暗呼吸值波动很大, 特别是在 11 月份, 其余月份 P_m 和暗呼吸值范围分别为 20~100 和 5~100 $\mu\text{mol O}_2/(\text{gDW} \cdot \text{h})$ ^[3]。海带 *Laminaria saccharina* 在不同季节的生长发育和繁殖都有一个最适宜的温度^[11]。Drew 研究了 3 种海带初级生产力的季节变化, 表明, 在 28.5 mW/cm^2 的连续光照下, 10℃ 的温度条件下测定初级生产力, 表明在夏季时初级生产力呈减少趋势, 但在冬末春初却有明显的增加(最大值为 4 $\mu\text{mol O}_2/(\text{cm}^2 \cdot \text{h})$); 暗呼吸的季节变化和温度紧密相关, 其值在夏季高, 冬季低, 姚南瑜对 2m 长的海带中段的光合和呼吸强度测定表明, 30℃ 时呼吸强度最高^[7]。然而, 大部分海藻的光合作用适宜温度为 20℃^[5]。本次实验中, 海带幼孢子体 P_m 值明显较高, 在 15℃ 时为 579 $\mu\text{mol O}_2/(\text{gDW} \cdot \text{h})$ ($sd = 31, n = 15$), 10℃ 和 5℃ 逐渐降低。

桑沟湾成体海带的 P_m 值为 41 $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ($sd = 5.6$), I_k 为 53 $\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ($sd = 11$)^{*}。与成体海带相比, 本次实验中幼海带的 P_m 值、 I_k 和呼吸速率 R 值均高于成体海带, 这表明幼体海带将有更快的生长速度。如果幼海带和成体海带的 I_k 值处于相同的水平, 则对成体海带来说, 其 P_m 值和呼吸速率 R 值将明显低于幼海带, Mizuta 对在 20℃ 条件下测得的 P_m 值为 23.2 ($\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), I_k 值为 245 $\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

Lapointe 等研究认为红藻 *Gracilaria tikvahiae* 的生长率、光合作用速率与对硝酸氮的吸收率正相关, 同时, 对硝酸氮的吸收率随温度和光强的增加而增加, 直至温度达到 30℃^[10]。当温度降低时, 长海带 (*Laminaria longicruris*) 对硝态氮的吸收率显著降低^[14]。而本次实验结果表明, 温度越高, 光合作用初始速率越高, 即 α 越高, 同时 P_m 值也越高。

3.3 围隔实验

围隔生态系是用人工方法把自然海水围起来的相对封闭的生态系, 与周围海水没有水交换。与室内实验相比, 围隔实验是在非常接近于自然状况的条件下进行的, 因此更能反映海带的生长发育情况^[23]。

此次围隔实验表明, 围隔中海带能在较强的光照条件下适应并且得到快速生长, 湿重、干重、长和宽都较室内实验好, 有更高的 C、N 含量和叶绿素含量, 并有更低的 C/N 值, 同时, 从图 4 中 P/I 曲线上可以看出围隔中海带光合作用的光饱和点大于室内实验, 说明围隔实验中的海带能在光照较强的条件下适应并进行较快的生长和光合作用。从用氧电极法测定的光合作用曲

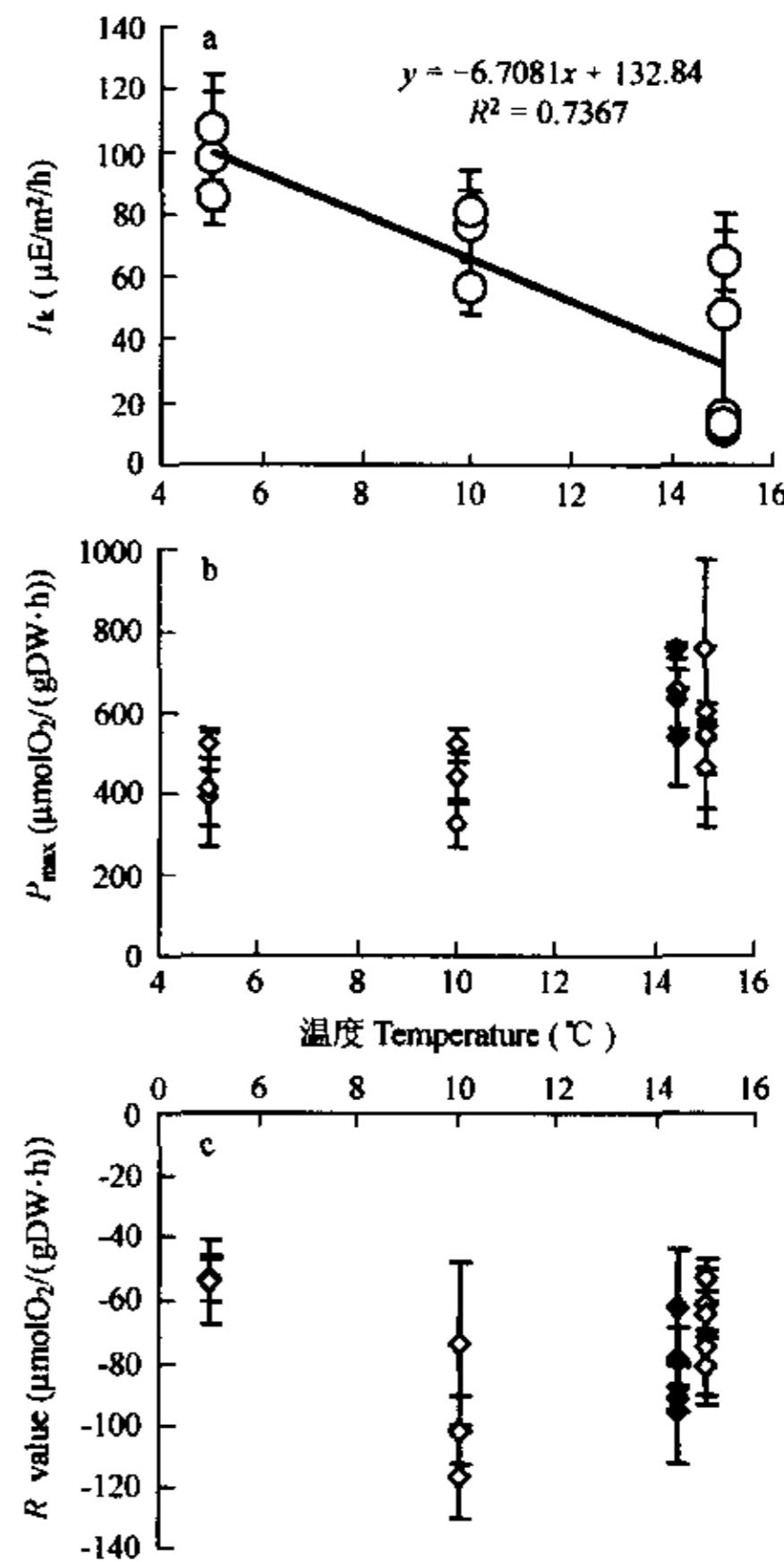


图5 不同温度下海带光饱和参数 I_k (a) 和 P_{max} (b) 及 R (c) 值的变化

Fig. 5 The light saturated parameter I_k (a) and P_{max} (b) and R (c)
黑点示围隔实验 Black dot: data from mesocosm experiment

线参数中可以看出,室内15℃条件下海带的光饱和点较围隔(14.4℃)的光饱和点低(图4),这可能是由于围隔中的水中浮游植物和颗粒物多,透明度低。而比较室内的3个温度梯度,温度越低,光饱和点越高,光合速率越低。

本文通过围隔实验和室内实验研究得出的海带幼孢子体在不同温度下的生长情况和光合作用参数,将为欧盟项目中对桑沟湾中海带养殖容量的数值模拟提供参数,对于海带养殖容量的确定有重要的意义。

References:

- [1] Wu C Y. Aquaculture and research status of *Laminaria japonica*. In: Tseng C K, Zhou H O, Li B C. *Marine science study and its exploitation in China*. Qingdao: Qingdao Press, 1993. 3~5.
- [2] Norwegian Trade Council. *China Aquaculture Report*, Beijing, July, 2000.
- [3] Bolton J J. Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria* species (Phaeophyta) in culture. *Mar. Biol.*, 1982, **66**:89~94.
- [4] Wu C Y, Wen Z C, Peng Z S, et al. A preliminary comparative study of the productivity of three economic seaweeds. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 1984, **2**(1):97~101.
- [5] Tseng C K, Wu C Y, Sun G Y. The impacts of temperature on growth and development of *Laminaria japonica* sporophytes. *Acta Botanica Sinica*, 1957, **6**(2):103~130.
- [6] Tseng C K, Wu C Y. *Aquaculture of Laminaria japonica*. Beijing: Scientific Press, 1962. 1~54.
- [7] Yao N Y, Li J Z. A study on the photosynthesis traits of *Laminaria japonica*. *Plant Physiology Communications*, 1981, (4):18~20.
- [8] Pedersen M F. Nitrogen limitation of photosynthesis and growth: comparison across aquatic plant communities in a danish estuary (Roskilde Fjord). *Ophelia*, 1995, **41**:261~272.
- [9] Jaime L M, David J C. Effects of light, temperature and desiccation on the net emersed productivity of the intertidal macroalgae *Colpomenia peregrina* Sauv. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1995, **189**: 13~27.
- [10] Lapointe B E, Dawes C J, Tenore K R. Interactions between light and temperature on the physiological ecology of *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales; Rhodophyta). *Marine Biology*, 1984, **80**:171~178.
- [11] Lee J A, Boudeijn H B. Seasonal light and temperature interaction effects on development of *Laminaria Saccharina* (Phaeophyta) gametophytes and juvenile sporophytes. *Ophelia*, 1988, **41**:261~272.
- [12] Korb R E, Valrie A G. Effects of concurrent low temperature and low nitrogen supply on polar and temperate seaweeds. *Mar. Ecol. Prog. Seri.*, 2000, **198**:73~82.
- [13] Dong S L, Liu J W. Advance in the studies on nutrient metabolism of seaweeds. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 2001, **31**(1): 21~28.
- [14] Ahn O, Petrell R J. Ammonium and nitrate uptake by *Laminaria saccharina* and *Nereocystis luetkeana* originating from a salmon sea cage farm. *J. Applied Phycology*, 1998, **10**:333~340.
- [15] Platt T, Gallegos C L. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.*, 1980, **38**:687~701.
- [16] Harrison W G, Platt T, Lewis M R. The utility of light-saturation models for estimating marine primary productivity in the field: a comparison with conventional "simulated" *in situ* methods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1985, **42**:864~872.
- [17] Talling J F. The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.*, 1957, **56**: 133~149.
- [18] Liu T, Cui J J, Dai J X, et al. The culture of clone in *Laminaria japonica* gametophyte and its application. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 2000, **30**(2):203~206.
- [19] Zhang H Y, Fang C J, Cao S Q, et al. Study on the indoor culture and cultivation of *Laminaria longissima* Mayabe. *Journal of Dalian Fisheries University*, 1999, **14**(1):16~20.
- [20] Zhang H Y, Fang C J, Cao S Q, et al. Indoor culture and cultivation of *Laminaria ochotensis*. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2000, **15**(2):103~107.
- [21] Topinka J. Nitrogen uptake by *Fucus spiralis* (Phaeophyceae). *J. Phycol.*, 1978, **14**:241~247.
- [22] Wu C Y, Tseng C K, Zheng S Q, et al. The fertilization upper growth of *Laminaria japonica*. *Chinese Science Bulletin*, 1959, **13**:432~433.
- [23] Takahashi M. *Pelagic mesocosm: I Food chain analysis in enclosed experimental marine ecosystems: A review and recommendations*. ed. by Lalli, 1990. 61~80.

参考文献:

- [1] 吴超元. 海带的养殖与研究现状. 见:曾呈奎主编. 中国海洋科学研究及开发. 青岛:青岛出版社, 1993. 3~5.
- [5] 曾呈奎,吴超元,孙国玉. 温度对海带孢子体的生长和发育的影响. 植物学报, 1957, **6**(2):103~130.
- [6] 曾呈奎,吴超元. 海带养殖学. 科学出版社, 1962. 1~54.
- [7] 姚南瑜,李建之. 海带光合特性研究. 植物生理学通讯, 1981, (4): 18~20.
- [13] 董双林,刘静雯. 海藻营养代谢研究进展—海藻营养代谢的调节. 青岛海洋大学学报, 2001, **31**(1): 21~28.
- [18] 刘涛,崔竟进,戴继勋,等. 海带配子体克隆的培养及应用. 青岛海洋大学学报, 2000, **30**(2): 203~206.
- [19] 张海宇,范春江,曹淑青,等. 长海带海区暂养与栽培技术的研究. 连水产学院学报, 1999, **14**(1): 16~20.
- [20] 张泽宇,范春江,曹淑青,等. 利尻海带的室内培养与栽培的研究. 大连水产学院学报, 2000, **15**(2): 103~107.
- [22] 吴超元,曾呈奎,等. 关于海带生长后期的施肥问题. 科学通报, 1959, **13**: 432~433.