

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20231220001

<http://www.yykxjz.cn/>

宋桂漾, 梁洲瑞, 鲁晓萍, 袁艳敏, 汪文俊. 温度和光强对海带新品系“黄官2号”幼孢子体的生长和生理生化特性的影响. 渔业科学进展, 2025, 46(1): 136–148

SONG G Y, LIANG Z R, LU X P, YUAN Y M, WANG W J. Effects of temperature and light intensity on the growth and physiological and biochemical characteristics of young sporophyte of a novel *Saccharina japonica* “Huangguan No.2”. Progress in Fishery Sciences, 2025, 46(1): 136–148

温度和光强对海带新品系“黄官2号” 幼孢子体的生长和生理生化特性的影响*

宋桂漾¹ 梁洲瑞² 鲁晓萍² 袁艳敏² 汪文俊^{2①}

(1. 浙江海洋大学水产学院 浙江 舟山 316000;

2. 海水养殖生物育种与可持续产出全国重点实验室 中国水产科学研究院黄海水产研究所 山东 青岛 266071)

摘要 为探明“黄官2号”海带(*Saccharina japonica*)幼孢子体(3~4 cm)生长适宜的光、温条件及其生理生化机制, 本研究开展“黄官2号”海带幼孢子体在不同光强和温度下相对生长速率(RGR)、叶绿素荧光参数、色素/蛋白含量、活性氧含量、抗氧化剂含量和抗氧化酶活性等生长和生理生化特性的相关研究。结果显示, RGR 受光强、温度及二者交互作用影响显著, 影响程度由大到小依次为温度、光强、二者交互作用。在 10~13 °C、60~90 μmol photons/(m²·s)条件下, “黄官2号”海带幼孢子体 RGR 较高, 高温(16 °C 和 19 °C)组的 RGR 则在 30 μmol photons/(m²·s)下较高。在同一温度下, 随光强升高, 海带幼孢子体的叶绿素 *a* 和类胡萝卜素含量逐渐下降, 超氧化物歧化酶(SOD)活性和抗坏血酸(AsA)含量呈上升趋势; 在同一光强下, 相对于 10~13 °C, 高温组可溶性蛋白含量减少, 丙二醛和过氧化氢含量显著升高, 抗氧化酶(SOD、谷胱甘肽过氧化物酶、抗坏血酸过氧化物)活性和抗氧化物质(AsA 和类胡萝卜素)含量均较高。高温和高光[120 μmol photons/(m²·s)]组的光系统Ⅱ最大量子产量(F_v/F_m)均显著降低, 表明藻体在高温高光胁迫下光能转换效率降低。而高光组的调节性能量耗散的量子产量显著增大, 且快速光曲线初始斜率(α)显著降低, 表明“黄官2号”幼孢子体的光保护系统对高光胁迫产生了积极响应, 并通过降低光能利用效率降低了对光能的吸收, 从而减少光损伤。高光、高温组的关键抗氧化酶活性和抗氧化物质含量均显著升高, 表明“黄官2号”海带幼孢子体的抗氧化系统均对高光、高温逆境产生了积极响应以降低活性氧损害。低光[10 μmol photons/(m²·s)]组的 F_v/F_m 、 α 、光系统Ⅱ实际量子产量和叶绿素 *a* 含量均显著升高, 表明“黄官2号”海带幼孢子体在弱光环境下的光能转换效率和光能利用效率均显著提升, 从而增加对光能的吸收。上述对“黄官2号”海带幼孢子体在温度和光强条件下的生理、生态适应性研究为其海上栽培技术的优化提供了理论依据。

关键词 海带; 温度; 光照强度; 生长; 生化组分; 叶绿素荧光参数

中图分类号 S966.9 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2025)01-0136-13

* 国家藻类产业技术体系(CARS-50)、山东省重点研发计划(2022LZGC004; 2021LZGC004)和中国水产科学研究院基本科研业务费“创新团队”项目(2023TD28)共同资助。宋桂漾, Email: 281087669@qq.com

①通信作者: 汪文俊, 研究员, Email: wjwang@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2023-12-20, 收修改稿日期: 2024-02-26

海带(*Saccharina japonica*)是一种冷水性大型褐藻,自然分布在日本、韩国和俄罗斯太平洋海域。海带是中国主要的大型经济海藻之一,其栽培规模和产量均居世界首位,栽培区域主要分布在辽宁、山东、福建等地。海带产业具有显著的经济和生态效益:一方面,海带可用作人类食品、海洋动物饲料和海藻化工行业的重要原料(如提取褐藻酸盐、甘露醇、碘);另一方面,海带能够大量吸收海水中的氮、磷,固定CO₂,为其他海洋生物提供栖息地,维护海洋生态平衡和保护生物多样性(杨宇峰等,2003;葛长宇,2006;毛玉泽等,2005)。

厚成和耐高温情况是决定海带收获时期和收获期长短的重要因素。海带集中收获可能会产生海带采收加工的人力物力不足的问题,采用“早成”和“晚熟”品种相搭配的养殖策略是解决该问题的有效措施之一。而目前海带产业缺乏厚成期早、产量高、出菜率高的海带品种。因此,我们以晚熟海带“黄官1号”(产量高、出菜率高、耐高温)(王飞久,2017)和传统养殖的北方早熟海带(产量低)为亲本进行杂交并经多年群体选育,培育出海带新品系“黄官2号”。该品系的优势在于厚成期早,且兼具产量高、出菜率高、耐高温和收获期长等特点。本研究重点关注该新品系海带幼孢子体阶段的暂养环节,以期完善其栽培生产技术体系。海带幼孢子体对温度和光强的适应性是决定其暂养出库时机和海上养殖管理策略的重要依据(Kain *et al.*, 1965)。张泽宇等(1999、2000)对长海带(*Laminaria longissimi* Mayabe)暂养的研究表明,在水温15~19℃范围内,幼苗出库暂养的时间越早,其生长速度越快,暂养所需时间越短。养殖海区海水透明度的变化是造成海带病害发生的主要诱因之一,而海带对光强的适应性研究较少(李晓东等,2023;牛建峰等,2023)。

温度、光强以及二者之间的相互作用均对大型海藻的生长发育和生理生化等方面具有重要影响(Lapointe *et al.*, 1984; Wang *et al.*, 2010; 芦薇薇等,2016)。孙蓓蓓等(2018)研究表明,“东方6号”海带幼孢子体适宜生长温度为5~15℃,温度过低或过高均会导致海带幼孢子体光合能力和光合活性显著下降。梁洲瑞等(2019)研究表明,40~80 μmol photons/(m²·s)的光强有利于极北海带幼孢子体的生长,高光和弱光逆境均造成幼孢子体的总代谢水平降低。李国梁等(2022)研究表明,多肋藻(*Costaria costata*)小孢子体在高光[90~120 μmol photons/(m²·s)]下,可溶性蛋白的含量显著升高,超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物

酶和过氧化氢酶等在维持藻体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)动态平衡时发挥了积极作用。本研究在不同温度和光强条件下对海带“黄官2号”幼孢子体的相对生长速率、叶绿素荧光参数、光合速率、色素和蛋白含量、抗氧化酶活性和非酶类抗氧化物质(如抗坏血酸)含量等指标进行检测,以探明海带“黄官2号”幼孢子体生长适宜的光强和温度条件及其生理生化机制,为其海上栽培提供理论参考和技术依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2022年6月,于大连旅顺海域的海带养殖区(38°49'4"N, 121°22'48"E)采集“黄官2号”种海带,经室内采苗、培育获得海带幼孢子体。幼孢子体的培养条件:温度为10℃,光强为40~50 μmol photons/(m²·s),光周期为12L:12D,天然海水经过滤、高压灭菌冷却后作为培养液,添加营养盐(PO₄³⁻-P:0.4 mg/L, NO₃⁻-N:4 mg/L)。当幼孢子体生长至3~4 cm时进行以下实验。

1.2 实验方法

1.2.1 相对生长速率测定 挑选无烂梢、无白点、形态颜色均正常的海带幼孢子体,置于2 L锥形瓶中,每个瓶的藻体鲜重合计约为0.3 g(约10~12株),各瓶藻体鲜重之间差异不显著,置于智能型光照培养箱(GXZ-380,宁波江南仪器厂)中进行海带幼孢子体的生长检测。实验组设置如下:4个温度组,温度梯度为10、13、16和19℃,每个温度组均设置5个光强梯度[10、30、60、90和120 μmol photons/(m²·s)],合计20个处理组。其他培养条件:光周期12L:12D,磷浓度为PO₄³⁻-P:0.4 mg/L,氮浓度为NO₃⁻-N:4 mg/L。每个处理组均设置3个平行,培养周期为9 d,每隔3 d更换1次培养液。培养结束后,称量藻体鲜重,计算相对生长速率(relative growth rate, RGR),公式如下:

$$RGR = [\ln(W_t/W_0)/t] \times 100\%$$

式中,W₀为初始藻体鲜重(g),W_t为实验结束时的藻体鲜重(g),t为实验持续的时间(d)(朱明远等,2004)。

1.2.2 叶绿素荧光参数测定 培养至第6天后,对不同温度下的10(低光)、60和120 μmol photons/(m²·s)(高光)3个光强组的藻体,使用IMAGING-PAM调制叶绿素荧光成像系统(WALZ,德国)测定其叶绿素荧光诱导曲线和快速光曲线(rapid light curve, RLC)。对藻体先暗适应20 min后再进行叶绿素荧光诱导曲线的测定,获得藻体光系统Ⅱ的最大量子产率(F_v/F_m)、

实际量子产量 [$Y(II)$]、调节性能量耗散的量子产量 [$Y(NPQ)$]、非调节性能量耗散的量子产量 [$Y(NO)$] 和光化学猝灭系数 (qP) 等参数。 F_v/F_m 是评估光系统 II 原初光能转化效率的重要参数； $Y(II)$ 、 $Y(NPQ)$ 和 $Y(NO)$ 揭示光系统 II 吸收的激发能的去向， $Y(II) + Y(NPQ) + Y(NO) = 1$ ； qP 反映光系统 II 吸收的光能用于光化学反应的比例，反映了样品光合活性的高低。RLC 测定时的光化光 (actinic light, AL) 梯度设置为 0、1、21、56、111、186、281、336 和 396 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ，每个梯度的光化光持续时间为 20 s。基于电子传递速率对光响应的机理模型和 RLC 实测数据，拟合得到 RLC 初始斜率 (α , 反映样品对光能的利用效率)、潜在最大相对电子传递速率 ($rETR_{max}$) 和半饱和光强 (I_k , 反映样品的强光耐受能力) 等参数 (Ye et al., 2013)。

1.2.3 生化组分检测 对于不同温度下的 10、60 和 120 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 3 个光强组的藻体，称重结束后，立刻用液氮冷冻并储存在超低温冰箱中，待进行生化组分的测定。本研究测定的指标包括可溶性蛋白、叶绿素 *a*、类胡萝卜素、丙二醛 (malondialdehyde, MDA)、过氧化氢 (H_2O_2)、超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶 (catalase, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX)、谷胱甘肽过氧化物酶 (glutathione peroxidase, GSH-Px) 和抗坏血酸 (ascorbic acid, AsA)。其中，MDA 是膜脂过氧化损伤的主要产物； H_2O_2 含量是反应氧化应激状态/程度的直接评价指标之一；SOD、CAT、APX 和 GSH-Px 是抗氧化酶系统的重要组成部员；AsA 是重要的非酶

类抗氧化物质之一。以上生化指标均采用试剂盒 (购于南京建成生物公司) 进行检测，严格按照试剂盒说明书进行各个指标的测定。

1.3 数据处理

采用 Excel 软件对数据进行处理和制图，使用 SPSS19.0 统计软件进行方差分析和多重比较，显著性水平设为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 不同温度、光强下海带幼孢子体的相对生长速率

海带幼孢子体的 RGR 受光照强度、温度以及二者的交互作用影响显著，影响程度由大到小依次为温度、光照强度、二者交互作用 (表 1)。如图 1 所示，同一温度下的 RGR 均随光强的增强呈先上升后下降的趋势。10 °C 时，60 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组 RGR 最大，其他光强组与其相比均呈显著性差异 ($P < 0.05$)；13 °C 时，90 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组 RGR 达到最大值 ($P < 0.05$)，其他光强组与其相比差异显著 ($P < 0.05$)；16 °C 和 19 °C 组 (以下简称“高温组”) 的 RGR 均在 30 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强下达到最大值 ($P < 0.05$)。随着温度的升高，10 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组 (以下简称“低光组”) 和高光下 [90 和 120 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 的藻体 RGR 均呈先上升后下降的趋势，且均在 13 °C 时达到最大，其他温度组与其相比差异显著 ($P < 0.05$)。60 和 30 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组的 RGR 分别在 16 °C 和 19 °C 时有明显下降 ($P < 0.05$)。

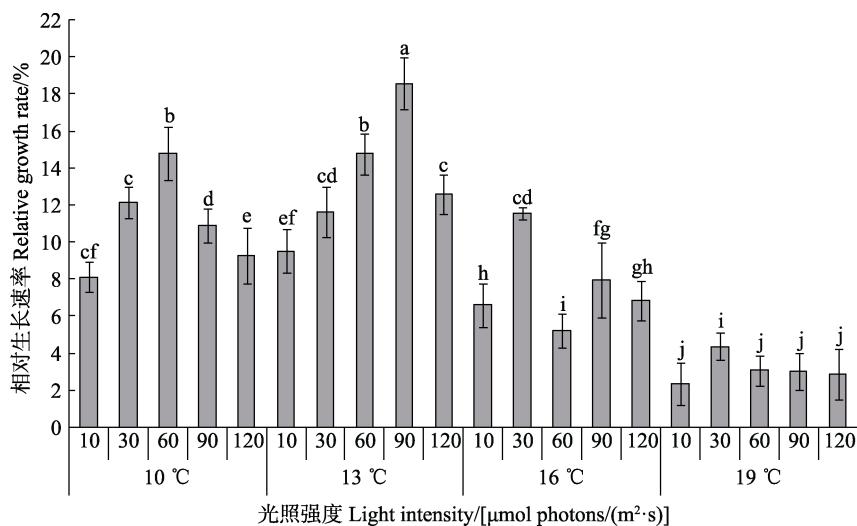


图 1 不同温度、光强下海带幼孢子体的相对生长速率

Fig.1 Relative growth rate of young sporophyte of “Huangguan No.2” under different temperatures and light intensities

不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)，下同。

Different letters indicate significant difference ($P < 0.05$), the same below.

表1 温度(T)和光照强度(L)对海带幼孢子体相对生长速率、叶绿素荧光参数影响的多因子方差分析结果
Tab.1 Multivariate analysis of variance for the effect of temperature (T) and light intensity(L) on relative growth rate and chlorophyll fluorescence parameters of young sporophyte of “Huangguan No.2”

变异来源 Source of variation	变量 Variables								
	相对生长速率 RGR	光系统II的最大量子产 F_v/F_m	实际量子产量 $Y(\text{II})$	调节性能量耗散的量子产量 $Y(\text{NPQ})$	非调节性能量耗散的量子产量 $Y(\text{NO})$	光化学猝灭系数 qP	初始斜率 α	潜在最大相速率 $r\text{ETR}_{\max}$	半饱和光强 I_k
	T	685.798**	226.683**	383.096**	158.678**	29.373**	62.441**	203.816**	169.372**
L	61.186**	277.683**	915.991**	572.935**	88.336**	21.571**	342.564**	18.621**	34.680**
$T \times L$	41.432**	34.598**	112.912**	87.706**	23.758**	16.858**	40.320**	4.706**	7.105**

注: **: $P<0.01$; *: $P<0.05$ 。下同。

Note: **: $P<0.01$; *: $P<0.05$. The same below.

2.2 不同温度、光强对海带幼孢子体的叶绿素荧光参数

海带幼孢子体的 F_v/F_m 、 $Y(\text{II})$ 、 $Y(\text{NPQ})$ 和 $Y(\text{NO})$ 受光照强度、温度以及二者的交互作用影响显著, 影响程度由大到小依次为光照强度、温度、二者交互作用, qP 受光照强度、温度以及二者的交互作用影响显著, 影响程度由大到小依次为温度、光照强度、二者交互作用(表 1)。同一温度下, 随光强增加, 海带幼孢子体的 F_v/F_m 和 $Y(\text{II})$ 均呈下降趋势(图 2 和图 3), $Y(\text{NPQ})$ 则呈升高趋势(图 3)。同一温度下, 低光组的 F_v/F_m 和 $Y(\text{II})$ 与其他组相比均差异显著($P<0.05$)。13、16 和 19 ℃ 温度下的 120 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组(以下简称“高光组”)的 $Y(\text{NPQ})$ 较高, 与低光组相比均差异显著($P<0.05$)。同一温度下, 低光组的 qP 较高, 与高光组相比均差异显著($P<0.05$)(图 4a)。

同一光强下, 随温度增加, 海带幼孢子体的 F_v/F_m 和 $Y(\text{II})$ 均呈下降趋势(图 2 和图 3), $Y(\text{NPQ})$ 呈升高趋

势, qP 则呈下降趋势(图 3)。同一光强下, 高温组的 F_v/F_m 和 $Y(\text{II})$ 与其他组相比均差异显著($P<0.05$)。19 ℃ 组的 $Y(\text{NPQ})$ 较高($P<0.05$)。13 ℃ 和 19 ℃ 下高光组的 qP 较低, 与其他组相比均差异显著($P<0.05$) (图 4a)。

海带幼孢子体的 α 和 I_k 受光照强度、温度以及二者的交互作用影响显著, 影响程度由大到小依次为光照强度、温度、二者交互作用, $r\text{ETR}_{\max}$ 受光照强度、温度以及二者的交互作用影响显著, 影响程度由大到小依次为温度、光照强度、二者交互作用(表 1)。当温度一定时, α 均随光强增加呈显著下降趋势。低光组的 α 与其他组相比均差异显著($P<0.05$) (图 4b)。10 ℃ 和 19 ℃ 时, $r\text{ETR}_{\max}$ 随光强升高呈现下降趋势, 均在高光组时达到最小值($P<0.05$), 16 ℃ 时, $r\text{ETR}_{\max}$ 呈先上升后下降的趋势, 60 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时达到最大值($P<0.05$)(图 4c); 高温组中, 10 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 下 I_k 显著低于其他组($P<0.05$) (图 4d)。

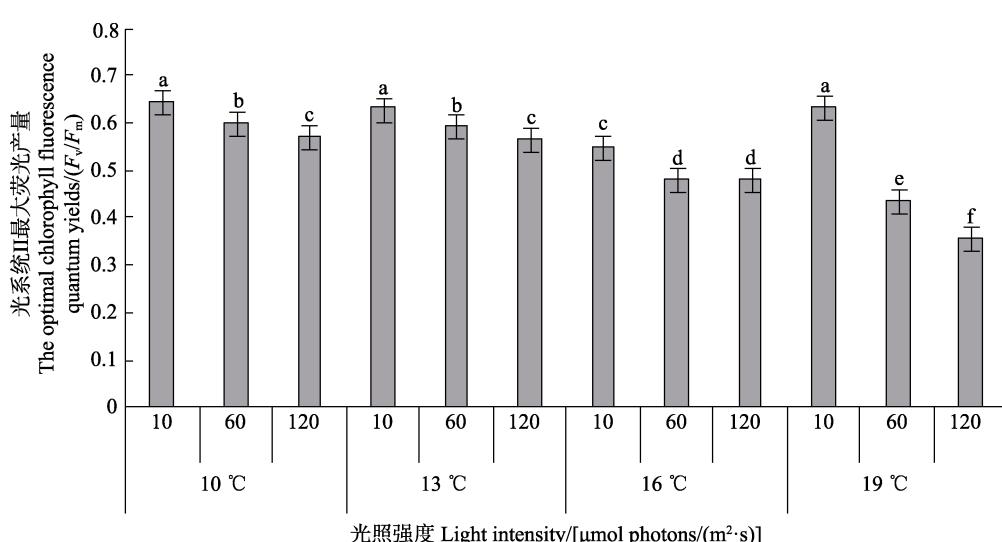


图2 不同温度、光强下海带幼孢子体的 F_v/F_m

Fig.2 The optimal chlorophyll fluorescence quantum yields (F_v/F_m) of young sporophyte of “Huangguan No.2” under different temperatures and light intensities

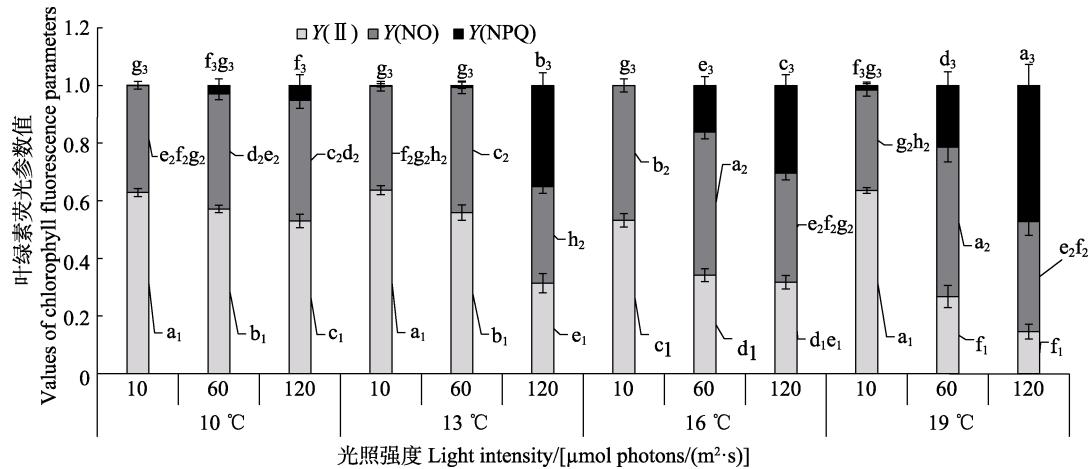


图 3 不同温度、光强下海带幼孢子体的叶绿素荧光参数值[Y(II)、Y(NPQ)、Y(NO)]

Fig.3 The values of chlorophyll fluorescence parameters [Y(II)、Y(NPQ)、Y(NO)] of young sporophyte of “Huangguan No.2” under different temperatures and light intensities

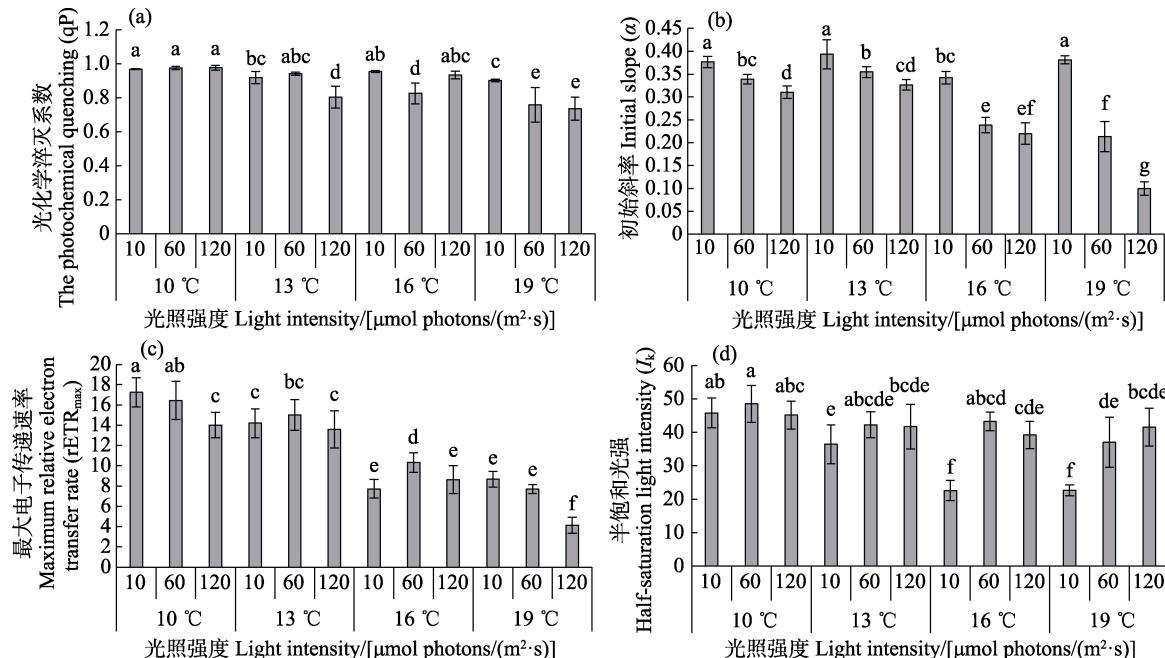


图 4 不同温度、光强下海带幼孢子体的光化学淬灭系数、快速光曲线初始斜率、最大相对电子传递速率和半饱和光强

Fig.4 The photochemical quenching, initial slope of the rapid light curve, maximum relative electron transport rate, and minimum saturating irradiance of young sporophyte of “Huangguan No.2” under different temperatures and light intensities

当光照强度一定时，60 和 120 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组的 α 均随温度增加呈显著下降趋势 ($P < 0.05$) (图 4b)。rETR_{max} 随温度升高呈现显著下降的趋势 ($P < 0.05$) (图 4c)。同一光强下，高温组的 α 和 rETR_{max} 与其他组相比均差异显著 ($P < 0.05$)。10 和 60 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组的 I_k 随温度升高呈现下降的趋势，高光组 I_k 无显著差异 ($P > 0.05$) (图 4d)。

2.3 不同温度、光强下海带幼孢子体的可溶性蛋白

海带幼孢子体的可溶性蛋白含量受温度和二者的交互作用影响显著，且温度的影响程度大于二者交

互作用(表 2)。同一光强下，随温度的升高，低光组海带幼孢子体可溶性蛋白含量呈先上升后下降的趋势，13 °C 时达到最大值 ($P < 0.05$) (图 5)。光强为 60 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时呈小幅波动，在 10 °C 下最高，各组间有显著差异，19 °C 时与 10 °C 时相比显著下降。高光组呈下降趋势，10 °C 时与其他组相比均差异显著 ($P < 0.05$)。

2.4 不同温度、光强下海带幼孢子体的叶绿素 a 和类胡萝卜素含量

海带幼孢子体的叶绿素 a 和类胡萝卜素含量受

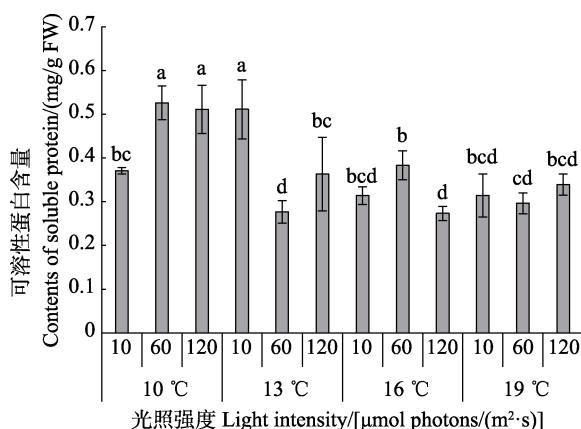


图5 不同温度、光强下海带幼孢子体的可溶性蛋白含量

Fig.5 The content of soluble protein in young sporophyte of “Huangguan No.2” under different temperatures and light intensities

光照强度和温度影响显著,但受二者的交互作用影响不显著,光照强度的影响程度大于温度(表2)。在同一温度下,叶绿素a和类胡萝卜素含量随着光强的加强逐渐下降($P<0.05$)(图6),说明,低光照强度有利于光合色素的积累。在同一光强下,随温度升高,叶绿素a和类胡萝卜素含量呈显著上升趋势($P<0.05$)。

2.5 不同温度、光强下海带幼孢子体的MDA、 H_2O_2 含量

海带幼孢子体的MDA和 H_2O_2 含量受光照强度、

温度以及二者的交互作用影响显著,对MDA影响程度由大到小依次为温度、光照强度、二者交互作用,对 H_2O_2 影响程度由大到小依次为温度、二者交互作用、光照强度(表2)。同一温度下,10、16和19°C下,高光组与低光组MDA含量无显著差异,高温组MDA均较高,显著高于10°C时。光照强度一定时,MDA和 H_2O_2 含量随温度升高呈上升趋势,13、16和19°C下,高光组之间无显著差异,19°C时,低光组显著高于高光组(图7)。

2.6 不同温度、光强对海带幼孢子体的抗氧化系统的影响

海带幼孢子体的SOD、APX酶活性和AsA含量受光照强度、温度以及二者的交互作用影响显著,对SOD、APX酶活性影响程度由大到小依次为温度、光照强度、二者交互作用,对AsA含量影响程度由大到小依次为光照强度、温度、二者交互作用,CAT和GSH-Px酶活性受温度和二者的交互作用影响显著,二者交互作用的影响程度大于温度(表3)。温度一定时,随光强升高,海带幼孢子体的SOD酶活性呈升高趋势,13、16和19°C下,低光组的SOD酶活性较低,与其他组相比均差异显著($P<0.05$)(图8)。AsA含量呈上升的趋势,高光组的AsA含量较大,与其他组相比均差异显著($P<0.05$)(图9)。

表2 温度(T)和光照强度(L)对海带幼孢子体生化组分影响的多因子方差分析结果
Tab.2 Multivariate analysis of variance for the effect of temperature (T) and light intensity (L) on biochemical components of young sporophyte of “Huangguan No.2”

变异来源 Source of variation	变量 Variables				
	可溶性蛋白 Soluble protein	叶绿素a Chlorophyll-a	类胡萝卜素 Carotenoid	丙二醛 Malondialdehyde (MDA)	过氧化氢 H_2O_2
T	20.771**	34.139**	37.395**	61.463**	46.202**
L	0.092	44.716**	39.497**	7.270**	0.907
$T \times L$	13.086**	2.347	1.296	3.360*	18.098**

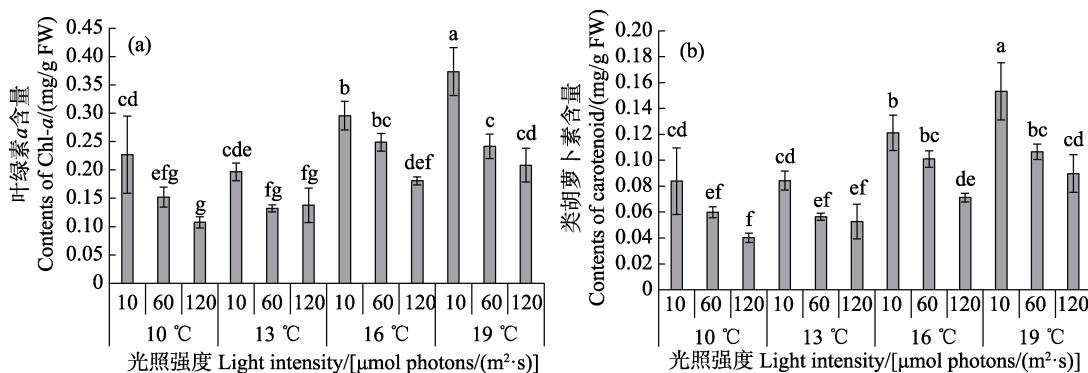
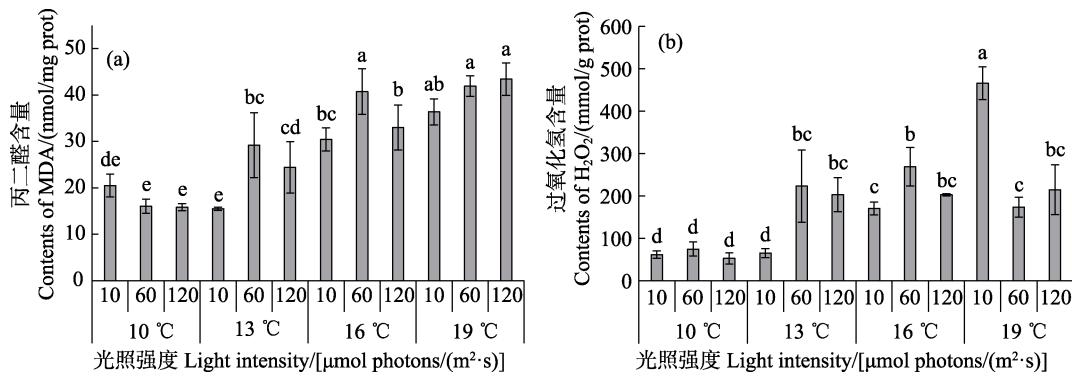


图6 不同温度、光强下海带幼孢子体的叶绿素a和类胡萝卜素含量

Fig.6 The content of Chl-a and carotenoid in young sporophyte of “Huangguan No.2” under different temperatures and light intensities

图 7 不同温度、光强下海带幼孢子体的 MDA 和 H₂O₂ 含量Fig.7 The content of MDA and H₂O₂ in young sporophyte of "Huangguan No.2" under different temperatures and light intensities表 3 温度(*T*)和光强(*L*)对海带幼孢子体生化组分影响的多因子方差分析结果Tab.3 Multivariate analysis of variance for the effect of temperature (*T*) and light intensity(*L*) on biochemical components of young sporophyte of "Huangguan No.2"

变异来源 Source of variation	变量 Variables				
	超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase (SOD)	过氧化氢酶 Catalase (CAT)	谷胱甘肽过氧化物酶 Glutathion peroxidase (GSH-Px)	抗坏血酸过氧化物酶 Ascorbate peroxidase (APX)	抗坏血酸 Ascorbic acid (AsA)
<i>T</i>	101.417**	5.511*	40.256**	40.997**	5.953**
<i>L</i>	37.842**	0.660	0.813	13.256**	33.089**
<i>T</i> × <i>L</i>	13.069**	14.035**	14.819**	9.543**	3.322*

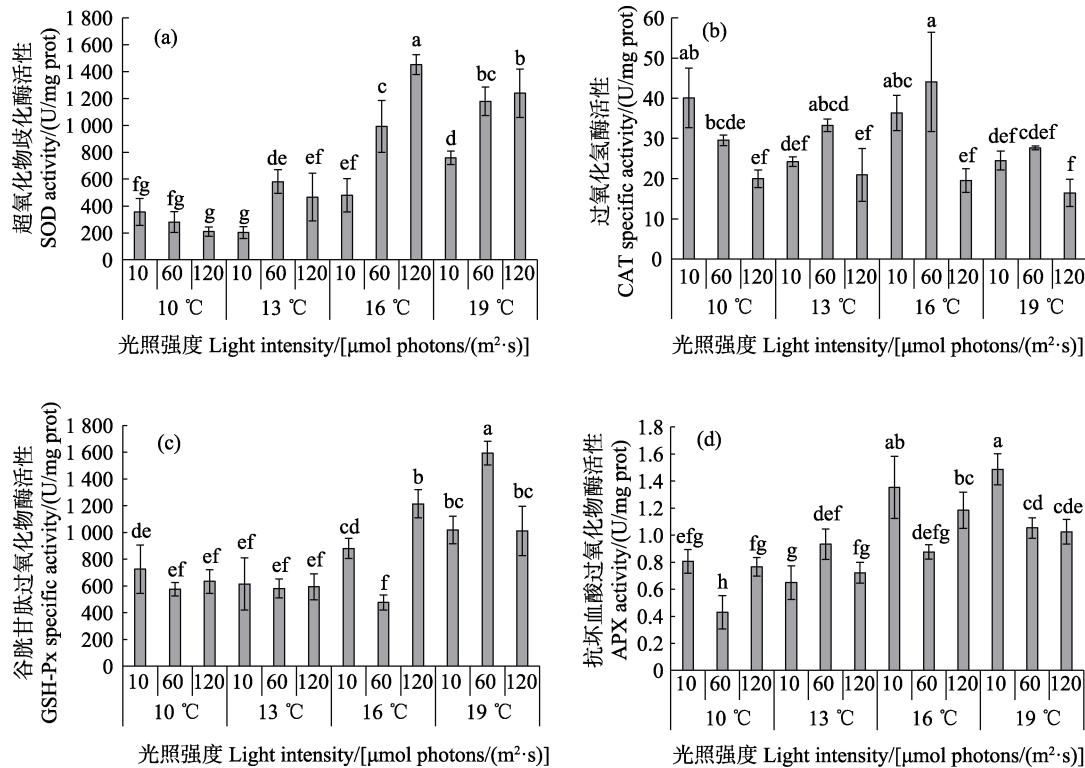


图 8 不同温度、光强下海带幼孢子体的 SOD、CAT、GSH-Px 和 APX 活性

Fig.8 The activity of SOD, GSH-Px, CAT and APX in young sporophyte of "Huangguan No.2" under different temperatures and light intensities

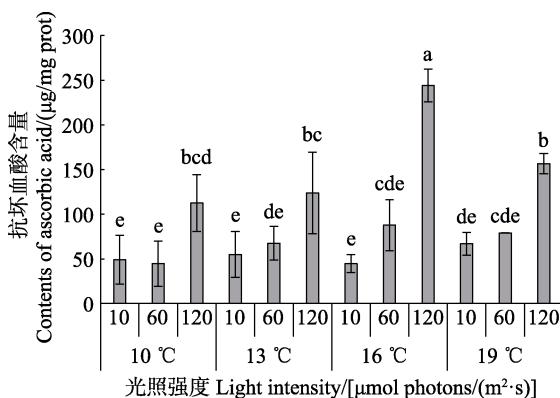


图9 不同温度、光强下海带幼孢子体的抗坏血酸含量
Fig.9 The content of ascorbic acid in young sporophyte of “Huangguan No.2” under different temperatures and light intensities

光照强度一定时, 随温度升高, 海带幼孢子体的SOD和APX酶活性呈升高趋势($P<0.05$)。19 °C时, GSH-Px酶活性与其他组相比均差异显著($P<0.05$) (见图8)。AsA含量呈先上升后下降的趋势, 16 °C高光组与其他组相比均差异显著($P<0.05$) (见图9)。

3 讨论

培育夏苗是我国海带栽培生产的主要苗种来源。海带夏苗培育后期(海带苗一般生长至1~2 cm), 室内环境不能满足其生长需要, 在水温适宜的情况下(北方海域一般在10月, 南方海域一般在11月), 需及时将其移到自然海区继续培育(即出库暂养)。海带苗早出库能使分苗提前, 利于海带产量的提高(赵素芬, 2012)。为了优化海带新品系“黄官2号”的海上栽培技术体系中的暂养环节技术参数, 本研究针对该品系海上暂养初始阶段的海带幼孢子体的温度和光照适应性进行研究: 首先, 进行多个温度和光强处理组的相对生长速率检测, 探明了该阶段海带幼孢子体生长的适宜光温条件; 然后, 通过调制叶绿素荧光技术分析了不同光温条件下海带幼孢子体的光能转换效率、光能利用效率、光保护能力和耐受强光能力等光合性能指标的变化规律; 最后, 通过生化检测技术揭示了海带幼孢子体在不同光温条件下的基础代谢水平和抗氧化系统响应特征。通过上述研究, 可为进一步优化海带新品系“黄官2号”的海上暂养环节的光温参数提供理论依据。

海带自然分布于太平洋西岸高纬度海区的潮下带, 属于典型的冷水性、弱光适应性藻类。高温、高光对冷温性大型海藻的生长和光合作用有较大影响(李德茂等, 2005), 关于高温、高光对海带等冷水性

大型褐藻生长和生理的影响研究是藻类生物学领域的研究热点(Pang et al, 2007; Gerard, 1997; Pereira et al, 2015; 牛建峰等, 2023)。在海带生产中, 海带苗出库后进行的海上日常管理工作之一是调整海带苗帘的水层, 通过水层的调节, 将海带置于生长快的水层(即“适光层”), 以满足海带光合作用的需求。适光层的深度与海带生长时期有关, 需根据不同生长期海带的光照适应性进行调节。本研究结果显示, 16 °C和19 °C下, “黄官2号”海带幼孢子体的RGR均在30 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 光强下较大, 而高光[120 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]条件下的RGR显著降低。该结果提示, 在“黄官2号”海带苗出库暂养初始阶段, 需适当降低苗帘/苗绳的挂养水层, 以避免海带苗生长受到抑制。

本研究发现, 光照强度和温度对“黄官2号”海带幼孢子体的生长及生理生化特性均有不同程度的显著影响。通过叶绿素荧光参数测定发现, 海带幼孢子体受光照强度、温度以及二者的交互作用影响显著, 在不同温度下进行低光[10 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]处理后, “黄官2号”海带幼孢子体的 F_v/F_m 、Y(II)和qP均较大(与高光组差异显著), 表明在低光环境下其具有较高的光能转换效率和光化学活性。另外, 低光处理后 α 显著增大, 表明“黄官2号”幼孢子体在低光环境下可通过提高光能利用效率以增加对光能的吸收。在不同温度下进行高光[120 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]处理后, α 均较小(与低光组差异显著), 而组间 I_k 无显著差异, 表明“黄官2号”幼孢子体可通过降低光能利用效率来提高对强光的耐受能力。相对于低光组, 高光组的Y(NPQ)均显著增大, 表明高光下的“黄官2号”海带幼孢子体的光保护系统可积极响应以减少光损伤。另外, 本研究中, “黄官2号”海带幼孢子体在10~13 °C下呈现出较大的RGR, 这与其他关于海带幼孢子体生长的研究结果相似(姚海芹等, 2016; 曾呈奎等, 1957)。光强一定时, 相对于10~13 °C, 16 °C和19 °C组的“黄官2号”海带幼孢子体的 F_v/F_m 、Y(II)和rETR_{max}均显著降低, 暗示藻体在高温胁迫下光能转换效率降低、电子传递活性受到抑制, 这可能与光系统II的热敏感有关, 有研究认为高温主要是破坏光合器官的光系统II(Wen et al, 2005; Morgan-Kiss et al, 2002; Havaux, 1992)。在相对低光的条件下[10~60 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$], “黄官2号”海带幼孢子体的 I_k 随温度升高呈逐渐下降的趋势, 表明其在高温条件下耐受强光的能力降低。

环境光强持久低于或短时间显著低于植物光饱和点, 但不低于限制其生存的最低光照强度时的光环

境, 可以称为弱光逆境(战吉成等, 2003)。弱光逆境可能影响海藻的光合作用、光合产物的运输和分配、营养元素的吸收、内源激素水平和抗氧化酶活性等生理生化过程, 导致生长率下降(王明等, 2007)。光合色素的积累是海带幼孢子体对低光的重要生理响应(林贞贤等, 2007)。在低光条件下, 藻体为维持正常生长, 通过自身调节机制, 积极响应低光而积累光合色素以提高光合效率, 这种色素含量与光强呈负相关性的现象在许多藻体中存在(Beale *et al.*, 1971)。本研究结果显示, 叶绿素 *a* 和类胡萝卜素含量受光照强度和温度影响显著, 且光照强度作用大于温度的作用, 但二者的交互作用影响不显著。温度一定时, 随光强升高, 海带幼孢子体的叶绿素 *a* 含量降低, 类胡萝卜素含量呈下降趋势。低光[$10 \mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]条件下, 叶绿素 *a* 含量高表明了“黄官 2 号”海带幼孢子体在弱光逆境下能通过增加体内叶绿素 *a* 的含量来更有效地捕获有限的光能。

正常情况下, 海藻体内 ROS 的产生和消除处于动态平衡状态(薛鑫等, 2013; 尹永强等, 2007)。逆境胁迫会使海藻体内 ROS 含量增高, 导致细胞膜的膜脂过氧化(MDA 增多), 细胞膜结构遭到破坏(陈陆丹, 2016)。抗氧化系统可分为酶促和非酶促抗氧化系统两大类。酶促抗氧化系统包括 SOD、CAT、GSH-Px 和 APX 等, 非酶促抗氧化系统包括 GSH、AsA 和类胡萝卜素等(Sies, 1997)。本研究结果显示, MDA 和 H_2O_2 含量、SOD、APX 酶活性和 AsA 含量受光照强度、温度以及二者的交互作用影响显著; 可溶性蛋白含量、CAT 和 GSH-Px 酶活性受温度和二者的交互作用影响显著。过饱和光强是植物产生大量 ROS 的重要诱因之一, 当光强超过藻体最适强度时, 发生光抑制, 产生的过量 ROS 破坏了光合色素及光合机构, 最终也会抑制藻体的正常生长(Ort *et al.*, 2002; 郭连旺等, 1996)。本研究中“黄官 2 号”海带幼孢子体在 10 和 $120 \mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光环境下 RGR 均较小, 但在 $120 \mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 F_v/F_m 明显下降, 表明海带幼孢子体的光合系统可能遭到强烈程度的胁迫。当温度一定时, 随光强升高, 海带幼孢子体的 SOD 酶活性和 AsA 含量呈上升趋势, 而在低光条件下, CAT 酶活性较高。综合上述结果可推测, “黄官 2 号”海带幼孢子体的酶促抗氧化系统和非酶促抗氧化系统虽尚能有效清除过量 ROS, 但均可对高光和弱光逆境作出积极应答, SOD 酶和 AsA 对高光强逆境产生了积极响应, CAT 酶则对低光强逆境产生了积极响应。

温度主要通过限制藻体内某些反应酶的活性从

而影响藻体呼吸作用、光合作用、营养盐吸收等生命活动, 还影响海带幼孢子体光合色素、氨基酸、糖类等生化成分的积累, 协同调控海带幼孢子体的光合过程。刘静雯等(2001)和 Li 等(2003)发现, 在适宜的温度范围内, 龙须菜(*Gracilaria lemaneiformis*)与坛紫菜(*Pyropia haitanensis*)随着温度的升高可提升其代谢与生长速率, 而超出适宜范围后, 光合作用与酶活性均会降低, 从而抑制海藻的生长。凌晶宇等(2015)研究表明, 掌状海带(*Laminaria digitata*)幼孢子体在响应温度胁迫, SOD 和 CAT 酶活性会呈现波动变化。本研究中结果显示, 光强一定时, 相比于在 $10\sim 13^\circ\text{C}$,

“黄官 2 号”海带幼孢子体高温组的可溶性蛋白含量减少, 同时 MDA 和 H_2O_2 含量显著升高, 叶绿素 *a* 含量显著升高, 抗氧化酶(SOD、GSH-Px 和 APX)活性和非酶类抗氧化物质(AsA 和类胡萝卜素)含量均较高, 表明高温促进了藻体光合色素的合成, 且“黄官 2 号”海带幼孢子体的抗氧化系统对高温逆境产生积极响应, 可协同作用清除细胞内由高温诱发引起的过量 ROS。研究表明, 适当升温可以增加光合色素含量, 然而温度过高会抑制叶绿素合成并加速其分解, 导致可溶性蛋白含量下降和膜透性加大, 这可能是机体内 ROS 产生和清除平衡遭到破坏的结果(钱鲁闽等, 2006; Havaux, 1992)。研究表明, 901 海带其突出性状为耐高温, 生长基本停止时的水温在 18°C 以上, 在高温胁迫下, 其叶绿素 *a* 含量下降幅度较小, AsA 含量呈上升趋势, SOD 和 GSH-Px 酶活性初期呈先上升后下降的趋势。而“荣成 1 号”的主要特点是单产高, 但在耐高温、抗衰烂能力上表现较差, 在高温胁迫下, 其叶绿素 *a*、AsA 含量、SOD 和 GSH-Px 酶活性则均显著下降(张全胜等, 2001; 王悠等, 2005; 刘泳, 2004)。“黄官 2 号”海带幼孢子体的抗氧化系统对高温逆境产生的响应与“荣成 1 号”和 901 不同, 其叶绿素 *a* 和 AsA 含量以及 SOD 和 CAT 酶活性在整个胁迫过程中均呈上升趋势。由此可知, 3 个海带品种抗氧化系统的表达方式不同, 可能导致海带在响应高温胁迫时其耐热性表现出差异。

4 结论

“黄官 2 号”海带幼孢子体适宜生长条件为 $10\sim 13^\circ\text{C}$, 光照强度为 $60\sim 90 \mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。对于“黄官 2 号”海带幼孢子体的高温高光耐受性: 1) $16\sim 19^\circ\text{C}$ 的高温可使海带幼孢子体的光能转换效率降低、电子传递活性受到抑制, $120 \mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的高光可导致海带幼孢子体的光能转换效率、光化学

活性和光能利用效率显著降低; 2) 海带幼孢子体在高温高光条件下, 光系统Ⅱ调节性能量耗散的量子产量显著升高, 表明其光保护系统可对高温高光胁迫产生积极响应, 通过调节能量分配, 增强热耗散来保护光合系统, 降低光损伤, 提高对强光的耐受性; 另一方面, 在16~19℃下, 海带幼孢子体的抗氧化酶活性、非酶类抗氧化物质含量均较高, 且高温胁迫过程中保持较高的叶绿素a和AsA含量, 表明其抗氧化系统在高温下发生了积极应答以清除体内ROS, 降低氧化伤害。对于“黄官2号”海带幼孢子体的低光适应性, 在弱光逆境下, 光能转换效率和光化学活性较高, 光能利用效率显著升高, 叶绿素a的含量显著升高, 表明其能够有效地捕获有限的光能, 抗氧化酶活性、非酶类抗氧化物质含量发生变化, 类胡萝卜素含量和CAT酶活性较高, 表明其能够协同控制不同抗氧化酶活性和非酶类抗氧化物质来维持体内氧化还原平衡。总之, 本研究结果揭示了海带新品系“黄官2号”幼孢子体在不同温度和光强条件下的生理生态适应性, 初步阐明了其响应高温和高光胁迫及适应低光的生理生化机制, 为其海上暂养栽培技术的优化提供了理论依据。

参 考 文 献

- BEALE S I, APPLEMAN D. Chlorophyll synthesis in *Chlorella*: Regulation by degree of light limitation of growth. *Plant Physiology*, 1971, 47(2): 230~235
- CHEN L D. Analysis transcriptome of *Pyropia haitanensis* under high light stress. Master's Thesis of Jimei University, 2016 [陈陆丹. 坛紫菜应答高光胁迫的转录组学研究. 集美大学硕士研究生学位论文]
- GE C Y. Biopurification capability of large-sized seaweed in mariculture ecosystem. *Fishery Modernization*, 2006(4): 11~13 [葛长宇. 大型海藻在海水养殖系统中的生物净化作用. 渔业现代化, 2006(4): 11~13]
- GERARD V A. The role of nitrogen nutrition in high-temperature tolerance of the kelp, *Laminaria saccharina* (Chromophyta). *Journal of Phycology*, 1997, 33(5): 800~810
- GOU L W, SHEN Y G. Protective mechanisms against photodamage in photosynthetic apparatus of higher plants. *Plant of Physiology Communication*, 1996, 32(1): 1~8 [郭连旺, 沈允钢. 高等植物光合机构避免强光破坏的保护机制. 植物生理学通讯, 1996, 32(1): 1~8]
- HAVAUX M. Stress tolerance of photosystem II *in vivo*: Antagonistic effects of water, heat, and photoinhibition stresses. *Plant Physiology*, 1992, 100(1): 424~432
- KAIN J M, JONES N S. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea* IV. Growth of early sporophytes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1965, 45(1): 129~143
- LAPOINTE B E, TENORE K R, DAWES C J. Interactions between light and temperature on the physiological ecology of *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales: Rhodophyta) I. Growth, photosynthesis and respiration. *Marine Biology*, 1984, 80: 161~170
- LI D M, WANG G C, LI Z S, et al. The effects of light intensity and temperature on photosynthetic oxygen evolution of the female and male gametophytes of *Macrocystis pyrifera*. *Marine Sciences*, 2005, 29(12): 51~55 [李德茂, 王广策, 李兆生, 等. 光照强度和温度对营养生长的巨藻雌、雄配子体光合放氧的影响. 海洋科学, 2005, 29(12): 51~55]
- LI G L, WANG W J, LI B X, et al. Effects of light intensity on young sporophyte growth and antioxidant physiology of *Costaria costata*. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2022, 29(12): 1778~1787 [李国梁, 汪文俊, 李宝贤, 等. 光强对多肋藻小孢子体生长及抗氧化生理的影响. 中国水产科学, 2022, 29(12): 1778~1787]
- LI W Q, LI Q, LIAO Q B, et al. Effect of temperature on the fatty acid composition of four species of marine microalgae. *Marine Science Bulletin*, 2003, 5(1): 40~44
- LI X D, SU L, LI X J, et al. Comprehensive analysis of large-scale *Saccharina japonica* damage in the principal farming area of Rongcheng in Shandong Province from 2021 to 2022. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2023, 25(1): 206~222 [李晓东, 苏丽, 李晓捷, 等. 2021—2022年山东荣成海带产区大规模溃烂灾害综合调查分析. 中国农业科技导报, 2023, 25(1): 206~222]
- LIANG Z R, LIU F L, DU X X, et al. Effects of light intensities on the growth and biochemical characteristics of *Laminaria hyperborea* young seedling. *Progress in Fishery Sciences*, 2019, 40(4): 115~122 [梁洲瑞, 刘福利, 杜欣欣, 等. 光强对极北海带幼苗生长和生化特性的影响. 渔业科学进展, 2019, 40(4): 115~122]
- LIN Z X, GONG X Z, LI D P. Effects of light and the stress of nutrients deficiency on the growth and levels of chemical constituents of *Gracilaria lemaneiformis*. *Marine Sciences*, 2007, 31(11): 22~26 [林贞贤, 宫相忠, 李大鹏. 光照和营养盐胁迫对龙须菜生长及生化组成的影响. 海洋科学, 2007, 31(11): 22~26]
- LING J Y, LIANG Z R, WANG F J, et al. Effects of temperature stress on the growth, antioxidant system, and chlorophyll fluorescence of *Laminaria digitata*. *Marine Sciences*, 2015, 39(12): 39~45 [凌晶宇, 梁洲瑞, 王飞久, 等. 温度胁迫对掌状海带幼苗生长、抗氧化系统及叶绿素荧光的影响. 海洋科学, 2015, 39(12): 39~45]
- LIU J W, DONG S L. Interactions between light and temperature on the growth and levels of chemical constituents of *Gracilaria tenuistipitata* var. *Liui*. *Journal of Ocean University of Qingdao (Natural Science)*, 2001, 31(3): 332~338 [刘静雯,

- 董双林. 光照和温度对细基江蓠繁枝变型的生长及生化组成影响. 青岛海洋大学学报(自然科学版), 2001, 31(3): 332–338]
- LIU Y. The effects of heat stress on the growth of *Laminaria japonica* and the preliminary study on the effective mechanism. Master's Thesis of Ocean University of China, 2004 [刘泳. 高温胁迫对海带生长的影响及其作用机理的初步探讨. 中国海洋大学硕士研究生学位论文, 2004]
- LU W W, WANG Q H, GONG Q L. Effects of light and temperature on growth biochemical composition of a marine macroalga (*Macrocystis pyrifera*) young sporophyte. Periodical of Ocean University of China, 2016, 46(1): 40–48 [芦薇薇, 王巧晗, 宫庆礼. 光照强度和温度对巨藻幼孢子体的生长和生化组成的影响. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2016, 46(1): 40–48]
- MAO Y Z, YANG H S, WANG R C. Bioremediation capability of large-sized seaweed in integrated mariculture ecosystem: A review. Journal of Fishery Sciences of China, 2005, 12(2): 225–231 [毛玉泽, 杨红生, 王如才. 大型藻类在综合海水养殖系统中的生物修复作用. 中国水产科学, 2005, 12(2): 225–231]
- MORGAN-KISS R, IVANOV A G, WILLIAMS J, et al. Differential thermal effects on the energy distribution between photosystem II and photosystem I in thylakoid membranes of a psychrophilic and a mesophilic alga. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2002, 1561(2): 251–265
- NIU J F, FENG Z Z, SUN Z J, et al. Effects of strong light stress on photosynthesis and physiology of *Saccharina japonica* seedlings. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2023, 54(1): 160–172 [牛建峰, 冯泽中, 孙振杰, 等. 不同强度光强胁迫对海带(*Saccharina japonica*)幼苗光合生理的影响. 海洋与湖沼, 2023, 54(1): 160–172]
- ORT D R, BAKER N R. A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis? Current Opinion in Plant Biology, 2002, 5(3): 193–198
- PANG S J, JIN Z H, SUN J Z, et al. Temperature tolerance of young sporophytes from two populations of *Laminaria japonica* revealed by chlorophyll fluorescence measurements and short-term growth and survival performances in tank culture. Aquaculture, 2007, 262(2/3/4): 493–503
- PEREIRA T R, ENGELEN A H, PEARSON G A, et al. Response of kelps from different latitudes to consecutive heat shock. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2015, 463: 57–62
- QIAN L M, XU Y J, JIAO N Z. Effects of environmental factors on uptake of nitrogen and phosphorus by *Gracilaria lemaneiformis* and *G. lichevooides*. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(2): 257–262 [钱鲁闽, 徐永健, 焦念志. 环境因子对龙须菜和菊花心江蓠 N、P 吸收速率的影响. 中国水产科学, 2006, 13(2): 257–262]
- SIES H. Oxidative stress: Oxidants and antioxidants. Experimental Physiology, 1997, 82(2): 291–295
- SUN B B, HAN L J, PAN Y L, et al. Effects of temperature stress on growth of *Saccharina japonica*. Modern Agricultural Science and Technology, 2018(20): 177–178, 183 [孙蓓蓓, 韩龙江, 潘玉龙, 等. 温度胁迫对海带孢子体生长的影响. 现代农业科技, 2018(20): 177–178, 183]
- WANG F J. New variety of *Saccharina* "Huangguan No.1". Nongcun Baishitong, 2017(13): 36 [王飞久. 海带新品种“黄官 1 号”. 农村百事通, 2017(13): 36]
- WANG M, JIANG W J, YU H J. Effect of low light stress on plant physiology and its control measures. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science), 2007, 28(3): 198–203 [王明, 蒋卫杰, 余宏军. 弱光逆境对植株生理特性的影响及其调控措施. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2007, 28(3): 198–203]
- WANG Y, TANG X X. Relationships between antioxidant activities and heat-resistant features of two *Laminaria japonica* strains. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(8): 1507–1512 [王悠, 唐学玺. 不同海带品种抗氧化系统活性与耐热性的相关性研究. 应用生态学报, 2005, 16(8): 1507–1512]
- WANG Z Y, WANG G C, NIU J F, et al. Optimization of conditions for tetraspore release and assessment of photosynthetic activities for different generation branches of *Gracilaria lemaneiformis* Bory. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2010, 28(4): 738–748
- WEN X G, GONG H M, LU C M. Heat stress induces an inhibition of excitation energy transfer from phycobilisomes to photosystem II but not to photosystem I in a cyanobacterium *Spirulina platensis*. Plant Physiology and Biochemistry, 2005, 43(4): 389–395
- XUE X, ZHANG Q, WU J X. Research of reactive oxygen species in plants and its application on stress tolerance. Biotechnology Bulletin, 2013(10): 6–11 [薛鑫, 张芹, 吴金霞. 植物体内容活性氧的研究及其在植物抗逆方面的应用. 生物技术通报, 2013(10): 6–11]
- YANG Y F, FEI X G. Prospects for bioremediation of cultivation of large-sized seaweed in eutrophic mariculture areas. Journal of Ocean University of Qingdao (Natural Science), 2003, 33(1): 53–57 [杨宇峰, 费修绠. 大型海藻对富营养化海水养殖区生物修复的研究与展望. 青岛海洋大学学报(自然科学版), 2003, 33(1): 53–57]
- YAO H Q, LIANG Z R, LIU F L, et al. Preliminary studies on the photosynthetic and respiration rate of young sporophyte of a new *Saccharina* variety "Haitian No. 1" using liquid-phase oxygen measurement system. Progress in Fishery Sciences, 2016, 37(1): 140–147 [姚海芹, 梁洲瑞, 刘福利, 等. 利用液相氧电极技术研究“海天 1 号”海带(*Saccharina japonica*)幼孢子体光合及呼吸速率. 渔业科学进展, 2016, 37(1): 140–147]
- YE Z P, SUGGETT D J, ROBAKOWSKI P, et al. A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C₃ and

- C_4 species. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 110–120
- YIN Y Q, HU J B, DENG M J. Latest development of antioxidant system and responses to stress in plant leaves. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(1): 105–110 [尹永强, 胡建斌, 邓明军. 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展. 中国农学通报, 2007, 23(1): 105–110]
- ZENG C K, WU G Y, SUN K Y. The effect of temperature on the growth and development of haitai (*Laminaria japonica* Aresch). *Journal of Integrative Plant Biology*, 1957, 6(2): 103–130 [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]
- ZHAN J C, HUANG W D, WANG L J. Research of weak light stress physiology in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2003, 20(1): 43–50 [战吉成, 黄卫东, 王利军. 植物弱光逆境生理研究综述. 植物学通报, 2003, 20(1): 43–50]
- ZHANG Q S, LIU S P, QU S C, et al. Studies on rearing new variety of kelp “901”. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2001(2): 46–53 [张全胜, 刘升平, 曲善村, 等. “901”海带新品种培育的研究. 海洋湖沼通报, 2001(2): 46–53]
- ZHANG Z Y, FAN C J, CAO S Q, et al. Indoor culture and cultivation of *Laminaria ochotensis*. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2000, 15(2): 103–107 [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]
- ZHANG Z Y, FAN 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 [张泽宇, 范春江, 曹淑青, 等. 长海带海区暂养与栽培技术的研究. 大连水产学院学报, 1999, 14(1): 16–20]
- ZHAO S F. *Marine algae and algae culture science*. Beijing: National Defense Industry Press, 2012 [赵素芬. 海藻与海藻栽培学. 北京: 国防工业出版社, 2012]
- ZHU M Y, WU R J, LI R X, et al. The impacts of temperature on growth and photosynthesis of *Laminaria japonica* juvenile sporophytes. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 22–27 [朱明远, 吴荣军, 李瑞香, 等. 温度对海带幼孢子体生长和光合作用的影响. 生态学报, 2004, 24(1): 22–27]

(编辑 马璀璨)

Effects of Temperature and Light Intensity on the Growth and Physiological and Biochemical Characteristics of Young Sporophyte of a Novel *Saccharina japonica* “Huangguan No.2”

SONG Guiyang¹, LIANG Zhourui², LU Xiaoping², YUAN Yanmin², WANG Wenjun^{2①}

(1. Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316000; 2. State Key Laboratory of Mariculture Biobreeding and Sustainable Goods, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract The study aimed to investigate the optimal light and temperature conditions, and physiological and biochemical mechanisms for the growth of young sporophytes (3–4 cm) of “Huangguan No.2”. We conducted corresponding studies on the growth and physiological and biochemical conditions of young sporophytes under different light intensities and temperatures, including the relative growth rate (RGR), fluorescence parameter of chlorophyll, contents of pigments/proteins, reactive oxygen, antioxidants, and activity of antioxidant enzymes. The results showed that RGR was significantly affected by light, temperature, and their interaction. The degree of influence from large to small is temperature, light intensity and their interaction. They exhibited the highest RGR at 10–13 °C and 60–90 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, whereas the RGR of the high temperature (16 °C and 19 °C) group was highest at 30 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. At the same temperature, the chlorophyll-*a* and carotenoid contents of young sporophytes decreased with increasing light intensity. Additionally, the SOD activities and ascorbic acid (AsA) contents tended to increase. Under the same light intensity, compared to 10–13 °C, the contents of soluble protein decreased in the high temperature group; whereas the contents of MDA and H_2O_2 significantly increased.

① Corresponding author: WANG Wenjun, Email: wjwang@ysfri.ac.cn

Additionally, the SOD, GSH-Px, and APX activities and antioxidant (AsA and carotenoids) contents were all higher. The maximum photochemical efficiency of photosystem II (F_v/F_m) was significantly lower in the high temperature and high light [(120 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] groups, indicating that the light energy conversion efficiency of the alga was reduced under high temperature and high light stress. In the high light group, the quantum yield of regulated non-photochemical energy loss in photosystem II [$Y(\text{NPQ})$] increased significantly and the initial slope (α) of the fast light curve decreased significantly. This suggests that the photoprotective system of young sporophytes of "Huangguan No.2" responded positively to the high light stress and reduced the absorption of light energy by lowering the efficiency of light energy utilization to reduce the photodamage. The activities of key antioxidant enzymes and the antioxidant contents in the high light and high temperature groups were significantly higher, indicating that the antioxidant systems of young sporophytes responded positively to high light and high temperature stresses to minimize the damage caused by reactive oxygen species. Under low light [10 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] group, F_v/F_m , α , actual quantum yield of photosystem II [$Y(\text{II})$], the chlorophyll-a contents significantly increased. This indicates that the light energy conversion efficiency and light energy utilization efficiency significantly increased in the low light environment, which led to an increase in the absorption of light energy. These results on the physiological and ecological adaptations of young sporophytes under the conditions of temperature and light intensity can provide a theoretical basis for further optimizing the light and temperature parameters of young sporophytes of "Huangguan No.2" during intermediate culture of young sporelings.

Key words *Saccharina japonica*; Temperature; Light intensity; Growth; Biochemical composition; Chlorophyll fluorescence parameter