

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20240425002

http://www.yykxjz.cn/

林晓希, 汪文俊, 袁艳敏. 温度对红毛菜叶绿素荧光参数及抗氧化系统的影响. 渔业科学进展, 2025, 46(3): 130–138
LIN X X, WANG W J, YUAN Y M. Effects of temperature on chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant system of *Bangia fuscopurpurea*. Progress in Fishery Sciences, 2025, 46(3): 130–138

温度对红毛菜叶绿素荧光参数及抗氧化系统的影响^{*}

林晓希¹ 汪文俊^{2①} 袁艳敏²

(1. 浙江海洋大学水产学院 浙江 舟山 316021;

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 红毛菜(*Bangia fuscopurpurea*)具有很高的营养价值,是我国特色栽培海藻种类。在当前气候变化背景下,研究红毛菜对不同温度尤其是高温的响应,对指导耐高温品种的选育、促进产业的可持续健康发展具有重要意义。本文通过研究不同温度(5、10、15、20 和 25 °C)下,红毛菜的 PS II 最大荧光产量(F_v/F_m)、最大相对电子传递速率($rETR_{max}$)、丙二醛(MDA)含量、可溶性蛋白(SP)含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性和谷胱甘肽还原酶(GR)活性,初步解析了红毛菜在不同温度下的光合和抗氧化生理响应。结果显示,红毛菜 F_v/F_m 和 $rETR_{max}$ 值总体上呈现随温度升高先上升后下降的趋势。在培养周期内,15 °C 组红毛菜的 F_v/F_m 和 $rETR_{max}$ 均维持在较高的水平;20 °C 和 25 °C 组的 F_v/F_m 和 $rETR_{max}$ 值在 3 d 内显著低于其他温度组,但在 5 d 时上升到与 15 °C 组相当的水平,显著高于 5 °C 和 10 °C 组。MDA 含量随温度的升高呈先下降后上升的趋势,15 °C 组的 MDA 含量显著低于其他各组;早期时(6 h),MDA 含量在低温下(5 °C 和 10 °C)较高,随着处理时间的延长(5 d),MDA 含量在高温组(20 °C 和 25 °C)显著上升。SP 的含量在 15 °C 和 20 °C 时最高,高温(25 °C)和低温组(5 °C 和 10 °C)间无显著差异。SOD、APX、GR 和 CAT 活性在低温(5 °C)和高温(25 °C)时均较高,尤其在 5 d 时,显著高于 15 °C 和 20 °C 组。随着培养时间的延长(5 d),GR 活性在 25 °C 和 10 °C 组显著上升,CAT 活性在 5 °C 和 10 °C 组显著上升。以上结果表明,15 °C 较适宜红毛菜的生长,但红毛菜对高温(20 °C 和 25 °C)也具有较强的适应能力,在适应温度胁迫过程中,抗氧化酶类发挥了积极作用。

关键词 红毛菜; 温度; 叶绿素荧光; 抗氧化系统

中图分类号 S968.4 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2025)03-0130-09

红毛菜(*Bangia fuscopurpurea*)在系统分类学上隶属于红藻门(Rhodophyta),红毛菜纲(Bangiophyceae),红毛菜目(Bangiales),红毛菜科(Bangiaceae),红毛菜属(*Bangia*),为全球性广泛分布的物种。红毛菜具有极高的食用、药用价值,成为继海带、紫菜之后规模

化养殖的新兴经济海藻,具有很高的经济效益和社会效益。福建莆田是我国红毛菜栽培产业的主产区,主要分布在南日岛和平潭岛。

红毛菜是一种喜浪的广温性海藻,一般生活在高潮间带的岩石上,周期性的露出水面,频繁遭遇温度、

^{*} 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。林晓希, Email: 1203159440@qq.com

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

收稿日期: 2024-04-25, 收修改稿日期: 2024-05-27

盐度及光照等环境因子的波动,在自然海区退潮后能忍受烈日的暴晒、冷空气和雨水的袭击,也能适应干燥失水等变化多端的恶劣环境(汪文俊等, 2008),必然使其体内进化出了独特的抗逆机制。在我国南方,红毛菜通常与坛紫菜(*Porphyra haitanensis*)生长在一起。自然海区生长的红毛菜比坛紫菜生长季节略早,在福建莆田沿海 10 月份就可以看到苗,盛产期在 10—11 月。另外,红毛菜的萌发、生长与气候、海况关系密切。在附苗期间,如遇冷空气或东北大风,红毛菜附苗密、见苗早;如遇晴朗天气,无风闷热,水温偏高的气候,附苗必然稀少,见苗迟、生长慢。寒冷的气候,流急浪大的生态环境对红毛菜单孢子的分散和生长都有利(黄春恺, 2002)。

温度是影响红毛菜生长发育的关键因素之一。研究表明, 15 °C 水温及 12 h 光照有利于红毛菜藻体的发育(Wang *et al*, 2008)。当环境温度超过植物的生理阈值时会造成胁迫,高温会导致细胞结构和膜功能损伤,引发生理结构的改变和生化反应,包括色素比例和类囊体中依赖光的化学反应等变化(Fahad *et al*, 2017); 温度过低则会破坏细胞膜完整性和通透性(Beheshti *et al*, 2017)。叶绿素荧光是衡量植物光合作用的一个重要参数,可以反映植物生长情况及耐受胁迫的能力(梁洲瑞等, 2011)。在红藻门中,有关龙须菜(*Gracilaria lemaneiformis*)(孙雪等, 2013)、条斑紫菜(*Pyropia yezoensis*)(魏家慧等, 2020)和坛紫菜(张元, 2011)的温度胁迫机制的研究已有一些报道。温度胁迫主要通过影响其光合色素、抗氧化酶和植物激素等,从而调节藻体内的抗逆生理。

温度胁迫下,植物体抗氧化防御系统能够通过抑制活性氧(ROS)的生成,或缓解活性氧引起的损伤等途径来缓解生物体内的氧化胁迫(程晓鹏等, 2020)。植物抗氧化系统是其抵御 ROS 毒性影响的保护系统,可维持 ROS 稳态,并参与植物对环境胁迫的适应反应中 ROS 依赖的信号转导(Nadarajah, 2020),在多种逆境胁迫中发挥重要的作用(李晓蕾等, 2017)。抗氧化系统分为酶促抗氧化系统和非酶促抗氧化系统(吴顺等, 2003)。酶促抗氧化系统主要是抗氧化酶类,如 SOD、CAT、APX 和 GR 等。它们主要通过清除·O₂、羟过氧化物、H₂O₂ 和酚类等物质,来增强植物的抗逆性(徐松华, 2021)。超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)等是植物体内重要的抗氧化酶,对维持细胞内的氧化还原平衡、抵

御多种理化因子胁迫、减少 ROS 积累、维护膜结构完整等方面起着重要作用(杨舒贻等, 2016)。在受到高温或低温刺激时,藻体 ROS 含量增加,ROS 积累与清除平衡遭到破坏,抗氧化酶类活性被钝化(王悠, 2003)。研究表明,红毛菜在遭受盐度胁迫时,抗氧化系统发挥了积极的作用(Wang *et al*, 2019)。但有关红毛菜对温度胁迫的响应机制研究尚未见报道。

近年来,随着全球气候变暖和海洋环境的恶化,我国沿海水域温度的波动对红毛菜栽培产业造成影响。开展红毛菜对不同温度的响应研究,对指导耐高温品种的选育、促进产业的可持续健康发展具有重要的意义。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验用红毛菜于 2022 年 11 月采自福建莆田南日岛。新鲜的藻体取回后立即用海水漂洗干净并晾晒,以去除表面附生的杂藻及污泥。晾晒后的藻体置于 GXZ 智能型光照培养箱中暂养,暂养条件:温度 15 °C、光强 40 μmol/(m²·s)、pH 8.0、光周期 12 h 光/12 h 暗,培养液为过滤的灭菌天然海水(盐度为 30),添加 2 mg/L NaNO₃-N、0.2 mg/L KH₂PO₄-P。充气培养 3 d 后,进行以下实验。

1.2 实验方法

取生长状态良好的红毛菜藻体,设置 5 个温度组(5、10、15、20 和 25 °C)分别在 3 L 灭菌海水培养基中(添加 2 mg/L NaNO₃-N、0.2 mg/L KH₂PO₄-P)培养。其他培养条件与暂养条件一致,每 3 d 换水一次,每组 3 个平行。

1.2.1 叶绿素荧光参数测定 在不同温度下培养 6 h、1 d、3 d、5 d 后取样检测。黑暗处理 15 min 后,采用调制叶绿素荧光成像系统 IMAGING-PAM (WALZ, 德国)进行光系统 II (PS II) 最大量子产量(maximal photochemical efficiency of PS II, F_v/F_m)及快速光曲线(rapid light curve, RLC)的测定。 F_v/F_m 是评估光系统 II 原初光能转化效率的重要参数。基于电子传递速率对光响应的机理模型和 RLC 实测数据,拟合光合—光响应曲线模型(Ye *et al*, 2013),得到 RLC 潜在最大相对电子传递速率($rETR_{max}$)。

1.2.2 抗氧化酶含量的测定 不同温度下培养 6 h、5 d 后,取样,立即吸干水分,用液氮速冻后保存于 -80 °C 冰箱。测定指标包括 H₂O₂ 含量、丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量和可溶性蛋白(soluble

protein, SP)含量、SOD、CAT、APX 和 GR 的活性。以上生化指标均采用试剂盒(苏州科铭生物技术有限公司)进行检测,每个处理组设置 3 个生物学重复样本。SOD、CAT、APX 和 GR 的活性单位为酶单位每毫克蛋白(U/mg prot)。

1.3 数据处理

采用 Excel 软件对数据进行处理,使用 SPSS 19.0 统计软件利用单因素方差分析(one way-ANOVA)进行数据分析,显著性水平设为 $P<0.05$ 。用 GraphPad Prism 软件制图。

2 结果与分析

2.1 不同温度对红毛菜叶绿素荧光参数的影响

随着处理时间的延长(6 h—5 d), 5、10 和 15 °C 处理组的红毛菜 F_v/F_m 值整体呈下降趋势, 20 °C 与 25 °C 处理组的红毛菜 F_v/F_m 值整体呈先显著下降后显著上升的趋势($P<0.05$)(图 1)。20 °C 和 25 °C 处理组红毛菜在 1 d 时 F_v/F_m 值降到最低(~0.2), 显著低于其他各组($P<0.05$); 20 °C 与 25 °C 处理组红毛菜在 5 d 时 F_v/F_m 值显著升高, 与 10 °C 和 15 °C 组相当($P>0.05$), 显著高于 5 °C 组($P<0.05$)。

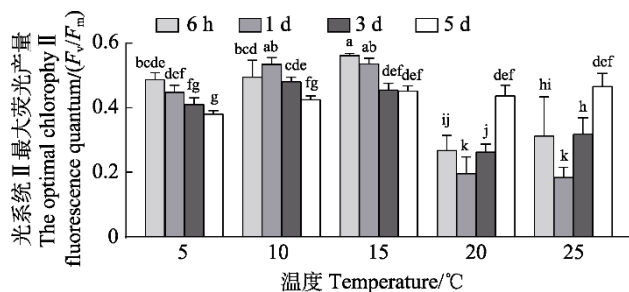


图 1 不同温度对红毛菜 F_v/F_m 的影响

Fig.1 Effect of different temperatures on F_v/F_m of *B. fuscopurpurea*

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.

$rETR_{max}$ 的总体变化趋势与 F_v/F_m 相似(图 2)。随着处理时间的延长, 5 °C 和 10 °C 处理组 $rETR_{max}$ 值整体呈下降趋势, 20 °C 和 25 °C 处理组红毛菜 $rETR_{max}$ 值先下降、后显著性上升($P<0.05$)。在 6 h、1 d 和 3 d 时, 20 °C 和 25 °C 处理组红毛菜 $rETR_{max}$ 值显著低于其他各组($P<0.05$)。但到了第 5 天, 20 °C 和 25 °C 组的 $rETR_{max}$ 值显著上升到与 15 °C 组相当的水平, 显著高于 5 °C 和 10 °C 组($P<0.05$)。

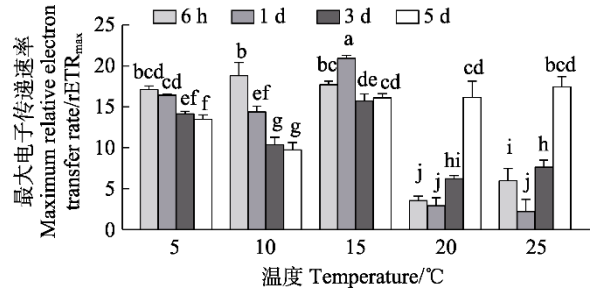


图 2 不同温度对红毛菜 $rETR_{max}$ 的影响

Fig.2 Effect of different temperatures on the maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$) of *B. fuscopurpurea*

2.2 不同温度对红毛菜丙二醛含量的影响

不同温度、不同培养时间下红毛菜 MDA 含量变化趋势不同(图 3)。随着处理时间的延长, 5 °C、10 °C、15 °C 和 20 °C 处理组红毛菜 MDA 含量均呈现显著下降的变化趋势($P<0.05$), 25 °C 处理组 MDA 含量变化不显著($P>0.05$)。在处理时间为 6 h 时, 5 °C 和 10 °C 处理组红毛菜的 MDA 含量高于其他温度组, 在处理时间为 5 d 时, 25 °C 处理组 MDA 含量显著高于其他组($P<0.05$)。15 °C 处理组红毛菜的 MDA 含量在 6 h 和 5 d 均显著低于其他各组($P<0.05$)。

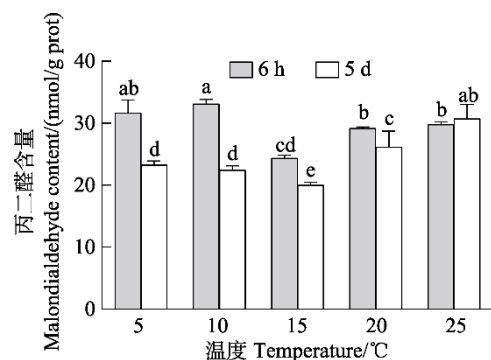


图 3 不同温度对红毛菜丙二醛含量的影响

Fig.3 Effect of different temperatures on the malondialdehyde (MDA) content of *B. fuscopurpurea*

2.3 不同温度对红毛菜可溶性蛋白含量的影响

如图 4 所示, 在 15 °C 和 20 °C 下红毛菜 SP 含量随着处理时间的延长显著升高($P<0.05$), 且在 6 h 和 5 d 时均显著高于 3 个温度处理组($P<0.05$)。其他 3 个温度处理组 SP 含量随时间变化不显著, 且组间也没有明显差异($P>0.05$)。

2.4 不同温度对红毛菜酶促抗氧化系统的影响

如图 5 所示, 5 °C 处理组红毛菜 SOD 活性随着处理时间的延长显著下降($P<0.05$), 其他温度处理组

红毛菜 SOD 活性均无显著性变化($P>0.05$)。其中 15 °C 和 20 °C 处理组 SOD 活性在 6 h 和 5 d 时均显著低于其他各组($P<0.05$)。

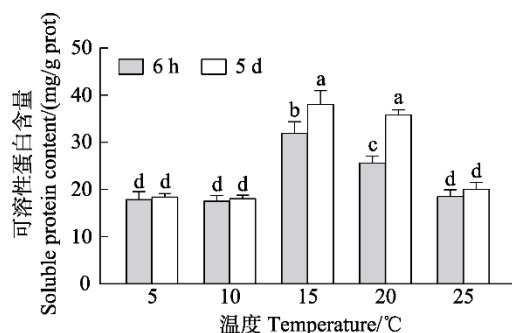


图4 不同温度对红毛菜可溶性蛋白含量的影响

Fig.4 Effect of different temperatures on the soluble protein content of *B. fuscopurpurea*

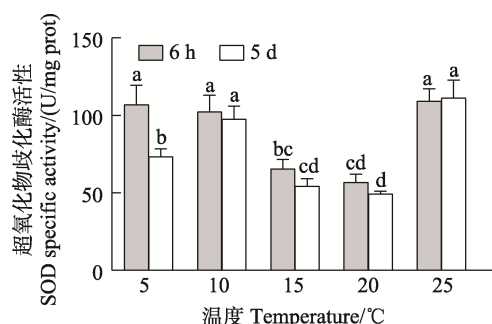


图5 不同温度对红毛菜超氧化物歧化酶活性的影响

Fig.5 Effect of different temperatures on the superoxide dismutase (SOD) activity of *B. fuscopurpurea*

如图6所示,在6 h—5 d处理时间内,随着温度的升高,红毛菜 APX 活性呈现先下降后上升的趋势。20 °C 组红毛菜 APX 活性随着处理时间的延长显著下降($P<0.05$),其他各组无显著性变化($P>0.05$)。在6 h时,15 °C 处理组红毛菜 APX 活性均显著低于其他各温度处理组($P<0.05$);在5 d时,15 °C 和 20 °C 处理组 APX 活性显著低于其他各温度处理组($P<0.05$)。

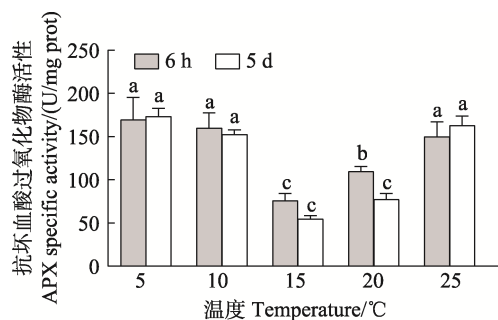


图6 不同温度对红毛菜抗坏血酸过氧化物酶活性的影响

Fig.6 Effect of different temperatures on the ascorbate peroxidase (APX) activity of *B. fuscopurpurea*

如图7所示,随着处理时间的延长,5 °C 和 10 °C 处理组红毛菜 CAT 活性显著升高($P<0.05$),20 °C 处理组红毛菜的 CAT 活性显著下降($P<0.05$),15 °C 和 25 °C 处理组红毛菜的 CAT 活性无显著性变化($P>0.05$)。到5 d时,5 °C 和 10 °C 处理组红毛菜的 CAT 活性显著高于其他温度组。总体上,15 °C 和 20 °C 下,红毛菜 CAT 酶活性最低。

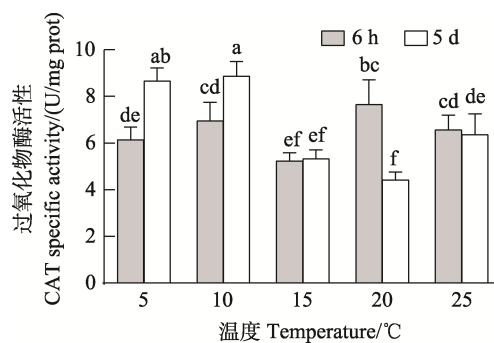


图7 不同温度对红毛菜过氧化氢酶活性的影响

Fig.7 Effect of different temperatures on the catalase (CAT) activity of *B. fuscopurpurea*

如图8所示,随着处理时间的延长(6 h—5 d),5 °C 处理组红毛菜 GR 活性显著性下降($P<0.05$),10、15 和 25 °C GR 活性显著上升($P<0.05$),在5 d时10 °C 和 25 °C 处理组红毛菜的 GR 活性显著高于其他各组($P<0.05$)。

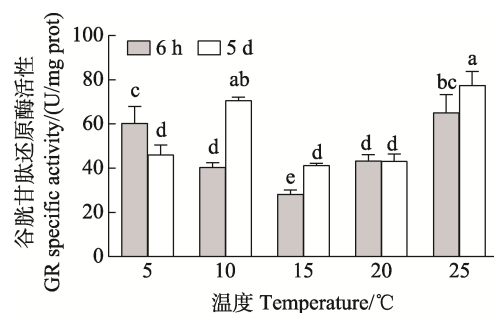


图8 不同温度对红毛菜谷胱甘肽还原酶活性的影响

Fig.8 Effect of different temperatures on the glutathione reductase (GR) activity of *B. fuscopurpurea*

3 讨论

由于红毛菜生长在潮间带区域,随着潮涨潮落经常受到极端环境的胁迫,从而影响光合作用。光合能力的强弱与光合器官 PS II 活性及电子传递速率有关,可由叶绿素荧光参数反映(胡启瑞, 2016)。经过充足暗适应后测出的 F_v/F_m 反映了当时所有的 PS II 反应中心均处于开放态时的量子产量,即植物的潜在最大

光合能力,是衡量 PS II 完整性的指标(汤文仲等, 2009)。rETR 是快速光曲线测定过程中反映实际光强下的表观电子传递速率(陶菊红等, 2022; 叶子飘等, 2018)。在各种胁迫条件下, rETR_{max} 呈现的下降趋势也表明了光合电子传递的过程受到了阻碍(梁洲瑞等, 2022)。

类囊体膜含有光合色素和电子传递链组分,是进行光反应的部位,高温可导致其结构的改变(凌晶宇等, 2016)。高温会损伤植物叶绿体的结构,造成光合色素降解,抑制光合作用(Senaratna *et al*, 2005)。PS II 的活性在高温时受到抑制,它是最热敏感的色素蛋白复合体之一。Havaux (1988)发现,高温胁迫对 PS II 中心有瞬时钝化作用,使富含不饱和脂肪酸的类囊体膜脂降解,进一步降低光合反应速率。在高温胁迫过程中,光合磷酸化受阻会导致净光合速率下降(杨卫丽等, 2013)。梁英等(2009)研究显示,高温条件可激活海藻类囊体膜上的脂肪酶,降解细胞膜脂,钝化 PS II 反应中心,同时导致叶绿体结构发生改变,引起叶绿素的降解。光合效率的高低直接影响藻类生长、发育和繁殖。本研究发现,总体上,15 °C 处理组在整个实验周期的 F_v/F_m 和 rETR_{max} 值均维持在较高的水平。但该温度下,两参数值在第 3 天时出现明显下降。影响红毛菜生长的因素除了温度外,还有其他诸多因素。在本研究开展前,红毛菜暂养在较大的水体中(20 L),而进行温度胁迫实验的水体较小(3 L),可能影响了红毛菜在较适温度(15 °C)下的光合生理,但 F_v/F_m 和 rETR_{max} 在 3 d 时出现下降后即保持平稳状态,说明红毛菜在新的培养条件下达到了稳定状态。在高温 20 °C 和 25 °C 处理下, F_v/F_m 与 rETR_{max} 值在 6 h—1 d 时显著下降,且显著低于其他各组,在 1 d 下降到最低值,约为 0.2,说明高温使红毛菜光能转换效率降低,电子传递速率下降。但在 1 d 以后,高温处理下的红毛菜的 F_v/F_m 与 rETR_{max} 值逐渐升高,到第 5 天时上升到与 15 °C 组相当的水平,说明红毛菜能逐渐适应高温。5 °C 和 10 °C 的低温处理下,红毛菜的 F_v/F_m 与 rETR_{max} 值整体呈下降趋势,到第 5 天时,甚至低于 15、20 和 25 °C 处理组,说明长时间的低温不利于红毛菜的光合作用。

细胞膜的稳定性与膜脂的脂肪酸饱和程度有关。在低温胁迫下,细胞膜系统的损伤可能与自由基和活性氧引起的膜脂过氧化有关,而高温条件下,植物细胞膜损伤则主要由膜脂中不饱和脂肪酸发生氧化所致,两种情况下,膜脂的氧化产物均为 MDA。MDA 是脂类过氧化产物之一,其含量可间接反映细胞膜受

损程度(利容千等, 2002)。本研究发现,在低温(5 °C)或高温(25 °C)条件下,红毛菜藻体 MDA 含量均高于 15 °C 处理组,但是在低温下,随着处理时间的延长,MDA 含量显著下降,而在高温下,MDA 含量一直维持相对较高的水平。说明低温和高温都使红毛菜藻体受到了不同程度的过氧化胁迫,尤其是高温。高温是红毛菜生长中不可避免的环境压力。植物在受到高温胁迫时,会产生大量的 ROS,细胞遭受过氧化胁迫,此时,体内的抗氧化机制和渗透调节系统被启动以清除过多的 ROS,当过量的 ROS 不能被及时有效地清除时,则导致膜脂过氧化,MDA 含量上升(Kumar *et al*, 2020; Vasconcelos *et al*, 2021; 张元等, 2011)。Fung 等(2013)发现,短时间热激反应能导致藻机体内 ROS 的增加。刘泳(2004)发现,海带 ROS 含量随温度升高(8~15 °C)而逐渐增多,并进一步对细胞造成一定程度的伤害。但当温度过高(28 °C 和 30 °C)时,海带和条斑紫菜的抗氧化系统均不能发挥作用,藻体损伤严重(王悠, 2003; 侯和胜等, 2008)。

藻类抗氧化系统会表现出对温度变化的敏感性,通过启动自身抗氧化系统来增加抗氧化酶活性及抗氧化物质水平,清除机体内过多自由基,以免藻细胞遭受严重过氧化损伤(张容芳等, 2011)。SOD 在细胞内起到了第一道防线的作用,它可将高毒的·O₂歧化为低毒的 H₂O₂。再由 APX 和 CAT 及 GR 直接或间接清除 H₂O₂ (Kapoor *et al*, 2019)。本研究发现,红毛菜在低温(5 °C 和 10 °C)和高温(25 °C)处理下,藻体 SOD 活性均显著高于适宜温度(15 °C)处理组结果。植物在遭受高温或低温胁迫时,都可能增强 SOD 的表达/活性来缓解过氧化压力。如,条斑紫菜在高温和低温胁迫下, SOD 基因表达量均上调(管晓伟等, 2023)。李虎(2017)研究发现,低温处理(20、17 和 14 °C)下,长心卡帕藻(*Kappaphycus alvarezii*)体内 SOD 活性显著上升。Hu 等(2010)发现,高温使水稻苗中 SOD 活性显著高于对照。

CAT 可将细胞内 H₂O₂ 分解为 H₂O 和 O₂,从而保护细胞免受 H₂O₂ 的氧化。实验发现,在 5 °C 和 10 °C 低温条件处理下, CAT 活性随着处理时间的延长显著上升,而 MDA 含量变化趋势则相反。在低温处理 5 d 时,红毛菜 SOD 和 CAT 活性随着温度的降低(15 °C、10 °C、5 °C)呈现先上升后下降的趋势,这与油棕幼苗(*Elaeis guineensis* Jacq.)(杨华庚, 2007)、大叶冬青(*Ilex latifolia* Thunb.)(王宁等, 2011)、秋石斛(*Dendrobium* spp.)(刘涛等, 2024)受低温胁迫后的 SOD 和 CAT 活性变化趋势一致。在 20 °C 处理下,随

着处理时间的延长,红毛菜 CAT 活性显著下降,SP 含量显著上升,推测 20 °C 的高温处理引起红毛菜热诱导蛋白的表达,在红毛菜应对高温胁迫时发挥作用,藻体的 F_v/F_m 和 $rETR_{max}$ 上升到正常水平。25 °C 下,红毛菜 CAT 活性随时间变化不显著但始终高于适宜温度(15 °C)处理组。

近年来,在抗氧化系统研究中,抗坏血酸-谷胱甘肽循环(AsA-GSH)在抗氧化中的作用越来越被重视,是 ROS 产生的主要场所(叶绿体中),是清除 H_2O_2 的主要途径之一(Niu *et al.*, 2023),而 APX 酶和 GR 酶是该循环中的关键酶(王春微等, 2014)。APX 能够清除 H_2O_2 ,还能通过还原抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)清除 H_2O_2 。GR 催化氧化型谷胱甘肽(glutathiol, GSSG)还原为谷胱甘肽(glutathione, GSH),以对抗氧化胁迫(Niu *et al.*, 2023)。APX 和 GR 对维持植物细胞的氧化还原平衡有重要意义,在植物抗氧化系统乃至整个生长发育过程中发挥重要作用(Grant *et al.*, 2000)。赵云霞等(2010)发现,番茄叶片在遭受高温和低温胁迫时,APX 和 GR 活性均显著高于对照组。高温胁迫(42 °C, 1 h)能增加玉米叶片中的 GR 活性(Hasanuzzaman *et al.*, 2011)。本研究中,在高温和低温处理红毛菜 6 h 和 5 d 时,其 APX 活性均高于 15 °C 处理组。在 20 °C 和 25 °C 处理 6 h 时,红毛菜 GR 活性显著高于 15 °C 处理组,说明 APX 和 GR 在红毛菜应对高温和低温胁迫时均发挥了重要作用。

4 结论

在 5、10、15、20 和 25 °C,红毛菜的 F_v/F_m 和 $rETR_{max}$ 值总体上呈现随温度升高先上升后下降的趋势。在培养周期内,15 °C 组红毛菜的 F_v/F_m 和 $rETR_{max}$ 均维持在较高的水平,相应地,SP 含量较高,而 MDA 含量和 SOD、CAT、APX 和 GR 酶活性处于较低水平。20 °C 和 25 °C 组在 3 d 内的 F_v/F_m 和 $rETR_{max}$ 值显著低于其他温度组,但在第 5 天时上升到与 15 °C 和 20 °C 组间相当的水平,显著高于 5 °C 和 10 °C 组。早期(6 h),MDA 含量在低温下(5 °C 和 10 °C)较高,随着处理时间的延长(5 d),MDA 含量在高温组(20 °C 和 25 °C)显著上升。高温(25 °C)和低温组(5 °C 和 10 °C)间 SP 含量无明显差异,但显著低于 15 °C 和 20 °C 组。SOD、APX、GR、CAT 活性均为在低温(5 °C 和 10 °C)和高温(25 °C)时较高,尤其在第 5 天时,显著高于 15 °C 和 20 °C 组。随着培养时间的延长(5 d),GR 活性在 25 °C 和 10 °C 组显著上升,CAT 活性在 5 °C 和 10 °C 组显著上升。以上结果表明,15 °C 较适宜红毛菜的

生长,但红毛菜对高温(20 °C 和 25 °C)也具有较强的适应能力,在适应温度胁迫过程,抗氧化酶 SOD、APX、GR 和 CAT 均发挥了积极作用。

参 考 文 献

- BEHESHTI ROOY S S, HOSSEINI SALEKDEH G, GHABOOLI M, *et al.* Cold-induced physiological and biochemical responses of three grapevine cultivars differing in cold tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2017, 39(12): 264
- CHENG X P, ZHANG S Y, LIN J, *et al.* Response of photosynthetic activity to different temperature and light intensities in *Saccharina japonica* sporophyte. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44(2): 234–244 [程晓鹏, 章守宇, 林军, 等. 海带孢子体光合活性对不同温度和光照的响应. *水产学报*, 2020, 44(2): 234–244]
- FAHAD S, BAJWA A A, NAZIR U, *et al.* Crop production under drought and heat stress: Plant responses and management options. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1147
- FUNG A, HAMID N, LU J. Fucoxanthin content and antioxidant properties of *Undaria pinnatifida*. *Food Chemistry*, 2013, 136(2): 1055–1062
- GRANT J J, LOAKE G J. Role of reactive oxygen intermediates and cognate redox signaling in disease resistance. *Plant Physiology*, 2000, 124(1): 21–29
- GUAN X W, WANG D M, CHEN R, *et al.* Genome-wide identification and characterization of SOD gene family in *Pyropia yezoensis* during temperature stresses. *Periodical of Ocean University of China*, 2023, 53(2): 60–68 [管晓伟, 王冬梅, 陈睿, 等. 条斑紫菜 SOD 基因家族的全基因组分析及温度和失水胁迫下表达研究. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2023, 53(2): 60–68]
- HASANUZZAMAN M, HOSSAIN M A, FUJITA M. Nitric oxide modulates antioxidant defense and the methylglyoxal detoxification system and reduces salinity-induced damage of wheat seedlings. *Plant Biotechnology Reports*, 2011, 5(4): 353–365
- HAVAUX M. Induction of photosynthesis in intact leaves under normal and stressing conditions followed simultaneously by transients in chlorophyll fluorescence and photoacoustically monitored O_2 evolution. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1988, 26, 695–704
- HOU H S, HE W J, LI H Y, *et al.* Effects of high temperature stress on growth and physiology of conchocelis of *Porphyra yezoensis*. *Journal of Liaoning Normal University (Natural Science)*, 2008, 31(4): 487–490 [侯和胜, 何文君, 李洪艳, 等. 高温胁迫对条斑紫菜丝状体的生长和生理影响. *辽宁师范大学学报(自然科学版)*, 2008, 31(4): 487–490]

- HU Q R. The researches of heat tolerance on cotton pollen and chlorophyll fluorescence characteristics of *Zea mays* under high temperature stress. Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2016 [胡启瑞. 高温逆境下棉花花粉耐热性及玉米叶绿素荧光参数研究. 南京农业大学硕士研究生学位论文, 2016]
- HU X L, LIU R X, LI Y H, *et al.* Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress. *Plant Growth Regulation*, 2010, 60(3): 225–235
- HUANG C K. Biological characteristics of *Bangia fuscopurpurea*. *Marine Fisheries*, 2002, 24(4): 183–184 [黄春恺. 红毛菜的生物学特性. 海洋渔业, 2002, 24(4): 183–184]
- KAPOOR D, SINGH S, KUMAR V, *et al.* Antioxidant enzymes regulation in plants in reference to reactive oxygen species (ROS) and reactive nitrogen species (RNS). *Plant Gene*, 2019, 19: 100182
- KUMAR Y N, POONG S W, GACHON C, *et al.* Impact of elevated temperature on the physiological and biochemical responses of *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta). *PLoS One*, 2020, 15(9): e0239097
- LI H. Effects of the temperature stress on photosystem and antioxidant system in *Kappaphycus* and *Eucheuma*. Doctoral Dissertation of Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2017 [李虎. 卡帕藻和麒麟菜光合和抗氧化系统对温度胁迫的响应. 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所)博士研究生学位论文, 2017]
- LI R Q, WANG J B. *Plant adversity cells and physiology*. Wuhan: Wuhan University Press, 2002 [利容千, 王建波. 植物逆境细胞及生理学. 武汉: 武汉大学出版社, 2002]
- LI X L, WANG W J, LIANG Z R, *et al.* Antioxidant physiological characteristics of wild *Pyropia yezoensis* under desiccation stress. *Progress in Fishery Sciences*, 2017, 38(5): 156–163 [李晓蕾, 汪文俊, 梁洲瑞, 等. 野生条斑紫菜(*Pyropia yezoensis*)叶状体对干出胁迫的抗氧化生理响应特征. 渔业科学进展, 2017, 38(5): 156–163]
- LIANG Y, FENG L X, TIAN C Y. Effects of high temperature stress on the chlorophyll fluorescence of *Isochrysis galbana* 3011 and 8701. *Journal of Fisheries of China*, 2009, 33(1): 37–44 [梁英, 冯力霞, 田传远. 高温胁迫对球等鞭金藻 3011 和 8701 叶绿素荧光特性的影响. 水产学报, 2009, 33(1): 37–44]
- LIANG Z R, WANG F J, SUN X T, *et al.* Effects of light intensity, temperature and salinity on newborn branches of *Sargassum thunbergii* evaluated with chlorophyll fluorescence assay. *Marine Sciences*, 2011, 35(12): 21–27 [梁洲瑞, 王飞久, 孙修涛, 等. 利用叶绿素荧光技术揭示光照、温度和盐度对鼠尾藻嫩芽的影响. 海洋科学, 2011, 35(12): 21–27]
- LIANG Z R, WANG W J, LIU F L, *et al.* Iron promotes the growth and development of *Conchocelis* of *Pyropia katadae* var. *hemiphylla* and its physiological and biochemical bases. *Progress in Fishery Sciences*, 2022, 43(2): 204–214 [梁洲瑞, 汪文俊, 刘福利, 等. 铁促进半叶紫菜华北变种丝状体的生长发育及其生理生化基础. 渔业科学进展, 2022, 43(2): 204–214]
- LING J Y, LIANG Z R, WANG F J, *et al.* Effects of high temperature on the antioxidant enzymes and chlorophyll fluorescence parameters of *Saccharina japonica*. *Progress in Fishery Sciences*, 2016, 37(3): 120–125 [凌晶宇, 梁洲瑞, 王飞久, 等. 高温对海带(*Saccharina japonica*)抗氧化酶及叶绿素荧光参数的影响. 渔业科学进展, 2016, 37(3): 120–125]
- LIU T, LIANG J H, DENG X P, *et al.* Effects of low temperature stress on morphological and physiological indexes of *Dendrobium enobi* Purple Splash. *Molecular Plant Breeding*, 2024, <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.s.20240227.1435.004> [刘涛, 梁晋豪, 邓祥平, 等. 低温胁迫对“泼墨”秋石斛形态和生理指标的影响. 分子植物育种, 2024, <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.s.20240227.1435.004>]
- 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]
- NADARAJAH K K. ROS homeostasis in abiotic stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(15): 5208
- NIU C T, WANG W J, YAO H Q, *et al.* Ascorbate-glutathione cycle involving in response of *Bangia fuscopurpurea* (Bangiales, Rhodophyta) to hyposalinity. *Frontiers in Marine Science*, 2023, 10: 1174472
- SENARATNA M, EVANS L H, SOUTHAM L, *et al.* Effect of different feed formulations on feed efficiency, gonad yield and gonad quality in the purple sea urchin *Heliocidaris erythrogramma*. *Aquaculture Nutrition*, 2005, 11(3): 199–207
- SUN X, CAI X L, XU N J. Physiological response of marine red algae *Gracilaria lemaneiformis* to two kinds of adverse temperature stress. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(3): 535–540 [孙雪, 蔡西栗, 徐年军. 海洋红藻龙须菜对 2 种逆境温度胁迫的应激生理响应. 水生生物学报, 2013, 37(3): 535–540]
- TANG W Z, LI X S, HUANG H Y, *et al.* Effects of different light intensity and temperature treatment on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Ulva linza*. *Journal of Fisheries of China*, 2009, 33(5): 762–769 [汤文仲, 李信书, 黄海燕, 等. 不同光强和温度对长石莼(缘管浒苔)光合作用和叶绿素荧光参数的影响. 水产学报, 2009, 33(5): 762–769]
- TAO J H, HOU B B, ZHOU W, *et al.* Study on light energy

- utilization characteristics of free filaments of *Pyropia yezoensis* "Sutong 2" under different light intensities. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2022, 50(12): 145–149 [陶菊红, 侯彬彬, 周伟, 等. 条斑紫菜自由丝状体在不同光照度下的光能利用特征. *江苏农业科学*, 2022, 50(12): 145–149]
- VASCONCELOS J B, VASCONCELOS E R T P P, URREA-VICTORIA V, *et al.* Environmental stress tolerance and antioxidant response of *Palisada perforata* (Rhodophyta) from a tropical reef. *Journal of Phycology*, 2021, 57(3): 1045–1058
- WANG C W, SUN A Q, ZHANG J D, *et al.* Effects of high temperature at filling stage on activities and related gene expression of SOD and GR in wheat flag leaves. *Shandong Agricultural Sciences*, 2014, 46(10): 30–34 [王春微, 孙爱清, 张杰道, 等. 灌浆期高温对小麦旗叶中 SOD 和 GR 活性及相关基因表达量的影响. *山东农业科学*, 2014, 46(10): 30–34]
- WANG N, WU J, XIA P Y, *et al.* Physiological responses of *Ilex latifolia* to low temperature and its cold tolerance. *Journal of South China Agricultural University*, 2011, 32(3): 82–86 [王宁, 吴军, 夏鹏云, 等. 大叶冬青对低温胁迫的生理响应及抗寒性分析. *华南农业大学学报*, 2011, 32(3): 82–86]
- WANG W J, LI X L, ZHU J Y, *et al.* Antioxidant response to salinity stress in freshwater and marine *Bangia* (Bangiales, Rhodophyta). *Aquatic Botany*, 2019, 154: 35–41
- WANG W J, WANG G C, XU P, *et al.* Biology of *Bangia* I. Life history and sexual reproduction. *Marine Sciences*, 2008, 32(4): 92–97 [汪文俊, 王广策, 许璞, 等. 红毛菜生物学研究进展 I. 生活史和有性生殖研究. *海洋科学*, 2008, 32(4): 92–97]
- WANG W J, ZHU J Y, XU P, *et al.* Characterization of the life history of *Bangia fuscopurpurea* (Bangiaceae, Rhodophyta) in connection with its cultivation in China. *Aquaculture*, 2008, 278(1/2/3/4): 101–109
- WANG Y. The physiological and biochemical responses to heat stress and the preliminary study on heat-resistant mechanisms in *Laminaria japonica*. Doctoral Dissertation of Ocean University of China, 2003 [王悠. 海带对高温胁迫的生理生化响应和耐高温机理的初步研究. 中国海洋大学博士研究生学位论文, 2003]
- WEI J H, LI G L, WANG W J, *et al.* Effects of light intensity and temperature on photosynthetic adaptability of the different stages of *Pyropia yezoensis* free-living *Conchocelis*. *Progress in Fishery Sciences*, 2020, 41(6): 115–124 [魏家慧, 李国梁, 汪文俊, 等. 条斑紫菜丝状体不同发育时期对光照和温度的光合适应能力. *渔业科学进展*, 2020, 41(6): 115–124]
- WU S, XIAO L T. Metabolism and signaling conduction of the reactive oxygen species in plant. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Science)*, 2003, 29(5): 450–456 [吴顺, 萧浪涛. 植物体内活性氧代谢及其信号传导. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2003, 29(5): 450–456]
- XU S H. Research advances of reactive oxygen species in plants under environmental stress. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2021, 27(21): 29–32 [徐松华. 逆境条件下植物体内活性氧代谢研究进展. *安徽农学通报*, 2021, 27(21): 29–32]
- YANG H G. Effect of low temperature stress on physiological and biochemical characteristics of oil palm seedlings. Master's Thesis of South China University of Tropical Agriculture, 2007 [杨华庚. 低温胁迫对油棕幼苗生理生化特性的影响. 华南热带农业大学硕士研究生学位论文, 2007]
- YANG S Y, CHEN X Y, HUI W K, *et al.* Progress in responses of antioxidant enzyme systems in plant to environmental stresses. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science)*, 2016, 45(5): 481–489 [杨舒贻, 陈晓阳, 惠文凯, 等. 逆境胁迫下植物抗氧化酶系统响应研究进展. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2016, 45(5): 481–489]
- YANG W L, HUANG F D, CAO Z Z, *et al.* Effects of high temperature stress on PS II function and its relation to D1 protein in chloroplast thylakoid in rice flag leaves. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(6): 1060–1068 [杨卫丽, 黄福灯, 曹珍珍, 等. 高温胁迫对水稻光合 PS II 系统伤害及其与叶绿体 D1 蛋白间关系. *作物学报*, 2013, 39(6): 1060–1068]
- 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 C4 species. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 110–120
- YE Z P, YANG X L, FENG G P. Comparative study on light-response models of electron transport rates of plants. *Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science)*, 2018, 39(1): 97–104 [叶子飘, 杨小龙, 冯关萍. 植物电子传递速率对光响应模型的比较研究. *扬州大学学报(农业与生命科学版)*, 2018, 39(1): 97–104]
- ZHANG R F, TANG D S, LIU F. A lage antioxidant system and its influence on stress. *Environmental Science and Management*, 2011, 36(12): 21–25 [张容芳, 唐东山, 刘飞. 藻类抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应. *环境科学与管理*, 2011, 36(12): 21–25]
- ZHANG Y, XIE C T, CHEN C S, *et al.* Physiological responses of gametophytic blades of *Porphyra haitanensis* to rising temperature stresses. *Journal of Fisheries of China*, 2011, 35(3): 379–386 [张元, 谢潮添, 陈昌生, 等. 高温胁迫下坛紫菜叶状体的生理响应. *水产学报*, 2011, 35(3): 379–386]
- ZHANG Y. Preliminary research on response mechanism of *Porphyra haitanensis* under high-temperature stress. Master's Thesis of Jimei University, 2011 [张元. 坛紫菜

对高温胁迫应答机制的初步研究. 集美大学硕士研究生学位论文, 2011]

ZHAO Y X, YU X C, LI C H, *et al.* Effects of high and low temperature stresses on ascorbic acid metabolism system

in tomato leaves. *Shandong Agricultural Sciences*, 2010, 42(4): 22–26 [赵云霞, 于贤昌, 李超汉, 等. 高低温胁迫对番茄叶片抗坏血酸代谢系统的影响. *山东农业科学*, 2010, 42(4): 22–26]

(编辑 马瑾艳)

Effects of Temperature on Chlorophyll Fluorescence Parameters and Antioxidant System of *Bangia fuscopurpurea*

LIN Xiaoxi¹, WANG Wenjun^{2①}, YUAN Yanmin²

(1. School of Fisheries, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316021, China;

2. State Key Laboratory of Mariculture Biobreeding and Sustainable Goods, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract *Bangia fuscopurpurea*, with high nutritional value, is a cultivated seaweed species in China. Against the backdrop of current climate change, investigating the response of *B. fuscopurpurea* to different temperatures, particularly high temperatures, is significant for guiding the breeding of heat-tolerant varieties and promoting the sustainable and healthy development of the industry. This study elucidates the photosynthetic and antioxidative physiological responses of *B. fuscopurpurea* to different temperatures (5, 10, 15, 20, and 25 °C) by examining parameters such as the maximum fluorescence yield of photosystem II (F_v/F_m), maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$), malondialdehyde (MDA) content, soluble protein (SP) content, superoxide dismutase (SOD) activity, catalase (CAT) activity, ascorbate peroxidase (APX) activity, and glutathione reductase (GR) activity. The results revealed the following: (1) Overall, F_v/F_m and $rETR_{max}$ of *B. fuscopurpurea* exhibit a trend of initially increasing and then decreasing with temperature elevation. Throughout the cultivation period, *B. fuscopurpurea* maintained relatively high levels of F_v/F_m and $rETR_{max}$ at 15 °C; however, within the first three days, the F_v/F_m and $rETR_{max}$ values at 20 and 25 °C were significantly lower compared to those of other temperature groups, but by day 5, they rose to levels comparable to those of the 15 °C group and significantly higher than those of the 5 and 10 °C group. (2) The MDA content initially decreased and then increased with temperature elevation, with the MDA content at 15 °C being significantly lower than that of the other groups. During the early period (6 h), the MDA content was higher at low temperatures (5 and 10 °C). However, with prolonged treatment time (five days), the MDA content significantly increased in the high-temperature groups (20 and 25 °C). (3) The SP content was highest at 15 and 20 °C, with no significant difference between the high (25 °C) and low (5 and 10 °C) temperature groups. (4) SOD, APX, GR, and CAT activities were generally significantly higher at low and high temperatures, particularly on day 5, compared with the 15 and 20 °C group. With prolonged cultivation time (five days), GR activity significantly increased in the 25 and 10 °C groups, while CAT activity significantly increased in the 5 and 10 °C group. These results suggest that 15 °C is more suitable for the growth of *B. fuscopurpurea*, although it also exhibits strong adaptability to high temperatures (20 and 25 °C). During temperature stress acclimation, antioxidative enzymes play a positive role.

Key words *Bangia fuscopurpurea*; Temperature; Chlorophyll fluorescence; Antioxidant system

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