

漂浮海藻光合作用的特点与研究进展

王 勇², 李晶晶¹, 庄龙传², 钟志海², 庞云龙³, 刘正一^{2*}

(1.河海大学,江苏 南京 210098;2.中国科学院烟台海岸带研究所,山东 烟台 264003;

3.威海市人才创新发展院,山东 威海 264400)

摘 要:漂浮海藻是具有独特生活史的一类海藻,可独立漂浮在海面完成部分或整个生活史。全世界因漂浮海藻造成的绿潮和金潮现象日益频繁。2008年我国黄海爆发了世界上有记录的最大规模的绿潮,近年来由大型褐藻(马尾藻)引起的金潮也在我国黄海海域爆发,这些频繁出现的藻华对沿岸生态环境,水产养殖造成了严重影响,引起了广泛的社会关注。光合作用是光合生物最重要的生理过程之一,漂浮海藻的光合作用具有不同于底栖海藻的特点,以适应漂浮生境,进而呈现出繁殖迅速,生物量增长快等特点。本文对国内外漂浮海藻的光合作用研究进行了汇总,分析其特点主要表现在:(1)漂浮海藻较底栖海藻拥有较高的光合活性,但是光合潜力较低;(2)漂浮海藻在海面可高效的进行无机碳固定;(3)漂浮海藻在漂浮时可通过多种机制减少光吸收和增加热耗散来进行光保护。

关键词:漂浮海藻;光环境;叶绿素荧光参数;光合作用;光保护机制

中图分类号:Q945.11

文献标志码:A

文章编号:1003-6482(2020)05-105-08

DOI:10.13984/j.cnki.cn37-1141.2020.05.014

引 言

光合作用是地球上最古老和重要的化学反应过程^[1],生物的进化即源于光合作用^[2]。同时,光合作用也是所有好氧生物生存的基础。海洋占据了地球70%的表面积,提供了约一半的光合产物^[3];海洋中的光环境因子较于陆地繁杂且多变,光合作用的特点也特殊且复杂。

海藻(seaweed)是重要的海洋光合生物,其分布区域只有整个海洋表面积的0.6%,却是海洋生态系统中重要的初级生产力类型,占整个海洋初级生产力的5%^[4]。海藻拥有不同的形态构造和生活方式,多数为底栖生活;但有一些类群的海藻生活方式独特,可以脱离底质漂浮至海面形成漂浮群体^[5]。这样的海藻漂浮群体对于连接孤立海岸间的生物群落具有重要的作用^[6],而且相比于海洋中其它漂浮物质,漂浮海藻更有利于远距离扩散附生的其它海藻和动物,这一过程很大程度上依赖于海藻在海面漂浮的持久性。这一持久性受到光照、温度、营养盐等环境因素的影响,其中光照是主要因素,因此漂浮海藻为了保证在海面长期漂浮的能力,形成了适应海面环境的光合生理机制^[7]。本文就漂浮海藻的光合作用特点进行了归纳和分析。

1 漂浮海藻

漂浮海藻是指因物理或者生物因素而使藻体发生断裂,或固着器完全脱离底质,在浮力作用下漂浮至海面,并在海面完成部分或整个生活史的海藻类群^[8-9]。海洋中一些运动能力有限的生物可以通过以海洋中的漂浮物为基底一起进行漂浮,从而达到扩散的目的。漂浮海藻是这些漂浮物中重要的一类,其既可以提供依附的基底,还可以提供食物和保护^[10],故常和多种生物一起组成一个漂浮系统^[11]。这是一个动态的系统,物种组成多样,各物种的生物量也处于不断变化的过程^[8];在这一系统也包含着不同的海

基金项目:国家重点研发计划(2016YFC1402106);国家海洋公益性行业科研专项(201505022);烟台市科技计划项目(2018ZHGY082);舟山市海洋经济创新发展示范项目(项目编号:国海科字[2016]496)资助

第一作者简介:王勇(1996-),男,汉族,硕士研究生,海洋生物学,yyong_w@163.com

*通讯作者:刘正一(1986-),男,汉族,博士,助理研究员,海洋生物技术,zyliu@yic.ac.cn

收稿日期:2019-01-03

藻,通常一个系统中存在一个优势种,由其构成一个独特的漂浮生境,其它海藻与之共生^[12],并在这一优势种的帮助下进行漂移,本文中的漂浮海藻即为这一提供主要浮力的优势种。

漂浮海藻通常具有四个特点:第一,限于大型海藻。第二,具备提供浮力的藻体结构,如气囊,或者可充气的叶状体,使其可以独立的进行漂浮。第三,可在漂浮生境中存活数周至数月,从而在海面完成部分或全部生活史。第四,在海洋表层水环境中,可完成生物量的快速扩增,形成漂浮群体。

1.1 漂浮海藻的种类与分布

1492年哥伦布对于马尾藻海的描述是对漂浮海藻最早的描述,在此之后有多位航海家都对这一现象进行过记录^[13]。马尾藻海中的 *Sargassum natans* 和 *S. fluitans* 是最著名和研究最详实的漂浮海藻,也是少有的可通过营养体片段完成整个生活史的漂浮海藻^[9]。

世界上漂浮海藻的种类并不是很多,已知种类多属褐藻,常见的有马尾藻属(*Sargassum*)^[14,15]、巨藻属(*Macrocystis*)^[16-18]、公牛藻属(*Durvillaea*)^[7]、墨角藻属(*Fucus*)^[19-22]与囊叶藻属(*Ascophyllum*)^[19]的一些种类,此外还有一些红藻和绿藻也可以进行漂浮,如造成世界上最大规模藻华的漂浮海藻—石莼属(*Ulva*)^[23-25]绿藻。

海面漂浮海藻的存在很大程度上取决于底栖海藻的供应,两个半球中高纬度海域是具备漂浮潜力的底栖海藻的主要分布区^[26],大多数有关漂浮海藻的报道集中在这些海域,如图1所示,主要包括几乎遍布整个美洲沿岸的巨藻^[16-18,34];太平洋西北部,日本海域的马尾藻^[15];大西洋北部的囊叶藻和墨角藻^[19-21];以及遍布在整个南半球西风漂流经过的冷温带区域的巨藻与公牛藻。

1.2 漂浮海藻的生境特点

海藻在脱离底栖生境到达海面进行漂浮这一过程中,会经历多种重要环境因子的变化,如光照,温度,可利用碳含量等。

海藻占据海洋的边缘区域,分布于从潮间带至潮下带以下的透光层,在这区域海水中光照(辐照度与光质)存在巨大的差异。因为海水的吸收和散射作用,海水中的辐照度很快的衰减,并且不同波长的光的衰减以不同程度进行的,因此海水中植物所接收到的光照中的光谱组成(光质)与陆地上不同^[28];而海洋表面与陆地相似,辐照度高并且有高比例的红光与紫外线含量。海面上辐照度高会对海藻的光合作用产生抑制作用,甚至会损伤细胞结构^[29]。多项研究表明紫外线也会对海藻造成损伤:对光合器官的损伤,如PSII反应中心复合体重要亚基D1蛋白对紫外线敏感易发生光降解;紫外线还会损伤DNA产生嘧啶二聚体等,从而影响DNA的功能^[29,30]。在海洋表面,数米深度范围的海水还能够直接吸收红外线而升温,因此海面的水温要高于底栖环境;并且漂浮在海面时会直接受到太阳的加热作用,并直接接触温度更高的空气,因此在漂浮时海藻需要耐受较高的温度。

此外纬度,天气情况,以及一天中时段的不同都会造成海水表面辐照度、光质与温度的变化。在中纬度的温带地区地表接受的辐照度只有低纬度的热带地区的一半,高纬度的极地地区则只有三分之一左右;在阴天的时候蓝光含量高,晴天时的早晨和傍晚红光较多,中午的时候比早上与傍晚的辐照度要高很多;赤道表面的海水温度最高,向地球两极逐渐下降,最后变成含有融化冰的低温水^[28]。漂浮海藻则主

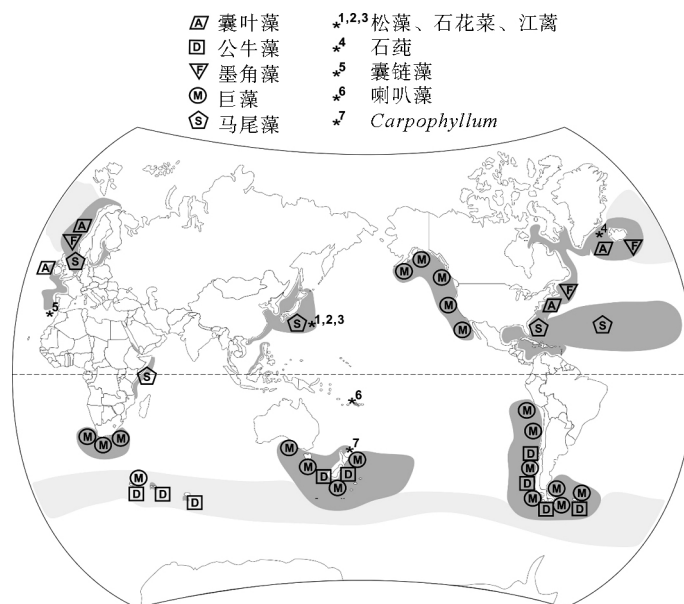


图1 全球主要的漂浮海藻分布区域^[27]

Fig.1 Distribution of the most common genera of buoyant algae

要分布在中高纬度区域,这些海域的海洋表面辐照度与温度相对低于低纬度区域^[27];如在巨藻(*Macrocystis pyrifera*)的研究中发现,其漂浮群体在低纬度区域中,光合系统会较快产生不可逆损伤,而在中高纬度区域,其漂浮群体受到的温度和光照胁迫则较低,有利于进行长时间漂浮^[31]。

可利用碳含量的变化也是一项重要因素,CO₂ 进入海水后存在水合与电解反应 $\text{CO}_2(\text{aq}) + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{H}^+ + \text{HCO}_3^- \rightleftharpoons \text{CO}_3^{2-} + 2\text{H}^+$, 因此海水中存在着多种形式的无机碳;在海水中的无机碳绝大多数是以 HCO₃⁻ (约 90%) 形式存在,CO₂ 含量只占到了无机碳总量的很小一部分(不足 1%),并且 CO₂ 在水中的扩散速度远小于在空气中^[28,32],当海藻漂浮在海面时,碳的含量与获取速度会显著提高,有助于海藻进行光合作用。在漂浮生境中,上述环境因子都在一定程度上发生了变化,因此漂浮海藻的光合生理也会发生一些适应性变化。

2 漂浮海藻光合作用特点

多种环境因素影响海藻的分布,光是其中最重要的因素之一^[33]。漂浮海藻与底栖海藻需适应不同的环境,需根据环境调整光系统及其反应机制。此外,漂浮海藻的天线系统所捕获到的光能远远高于可转换利用的能量,即使海藻保持最大光能转换效率仍有一部分光能不能得到利用^[8,34],过剩的光能会造成海藻光合效率降低、功能衰退;长期暴露在高辐照度下,碳同化代谢被显著抑制,还容易引起光合色素的降解和光合器官的损伤^[35]。因此这些漂浮海藻需要具备高效的光利用能力和快速有效的光保护机制,从而保证其维持较高的光合速率和生长速率。

以下结合国内外研究进展从三个方面对漂浮海藻的光合作用特点进行分析:(1) PSII 活性与光合色素组成的特点;(2) 无机碳利用机制;(3) 光保护机制。

2.1 PSII 活性与光合色素组成

海藻漂浮在海面时因光照条件改变而引起光合系统进行调整,这些改变使得叶绿体光系统 II(PSII) 释放出不同强度的荧光,结合一些叶绿素荧光参数(如表 1)处理这些荧光信号可以表征实时光合作用的状态,从而对比分析漂浮海藻与底栖海藻之间的差异^[36],这在海藻光合生理学研究得到了广泛的应用^[8,36-39]。

首先漂浮海藻表现出高 I_k 值,反映了强光的耐受能力。正如前文中所提到的漂浮生境中辐照度高,因此当海藻从底栖生境转移至漂浮生境时需要拥有较高的 I_k,这样使其在更高的辐照度下才会达到光饱和,从而降低光损伤的可能性。这一特点在多种常见的漂浮海藻如浒苔(*Ulva prolifera*)、铜藻(*Sargassum horneri*)、墨角藻(*Fucus vesiculosus*)中的研究均得到了证实^[8,33,34]。

其次漂浮海藻的光合色素含量和 Fv/Fm 值较低,即光合潜力低。铜藻的原位对比研究显示底栖铜藻的 Fv/Fm 值与叶绿素 a(Chla) 含量高于漂浮铜藻^[8]。对多组漂浮浒苔的光合生理研究中发现,Fv/Fm 与叶绿素的含量呈正相关^[41,42];绿潮爆发时漂浮浒苔形成厚厚的海藻垫,具有充气管状主枝-分枝复合的结构形式^[34,43,44],通过对漂浮在海面上的浒苔(上层)和水下部分(下层)进行对比发现,下层的 Fv/Fm 值与 Chla 含量明显高于上层;进而推测上层浒苔是受到海洋表层环境的胁迫,从而导致 Chla 含量和 Fv/Fm 值降低,而下层浒苔为了适应水下的低光照环境,增加捕光能力,从而具有较高的 Chla 含量与

表 1 叶绿素荧光技术主要参数^[40]

Table 1 Chlorophyll fluorescence technology main parameters

荧光参数	定义与意义
I _k	植物最低饱和光照强度
rETR _m	最大的相对电子传递速率
Fv/Fm	PSII 的最大量子产量,代表植物的潜在最大光合活性
YII	任一稳态光照下 PSII 的实际量子产量,表示实际的光化学效率
qP 或 qL	光能的利用效率
α	非光化学淬灭系数,反映植物将过剩的光能转化成热能的能力
NPQ 或 qN	光能的利用效率
	非光化学淬灭系数,反映植物将过剩的光能转化成热能的能力

Fv/Fm 值^[43,44]。Tala 等对漂浮南极海茸(*Durvillaea antarctica*) Fv/Fm 值在一天内的变化进行研究,发现在中午时辐照度达到最大值时,Fv/Fm 最低,下午时分,Fv/Fm 开始回升。这种变化随着辐照度变化在每个季节都有出现,但变化剧烈程度不同,在初春的时候每日的 Fv/Fm 变化量最低,在晚春和夏季辐照度高时 Fv/Fm 值会变得非常低;叶绿素含量也根据辐照度的变化发生与 Fv/Fm 值类似的动态变化^[45]。

第三漂浮海藻有明显区别于底栖海藻的 rETR_m(最大的相对电子传递速率)。对比研究显示,漂浮铜藻的 rETR_m 高于底栖铜藻^[8];类似的结果也发生在绿潮爆发期的漂浮浒苔中,上层浒苔的 rETR_m 高于下层浒苔^[34],下层浒苔的环境更接近于底栖浒苔。但是在对漂浮和底栖的南极海茸进行对比分析的时候却得出了相反的结果:底栖南极海茸的 rETR_m 明显高于漂浮南极海茸,并且夏季低于冬季^[46]。其原因还有待进一步研究。

此外,部分种类的漂浮海藻还表现出其它的光合指标特性,如:(1)在漂浮浒苔的研究中发现,上层浒苔相对于下层浒苔表现出更高的 Chla/Chlb 值^[43]。已有研究表明:植物和藻类,在不同生理和环境条件下,可根据自身需求,通过改变 CAO(叶绿素酸酯 a 加氧酶)含量调节叶绿素循环,进而调整 Chla/Chlb 值^[47,74]; (2)在铜藻的光合作用研究中还发现,漂浮铜藻的 YII、 α 以及 qP 或 qL 值高于底栖铜藻,说明前者具有较高的高光合效率、光能利用率以及光反应中心活性^[8]。上述光合指标特性在其它漂浮海藻中是否普遍存在,还有待研究证实。

2.2 漂浮海藻无机碳利用机制

海洋中有两种形式的无机碳可供藻类利用,CO₂ 与 HCO₃⁻。只有少部分海藻只能利用 CO₂ 作为光合作用外在碳源,这些海藻多为潮下带红藻如 *Gelidium cartilagineum*、*Porphyra schizophylla* 等,而大多数海藻则通过胞外碳酸酐酶(CA)催化,或通过离子泵直接吸收 HCO₃⁻ 进行光合作用^[48,49]。有研究发现在气生状态下的浒苔日均固碳量是水生状态下的 4 倍多,在海面的漂浮浒苔中也发现了类似的现象;推测浒苔在海面漂浮时可快速的利用空气中 CO₂ 进行光合作用,这样能够提高效率,而且还可以节省能量,因此有助于其快速增殖^[50,51]。

根据光合作用 CO₂ 固定最初产物的不同,人们将植物分为了 C₃、C₄ 和 CAM(景天酸代谢)三类,C₄ 和 CAM 植物被认为是从 C₃ 植物进化而来。在高 O₂ 低 CO₂ 环境下,C₃ 植物 Rubisco 会催化 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)加氧反应产生 CO₂,即光呼吸,过程会消耗大量的能量^[52];相较而言 C₄ 植物光合效率高、酶对 HCO₃⁻ 亲和力高且几乎没有光呼吸;在多种胁迫状态下,具有明显的生长优势^[53]。但关于海藻光合作用途径的研究较少^[54],虽然多年来的研究显示在海藻中除了 C₃ 途径外,还存在未确定完整性的 C₄ 和 CAM 途径,且多为 C₄ 类型,但这些研究多数尚未给出准确的结论^[55]。有研究在漂浮浒苔细胞中发现了 C₄ 代谢的关键酶,且在高温、干出这些逆境中表达量上升,因而认为这可能也是其实现高效固碳,进而海面大量爆发形成绿潮的原因之一^[54,55]。这些无机碳的利用机制在其它漂浮海藻中还有待研究确认。

2.3 光保护机制的特点

漂浮海藻在海面所接受到的光照辐射远远高于底栖环境,在晴朗的夏日中午漂浮海藻吸收的能量已经超出其可利用的量,因此会引起光抑制,造成光合效率和功能的降低;若暴露在高辐照度下,甚至会造成光破坏^[34,56]。植物在自然条件下经过长期进化,其光合系统已经形成了一系列适应特定光照条件的机制;生长在海岸带浅水层的海藻也进化出一定的机制抵抗强光造成的损伤^[57]。当海藻脱离底栖环境漂浮在海面上时,也就需要通过一些适应机制来保证其可以长时间漂浮在海面上。

漂浮海藻较高的 rETR_m 在高光环境下可以起到一定的保护作用;漂浮海藻在高光下会相应的捕获更多能量,这些能量想要转化成化学能则需要经过电子与能量传递过程,因此需要高的最大电子传递率可以使其有能力更快的转化能量。植物在胁迫状态下还可以通过 PSI 环式电子传递来保护光合器官免受过高光能的损伤,近年来在海藻的相关研究中也取得了一定的进展,证实了在多种潮间带海藻中均存

在该机制;研究发现对于干出或高盐脱水状态下的浒苔,环式电子传递在 PSI 和 PSII 的保护中起着重要的作用,这可能是漂浮浒苔上层藻体能够耐受海面环境的原因之一^[51]。

过量光能的热耗散(NPQ)对于漂浮海藻光合器官的保护是至关重要的,能量依赖性淬灭(qE)是 NPQ 中最重要的组成成分,不同植物中参与该机制的捕光家族成员及其作用机制已得到广泛研究,发现在海藻的捕光家族中存在与 qE 相关的基因,能够应激合成一些蛋白诱导 qE 发生,如在浒苔中发现存在 PSBS 与 LHCSR 两类应激蛋白,且均可发挥作用^[34,58,60]。此外还有依靠光呼吸、水-水循环和二氧化碳浓缩机制(CCM)等途径可增加热耗散^[61,62]。研究发现漂浮浒苔、铜藻均表现出高 NPQ,标志着这些海藻在漂浮时拥有较强的热耗散能力,能够将多余的能量转化成热量消散,从而减少对光合器官的破坏,即具有强的光保护能力,这与它们能够适应海面生活有关^[8,60,63]。

除与光合作用相关的适应性之外,漂浮海藻在高辐射条件下会通过其他一些方式来减少对光的吸收,包括:(1)形成独特的群体和个体结构,如漂浮浒苔会形成较厚的群体结构保护下层藻体^[34,43,44];漂浮南极海茸可由髓质组织形成 2~3cm 厚的皮革叶片能吸收超过 90% 的可见光,从而保护光合器官^[64]。(2)在植物细胞内可通过改变叶绿体分布改变吸收截面,叶绿体的位置在高辐射下时会从靠近平周壁变成贴近垂周壁,从而增加了大约 12.5% 的透光率^[65],减少光吸收,如图 2。这一现象在海藻中普遍存在^[66],如绿藻的石莼属(*Ulva*),褐藻的墨角藻属(*Fucus*)、海带属(*Laminaria*),红藻中的柏桉藻(*Bonnemaisonia hamifera*)和多种仙菜属海藻(*Ceramium*)^[67]等,但是其作用机理有待深入研究。(3)在褐藻中,褐藻多酚作为一种遮光物质可抵抗有害的太阳辐射,同时也可以作为抗氧化剂。其在褐藻漂浮时可随着光胁迫的变化动态进行光降解与合成,有利于海藻对漂浮生境的适应,从而进行长时间漂浮生活^[8,45,68-71]。

3 总结与展望

近年来,漂浮海藻频繁的出现于世界各地海域。较高的光合速率及有效的光保护机制是维持漂浮海藻在海面上快速生长及长期漂浮的重要原因。CO₂ 含量增加造成的海洋酸化在一定程度上有助于海藻生长,而这些高生物量的漂浮海藻可以吸收大量的 CO₂,一定程度上有助于缓解海洋酸化。

自 2008 年以来漂浮浒苔成为漂浮海藻研究的主要对象。漂浮海藻的光合作用研究也多集中于漂浮浒苔,其它漂浮海藻的相关研究较为有限。除前文提到的研究方向之外,还有一些关于漂浮海藻的内容值得深入研究,如:(1)漂浮海藻处于定生阶段时,藻体跨越不同水层,其体内的 Chla 浓度是否存在梯度变化? 相关研究在底栖巨藻中已开展,其靠近海面的藻体接近于漂浮海藻的状态,因此研究结果具有一定的参考价值^[63,68,72]。(2)雌雄异体的漂浮海藻中,雌性和雄性个体的光合生理指标是否存在差异? 已有研究证实海藻中存在光适应的性别差异^[73],但尚不明确这一差异在漂浮海藻中是否普遍存在。(3)目前各漂浮海藻的光合作用研究多停留于生理现象的描述层面,各种环境因子对漂浮海藻光合作用的调节机制在分子水平上尚不明晰,有待于通过转录组学、蛋白组学以及代谢组学的耦连,予以深入的研究和解析。

参考文献

[1] Marais D J D. When Did Photosynthesis Emerge on Earth? [J]. Science, 2000, 289(5485): 1703-1705.

[2] Dismukes G C. Photosynthesis. Splitting water. [J]. Science, 2001, 292(5516): 447-448.

[3] Zehr J P, Kudela R M. Photosynthesis in the Open Ocean [J]. Science, 2009, 326(5955): 945-946.

[4] Smith S V. Marine Macrophytes as a Global Carbon Sink [J]. Science, 1981, 211(4484): 838-840.

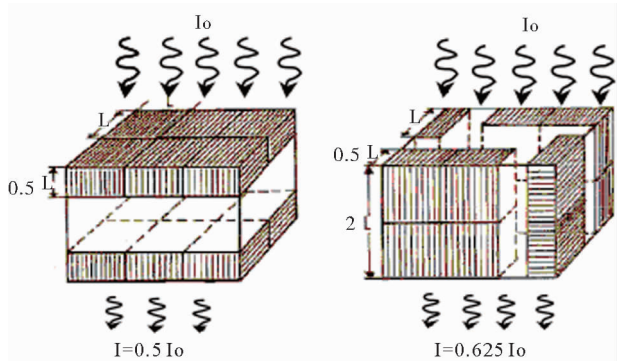


图 2 细胞内叶绿体的两种排列方式^[66]

Fig.2 Two arrangements of intracellular Chloroplasts

- [5] 李伟新. 海藻学概论[M]. 上海科学技术, 1982:227-230.
- [6] Fraser C I, Nikula R, Waters J M. Oceanic rafting by a coastal community[J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2011, 278(1706): 649-655.
- [7] Graiff A, Karsten U, Meyer S, et al. Seasonal variation in floating persistence of detached *Durvillaea antarctica* (Chamisso) Hariot thalli[J]. *Botanica Marina*, 2013, 56(1):3-14.
- [8] 庞云龙. 北黄海漂浮铜藻的生态适应性以及遗传多样性研究[D]. 中国科学院大学, 2018:20-63.
- [9] Thiel M, Gutow L. The Ecology of Rafting in the Marine Environment. I. the Floating Substrata[J]. *Oceanography & Marine Biology*, 2004, 42(2):181-264.
- [10] Thiel M, Gutow L. The ecology of rafting in the marine environment. II. The rafting organisms and community[J]. *Oceanography & Marine Biology*, 2005, 43:279-418.
- [11] Vandendriessche S, Vincx M, Degraer S. Floating seaweed in the neustonic environment: A case study from Belgian coastal waters [J]. *Journal of Sea Research*, 2006, 55(2):103-112.
- [12] 刘正一, 庞云龙, 郭伟, 等. 漂浮海藻与海藻区系的关系[J]. *海洋科学集刊*, 2016(00):323-327.
- [13] Farlow W G. The Vegetation of the Sargasso Sea[J]. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 1914, 53(215):257-262.
- [14] Ohno M. Observation on the floating seaweeds of near-shore waters of southern Japan[J]. *Hydrobiologia*, 1984, 116-117(1):408-412.
- [15] Hirata T, Tanaka J, Iwami T, et al. Ecological studies on the community of drifting seaweeds in the south-eastern coastal waters of Izu Peninsula, central Japan. I: Seasonal changes of plants in species composition, appearance, number of species and size[J]. *Phycological Research*, 2001, 49(3):215-229.
- [16] Kingsford M. Drift algae: a contribution to near-shore habitat complexity in the pelagic environment and an attractant for fish[J]. *Marine Ecology Progress*, 1995, 116(1):297-301.
- [17] Hobday A J. Age of drifting *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh rafts in the Southern California Bight.[J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2000, 253(1):97.
- [18] Rothäusler E, Gómez I, Karsten U, et al. Physiological acclimation of floating *Macrocystis pyrifera*, to temperature and irradiance ensures long-term persistence at the sea surface at mid-latitudes[J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2011, 405 (1-2):33-41.
- [19] Vandendriessche S, Keersmaecker G D, Vincx M, et al. Food and habitat choice in floating seaweed clumps: the obligate opportunistic nature of the associated macrofauna[J]. *Marine Biology*, 2006, 149(6):1499-1507.
- [20] Muhlin J F, Engel C R, Stessel R, et al. The influence of coastal topography, circulation patterns, and rafting in structuring populations of an intertidal alga[J]. *Molecular Ecology*, 2008, 17(5):1198-1210.
- [21] Thiel M, Hinojosa I A, Joschko T, et al. Spatio-temporal distribution of floating objects in the German Bight (North Sea)[J]. *Journal of Sea Research*, 2011, 65(3):368-379.
- [22] Rothäusler E, Corell H, Jormalainen V. Abundance and dispersal trajectories of floating *Fucus vesiculosus* in the Northern Baltic Sea[J]. *Limnology & Oceanography*, 2015, 60(6):2173-2184.
- [23] Liu D, Keesing J K, Xing Q, et al. World's largest macroalgal bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2009, 58(6):888-895.
- [24] Lin H, Jiang P, Zhang J, et al. Genetic and marine cyclonic eddy analyses on the largest macroalgal bloom in the world.[J]. *Environmental Science & Technology*, 2011, 45(14):5996-6002.
- [25] Wang S, Huo Y, Zhang J, et al. Variations of dominant free-floating *Ulva* species in the source area for the world's largest macroalgal blooms, China: Differences of ecological tolerance[J]. *Harmful Algae*, 2018, 74:58.
- [26] Graham M, Vásquez J, Buschmann A. Global Ecology of the Giant Kelp *Macrocystis*[J]. *Oceanography & Marine Biology*, 2007, 45:39-88.
- [27] Rothäusler E, Gutow L, Thiel M. Floating Seaweeds and Their Communities[M]// *Seaweed Biology*. 2012:359-380.
- [28] 姚南瑜. 藻类生理学[M]. 大连工学院出版社, 1987:10-21,181-183.
- [29] 武焕阳. 大型海藻生长和光合功能对不同光环境条件的响应研究[D]. 华南理工大学, 2016:1-2.
- [30] Bischof K, Ivan Gómez, Molis M, et al. Ultraviolet radiation shapes seaweed communities[J]. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology*, 2006, 5(2-3):141-166.
- [31] Rothäusler Eva, Gómez Iván, Ulf K, et al. UV-radiation versus grazing pressure: long-term floating of kelp rafts (*Macrocystis pyrifera*) is facilitated by efficient photoacclimation but undermined by grazing losses[J]. *Marine Biology*, 2011, 158(1):127-141.
- [32] 海洋酸化及UV辐射对硅藻光合作用影响的研究[D]. 汕头大学, 2011.
- [33] Ekelund N G A, Nygard C A N R, Gylle A M. In situ study of relative electron transport rates in the marine macroalga *Fucus vesic-*

- ulosus, in the Baltic Sea at different depths and times of year[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2008, 20(5):751-756.
- [34] Zhao X, Tang X, Zhang H, et al. Photosynthetic adaptation strategy of *Ulva prolifera* floating on the sea surface to environmental changes[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2016, 107:116-125.
- [35] 周丽英, 付忠, 卜璐璐, 等. 植物光破坏防御机制研究进展[J]. *亚热带植物科学*, 2016, 45(3):290-294.
- [36] Edwards M S, Kim K Y. Diurnal variation in relative photosynthetic performance in giant kelp *Macrocystis pyrifera*, (Phaeophyceae, Laminariales) at different depths as estimated using PAM fluorometry[J]. *Aquatic Botany*, 2010, 92(2):119-128.
- [37] 刘榆莎, 王东, 徐晓婷, 等. 温度和盐度对浒苔生长和光合生理特性的影响[J]. *水生生物学报*, 2016, 40(6):1227-1233.
- [38] Graiff A, Liesner D, Karsten U, et al. Temperature tolerance of western Baltic Sea *Fucus vesiculosus*, -growth, photosynthesis and survival[J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2015, 471:8-16.
- [39] Lin A, Shen S, Wang G, et al. Comparison of Chlorophyll and Photosynthesis Parameters of Floating and Attached *Ulva prolifera* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2011, 53(1):25-34.
- [40] 胡丰姣, 黄鑫浩, 朱凡, 邹志刚, 刘俊文, 郑芬. 叶绿素荧光动力学技术在胁迫环境下的研究进展[J]. *广西林业科学*, 2017, 46(01):102-106.
- [41] Jia-Chun C, Qing W U, Jian-Heng Z, et al. Studies on photosynthetic physiological characteristics and grade evaluation for free-floating algae(*Ulva prolifera*) along Qingdao coast[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2013.
- [42] 吴青. 浒苔漂浮与沉降机制研究[D]. 上海海洋大学, 2015.
- [43] 赵新宇. 漂浮状态浒苔(*Ulva prolifera*)光合系统对典型环境变化的适应特征及其机理的研究[D]. 中国海洋大学, 2015.
- [44] Qing WU, Jianheng Z, Sheng Z, et al. An adjustment mechanism to high light intensity for free-floating *Ulva* in the Yellow Sea [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2016.
- [45] Tala F, Penna-Diaz M A, Luna-Jorquera G, et al. Daily and seasonal changes of photobiological responses in floating bull kelp *Durvillaea antarctica* (Chamisso) Hariot (Fucales: Phaeophyceae)[J]. *Phycologia*, 2017, 56(3):271-283.
- [46] Tala F, Gómez I, Luna-Jorquera G, et al. Morphological, physiological and reproductive conditions of rafting bull kelp (*Durvillaea antarctica*) in northern-central Chile (30°S)[J]. *Marine Biology*, 2013, 160(6):1339-1351.
- [47] Qin S, Wang Y. Vertical adaptive radiation in ocean *Prochlorococcus*: Evolutionary implications of the Chl b/a ratio from molecular evidence[J]. *Progress in Natural Science*, 2009, 19(11):1561-1568.
- [48] 邹定辉, 高坤山. 大型海藻类光合无机碳利用研究进展[J]. *海洋通报*, 2001, 20(5):83-90.
- [49] 何培民, 刘媛媛, 张建伟, et al. 大型海藻碳汇效应研究进展[J]. *中国水产科学*, 2015, 22(3):588-595.
- [50] 冯子慧, 孟阳, 陆巍, et al. 绿潮藻浒苔光合固碳与防治海水酸化的作用 I. 光合固碳与海水 pH 值提高速率研究[J]. *海洋学报(中文版)*, 2012, 34(2).
- [51] 王广策, 唐学玺, 何培民, et al. 浒苔光合作用等关键生理过程对环境因子响应途径的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2016(11):51-60.
- [52] Bauwe H, Hagemann M, Fernie A R. Photorespiration: players, partners and origin.[J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(6):330-336.
- [53] 许建方. 浒苔中 C₃ 和 C₄ 途径关键酶的研究[D]. 国家海洋局第一海洋研究所, 2013:6-10.
- [54] Jianfang X, Xiao F, Xiaowen Z, et al. Evidence of Coexistence of C₃ and C₄ Photosynthetic Pathways in a Green-Tide-Forming Alga, *Ulva prolifera*[J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(5):e37438.
- [55] 芦笛. 大型海藻光合碳代谢类型的研究进展[J]. *自然杂志*, 2013, 35(4):264-273.
- [56] 陶宗娅, 邹琦. 植物光合作用光抑制分子机理及其光保护机制[J]. *西南农业学报*, 1999, 12(s2):9-18.
- [57] Melis A. Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts; what modulates the rate of photodamage ? [J]. *Trends in Plant Science*, 1999, 4(4):130-135.
- [58] Correagalvis V, Redekop P, Guan K, et al. Photosystem II Subunit PsbS is Involved in the Induction of LHCSR-dependent Energy Dissipation in *Chlamydomonas reinhardtii*. [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2016, 291(33):17478-17487.
- [59] Jahns P, Holzwarth A R. The role of the xanthophyll cycle and of lutein in photoprotection of photosystem II ☆[J]. *Biochimica Et Biophysica Acta*, 2012, 1817(1):182-193.
- [60] Mou S, Zhang X, Dong M, et al. Photoprotection in the green tidal alga *Ulva prolifera*: role of LHCSR and PsbS proteins in response to high light stress.[J]. *Plant Biology*, 2013, 15(6):1033-1039.
- [61] Kozaki A, Takeba G. Photorespiration protects C₃ plants from photooxidation[J]. *Nature*, 1996, 384(6609):557-560.
- [62] Beer S, Björk M, Beardall J. Photosynthesis in the marine environment[M]. 2014:157-169.
- [63] Colombo-Pallotta M F, García - Mendoza E, Ladah L B. Photosynthetic performance, light absorption, and pigment composition of *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae) blades from different depths[J]. *Journal of Phycology*, 2006, 42(6):1225-1234.

- [64] Gómez I, Huovinen P. Morpho-functional patterns and zonation of South Chilean seaweeds: the importance of photosynthetic and bio-optical traits[J]. *Marine Ecology Progress*, 2011, 422(2):77-91.
- [65] Hanelt D, Wiencke C, Bischof K. Photosynthesis in Marine Macroalgae[J]. *Advances in Photosynthesis & Respiration*, 2003, 14: 413-435.
- [66] Senn G. Weitere Untersuchungen fiber Gestalts- und Lageveränderungen der Chromatophoren. n, IV und V. *Zeitschrift für Botanik*, 1919, 11, 81-141.
- [67] Nultsch W, Pfau J. Occurrence and biological role of light-induced chromatophore displacements in seaweeds[J]. *Marine Biology*, 1979, 51(1):77-82.
- [68] Koch K, Thiel M, Hagen W, et al. Short- and long-term acclimation patterns of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae) along a depth gradient[J]. *Journal of Phycology*, 2016, 52(2):260-273.
- [69] Gómez I, Huovinen P. Induction of Phlorotannins During UV Exposure Mitigates Inhibition of Photosynthesis and DNA Damage in the Kelp *Lessonia nigrescens*[J]. *Photochemistry & Photobiology*, 2010, 86(5):1056-1063.
- [70] Cruces E, Huovinen P, Gómez I. Phlorotannin and antioxidant responses upon short-term exposure to UV radiation and elevated temperature in three south Pacific kelps.[J]. *Photochemistry & Photobiology*, 2012, 88(1):58-66.
- [71] Cruces E, Huovinen P, Gómez I. Interactive effects of UV radiation and enhanced temperature on photosynthesis, phlorotannin induction and antioxidant activities of two sub-Antarctic brown algae[J]. *Marine Biology*, 2013, 160(1):1-13.
- [72] Marambio J, Rodriguez J P, Mendez F, et al. Photosynthetic performance and pigment composition of *Macrocystis pyrifera*, (Laminariales, Phaeophyceae) along a gradient of depth and seasonality in the ecoregion of Magellan, Chile[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2017:1-11.
- [73] Küster, A, Schaible R, Schubert H. Sex-specific light acclimation of *Chara canescens* (Charophyta)[J]. *Aquatic Botany*, 2005, 83(2):129-140.
- [74] W. Rüdiger. Biosynthesis of chlorophyll b, and the chlorophyll cycle[J]. *Photosynthesis Research*, 2002, 74(2):187-193.

Photosynthesis Characteristics of Floating Seaweeds and Their Research Progresses

WANG Yong^{1,2}, LI Jing-Jing¹, ZHUANG Long-Chuan², ZHONG Zhi-Hai²,
PANG Yun-Long³, LIU Zheng-Yi^{2*}

(1.Hohai University, Nanjing 210098, China;

2.Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences,
Yantai, Shandong 264003, China;

3.Weihai Institute of Talent Innovation and Development, Weihai, Shandong 264400, China)

Abstract: Floating seaweeds may complete their partial or whole life cycle in floating state. The number of green and golden tides caused by floating macroalgae has been continuously increasing. In 2008, the largest green tide ever recorded happened in Yellow Sea. Besides, macroalgal bloom caused by *Sargassum horneri* occurred in the coastal areas of China regularly, which has caused considerable damage to the local environment and economy. Floating seaweeds have a high photosynthetic rate and photoprotective capacity of acclimating and adapting to the sea surface conditions; they can reproduce rapidly and grow fast. In this review, we summarized the researches on floating seaweeds, and discussed their photosynthetic characteristics and high-light adaption mechanisms. Floating seaweeds have a high photosynthetic activity, but a low photosynthetic potential. Floating seaweeds have efficient carbon fixation in surface seawater. They also have a variety photoprotective mechanisms including reducing light absorption and increasing thermal dissipation.

Key words: Floating seaweed; Light environment; Chlorophyll fluorescence parameter; Photosynthesis; Photoprotection