

## 一些海洋浮游植物量子产值的研究

矫晓阳

(国家海洋局)

海洋环境保护研究所, 大连, 118023)

朱明远, 吴宝铃

(国家海洋局)

第一海洋研究所, 青岛)

摘要 现场实验以及用硅藻、金藻和绿藻所做的实验表明, 在光饱和深度以下, 随着深度的增加, 浮游植物的量子产值具有不变、增加和下降3种垂直变化趋势。偏离理论模式的后两种结果可能是由浮游植物的光强适应(Light-shade adaptation)等原因引起。还探讨了量子产值作为初级生产力模型和光利用效率模型中的参数的问题。

关键词: 浮游植物, 量子产值, 光强适应, 初级生产力, 光利用效率。

量子产值与叶绿素浓度和温度无关<sup>[1]</sup>, 具有较好的稳定性, 因而有些学者试图用它作为初级生产力模型中的一个参数<sup>[1,2]</sup>; 而且, 这一参数本身就是能量转换效率的一个量度, 是光合作用中光化学机制的一个数值体现, 这都增加了人们对量子产值研究的兴趣。

自然水域浮游植物量子产值的研究最早在1975年由Tyler进行<sup>[3]</sup>。此后, 国外的几位学者做了一些这方面的工作<sup>[4-6]</sup>。在国内, 除了朱明远等人做了部分工作(待发表)外, 目前尚未见到这一方面的报道。本文将现场研究与实验室研究相结合, 探索了不同深度上浮游植物量子产值的变化情况, 旨在研究水域量子产值的变化规律, 通过量子产值的途径认识海洋生态系统初级生产过程中的能量流动状况, 以及用量子产值作为水域初级生产力模型中的一个参数的可行性。

## 1 材料和方法

### 1.1 藻的培养

采用一次性培养的方法, 将三角褐指藻(*Phaeodactylum triconutum* Bohlin)、湛江叉鞭金藻(*Dicrateria zhanjingzensis* Hu)和亚心形扁藻(*Platymonas subcordiformis* Hazen)在16h照光、8h黑暗的光照条件下培养。使用的光源为40W日光灯。光强, 三角褐指藻和湛江叉鞭金藻为 $75 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ , 亚心形扁藻为 $350 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。

### 1.2 实验装置

使用一个高2m直径0.32m的铁桶作为容器进行室内<sup>14</sup>C的培养。实验时, 桶内盛满清水, 且在桶上部与光源之间放置一个有机玻璃循环水槽。实验光源为1000W碘钨灯或日光。

### 1.3 实验方法

1.3.1 光合速率的测定 采用<sup>14</sup>C测定法<sup>[7]</sup>。现场<sup>14</sup>C培养(站位见图1); 在不同的水层吊挂培养瓶, 培养体积为 $250 \times 10^{-6} \text{ m}^3$ , 培养时间为24h, 加入<sup>14</sup>C约为148kBq。培养结束后, 用 $0.45 \mu\text{m}$ 混合纤维树脂滤膜滤出藻类, 再用浓盐酸蒸熏滤膜。处理后的滤膜放入闪烁瓶中, 加入闪烁液, 24h后使用FJ-2101型双道液体闪烁计数器测定藻类光合作用同化成的

本文于1991年4月28日收到, 修改稿于1992年4月29日收到。

吕瑞华、李瑞香、毛兴华、汤庭耀等同志协助工作, 在此谨致谢意。

有机<sup>14</sup>C。室内<sup>14</sup>C培养条件见表1。

**1.3.2 叶绿素a的测定** 现场海水的叶绿素a含量,采用分光光度法<sup>[8]</sup>,用721型分光光度计测定,按照Jeffrey-Humphrey的公式计算<sup>[9]</sup>。室内实验采用萃取荧光法<sup>[10]</sup>,用Turner Designs 10型荧光计测定。

**1.3.3 光和透明度的测定** 在有光时间内用光量子仪(QSP-170D型, San Diego California USA)实测太阳总辐射,水下光用4π型(QSP-200D)水下传感器测定。所测的波长范围为400—700nm用透明度盘测定现场海水的透明度。

**1.3.4 温度和盐度的测定** 用颠倒式温度计和表面温度计测定现场海水温度。用HD-2型电导盐度仪测定海水的盐度。

**1.4 参数的定义和计算**

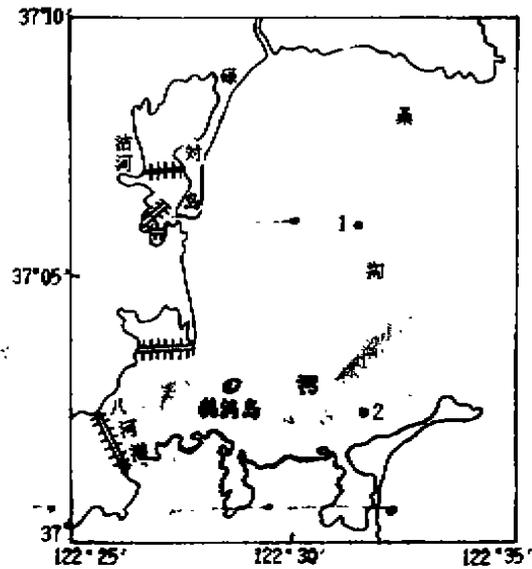


图1 现场实验站位图  
Fig.1 The stations in situ  
1. 1号站 Station 1, 2. 2号站 Station 2

表1 室内<sup>14</sup>C培养条件  
Table 1 The <sup>14</sup>C culture conditions in lab

日期 Date	种藻 Species	光* Light	叶绿素 (mg·m <sup>-3</sup> ) Chlorophyll a	温度 (°C) Temperature	盐度 (‰) Salinity	培养体积 Volume Culture (×10 <sup>-6</sup> m <sup>3</sup> )	培养时间 (h) Culture time	加入 <sup>14</sup> C数量 (kBq) Amount of <sup>14</sup> C
1990 04 24	三角褐指藻	钨灯光	2.82	16.0±0.5	31.669	35	1	296
1990 05 01	湛江叉鞭金藻	钨灯光	19.46	17.0±0.5	31.669	35	1	296
1990 04 26	亚心形扁藻	钨灯光	1.71	17.8±0.5	31.669	35	1	296
1990 05 23	亚心形扁藻	日光	2.41	22.9±0.5	31.669	35	1	296

\* 钨灯光 Tungsten light 日光 Sunlight

**1.4.1 叶绿素a吸光系数** 叶绿素a吸光系数(The mean spectral absorption coefficient)

以 $\bar{K}_c$ 表示,定义为<sup>[4]</sup>:

$$\bar{K}_c = \frac{\int_{400}^{700} K_c(\lambda) i(\lambda) d\lambda}{\int_{400}^{700} i(\lambda) d\lambda} (\text{m}^2 \cdot \text{mgChla}^{-1})$$

式中*i*(λ)为特定的光辐射, *K<sub>c</sub>*(m<sup>-1</sup>)为浮游植物吸光系数。本文在现场量子产值计算时,应用实验室测定的三角褐指藻的叶绿素a吸光系数值0.0123。<sup>[11]</sup>

**1.4.2 光合可用光** 光合可用光(photosynthetic available radiation)是指波长在400—700nm的光,以*PAR*表示,单位为mmol *PAR*·m<sup>-2</sup>·h<sup>-1</sup>。0m深度上的光合可用光*PAR*。由现场日平均总辐射扣除20%海面反射后得到<sup>[12]</sup>。

**1.4.3 光合利用光** 光合利用光(photosynthetic usable radiation)以*PUR<sub>z</sub>*表示,单位为mol *PUR<sub>z</sub>*·m<sup>-3</sup>·h<sup>-1</sup>。某一深度上的光合利用光从下式求出<sup>[6]</sup>:

$$PUR_{z,z} = PAR_{z,z} \cdot \frac{CK_z}{K}$$

$PAR_{z,z}$  为水体吸收的光合可用光,  $C$  为叶绿素a 浓度 ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ),  $K$  为海水的总吸光系数 (the diffuse attenuation coefficient) ( $\text{m}^{-1}$ ).

1.4.4 光合储存光能 光合储存光能(photosynthetic stored radiation) 以  $PSR$  表示, 单位为  $\text{molC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$ , 其中  $C$  代表有机碳, 从光合速率直接求出。

1.4.5 量子产值 量子产值也称为量子产额、量子产率, 个别文献称为量子效率 (quantum efficiency), 定义为某一深度  $Z$  光合作用吸收的光能转化为光合作用储存起来的化学能的效率<sup>[13]</sup>, 以  $\phi_z$  表示, 单位为  $\text{molC} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{PUR}_{z,z}^{-1}$ :

$$\phi_z = \frac{PSR}{PUR_{z,z}}$$

1.4.6 光利用效率 光利用效率 (the radiation utilization efficiency, the light utilization efficiency), 定义为单位水体光合作用储存的化学能占水体吸收的全部光能的比例<sup>[14]</sup> 以  $E$  表示:

$$E = \frac{CK_z}{K} \cdot E_c$$

$E_c$  为能量转换效率(the energy conversion efficiency)。

## 2 结果和讨论

现场实验期间桑沟湾海区的日均 0m 光合可用光以及各次测得的海水总吸光系数列在表 2。

现场光合速率结果以初级生产力的形式表示(图2-1), 实验室结果如图2-2, 其中日光培养的亚心形扁藻出现了光抑制。

### 2.1 量子产值

以光饱和和深度为界, 水下量子产值曲线明显地分为两部分(图3)。光饱和和深度向上, 现场和3种海洋微藻的量子产值全都呈现下降的趋势(没有表层值的7月份1号站除外)。6月份, 1号站的量子产值由0.005降为0.004, 2号站由0.033降为0.026; 7月份, 2号站由0.089降为0.043; 三角褐指藻的量子产值由0.040降为0.010, 湛江叉鞭金藻由0.028降为0.008, 钨灯光源培养的亚心形扁藻由0.030降为0.008, 日光光源培养的则由0.059降为0.008。

光饱和和深度向下, 量子产值出现了3种变化趋势。2号站6、7月份以及湛江叉鞭金藻、钨灯光源和日光光源培养的亚心形扁藻的量子产值基本上保持不变, 分别在0.030、0.089、0.024、0.033和0.060左右波动。1号站7月份和三角褐指藻的量子产值随着光强的减弱呈增大的趋势, 前者由0.005增大为0.098, 后者由0.038增大为0.114。1号站6月份的

表 2 日均光合可用光和海水总吸光系数

Table 2 The average  $PAR_0$  and the diffuse attenuation coefficient

日期 Date	站位 Stations	日均光合可用光 ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$ ) The average $PAR_0$	海水总吸光系数 ( $\text{m}^{-1}$ ) Diffuse attenuation coefficient
1998 06 23-24	1	6274	0.5203
	2	4896	0.2123
1989 07 26-27	1	3041	0.5625
	2	2265	0.3150

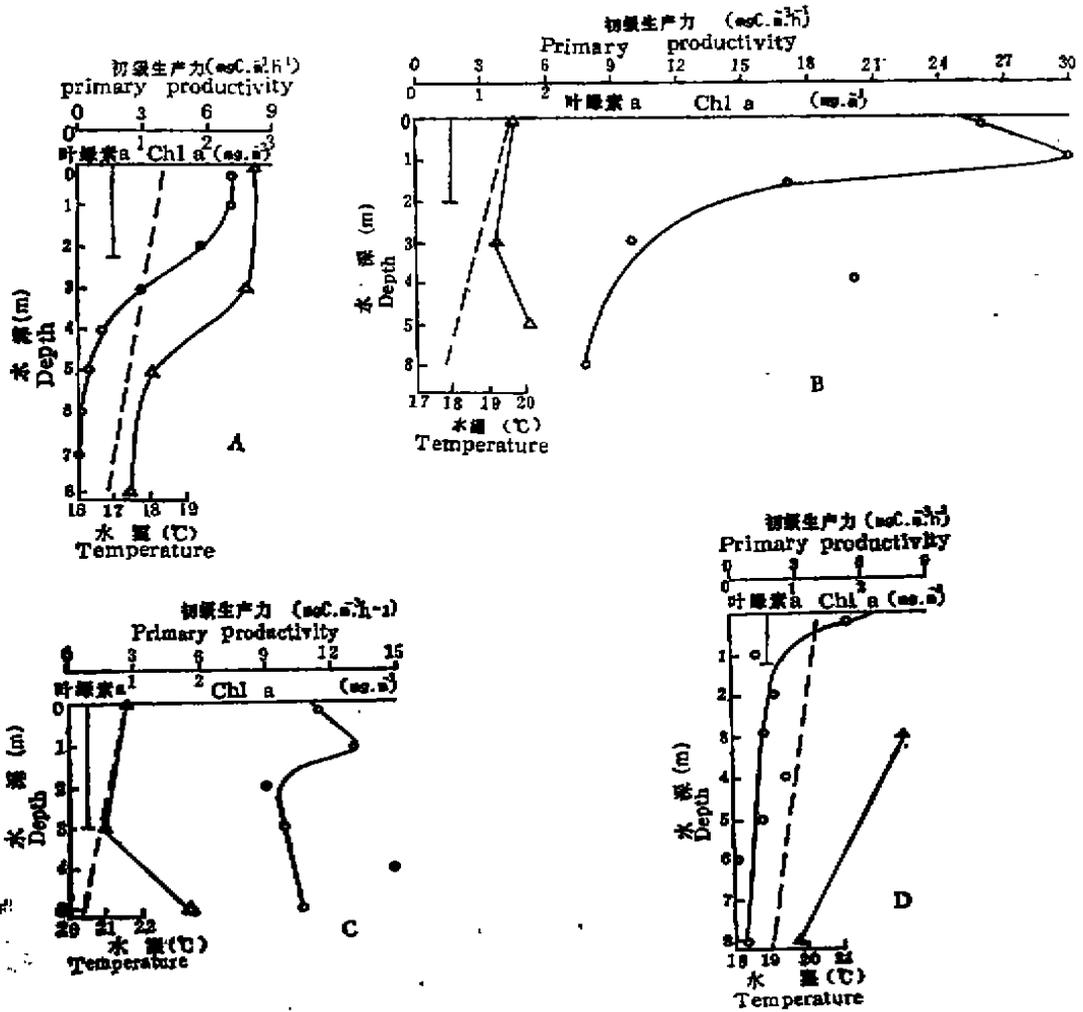


图 2-1 现场初级生产力垂直剖面图

Fig.2-1 The vertical profiles of primary productivity in situ  
 ○—○初级生产力; △—△叶绿素a; - - -水温; 上透明度  
 primary productivity, chlorophyll a, temperature, transparency

A. 890823—24 1号站; B. 890823—24 2号站; C. 890728—27 2号站; D. 890728—27 1号站  
 station 1; station 2; station 2; station 1.

量子产值则呈减小的趋势，由0.005降为0.001。

按照理论模式，当光强大于饱和光强时，由于酶限速，光合速率不能继续增大，保持在最大光合速率 $P_{max}$ ，光强的增长为量子产值的下降所补偿，即：

$$P_{max} = 12\phi_s \bar{K}_s I_s = \text{常数} \quad (I_s > I_k) \quad (5.11)$$

式中 $I_s$ 代表薄层光辐射。由前述看，本文的现场和实验室结果与理论模式基本一致，光饱和深度向上量子产值都是随着光强的增长逐渐下降。

当光强小于饱和光强时，光合作用处于光限速，光强不足以驱动光电子流达到最大值，

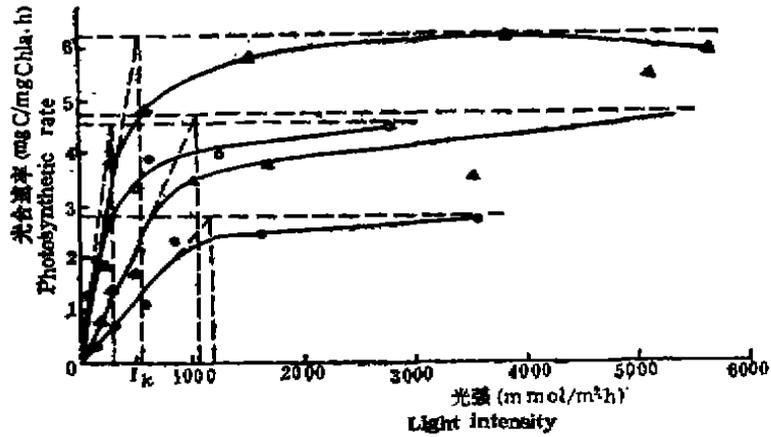


图 2-2 3种海洋浮游植物的光合曲线

Fig.2-2 The P-I curves of three marine phytoplankton

- 三角褐指藻 *Phaeodactylum triconutum*
- 湛江叉鞭金藻 *Dicrateria zhanjingzensis*
- △ 亚心形扁藻 (日光) *Platymonas subcordiformis* (sunlight)
- ▲ 亚心形扁藻 (钨灯光) *P.subcordiformis* (tungsten light)

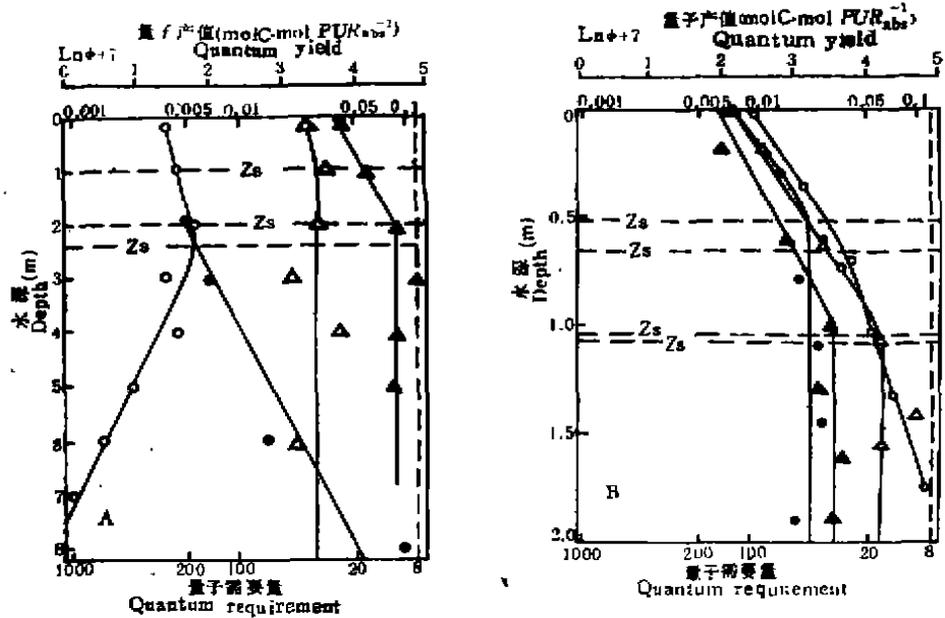


图 3 量子产值垂直剖面图

Fig.3 The vertical profiles of quantum yield

A. 现场水下量子产值曲线

The under water quantum yield curves in situ

- 1989 06 23-24 1号站; station 1; ● 1989 07 26-27 1号站; station 1;
- △ 1989 06 23-24 2号站; Station 2; ▲ 1989 07 26-27 2号站; Station 2

B. 3种海洋浮游植物的水下量子产值曲线

The underwater quantum yield curves of three marine phytoplankton

- 三角褐指藻 *Phaeodactylum triconutum*
  - 湛江叉鞭金藻 *Dicrateria zhanjingzensis*
  - △ 亚心形扁藻 (日光) *Platymonas subcordiformis* (sunlight)
  - ▲ 亚心形扁藻 (钨灯光) *P.subcordiformis* (tungsten light)
- Zs 光饱和深度 light-saturating depth

吸收的光子将被最大效率地利用,量子产值达到最大并保持不变,即:

$$\phi_{m,x} = \frac{P_s}{12K_c I_s} = \text{常数} \quad (I_s < I_k)^{[16,11]}$$

2号站6、7月份以及湛江叉鞭金藻、日光和钨灯光源培养的亚心形扁藻的量子产值吻合了理论模式,三角褐指藻和1号站的量子产值偏离了理论模式。

低光强下培养的三角褐指藻对弱光有着较高的利用效率<sup>[16]</sup>,这可能是饱和光强以下三角褐指藻的量子产值随深度增加的一个原因。光合速率测定前培养在白光下的三角褐指藻,在677nm照光下的光合速率比在522nm照光下的光合速率高许多<sup>[18]</sup>,而深水的长波光对短波光的比例要比浅水的大,这就直接导致了深水培养的三角褐指藻的量子产值的计算值比浅水培养的大。Takematsu等也报道过光质对量子产值的计算有影响<sup>[17]</sup>。许多种藻在较低光强下培养时光合单位(photosynthetic unit, 聚光色素与作用中心色素的比率)增大,且每光合单位的光合效率也是光合单位较大的藻较高<sup>[18]</sup>。不少实验结果表明,硅藻的光强适应对策主要是改变光合单位的大小<sup>[18-20]</sup>。因此,三角褐指藻的量子产值随深度增加而增大的情况,也可能与实验前在低光强下培养时由于光强适应所形成的光合单位的大小有关。此外,三角褐指藻处于高光强下比处于低光强下的光呼吸强度可能要高,而这会低估高光强下的量子产值。

1号站设在湾口,水深9m左右,海流较强。这里的浮游植物群落主要是由别处输运而来。1号站7月份的量子产值随深度的增加而增大,可能是因为输运来的优势种(角毛藻 *Chaetoceros* spp, 1622个细胞·L<sup>-1</sup>, 占63.4%, 中肋骨条藻 *Skeletonema costatum* Cleve, 738个细胞·L<sup>-1</sup>, 占28.8%)为低光强适应种,对高光强的光利用效率较低,对低光强的光利用效率较高所致;这与三角褐指藻的量子产值变化情况属于同一类型。1号站6月份的优势种(具槽直链藻 *Melosira sulcata* Cleve, 4个细胞·L<sup>-1</sup>, 占37.2%, 奇异菱形藻 *Nitzschia paradoxa* Grunow, 3个细胞·L<sup>-1</sup>, 占27.7%),等对光强的响应可能与前者相反,从而出现量子产值随深度的增加而减小的情况;Platt等观察到过浮游植物在深水中因光强适应使光合曲线斜度(the initial slope of P-I curve)下降的情况<sup>[21]</sup>。2号站靠近沿岸,水深不到7m,海流较弱,上下水体具备进行比较好的垂直混合条件,不同水层的浮游植物群落组成(网采浮游植物生物量很低,在6个细胞·L<sup>-1</sup>左右,与水体叶绿素a含量和初级生产力不相吻合,估计优势种为浮游生物网漏采的微型浮游植物)可能相似,对光的响应可能也相似,从而出现符合理论模式的量子产值变化形式。这与湛江叉鞭金藻和亚心形扁藻量子产值的变化情况类似。此处,水下量子产值的变化可能与水团、水色等因素也有一定的关系。

一般认为量子产值的理论最大值是0.125。本文室内最大量子产值的范围在0.0266—0.1140,文献值在0.04—0.1099<sup>[21,22]</sup>,本文现场最大量子产值在0.0291—0.0971(1号站6月份为0.0043),Constance湖的最大量子产值在0.022—0.092<sup>[23]</sup>。这些数值范围都有较好的一致性。

## 2.2 量子产值作为光合模型中的参数

### 2.2.1 量子产值作为初级生产力模型中的参数

由Barnister(1974)重新表述的、结合进了量子产值的Steele(1962)、Vollenweider(1965)和Fee(1969)的初级生产力模型,都具有如下的一般形式:

$$P(\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}) = 12\phi_m \cdot \frac{\bar{K}_s C}{K} \cdot \Delta I$$

式中 $\Delta I$ 为光饱和深度以下单位面积水体吸收的全部光能。

Bannister期望 $\phi_m$ 可以近似地看作一个常数，约为0.06。但以后的实验结果（如 Masatsuka<sup>[2]</sup>、Tilzer<sup>[5]</sup>以及本文等）表明，最大量子产值不仅存在一定大小的数值变化，而且存在趋势上的垂直变化。因此，在应用含有量子产值的初级生产力模型时，至少在近岸海区，应该考虑 $\phi_m$ 的变化。

### 2.2.2 量子产值作为光利用效率模型中的参数

本文不同水层的光利用效率（图4）在0.007%—1.33%，水体光利用效率的平均值在0.06%—0.75%，2号站都比1号站高。

More计算一般初级生产力水平的东太平洋的光利用效率，为0.01%—1.0%<sup>[2,3]</sup>，与本文结果相似。

若假定1mg碳合39J，1mol 400—700nm的可见光合218kJ<sup>[6]</sup>，则由 $E = \frac{CK_s}{K} E_s$

可以得到含有量子产值的光利用效率的一个模型：

$$E = \frac{2.15CK_s}{K} \phi_s$$

若设法赋 $\phi_s$ 和 $\bar{K}_s$ 以合适的假定值，则光利用效率可以通过一个生物学参数叶绿素a浓度和一个光学参数海水总吸光系数近似地估算。这对于认识海洋生态系统初级生产过程中的能量流动不无意义。

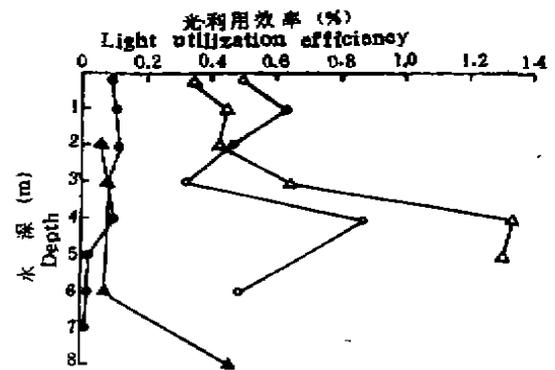


图4 桑沟湾海区的光利用效率  
Fig. 4 The light utilization efficiency of the Shangou Bay

- 890623—24 1号站 Station 1
- 890726—27 1号站 Station 1
- △ 890623—24 2号站 Station 2
- ▲ 890726—27 2号站 Station 2

### 参 考 文 献

- [1] Bannister T T. Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. *Limnol Oceanogr.* 1974, 19(1): 1—12
- [2] Platt T, Jassby A. D. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.* 1976, 12:421—439
- [3] Tyler J E. The in situ quantum efficiency of natural phytoplankton populations. *Limnol Oceanogr.* 1975, 20(6):976—980
- [4] Bannister T T, Weideman A D. The maximum quantum yield of phytoplankton photosynthesis in situ. *J. Plankt. Res.* 1984, 6(2):275—284
- [5] Tilzer M M. The quantum yield as a fundamental parameter controlling vertical photosynthetic profiles of phytoplankton in Lake Constance. *Arch Hydrobiol.* 1984, 2:159—198
- [6] Dubinsky Z, Falkowski P G, Wyman K. Light harvesting and utilization by phytoplankton. *Plant Cell Physiol.* 1986, 27(7):1335—1349
- [7] 国家海洋局. 海洋调查规范. 北京: 海洋出版社. 1975. 19—27
- [8] SCOR/UNESCO. Determination of photosynthetic pigments in sea-water. *Monographs on Oceanographic methodology.* UNESCO, Paris, 1969, 1:16—17

- [9] Jeffrey S W, Humphrey G F. New spectrophotometric equation for determination of chlorophylls a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem Physiol*, 1975, 167:191—194
- [10] Holm-Hansen O, Lorenzen C J, Holmes R W, et al. Fluorometric determination of chlorophyll. *J cons PermInt Explor Mer*, 1965, 30: 3—15
- [11] 桥晓阳 朱明远, 3种海洋微藻的叶绿素a吸收光系数. *海洋学报*, 1992, 14(6):132—134
- [12] 国家海洋局第一海洋研究所. 桑沟湾增殖环境综合调查研究. 青岛出版社, 1988. 10—20, 104
- [13] Dubinsky Z, Berman T. Light utilization efficiencies of phytoplankton in Lake Kinneret (Sea of Galilee). *Limnol Oceanogr*, 1976, 21:226—230
- [14] Kirk J T O, *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, Cambridge University Press, Cambridge, 1983. 246
- [15] Beardall A, Morris I. The concept of light intensity adaptation in marine phytoplankton, some experiments with *Phaeodactylum triconutum*, *Mar Biol*, 1976, 37:377—387
- [16] Shimura S, Fujita Y. Changes in the activity of fucoxanthin-excited photosynthesis in the marine diatom *Phaeodactylum triconutum* grown under different culture conditions, *Mar Biol*, 1975, 33:185—194
- [17] Takematsu N, Kishino M, Okami N. The quantum yield of phytoplankton photosynthesis in Lake Fukami-ike, Japan. *La mer*, 1981, 19:132—136
- [18] Perry M J, Talbot M C, Alberte R S. Photoadaptation in marine phytoplankton, response of the photosynthetic unit. *Mar Biol*, 1981 62:91—101
- [19] Falkowski P G, Owens T G. Light-shade adaptation, two strategies in marine phytoplankton. *Plant Physiol*, 1980 65:592—595
- [20] Jrgensen E G. The adaptation of plankton algae. II. Light adaptation in different algal species. *Physiologia Plantarum*, 1969, 22:1307—1315
- [21] Welschmeyer N A, Lorenzen C J. Chlorophyll-specific photosynthesis and quantum efficiency at subsaturating light intensities. *J Phycol*, 1981, 17:285—293
- [22] Masataka H, Matsuike K. Optical environment and the quantum efficiency of phytoplankton photosynthesis during the summer in the Bering Sea. *La mer*, 1981, 19:115—124
- [23] Morel A. Available, usable, and stored energy in relation to marine photosynthesis. *Deep-Sea Res.*, 1973, 25:673—688

## STUDIES ON THE QUANTUM YIELD OF SOME MARINE PHYTOPLANKTON

Jiao Xiao-Yang

(Institute of Marine Environmental Protection,  
State Oceanic Administration, Dalian, 116023)

Zhu Ming-Yuan Wu Bao-Ling

(First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration)

The quantum yield of phytoplankton was found unchanged, increased or decreased with increasing depth under the light saturating depth in the in situ experiments, and using three species of marine micro-algae. The increase or decrease in quantum yield that deviate from the theoretical model may be attributed to the factors such as light-shade adaptation of phytoplankton. The relationships of the quantum yield with photosynthetic rate, primary productivity and radiation utilization efficiency were discussed also.

Key words: phytoplankton quantum yield, light-shade adaptation Primary productivity, light utilization efficiency