

权 伟,王怡娟,应苗苗,等. 不同光照条件对 2 个品种(系)坛紫菜光合作用、呼吸作用的影响[J]. 江苏农业科学,2018,46(22):185-189.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.22.044

不同光照条件对 2 个品种(系)坛紫菜光合作用、呼吸作用的影响

权 伟¹,王怡娟¹,应苗苗¹,周庆濤²,陈思航²,许曹鲁²

(1. 温州科技职业学院/浙江省温州市农林渔生态系统增汇减排重点实验室,浙江温州 325006;

2. 浙江省温州市洞头区水产科技推广站,浙江温州 325700)

摘要:以 2 个品种(系)的坛紫菜为材料,研究不同处理时间和光照度下其光合作用与呼吸作用特性。结果显示:光照度为 2 800 lx 时,随着光照时间延长,2 个品种(系)的坛紫菜光合产氧速率均呈下降趋势,光合固碳速率先上升后下降(光照 6 h 时最高),光合熵逐渐降低。在不同光照度下,2 个品种(系)坛紫菜光合产氧速率、光合固碳速率均在光照度 2 800 lx 时最高,光合熵在 2 000 lx 时最高,高光照度可能造成坛紫菜光合生理作用受抑制。在相同光照度处理下,洞头本地菜光合产氧速率、光合固碳速率、光合熵均高于浙东 1 号。随着黑暗时间延长,2 个品种(系)的坛紫菜呼吸耗氧速率、溶解无机碳(DIC)释放速率、呼吸熵均呈下降趋势。相同黑暗时间处理下,洞头本地菜呼吸释碳速率、呼吸熵均高于浙东 1 号。洞头本地菜具有较高光合作用、呼吸作用强度,表现出对当地光环境条件的较强。

关键词:坛紫菜;光合作用;呼吸作用;固碳率;光合熵;适应性

中图分类号: S917.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)22-0185-05

坛紫菜(*Porphyra haitanensis*)广泛栽培于我国的浙、闽、粤 3 省沿海地区,其产量占全国紫菜产量的 75% 左右^[1],光合作用与呼吸作用中溶解氧(dissolved oxygen, DO)、溶解无机碳(dissolved inorganic carbon, DIC)的供应及利用是坛紫菜养殖过程中的基本理论问题之一。DO 通常是指通过大气交换或经生物、化学反应溶解于海水中的氧气,它是海洋生命活动不可缺少的重要物质,也是衡量海水环境质量的标准之一^[2]。DIC 是海洋碳系统中最主要的存在形态之一,也是海洋碳循环和全球碳循环研究中极其重要的部分^[3-4]。坛紫菜在养殖过程中随着潮汐变化会经历反复干出和沉水循环,沉水阶段通过光合作用利用水体中的 DIC,释放 DO,通过呼吸作用消耗水体中的 DO,释放 DIC。

包括坛紫菜在内的大型海藻是近岸海洋生态的主要初级生产者,其强大的光合固碳能力显著增加了海洋碳汇强度^[5-7]。大型海藻养殖能够降低水体无机碳浓度,促进大气 CO₂ 向海水转移,进而降低大气 CO₂ 浓度。同时,伴随养殖大型海藻的收获,形成了一个“可移出的碳汇”。所以,大力发展近海藻养殖具有重要的碳汇生态意义及社会意义。

目前对坛紫菜光合生理的研究主要集中在生态环境因子

(营养盐、CO₂ 浓度升高、紫外辐射、温度、pH 值)对光合作用的影响^[8-13],坛紫菜在不同的光照、黑暗持续时间及不同光照度条件下,产氧、固碳速率会呈现怎样的变化很少涉及,开展相关研究可为坛紫菜生理生态、固碳机理的研究及其人工栽培提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

养殖试验坛紫菜(三水)及海水采集于 2014 年 12 月,取自素有“浙江省紫菜之乡”美誉的浙江省温州市洞头区。洞头自 20 世纪 60 年代开始试养坛紫菜,至今已有 50 多年养殖历史,截至 2017 年,洞头紫菜养殖面积 2 000 多 hm²,堪称“海上田园”。洞头本地菜为洞头本地传统养殖品系的俗称,浙东 1 号从宁波大学引进。采集的坛紫菜用原海水在实验室内暂养约 12 h,养殖试验海水基本理化参数见表 1。

1.2 方法

养殖试验于 2014 年 12 月 13—14 日在温州科技职业学院园林与水利工程学院组培室进行。将完整的坛紫菜放入盛有 250 mL 海水的透明广口玻璃瓶内,玻璃瓶经高温高压灭菌,从培养瓶放入光照或黑暗环境下开始计时。

不同光照时间养殖试验的光照度为 2 800 lx,日光灯为光源,温度 23.1 ℃,黑暗养殖时温度为 20.5 ℃,分别于处理后 1、2、3、5、6、8、10、12 h 时用英国 Aquaread Ap-2000 水质分析仪测定 DO 含量;光照、黑暗养殖试验分别设置了 3 个时间梯度处理, L2(光照 2 h)、L6(光照 6 h)、L12(光照 12 h), D2(黑暗 2 h)、D6(黑暗 6 h)、D12(黑暗 12 h),处理时间截止后立即捞出坛紫菜,用 Whatman GF/F 0.45 μm 玻璃纤维滤膜抽滤,滤液 DIC 含量用岛津 TOC-LCPH 总有机碳分析仪测定;不同光照度试验另外同时设置了 1 500、2 000、3 800 lx

收稿日期:2017-07-17

基金项目:浙江省科技厅软科学研究计划(编号:2018C35026);浙江省温州市重点科技创新团队建设项目(编号:C20150008);浙江省温州市科技计划(编号:S20160016);浙江省近岸水域生物资源开发与保护重点实验室开放基金(编号:J2016002)。

作者简介:权 伟(1981—),男,山东菏泽人,硕士,副教授,主要从事碳汇生态学研究。E-mail:49100892@qq.com。

通信作者:应苗苗,博士,副教授,主要从事渔业碳汇研究。E-mail:mying0120@163.com。

表 1 养殖试验海水基本理化参数背景值

参数	酸碱度	溶解无机碳含量(mg/L)	溶解氧含量(mg/L)	盐度(%)	海水比重(σ_t)	铵态氮含量(mg/L)	总氮含量(mg/L)	总磷含量(mg/L)
背景值	8.08	23.31	11.61	2.546	1.02	0.0075	0.66	0.044

3 个梯度的光照度,光照 6 h 后测定 DO、DIC 含量。所有处理同时设置空白对照,处理和对照均为 3 个重复。养殖试验结束后,将养殖后捞出的坛紫菜放至 80 ℃ 烘箱内,烘 24 h 至恒质量,称干质量 DW。

光合产氧速率、呼吸耗氧速率指单位质量(干质量)坛紫菜在单位时间内引起水体 DO 含量的变化。用下式计算:

$$RO[\text{mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})] = (C_T - C_0) \times V / (DW \cdot T)。$$

式中: C_T 是试验结束时有坛紫菜的光合作用瓶 DO 的含量,mg/L; C_0 是空白对照瓶中(无坛紫菜)DO 的含量,mg/L; V 是养殖用水体积,L; DW 是试验坛紫菜的干质量,kg; T 是试验处理时间,h。

光合固碳速率、呼吸作用释放 DIC 速率指单位质量(干质量)坛紫菜在单位时间内引起处理水体 DIC 含量的变化。用下式计算:

$$RDIC[\text{mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})] = (C'_0 - C'_T) \times V / (DW' \cdot T)。$$

式中: C'_0 是空白对照瓶中(无坛紫菜)DIC 的含量,mg/L; C'_T 是试验结束时有坛紫菜的养殖瓶内水体 DIC 的含量,mg/L; V 是养殖用水体积,L; DW 是试验坛紫菜的干质量,kg; T 是试验处理时间,h。

光合熵(photosynthetic quotient,PQ)指光合作用净产氧量与光合作用固碳量的比值(摩尔比),通过下式计算: $PQ = \text{产氧量}/\text{碳吸收量} = \Delta[\text{O}_2] / \Delta[\text{DIC}]。$

呼吸熵(respiration quotient,RQ)指呼吸作用释放 DIC 量与呼吸作用耗氧量的比值(摩尔比),通过下式计算: $RQ = \text{碳释放量}/\text{耗氧量} = \Delta[\text{DIC}] / \Delta[\text{O}_2]。$

1.3 统计分析

采用 Excel 2003 对文中数据进行计算及作图处理。所有统计分析用 SPSS 17.0 统计软件,不同品种(系)坛紫菜各指标的差异性分析用配对样本 t 检验方法,不同处理时间、不同光照度间各指标的差异性分析用单因素方差分析方法。

2 结果与分析

2.1 不同处理下 2 个品种(系)坛紫菜的产氧、耗氧速率

2.1.1 不同光照时间对光合产氧速率的影响 由图 1 可知,洞头本地菜、浙东 1 号光合产氧速率在 12 h 内随着光照时间的延长均呈下降趋势,不同处理时间光合产氧速率差异极显著($P < 0.01$)。洞头本地菜光合产氧速率由 2 897.52 mg/(kg·h)降至 422.61 mg/(kg·h),浙东 1 号由 2 746.93 mg/(kg·h)降至 368.62 mg/(kg·h)。相同光照时间下,洞头本地菜光合产氧速率均高于浙东 1 号。

2.1.2 不同光照度对光合产氧速率的影响 由图 2 可知,洞头本地菜、浙东 1 号光合产氧速率随着光照度的增加先升高后降低,均在光照度 2 800 lx 条件下最高,分别达 1 270.49、1 043.97 mg/(kg·h),在 3 800 lx 条件下最低,分别降至 517.48、284.23 mg/(kg·h),不同光照度间光合产氧速率差异极显著($P < 0.01$)。相同光照度条件下,洞头本地菜光合

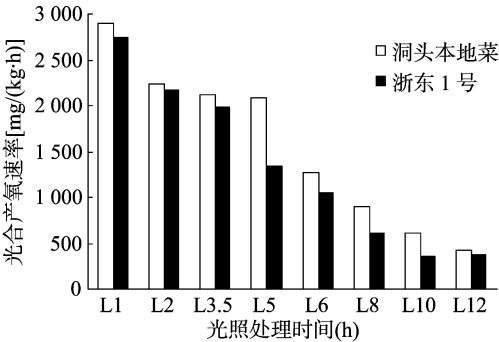


图1 不同光照时间 2 个品种(系)坛紫菜的光合产氧速率

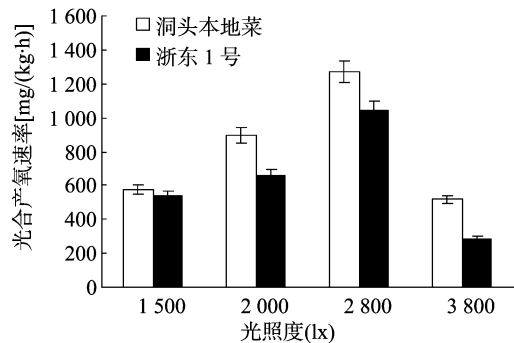


图2 不同光照度 2 个品种(系)坛紫菜的光合产氧速率

产氧速率均高于浙东 1 号,差异显著($P < 0.05$)。

2.1.3 不同黑暗时间对呼吸耗氧速率的影响 由图 3 可知,洞头本地菜、浙东 1 号呼吸耗氧速率(用其绝对值比较)在 12 h 内随着黑暗时间的延长均呈下降趋势,不同处理时间呼吸耗氧速率差异极显著($P < 0.01$)。洞头本地菜呼吸耗氧速率由 1 092.55 mg/(kg·h)降至 296.66 mg/(kg·h),浙东 1 号由 1 182.35mg/(kg·h)降至 263.80 mg/(kg·h)。相同黑暗时间下,洞头本地菜与浙东 1 号之间差异不显著。

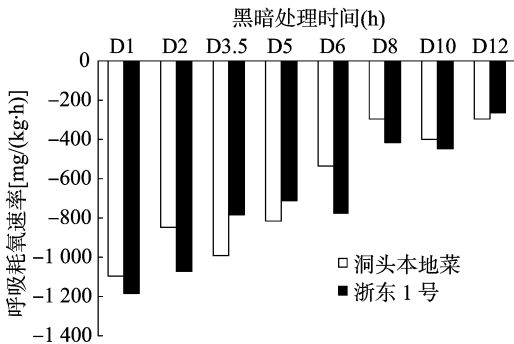


图3 不同黑暗时间 2 个品种(系)坛紫菜的呼吸耗氧速率

2.2 不同处理下 2 个品种(系)坛紫菜的固碳、释碳速率

2.2.1 不同光照时间对光合固碳速率的影响 由图 4 可知,洞头本地菜、浙东 1 号光合固碳速率随着光照时间的延长均呈先上升后下降的趋势,不同光照时间光合固碳速率差异极

显著 ($P < 0.01$)。在 L6 时最高,洞头本地菜光合固碳速率达 $1\ 042.62\ \text{mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$,浙东 1 号达 $976.35\ \text{mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$ 。相同光照时间处理下,洞头本地菜光合固碳速率均高于浙东 1 号,但差异不显著。

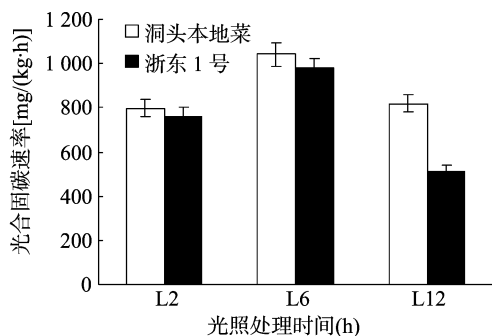


图4 不同光照时间 2 个品种(系)坛紫菜的光合固碳速率

2.2.2 不同光照度对光合固碳速率的影响 由图 5 可知,洞头本地菜、浙东 1 号光合固碳速率随着光照度的增加均呈先上升后下降的趋势,不同光照度间光合固碳速率差异极显著 ($P < 0.01$)。在 $2\ 800\ \text{lx}$ 时最高,洞头本地菜光合固碳速率达 $1\ 042.62\ \text{mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$,浙东 1 号达 $976.35\ \text{mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$ 。相同光照度条件下,洞头本地菜光合固碳速率均高于浙东 1 号,但差异不显著 ($P > 0.05$)。

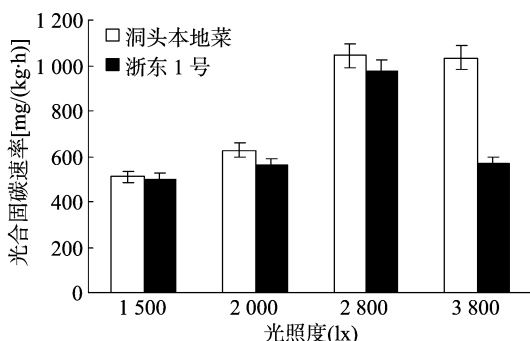


图5 不同光照度 2 个品种(系)坛紫菜的光合固碳速率

2.2.3 不同黑暗时间对呼吸作用 DIC 释放速率的影响 由图 6 可知,洞头本地菜、浙东 1 号呼吸释碳速率(用其绝对值比较)随着黑暗时间的延长逐渐降低,不同黑暗时间呼吸作用释放 DIC 速率差异极显著 ($P < 0.01$)。在 D2 时最高,洞头本地菜呼吸作用释放 DIC 速率达 $455.32\ \text{mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$,浙东 1 号达 $404.97\ \text{mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$ 。相同黑暗时间处理下,洞头本地菜呼吸释碳速率均高于浙东 1 号 ($P > 0.05$)。

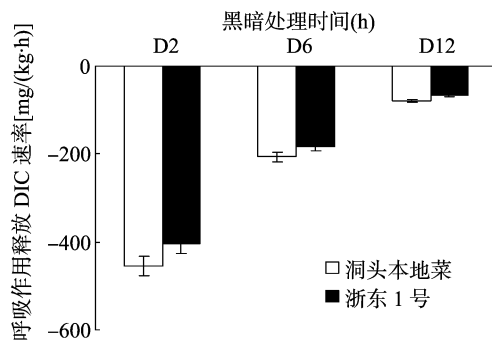


图6 不同黑暗时间 2 个品种(系)坛紫菜的呼吸释碳速率

2.3 不同处理下 2 个品种(系)坛紫菜的光合熵、呼吸熵

2.3.1 不同光照时间对光合熵的影响 由图 7 可知,洞头本地菜、浙东 1 号光合熵随着光照时间的延长逐渐降低,均在 L2 时达到最高,浙东 1 号最高,为 1.06,不同光照时间光合熵差异极显著 ($P < 0.01$)。L2、L12 相同光照时间处理下洞头本地菜光合熵均低于浙东 1 号, L6 处理下洞头本地菜光合熵高于浙东 1 号 ($P > 0.05$)。

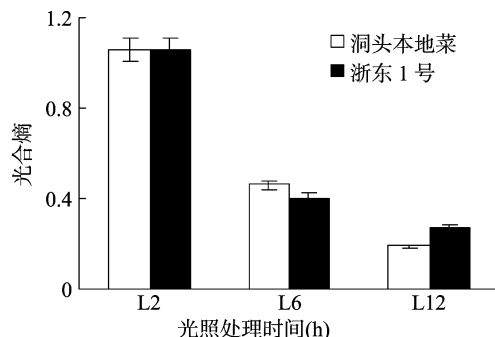


图7 不同光照时间 2 个品种(系)坛紫菜的光合熵

2.3.2 不同光照度对光合熵的影响 由图 8 可知,洞头本地菜、浙东 1 号光合熵随着光照度的增加,光合熵先增加后降低,不同光照度间光合熵差异极显著 ($P < 0.01$)。2 个品种(系)坛紫菜光合熵在 $2\ 000\ \text{lx}$ 时最高,洞头本地菜达 0.54,浙东 1 号达 0.44。 $3\ 800\ \text{lx}$ 时最低,光合熵均为 0.19。相同光照度条件下,洞头本地菜光合熵均高于浙东 1 号 ($P > 0.05$)。

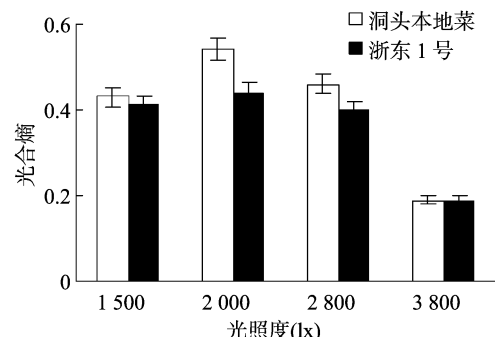


图8 不同光照度 2 个品种(系)坛紫菜的光合熵

2.3.3 不同黑暗时间对呼吸熵的影响 由图 9 可知,洞头本地菜、浙东 1 号呼吸熵随着光照时间的延长呈降低趋势,均在 D2 时最高,洞头本地菜达 1.43,浙东 1 号达 1.01,不同黑暗时间呼吸熵差异极显著 ($P < 0.01$)。在相同黑暗时间处理下,洞头本地菜呼吸熵均高于浙东 1 号 ($P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 坛紫菜在光照条件下的光合作用特性

海水中的 DIC 是海洋中自养生物合成有机物质的碳素来源^[14],海水中 DIC 的主要成分包括海水中溶解的 CO_2 、 HCO_3^- 以及 CO_3^{2-} ,其中 HCO_3^- 占 DIC 的 85% 以上, CO_3^{2-} 占 9% 左右,其余为溶解的 H_2CO_3 和 CO_2 ^[4]。大型海藻通过利用海水中溶解的无机碳进行光合作用,不但利用海水中游离 CO_2 作为光合碳源,而且还可以利用海水中存在的大量 HCO_3^- ^[15-16]。水体中游离的 CO_2 分子可以自由透过细胞质

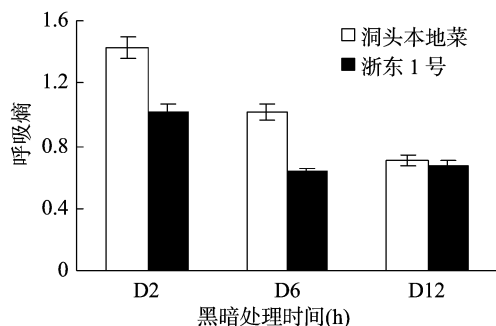


图9 不同黑暗时间 2 个品种(系)坛紫菜的呼吸熵

膜, HCO_3^- 经质膜外碳酸酐酶 (CA) 催化水解成游离 CO_2 后以 CO_2 分子形式扩散进入细胞膜^[17]。大型海藻养殖能够显著改变海水中无机碳的含量, 明显提高海水的 DO 水平^[18]。

光照是光合作用的能源, 因此光照对藻类的生长影响很大。坛紫菜等红藻的光合色素和光能转化, 除了一般植物具有的叶绿素 a 外, 还有重要的捕光色素——藻胆蛋白^[19]。叶绿素在光合作用中起吸收和传递光量子的作用, 其含量的大小可以反映植物叶片光合作用功能的强弱。光照影响紫菜体内色素含量^[20], 鼠尾藻异形叶的叶绿素 a 含量与最大净光合速率 ($P_{n, \max}$) 呈正相关^[21], 但未发现条斑紫菜光合色素含量与光合效率的相关性^[22]。

在本研究中, 随着光照时间的延长, 光合固碳速率呈先上升后下降的趋势 (在 L6 时最高), 这可能与大型海藻对 DIC 的利用机制有关。在光照条件养殖初期, 坛紫菜的光合作用首先吸收了能够被直接利用的 CO_2 , 随着水体 CO_2 含量的降低, 快速激发了坛紫菜利用 HCO_3^- 的浓缩机能, 水体中存在的大量 HCO_3^- 被吸收利用, 使得光照初期光合固碳速率升高。坛紫菜利用 HCO_3^- 作为光合作用时的碳源、胞外 CA 催化的 HCO_3^- 脱水作用、其低的米氏常数 (K_m) 值及低的无机碳补偿点表明坛紫菜具有浓缩碳的作用^[23]。随着光合作用的进行, 水中的无机碳含量降低, 从而导致水体 CO_2 分压降低, 大气向水体扩散 CO_2 , 但是水体与大气交换有一个滞后作用, 培养液中的碳源已难以满足其光合作用的需求, 致使光照后期光合固碳速率下降。充足的碳源能提高坛紫菜光合作用强度, 海水搅动较大的海域能够及时补充光合作用消耗的 DIC, 可以减弱水体 DIC 浓度降低对光合作用产生的抑制, 促进坛紫菜的生长。本研究表明, 随着光照时间的延长, 2 个品种 (系) 坛紫菜光合产氧速率均呈下降趋势, 可能与水体中溶解无机碳浓度不断下降及大气向水体扩散 CO_2 的补给不及时有关。王云霞研究发现, 紫菜叶状体培养过程中随着发育现象的出现, 各组织的光合放氧速率均呈现降低的趋势^[24], 这与本研究结论相一致。

在本研究中, 在不同的光照度下, 2 个品种 (系) 坛紫菜光合产氧速率、光合固碳速率均在光照度 2 800 lx 条件下最高。光照度大于 2 800 lx 后, 固碳速率随着光照度升高而降低的原因可能是藻体受到损伤抑制了光合作用。研究光照度对坛紫菜光合呼吸作用的影响时, 还必须结合考虑培养时的温度、营养和碳源, 在营养不足、碳源缺乏的情况下, 片面地提高光照度可能造成生理作用受抑制。坛紫菜丝状体生长在

3 000 lx 时达到最高效率^[13], 严兴洪等发现, 坛紫菜叶状体细胞的适宜发育光照度为 2 000 ~ 3 000 lx, 过高或过低的光照强度均会抑制苗假根形成和生长^[25]。条斑紫菜叶状体光系统 (PS) I 活性随温度和光照度的升高而呈现先升高后降低的趋势, 光照度为 2 320 lx 时具有最高的 PS I 活性^[26], 上述研究结论的最适光照度与本研究结论较为接近。

不同品种 (系) 大型海藻的光合呼吸生理作用有一定的差异性, 随着光照度从 20 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 提高到 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 不同品种 (系) 条斑紫菜光合效率的下降幅度有一定差异^[22]; 黄瑶的研究表明, 在未充 CO_2 的试验条件下, 鼠尾藻比石莼和海黍子总无机碳 DIC 吸收速率高, 最高达到 423.36 $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$, 添加营养盐对大型藻类的总无机碳吸收速率 RDIC 影响差异不显著, 添加营养盐能够提高龙须菜的光合产氧速率, 充 CO_2 对石莼、鼠尾藻和海黍子 RDIC 的影响差异显著^[18]; 蔡继哈等在浙江省苍南县沿浦湾海域养殖试验表明, 洞头本地菜单养殖周期产量高于浙东 1 号, 产量高表明其净光合效率较高^[27]。本研究表明, 相同光照时间、光照度处理下, 洞头本地菜光合产氧速率、光合固碳速率均高于浙东 1 号, 这与蔡继哈等研究结论^[27]相吻合。

光合熵 (PQ) 是反映大型藻类光合生理特性的重要指标, 光合熵较为敏感, 可以作为衡量大型藻类固碳能力的动态参数, 不同类型大型藻类 PQ 与其无机碳利用机制有关, 试验大型藻类的光合熵在 0.36 ~ 1.18^[18]。本试验中, 随着光照时间的延长, 2 个品种 (系) 坛紫菜光合熵逐渐降低, 这可能是由于随着光照时间的延长, 水体中 DIC 逐渐降低, 坛紫菜光合利用 DIC 的难度增强, 须要消耗更多的能量获取 DIC, 使得光呼吸作用增强, 同时水体中逐渐升高的 DO 含量为坛紫菜的光呼吸作用提供了充足的氧气, 消耗了更多的 DO, 致使产氧量下降, PQ 降低。本研究表明, 在不同光照度下, 2 个品种 (系) 坛紫菜光合熵在 2 000 lx 时最高, 此时产氧效率较高, 有利于水体 DO 含量的升高。2 个品种 (系) 坛紫菜光合熵在较高光照度 3 800 lx 时最低, 高光照度可能抑制了坛紫菜的光合作用, 激发了光呼吸作用, 致使产氧效率降低。相同光照度条件下, 洞头本地菜光合熵高于浙东 1 号, 表明洞头本地菜产氧效率优于浙东 1 号, 洞头本地菜固碳效率弱于浙东 1 号。

3.2 坛紫菜在黑暗条件下的呼吸作用特性

呼吸作用是植物体内非常重要的生理过程, 为植物的生命活动提供大部分能量, 但容易受到外界环境的影响。藻体的光合作用与呼吸作用均受到高盐度海水的显著影响, 随着盐度的增加, 光合放氧率逐渐降低, 呼吸耗氧率也逐渐降低^[28]。

本试验中, 随着黑暗时间的延长, 2 个品种 (系) 的坛紫菜呼吸耗氧速率呈下降趋势。这可能是由于随着光照时间的延长、水体中 DO 含量的降低, 有氧呼吸受到抑制, 通过酶的催化作用而发生无氧呼吸, 坛紫菜共同发生有氧呼吸与无氧呼吸, 但由于无氧呼吸释放的 ATP 较少, 同时由于 DO 含量的降低对有氧呼吸的抑制, 综合导致暗呼吸作用强度将低, 呼吸耗氧速率逐渐下降。

RQ 可以作为判断呼吸底物的类型和供氧情况的指标之一^[29]。本研究表明, 随着黑暗时间的延长, 2 个品系的坛紫菜呼吸熵呈下降趋势。D2 时, 2 个品种 (系) 的坛紫菜呼吸熵

均>1,表明此时呼吸作用主要的呼吸底物为糖类,同时进行了有氧呼吸与无氧呼吸,随着呼吸作用时间延长,易被呼吸作用利用的糖类减少。D6 时,2 个品种(系)的坛紫菜呼吸熵均<1,表明呼吸底物由糖类转换为脂肪,无氧呼吸虽能提高呼吸熵,但由于强度较弱未能明显提高呼吸熵。

本研究中,相同黑暗时间处理下,洞头本地菜呼吸释碳速率、呼吸熵均高于浙东 1 号,可能是由于洞头本地菜为洞头本地长期养殖的品系,能更好地适应当地的环境条件,呼吸作用更强烈。也可能是洞头本地菜暗呼吸作用时存在较强的 DO 浓缩机制,可以高效利用水体中低含量的 DO,同时洞头本地菜无氧呼吸作用稍强的缘故,须开展进一步的研究探讨。

4 结论

洞头本地菜较高的光合作用、呼吸作用强度,表现了对光环境较强的适应性。2 个品种(系)坛紫菜光合产氧速率与光合固碳速率均在 2 800 lx 时最高,表明该光照度下产氧强度最大。光合熵在 2 000 lx 时最高,此时固定单位量碳的产氧效率最高。随着时间的延长,2 个品种(系)坛紫菜光合产氧速率、呼吸耗氧速率、呼吸作用释放 DIC 速率、光合熵、呼吸熵基本呈下降趋势,这可能与本研究的试验方法有关,随着试验时间的延长,光合作用、呼吸作用的反应底物含量降低,影响了其作用强度。

参考文献:

- [1] 马家海,蔡守清. 条斑紫菜的栽培与加工[M]. 北京:科学出版社,1996:1-13.
- [2] 刘洋,鲍献文,吴德星. 南海溶解氧垂直结构的季节变化分析[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版),2011,41(1/2):25-32.
- [3] 李宁. 长江口邻近海域的溶解有机碳和溶解无机碳系统[D]. 青岛:中国海洋大学,2011.
- [4] 王斌,陈建芳,金海燕,等. 长江口及邻近海域夏季溶解无机碳体系及其响应机制初探[J]. 海洋学研究,2011,29(3):63-70.
- [5] 张继红,方建光,唐启升. 中国浅海贝藻养殖对海洋碳循环的贡献[J]. 地球科学进展,2005,20(3):359-365.
- [6] 宋金明,李学刚,袁华茂,等. 中国近海生物固碳强度与潜力[J]. 生态学报,2008,28(2):551-558.
- [7] 丁柳丽,刘露,邹定辉. 不同温度与 CO₂ 浓度对坛紫菜生长和光合作用温度反应特性的影响[J]. 生态科学,2013,32(2):151-157.
- [8] 亓庆宝,严兴洪. 营养盐浓度对坛紫菜叶状体生长的影响[J]. 上海海洋大学学报,2009,18(4):443-446.
- [9] 姜红霞,高坤山. 干出和紫外辐射对坛紫菜光合作用的影响[J]. 自然科学进展,2009,19(8):835-840.
- [10] 徐军田,高坤山. CO₂ 升高和阳光紫外辐射对坛紫菜生长和光合特性的耦合效应[J]. 海洋学报,2013,35(5):184-190.
- [11] 刘露,丁柳丽,陈伟洲,等. 不同温度下 CO₂ 浓度增高对坛紫

- 菜生长和叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报,2013,33(13):3916-3924.
- [12] 杨雨玲,李伟,陈伟洲,等. 二氧化碳和阳光紫外辐射对坛紫菜丝状体光合生理特性的影响[J]. 水产学报,2013,37(8):1198-1205.
- [13] 陈国宜,张小平,周鸿桥,等. 不同生态因子对坛紫菜自由丝状体早期生长和光合作用活性的影响[J]. 水产学报,1984,8(2):115-124.
- [14] 赵敏,刘春颖,杨桂朋,等. 春季黄、东海表层水中的溶解无机碳[J]. 海洋环境科学,2011,30(5):626-630.
- [15] 王飞. 黄河口无机碳的时空分布及其输运通量[D]. 青岛:中国海洋大学,2004.
- [16] 张乃星,孙旭,曹丛华,等. 渤海海峡冬季无机碳的立体分布特征及其源汇变化[J]. 海洋学报,2012,34(6):94-101.
- [17] 岳国峰,王金霞,朱明远,等. 藻类无机碳营养的研究进展(II)——藻类利用无机碳的机理及其调节[J]. 海洋科学,2003,27(6):31-34.
- [18] 黄瑶. 大型藻类光合固碳作用及对鲍、参供饵力的研究[D]. 上海:上海海洋大学,2013.
- [19] 郭新梅,戴继勋,王娟,等. 锌离子(Zn²⁺)对坛紫菜叶状体光合色素含量的影响[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版),2007,37(1):107-110.
- [20] Katz S, Kizner Z, Dubinsky Z, et al. Responses of porphyra linear (rhodophyta) to environmental factors under controlled culture conditions[J]. Journal of Applied Phycology, 2000, 12(3/4/5):535-542.
- [21] 梁洲瑞,王飞久,孙修涛,等. 利用液相氧电极技术对鼠尾藻叶光合及呼吸作用的初步研究[J]. 水产学报,2012,36(12):1842-1853.
- [22] 赵小波,张学成,许璞. 不同品系条斑紫菜光合效率比较研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版),2010,40(2):57-62.
- [23] 邹定辉,高坤山. 坛紫菜光合作用对重碳酸盐的利用[J]. 科学通报,2002,47(12):926-930.
- [24] 王云霞. 紫菜叶状体有性繁殖组织形成期间光合特性研究[D]. 南京:南京师范大学,2012.
- [25] 严兴洪,王素娟. 温度、光强和盐度对坛紫菜体细胞发育的影响[J]. 热带海洋,1993,12(1):94-99.
- [26] 梁军,张海霞,Fritsch G,等. 温度、光强和 pH 对条斑紫菜孢子体和配子体类囊体膜上光系统活性的影响[J]. 海洋科学,2005,29(9):14-18.
- [27] 蔡继哈,陈高峰,吕永林,等. 申福二号等 7 个坛紫菜养殖群体的生长性能分析[J]. 水产养殖,2011,32(8):1-3.
- [28] 周向红,易乐飞,徐军田,等. 高盐下条斑紫菜光合特性和 S-腺苷甲硫氨酸合成酶基因表达的变化[J]. 生态学报,2013,33(20):6730-6735.
- [29] 符小平. 谈有关呼吸熵的问题[J]. 生物学教学,2006,31(10):66-67.