

阳光紫外辐射对褐藻羊栖菜生长和光合作用的影响

高光¹ 吴红艳² 高坤山^{1,3}

(1. 厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 厦门 361005; 2. 汕头大学海洋生物研究所, 汕头 515063;
3. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要:为探讨经济褐藻羊栖菜对阳光紫外辐射变化的响应,我们在全波段阳光辐射(280—700nm),去除UV-B辐射(320—700nm)以及光合有效辐射PAR(400—700nm)3种辐射条件下对其进行培养,测定了其光合作用与生长的变化。羊栖菜的生长是通过每两天测量一次藻体的湿重来测定的,光合放氧是用Clark型氧电极测定的,为了测定藻体叶绿素a和紫外吸收物质的含量,从250nm到750nm对羊栖菜的甲醇提取液进行扫描,叶绿素a的浓度用Porra的公式计算,紫外吸收物质的计算是根据Dunlap的方法先计算紫外吸收物质和叶绿素a的比率,然后乘以每单位藻体叶绿素a的含量。结果表明,当藻体接收较多的日辐射量时有较高的相对生长速率,当滤除UVR后,较高的太阳辐射也导致了较高的光合放氧。然而太阳紫外辐射能够抑制藻体的光合放氧和生长速率,降低叶绿素a的浓度,并且这种抑制作用随着辐射水平的提高而增强。此外,阳光紫外辐射也诱导产生了一定量的紫外吸收物质,但并不足以抵抗紫外辐射对藻体的伤害作用。

关键词:阳光紫外辐射;羊栖菜;生长;光合作用

中图分类号:Q142; Q945 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-3207(2009)02-0284-05

随着大气臭氧层的不断破坏,到达地球表面的紫外辐射(UVR)也越来越强,有报告表明,大气中臭氧每减少1%,到达地面的紫外线B(UV-B)就会增加2%^[1]。研究发现,高辐射量的UVR会对藻类产生各种不同的负面影响^[2]。大型海藻主要定生于潮间带,在海洋初级生产力中占重要的地位,其初级生产力接近整个海洋的10%^[3]。大型海藻随着潮汐的变化,交替地经受着沉水和干出的两种环境变化,不同种类的海藻栖息于不同深度的生态位,适应不同质(波段)与量的太阳辐射^[4],其忍受紫外辐射的能力也各不相同^[5]。

分布于太平洋西北部的羊栖菜(*Hizikia fusiformis*)是一种重要的大型经济褐藻,具有较高的营养和药用价值,是我国、日本、韩国和朝鲜沿海人民的传统美食和中草药。另外,羊栖菜藻体中含有丰富的褐藻酸、甘露醇、碘等物质,是优良的海藻工业原料,有广阔的应用和开发价值^[6],在我国浙江和福建等地已有一定规模的养殖生产。

目前国内外对羊栖菜的研究,主要集中在养殖

技术^[7]、繁育规律与苗种生产^[8]、组织培养^[9]、药理及营养研究等方面^[10,11]。在生长和光合作用方面,朱仲嘉和陈培明对羊栖菜光合作用与水温、光强的关系进行了研究^[12];邹定辉等对干出和沉水状态下羊栖菜的光合作用特性进行了研究^[13],但上述研究都没有探讨太阳紫外辐射的影响。本文通过室外实验研究了太阳紫外辐射对羊栖菜生长和光合作用的影响,以期揭示羊栖菜对紫外辐射的响应机制,为生产养殖提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 藻体培养 羊栖菜(*Hizikia fusiformis*)采自汕头南澳岛云澳湾,实验于2006年4月21日至2006年4月27日在汕头大学南澳临海实验站(23.3°N, 116.6°E)进行。约6g左右藻体放入可透紫外的石英试管里(内径55mm,长度340mm)。石英管外包裹不同的滤膜得到不同的阳光辐射处理:1)包裹Ultraplan 295(UV Opak, Munich, Germany)滤膜得到全波长辐射,即PAR+UVB+UVA(PAB);2)包

收稿日期:2007-03-07; 修订日期:2008-02-27

基金项目:“863”项目(2006AA10A416);基金委项目(90411018)资助

作者简介:高光(1981—),男,山东省莱州人;硕士研究生;研究方向为植物生理学。E-mail: gaoguang@xmu.edu.cn

通讯作者:高坤山, E-mail: ksgao@xmu.edu.cn

裹 320 nm 滤膜 (Montagefolie, Folex, Dreieich, Germany), 滤掉 UV-B, 得到 PAR + UV-A (PA); 3) 包裹 395 nm 滤膜 (Ultraplan UV Opak, Digefra, Munich, Germany), 滤掉紫外辐射得到 PAR (P)。将藻体置于屋顶充气培养, 水槽流水控温在 22 左右。

1.2 阳光辐射的测定 利用陆地光谱辐射仪 (EL-DONET Terrestrial Spectro-radiometer, Germany) 连续监测实验地点太阳辐射的 PAR、UV-A、UV-B 强度。每分钟记录一次, 所得数值为 1min 内的平均值, 单位是 W/m^2 。

1.3 生长的测定 每隔一天测定一次藻体的鲜重, 相对生长速率 (RGR) 根据下列公式算出: $RGR = 100 \times (\ln N_t - \ln N_0) / t$ 式中 N_t 为第 t 天藻体的鲜重 (g), N_0 为藻体的初始鲜重 (g), 每种处理 3 个重复。

UVR 的相对抑制率 (%) 由公式 $100 \times (G_{PAR} - G_{PAB}) / G_{PAR}$ 计算得出, 其中 G_{PAR} 和 G_{PAB} 分别代表 PAR 和 PAB 条件下羊栖菜的相对生长速率。

1.4 光合作用的测定 实验采用开放系统测定藻体的光合作用, 实验方法参照文献 [14], 将约 6 g 藻体放入包被不同滤膜的石英管中 (40mm \times 2.5mm \times 350mm), 用流量计控制海水的流速 (0.2L/min), 用氧电极测定试管中溶氧浓度的变化。每个石英管中有 3 个个体, 测定时间是中午 12:30—13:00, 辐射强度取测定期间的平均值。

UVR 和 UV-A 的相对抑制率 (%) 由公式 $100 \times (P_{PAR} - P_{PAB/PA}) / P_{PAR}$ 计算得出, 其中 P_{PAR} 和 $P_{PAB/PA}$ 分别代表 PAR、PAB 和 PA 条件下羊栖菜的光合放氧速率, UV-B 的相对抑制率 (%) = UVR 的相对抑制率 (%) - UV-A 的相对抑制率 (%)。

1.5 叶绿素 a (chl a) 与紫外吸收物质 (UVAC, UV-absorbing compounds) 的测定 取藻体 0.2g 置于 20mL 的甲醇中, 放置于 4 的冰箱内过夜处理, 后用紫外分光光度计 (Shimadzu UV-1206, Japan) 测定其在 250—750nm 波段的光吸收。根据扫描光谱, 按照 Porra 提供的公式, $[Chla] = 16.29E^{665} - 8.54E^{652}$, 计算其含量 [15]。UVAC 的含量则根据 Dunlap, et al. 的方法 [16] 估算。每种处理 3 个重复。

1.6 统计与分析 实验数据采用 One-way ANOVA 或 T -test 分析, 显著水平为 $p < 0.05$ 。

2 结果

2.1 生长

阳光 UV 辐射显著抑制羊栖菜的生长 (Fig. 1A)。实验开始的 1—2d, 日辐射量较高 (Fig.

1C), P 条件下羊栖菜的相对生长率达到 4.87 ± 0.11 , 而在有 UVR 存在时, 即 PA 和 PAB 条件下, 相对生长率明显下降 ($p < 0.05$), 仅为 P 条件下 83.16% 和 67.97%。持续接受阳光辐射时, 3 种条件下羊栖菜的相对生长率都进一步降低, 其中, PA 与 P 条件下不存在显著性差异 ($p > 0.05$), PAB 辐射处理仍对生长表现明显抑制 ($p < 0.05$), 不过抑制作用呈现下降趋势, 抑制率由 38.27% (1—2d) 下降为 24.32% (5—6d) (Fig. 1B)。

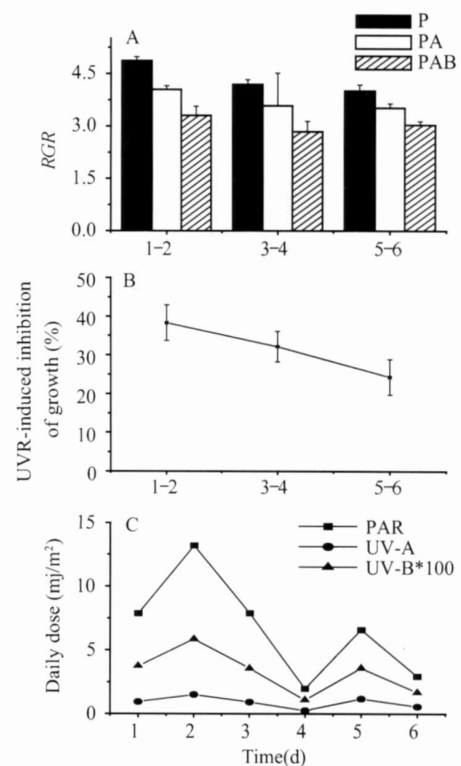


图 1 羊栖菜在全波长辐射 (PAB), 去除 UV-B 辐射 (PA) 以及去除总紫外辐射 (P) 条件下相对生长速率的变化 ($n=3$) (A); 紫外辐射 (UVR) 对羊栖菜生长产生的相对抑制率 (B); 实验期间太阳光合有效辐射 (PAR) 以及紫外辐射 (UV-A, UV-B) 的日辐射量变化 (C)

Fig. 1 Changes of the relative growth rate in *Hizikia fusiformis* under full spectrum solar radiation (PAB), solar radiation depleted of UV-B (PA) and solar radiation deprived of total UVR (P) ($n=3$) (A); UVR-induced inhibition of growth rate in *Hizikia fusiformis* (B); Daily solar doses of photosynthetically active radiation (PAR) and ultraviolet radiation (UV-A and UV-B) during the experimental period (C)

2.2 光合作用

阳光 UV 辐射显著抑制羊栖菜的光合放氧速率 (Fig. 2)。在本实验条件下, 当滤除 UVR 时, 羊栖菜光合放氧速率与其所接受到的阳光辐射强度成正比相关, 但 UVR 存在时均表现出明显的抑制作用

(Fig. 2A)。实验第 2 天藻体所接受到的阳光辐射强度最高, PAR 强度为 523.22 W/m^2 , 光合放氧速率达到 $55.79 \mu\text{molO}_2/\text{g (f.w.) /h}$, 但 UV-A (61.40 W/m^2) 存在时 (PA), 光合放氧速率被抑制 16.4%, UV-A 和 UV-B (2.61 W/m^2) 都存在时 (PAB), 光合放氧速率被抑制 46.39%, 其中 UV-B 所产生的抑制率达到 29.99%。藻体光合放氧速率受抑制程度也随辐射强度的变化而变化。实验第 4 天, UV-A 和 UV-B 的辐射强度最低, 分别为 13.44 W/m^2 , 0.44 W/m^2 , 其对光合放氧产生的抑制率也降低, 分别为 5.00% 和 7.89% (Fig. 2 B, C)。

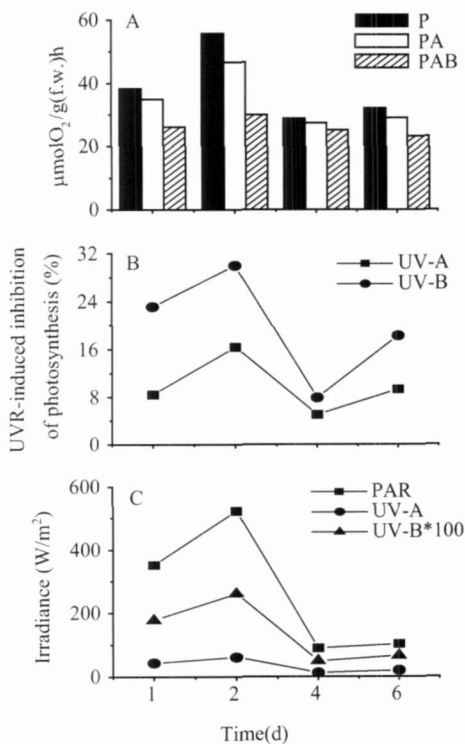


图 2 羊栖菜在全波长辐射 (PAB), 去除 UV-B 辐射 (PA) 以及去除总紫外辐射 (P) 条件下净光合速率的变化 (A); 紫外辐射 (UV-A 和 UV-B) 对净光合速率产生的抑制 (B); 测定光合放氧期间羊栖菜所接受到的平均的 PAR、UV-A 和 UV-B 的辐射强度 (C)

Fig. 2 Changes of the net photosynthesis rates in *Hizikia fusiformis* under full spectrum solar radiation (PAB), solar radiation depleted of UV-B (PA) and solar radiation deprived of total UVR (P) (A); Relative photosynthetic inhibition induced by UV-A and UV-B in *Hizikia fusiformis* (B); The mean solar irradiance received by *Hizikia fusiformis* during the measurement of net photosynthesis rate (C)

2.3 叶绿素 a

阳光 UV 辐射使藻体内叶绿素 a 的含量明显下降 (Fig. 3A)。高的 UV 辐射量导致较低的色素含量, 实验第 2 天, UV-A 和 UV-B 的辐射量达到 1.51 mJ/m^2 、 0.059 mJ/m^2 时 (Fig. 1C), PAB、PA 条

件下藻体内叶绿素 a 的含量比 PAR 条件下分别低 49% 和 34%。当藻体所接受到的 UV 辐射量降低时, 其对叶绿素 a 含量的抑制作用减小, 色素含量升高。如实验第 6 天, UV-A 和 UV-B 的辐射量较低, 仅为 0.56 kJ/m^2 、 0.017 kJ/m^2 , PAB、PA 条件下藻体内色素含量与 PAR 条件下相比, 只降低了 20% 和 14%。

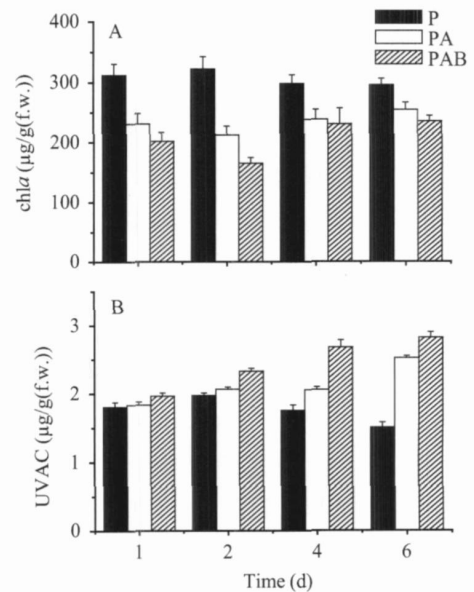


图 3 羊栖菜叶绿素 a 在全波长辐射 (PAB), 去除 UV-B 辐射 (PA) 以及去除总紫外辐射 (P) 条件下的含量变化 ($n=3$) (A); 羊栖菜中紫外吸收物质在 PAB、PA 及 P 条件下含量变化 ($n=3$) (B)

Fig. 3 Changes of the chlorophyll a content in *Hizikia fusiformis* under full spectrum solar radiation (PAB), solar radiation depleted of UV-B (PA) and solar radiation deprived of total UVR (P) during the experiment ($n=3$) (A); Changes of the UVAC content in *Hizikia fusiformis* exposed to PAB, PA and P treatments during the experiment ($n=3$) (B)

2.4 紫外吸收物质

紫外辐射能够诱导紫外吸收物质 (UVAC) 的产生, 随着藻体所接受到的 UV 辐射量的累积, UVAC 含量升高。实验第 1 天, PA、PAB 条件下藻体内 UVAC 的含量比 PAR 条件下分别高 2% 和 9%, 持续的辐射处理, 其含量不断增加, 至实验第 6 天时, PA、PAB 条件下藻体内 UVAC 的含量比 PAR 条件下分别高达 68% 和 88% (Fig. 3 B)。

3 讨论

我们的研究发现, 阳光 UV 辐射能够抑制经济褐藻羊栖菜的光合作用和生长, 降低其光合色素叶绿素 a 的含量, 且高的 UV 辐射量导致较强的抑制效应。UV 辐射的这种抑制作用在其他褐藻中也有

发现,如 UV-B 辐射能够强烈抑制翅藻 (*Alaria esculenta*)和一种北极海带 (*Laminaria solidungula*)的生长^[17]。有报道表明,UVR对光合器官最大的损伤是破坏光系统中的 D1 蛋白,导致光合能力下降,从而产生光抑制^[18],降低藻体的光化学效率^[19]。而当 D1 蛋白受到伤害甚至被降解时,光反应电子传递受阻,由叶绿素吸收光所激发的高能电子传不出去,积累的能量导致叶绿素卟啉环发生光氧化开环而使叶绿素受到破坏,从而影响光合作用和生长。另一方面,也有报道指出,藻体内存在着高效率的 D1 蛋白合成—转运机制,它能够把新合成的 D1 蛋白转运到受损的光系统,替代失活的 D1 蛋白,使光合能力恢复到原来的水平^[18]。本实验中,在太阳辐射水平较高的第 2 天,中午时刻高的 UV 辐射可能使 D1 蛋白受到损伤,从而导致较强的光抑制,而在太阳辐射水平较低的第 4、第 6 天,受损伤的 D1 蛋白可能被替代修复,进而减弱了对藻体光合能力的抑制。

UV 辐射能够对藻体产生一系列的负面影响,而藻类在长期的进化过程中,为了抵御 UVR 的破坏,也形成了一定的适应和保护机制。对于大型海藻来讲,由于其固着的生长方式,不能像浮游种类那样通过自身迁移来逃避 UV 辐射的伤害,因此,产生紫外吸收物质成为其抵抗 UV 损伤的尤其重要的一种机制^[20,21]。Han 在 2005 年发现在一定量 UV-B 存在的情况下,孔石莼 (*Ulva pertusa*)体内的紫外吸收物质可以被迅速的诱导出来,并且其含量随着暴露时间的增加而逐渐升高,同时实验证实有高含量紫外吸收物质存在的藻体对 UV-B 有较强的抵御能力^[22]。我们的试验中,紫外辐射诱导羊栖菜产生了一定的 UVAC (Fig. 3 B),但相对于角叉菜 (*Chondrus crispus*)中 1—2mg/g dry weight^[23],紫菜 (*Porphyra columbina*)中 4—10 mg/g dry weight 的 MAA s (mycosporine-like amino acids, UVAC 的一种)^[24]含量,羊栖菜中经过紫外诱导后的 UVAC 含量还是太低,不足以抵消 UV 辐射对藻体的损伤作用。羊栖菜是一种生长在潮下带的一种海藻,其直接暴露在阳光 UV 辐射下的时间比较短,而我们的研究显示其对紫外辐射很敏感,因此在人工养殖时应注意紫外辐射的滤除工作。

参考文献:

[1] Frederick J E, Slusser J R, Bigelow D S. Annual and interannual behavior of solar ultraviolet irradiance revealed by broadband

measurements [J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2000, **72** (4): 488—496

[2] Dring J M, Wagner A, Lüning K. Contribution of the UV component of natural sunlight to photoinhibition of photosynthesis in six species of subtidal brown and red seaweeds [J]. *Plant Cell and Environment*, 2001, **24** (11): 1153—1164

[3] Smith S V. Marine macroalgae as a global carbon sink [J]. *Science*, 1981, **211**: 828—840

[4] Häder D P, Figueroa F L. Photobecophysiology of marine macroalgae [J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1997, **66**: 1—14

[5] Dring J M, Wagner A, Boeskov J, et al. Sensitivity of intertidal and subtidal red algae to UV-A and UV-B radiation, as monitored by chlorophyll fluorescence measurements: influence of collection depth and season, and length of irradiation [J]. *European Journal of Phycology*, 1996, **31**: 293—302

[6] Zhang Z, Liu J G, Liu J D. Study review of *Hizikia fusiformis* [J]. *Marine Fisheries Research*, 2002, **23**: 67—74 [张展,刘建国,刘吉东.羊栖菜的研究评述.海洋水产研究,2002,23: 67—74]

[7] Kyong H E, Park C S, Sohn C H. Culture condition on the early growth of *Hizikia fusiformis* (Phaeophyta) [J]. *Journal of Aquaculture*, 1997, **10** (2): 199—211

[8] Feng S J, Fei X G, Xiao T, et al. Mass production of the artificial Seeds of the *Hizikia fusiformis* by Controlling the Laying out of the Ovules and Semens [J]. *Marine Sciences*, 2001, **25** (4): 53—54 [逢少军,费修缙,肖天,等.通过控制卵子和精子的排放实现羊栖菜人工种苗的规模化生产.海洋科学,2001,25(4): 53—54]

[9] Jin H J, Seo G M, Chlo Y C, et al. Gelling agents for tissue culture of the seaweed *Hizikia fusiformis* [J]. *Journal of Applied Phycology*, 1997, **9**: 489—493

[10] Nalin Siriwardhana, Lee K W, Jeon Y J, et al. Antioxidant activity of *Hizikia fusiformis* on reactive oxygen species scavenging and lipid peroxidation inhibition [J]. *Food Science and Technology International*, 2003, **9** (5): 339—346

[11] Wang B, Li J, Ma S B, et al. The experimental study of SFP on hypoglycemic effect [J]. *Chinese Journal of Marine Drugs*, 2000, **3**: 33—35 [王兵,李靖,马舒冰,等.羊栖菜多糖降血糖作用的实验研究.中国海洋药物,2000,3: 33—35]

[12] Zhu Z J, Chen P M. The relationship between water temperature, light intensity and the photosynthetic rates of *Sargassum fusiforme* [J]. *Journal of Fisheries of China*, 1997, **21**: 165—170 [朱仲嘉,陈培明.羊栖菜马尾藻光合作用与水温、光强的关系.水产学报,1997,21: 165—170]

[13] Zou D H, Gao K S. Comparative mechanisms of photosynthetic carbon acquisition in *Hizikia fusiforme* under submersed and emersed Conditions [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2004, **46** (10): 1178—1185

[14] Gao K S, Umezaki I. Studies on diurnal photosynthetic performance of *Sargassum thunbergii*. Changes in photosynthesis under natural sunlight [J]. *Japanese Journal of Phycology*, 1989, **37**: 89—98

- [15] Porra R J. The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls *a* and *b* [J]. *Photosynthesis Research*, 2002, **73**: 149—156
- [16] Dunlap W C, Rae G A, Helbling E W, *et al* Ultraviolet-absorbing compounds in natural assemblages of Antarctic phytoplankton [J]. *Antarctic Journal of the United States*, 1995, **30**: 323—326
- [17] Michler T, Aguilera J, Hanelt D, *et al* Long-term effects of ultraviolet radiation on growth and photosynthetic performance of polar and cold-temperate macroalgae [J]. *Marine Biology*, 2002, **140**: 1117—1127
- [18] Andersson B, Barber J. Photosynthesis and the environment[M]. Netherlands: Kluwer Academic Press 1996, 101
- [19] Wu H Y, Gao K S, Tenuo W. Short-term effects of solar ultraviolet radiation on the photochemical efficiency of *Spinulina platensis* in non-aerated and aerated cultures [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2005, **29**(6): 673—677 [吴红艳, 高坤山, 渡辉夫. 静止和充气培养条件下短期紫外辐射对钝顶螺旋藻光化学效率的影响. 水生生物学报, 2005, **29**(6): 673—677]
- [20] Karsten U, Sawall T, Wiencke C. A survey of the distribution of UV-absorbing substances in tropical macroalgae [J]. *Phycology Research*, 1998, **46**: 271—279
- [21] Rajasehwar P, Sinha R P. Mycosporine-like amino acids in the marine red alga *Gracilaria comea* effects of UV and heat [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2000, **43**: 33—43
- [22] Han Y S, Han T. UV-B induction of UV-B protection in *Ulva peruviana* (Chlorophyta) [J]. *Journal of Phycology*, 2005, **41**(3): 525—530
- [23] Franklin L A, Kräbs G, Kuhlenskamp R. Blue light and UV-A radiation control the synthesis of mycosporine-like amino acids in *Chondrus crispus* (floridaeophyceae) [J]. *Journal of Phycology*, 2001, **37**: 257—270
- [24] Peinado N K, Abdala D áz, Figueroa F L, *et al* Ammonium and UV radiation stimulate the accumulation of mycosporine-like amino acids in *porphyra columbina* (rhodophyta) from Patagonia, argentina [J]. *Journal of Phycology*, 2004, **40**: 248—259

EFFECTS OF SOLAR ULTRAVIOLET RADIATION ON GROWTH AND PHOTOSYNTHESIS OF *HIZIKIA FUSIFORMIS*

GAO Guang¹, WU Hong-Yan² and GAO Kun-Shan^{1,3}

(1. State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 3610005;

2. Marine Biology Institute, Shantou University, Shantou 515063;

3. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

Abstract: Effects of solar ultraviolet radiation (UVR) on the growth and photosynthesis of the economic brown alga *Hizikia fusiformis* were investigated while exposed to full spectrum solar radiation (280—700 nm), solar radiation depleted of UV-B (320—700 nm) and solar radiation deprived of total UVR (400—700 nm) in order to understand its responses to changes in solar UVR. The growth of *H. fusiformis* was determined by weighting the fresh algae every two days and the photosynthetic oxygen evolution was assayed by a Clark-type oxygen electrode. To determine the contents of chlorophyll *a* and UV-absorbing compounds (UVAC), methanol extracts from *H. fusiformis* were scanned from 250 to 750 nm. The concentration of chlorophyll *a* was calculated using the equation of Porra and the contents of UVAC per fresh mass were estimated by determining the ratio of UVAC to chlorophyll *a* according to Dunlap *et al* and multiplying the ratio of chlorophyll *a* content to fresh weight of the sample used. It was found that the relative growth rate was higher when algae received more daily doses and higher levels of solar irradiances depleted of UVR also led to higher photosynthetic oxygen evolution. However, solar UVR could inhibit the photosynthetic oxygen evolution and growth rate and decrease the content of chlorophyll *a* of *H. fusiformis* and higher levels of solar UVR irradiances or doses led to higher inhibitory effects. Although ultraviolet-absorbing compounds were induced by solar ultraviolet radiation, they could not fully counteract the damage to *H. fusiformis* induced by UVR.

Key words: Solar ultraviolet radiation; *Hizikia fusiformis*; Growth; Photosynthesis