应用生态学报 2017年6月 第28卷 第6期 http://www.cjae.net
Chinese Journal of Applied Ecology, Jun. 2017, **28**(6): 1977-1983 DOI: 10.13287/j.1001-9332.201706.032

不同光照条件下外源水杨酸对浒苔响应紫外辐射胁迫的影响

卓品利[1,2] 钟佳丽[1,2] 王 东[1,2] 徐年军[1,2] 李亚鹤[1,2*]
([1]宁波大学海洋学院, 浙江宁波 315211; [2]浙江省海洋生物工程重点实验室, 浙江宁波 315211)

摘 要 为研究不同光照条件下,外源水杨酸(SA)和紫外辐射(UV)对海洋绿藻浒苔的复合效应,在两个光照强度(高光:160 μmol·m^{-2}·s^{-1};低光:70 μmol·m^{-2}·s^{-1})条件下,设置对照(CK)、SA、UV及UV+SA处理(UV=3.2 W·m^{-2}、SA=10 μg·mL^{-1}),处理3 d后测定浒苔生长、叶绿素荧光参数、光合放氧速率、超氧化物歧化酶活性、可溶性糖和可溶性蛋白含量等的变化,探讨光照强度、UV及SA的复合效应.结果表明:低光无UV条件下,SA会促进浒苔生长,降低浒苔叶绿素a(Chl a)和可溶性蛋白含量;高光无UV条件下,SA会抑制其生长,但显著提高了Chl a含量、呼吸速率、光合放氧速率、可溶性糖和可溶性蛋白含量;高光和UV条件下,UV+SA显著促进浒苔生长,提高Chl a和可溶性糖含量;低光和UV条件下,与UV相比,UV+SA提高了浒苔最大光化学效率(F_v/F_m)和可溶性蛋白含量,涨幅分别为139.8%和32.2%.外源SA的加入在一定程度上缓解了UV对浒苔的胁迫作用,且在高光条件下的效果更为显著.

关键词 浒苔; 水杨酸; 紫外辐射; 光合作用

Effect of exogenous salicylic acid and ultraviolet radiation on *Ulva prolifera* under different light conditions. ZHUO Pin-li[1,2], ZHONG Jia-li[1,2], WANG Dong[1,2], XU Nian-jun[1,2], LI Ya-he[1,2*] ([1]*School of Marine Sciences*, *Ningbo University*, *Ningbo* 315211, *Zhejiang*, *China*; [2]*Zhejiang Province Key Laboratory of Marine Biotechnology*, *Ningbo* 315211, *Zhejiang*, *China*).

Abstract: To study the combined effects of exogenous salicylic acid (SA) and ultraviolet radiation (UV) on marine green algae *Ulva prolifera* under high (160 μmol·m^{-2}·s^{-1}) and low (70 μmol·m^{-2}·s^{-1}) light intensities, the growth, chlorophyll fluorescence parameters, photosynthetic rate of oxygen, superoxide dismutase (SOD) activity, soluble polysaccharide and soluble protein contents were investigated after they grew with or without ultraviolet (UV, 3.2 W·m^{-2}) radiation in the presence or absence of SA (10 μg·mL^{-1}) for three days. The treatments included control group (CK), SA, UV and UV+SA treatments. Results showed that under the low light intensity without UV condition, the relative growth rate was enhanced, Chl a and soluble protein contents were decreased by SA. Under the high light intensity without UV condition, the relative growth rate was decreased, Chl a content, respiratory rate, photosynthetic rate of oxygen, soluble polysaccharide and soluble protein contents were enhanced by SA. Under the high light intensity with UV condition, the relative growth rate, Chl a and soluble polysaccharide contents were enhanced by UV+SA. Additionally, under the low light intensity with UV condition, compared to UV treatment, the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) and soluble protein contents were respectively increased by 139.8% and 32.2% under the UV+SA treatment. In conclusion, SA reduced the inhibitory effects of *U. prolifera* induced by UV, and the effects were more significant under the high light intensity.

Key words: *Ulva prolifera*; SA; UV; photosynthesis.

本文由国家自然科学基金项目(41606129,41276122)和浙江省自然科学基金项目(LQ15D060002)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41606129, 41276122), and Natural Science Foundation of Zhejiang Province (LQ15D060002).
2016-11-01 Received, 2017-03-30 Accepted.
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liyahe1105@163.com

由于臭氧层的破坏,到达地球表面的紫外辐射(UV)特别是 UV-B(280~315 nm)增强,尽管“蒙特利尔议定书”生效,使得臭氧浓度区域稳定,但其他环境因子如全球变暖等会延缓臭氧层的恢复[1].近年来,除了两极地区 UV-B 增强外,中纬度地区 UV-B 水平也有增加趋势.在北方中纬度地区,由于云量和气溶胶减少,UV-B 每 10 年增加 5%~10%[2];再加上多种自然和人为环境因素的作用,导致更多 UV-B 进入水体,对水体中的藻类产生一定的影响.有研究表明,UV 对大型海藻的影响与其剂量、波段、海藻种类及季节相关,长期的 UV-B 处理能够显著抑制龙须菜(*Gracilaria lemaneiformis*)、无柄珊瑚藻(*Corallina sessilis*)的生长[3-4],但短期 UV-B 对硬石莼(*Ulva rigida*)和墨角藻(*Fucus serratus*)的生长没有影响[5-6].也有研究表明,UV 对大型海藻光合放氧的抑制作用受外界环境影响[3],UV 降低了羊栖菜(*Hizikia fusiformis*)的光合作用,其抑制作用随着光强增加而增加[7].同时,这种抑制作用在翅菜(*Alaria esculenta*)中也有发现[6].在对绿藻浒苔(*Ulva prolifera*)的研究中发现,UV 会抑制浒苔游孢子的光合作用,且这种抑制作用会随着光强增强而增加[8].大型海藻生活史不同阶段的藻体对外界环境变化的响应不同[9-10],而关于浒苔幼体是如何响应 UV 的,还需进一步研究.

水杨酸(salicylic acid,SA)是植物体内合成的一种小分子酚类化合物,在植物生长发育过程中起重要作用.它能增强逆境条件下植物光系统Ⅱ(PSⅡ)反应中心的光能捕获效率,提高植物抵抗非生物胁迫的能力[11].研究表明,外源 SA 能显著提高龙须菜抗高温胁迫能力[12].同时,SA 在光照条件下会发生一系列化学变化[13],在一定程度上影响藻类的光合生理,但相关研究较少.此外,在不同光照强度下,SA 与 UV 又会产生怎样的复合效应,还处于未知状态.

本试验以浒苔幼体(长 8~10 cm)为材料,从生长、色素含量、光合作用、呼吸作用、相关酶活性、可溶性糖及可溶性蛋白含量等方面,分析不同光照强度下 SA 和 UV 对藻体生理生化特性的复合效应,探讨水杨酸在缓解 UV 增加对浒苔的胁迫效应方面的影响,为提高可控条件下浒苔的产量和实现规模化养殖提供研究基础.

1 材料与方法

1.1 供试材料

浒苔样品由象山旭文海藻开发有限公司提供,充气(600 mL · min^{-1})培养于室内光照培养箱中(GXZ,宁波江南仪器厂).培养条件:温度为 25 ℃,光照强度为 160 μmol · m^{-2} · s^{-1},光周期为 12 h∶12 h(L∶D),盐度为 35,培养于 f/2 加富培养基[14]中.在预培养过程中,加入一定浓度的 24-表油菜素内酯使之释放生殖细胞[15],培养至成体,如此反复至第三代生殖细胞,并培养成幼体用于本试验.

1.2 试验设计

将适应状态良好的浒苔培养在 500 mL 烧杯中,初始生物量约为 0.5 g.根据 Zhao 等[16]对浒苔绿潮的监测数据设置光照强度:160 μmol · m^{-2} · s^{-1}(高光,HL)、70 μmol · m^{-2} · s^{-1}(低光,LL);UV 水平设置为 3.2 W · m^{-2};根据范美华等[17]的试验结果设置 SA 浓度为 10 μg · mL^{-1}.试验共设置 8 个处理,高、低光下各有 4 个,分别为对照(CK,无 UV 无 SA 处理)、SA、UV、UV+SA,每处理设置 3 个重复,在上述培养条件下培养 3 d,测定以下指标.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 生长速率 取出不同处理培养的浒苔,用吸水纸吸取表面水分,测定其鲜质量,并计算其相对生长速率(RGR).$RGR(\% \cdot d^{-1}) = 100\times(\ln W_t - \ln W_0)/\Delta t$.式中,$W_t$、$W_0$分别为第 t 天、第 0 天的鲜质量.

1.3.2 叶绿素 a(Chl a) 取约 0.02 g 鲜质量的藻体放入 15 mL 离心管中,加入 5 mL 甲醇,4 ℃冰箱中黑暗过夜提取,而后混合均匀静置,取上清液于酶标仪(SpectraMax 190)中进行全波段扫描(280~750 nm),并计算 Chl a 含量[18].

1.3.3 叶绿素荧光参数 采用氙灯脉冲调制荧光仪(Water-PAM)测定浒苔叶绿素荧光参数.取一定量不同处理的浒苔,黑暗状态下适应 15 min,在培养光强下测定诱导曲线,得到最大光化学效率(F_v/F_m)及培养光强下的有效光化学效率(F_v'/F_m').而后进行快速光响应曲线(RLC)的测定,光化光强度设置为 0、114、167、257、379、578、861、1218 和 1692 μmol · m^{-2} · s^{-1},每个光强照射时间设置为 10 s,并根据公式 $rETR = rETR_{max}(1-e^{\alpha x/rETR_{max}})$ 拟合 RLC[19],进而得到不同处理下的最大相对电子传递速率($rETR_{max}$)、表观光合效率(α)和初始光饱和点(E_k),其中,$E_k = rETR_{max}/\alpha$.

1.3.4 呼吸和光合放氧速率 呼吸和光合放氧速率采用液相氧电极(Hansatech,英国)进行测定.通过三孔电热恒温水槽控制水浴温度为 25 ℃(培养温度),取约 0.02 g 浒苔,放入 2 mL 的新鲜培养基中,通过调节灯源与反应槽的距离设置不同光照强度

(0、20、50、100、200、400、600 μmol · m^{-2} · s^{-1})，获得浒苔净光合放氧速率(P_n)-光照强度响应曲线(P-I 曲线).此时，黑暗状态下的氧气变化速率即为暗呼吸速率(R_d).P-I 曲线的拟合公式[20]为：$P_n = P_{n\,max} \cdot \tanh(\alpha \cdot I / P_{n\,max}) + R_d$，$I_c = -R_d/\alpha$，$I_k = P_{n\,max}/\alpha$.式中：$P_{n\,max}$为最大净光合速率；$R_d$为暗呼吸速率；α 为光合效率；$I_c$为光补偿点；$I_k$为光饱和点.并根据公式 $P_g = R_d + P_n$ 计算总光合放氧速率(P_g)，R_d/P_g为暗呼吸速率与总光合放氧速率的比值.

1.3.5 超氧化物歧化酶(SOD)活性、可溶性蛋白和可溶性糖含量　SOD 活性、可溶性蛋白含量、可溶性糖含量分别采用氮蓝四唑法、考马斯亮蓝 G250 法、蒽酮硫酸比色法测定[21].

1.4　数据处理

采用 Excel 2003 和 SPSS 13.0 软件对数据进行统计分析.采用单因素(one-way ANOVA)和 Duncan 法进行方差分析和多重比较($\alpha = 0.05$).利用 Origin 7.0 软件作图.图表中数据为平均值±标准差.

2　结果与分析

2.1　不同光照条件下 SA 和 UV 对浒苔生长、叶绿素 a 含量的影响

从图 1 可以看出，与低光处理相比，高光显著促进浒苔生长.与 CK 组相比，SA 在高光条件下抑制浒苔生长，而在低光条件下对浒苔生长略有促进；无论在低光还是高光条件下，UV 均显著抑制浒苔生长，但该抑制作用在 UV+SA 中得到有效缓解.

在 CK 组中，与低光相比，高光显著降低了浒苔 Chl a 含量.在高光条件下，外源 SA 的加入显著提高了浒苔 Chl a 含量，尤其是在 UV+SA 中，浒苔 Chl a 含量比 UV 增长 188.3%.而在低光条件下，UV 及 SA 均显著降低了浒苔 Chl a 含量.

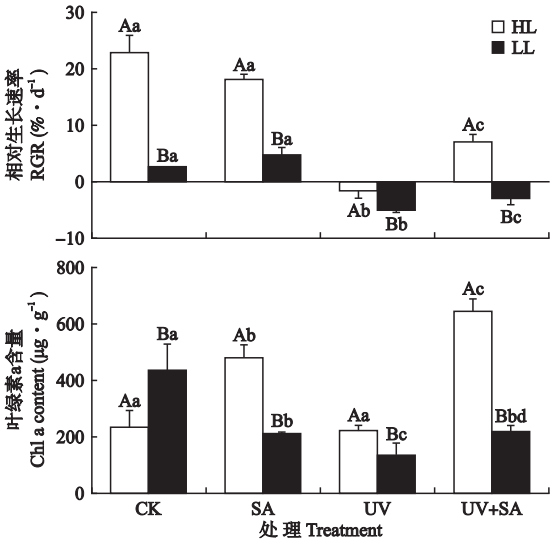

图 1　不同处理浒苔的相对生长速率和叶绿素 a 含量

Fig.1　Relative growth rate (RGR) and Chl a content of *Ulva prolifera* under different treatments.

HL：160 μmol · m^{-2} · s^{-1}；LL：70 μmol · m^{-2} · s^{-1}. 不同大写字母表示同一处理在不同光照条件下差异显著，不同小写字母表示同一光照条件下不同处理间差异显著($P<0.05$) Different capital letters indicated significant difference between high and low lights at the same treatment, and different small letters indicated significant difference among different treatments at the same light.下同 The same below.

2.2　不同光照条件下 SA 和 UV 对浒苔叶绿素荧光参数的影响

整体来看，高、低光及外源 SA 对浒苔最大光化学效率(F_v/F_m)的影响不显著，但低光条件下，SA 提高了浒苔 F_v/F_m.此外，UV 显著降低了浒苔 F_v/F_m，但 UV+SA 显著提高了浒苔 F_v/F_m，在高、低光条件下，其增幅分别为 42.3%和 139.8%.UV 降低了浒苔有效光化学效率(F_v'/F_m')、最大相对电子传递速率($rETR_{max}$)和表观光合效率(α)，但浒苔初始光饱和点(E_k)则有所增加.在低光条件下，UV+SA 有效缓解了 F_v'/F_m'、$rETR_{max}$和 α 的降低趋势(表 1).

表 1　不同处理浒苔的最大光化学效率(F_v/F_m)、有效光化学效率(F_v'/F_m')和相对电子传递速率(rETR)与光强参数

Table 1　The maximal (F_v/F_m) and effective (F_v'/F_m') photochemical efficiency, fitted parameters of relative electron transport rates (rETR) and light intensity indices of *Ulva prolifera* under different treatments

处理 Treatment	光强 Light intensity	F_v/F_m	F_v'/F_m'	E_k	α	$rETR_{max}$
CK	HL	0.66±0.07Aa	0.30±0.03Aa	224.27±46.14Aa	0.16±0.02Aa	35.24±4.35Aa
	LL	0.65±0.03Aa	0.46±0.02Ba	252.07±28.16Aa	0.18±0.01Aa	45.35±4.46Ba
SA	HL	0.61±0.06Aa	0.27±0.05Aab	222.63±33.09Aa	0.15±0.02Aab	33.71±9.42Aab
	LL	0.72±0.01Bb	0.54±0.07Ba	225.74±22.76Aa	0.22±0.02Bb	49.57±8.99Aa
UV	HL	0.39±0.05Ab	0.14±0.04Ac	245.16±39.58Aa	0.08±0.02Ac	19.45±8.64Ab
	LL	0.26±0.05Bc	0.15±0.03Ab	343.42±41.80Bb	0.05±0.01Ac	17.86±2.86Ab
UV+SA	HL	0.56±0.05Aa	0.21±0.02Abc	238.79±54.62Aa	0.12±0.008Ab	28.12±4.47Aab
	LL	0.63±0.07Aa	0.44±0.02Ba	339.0±30.24Ab	0.14±0.04Aa	46.56±9.06Ba

HL：160 μmol · m^{-2} · s^{-1}；LL：70 μmol · m^{-2} · s^{-1}. 不同大写字母表示同一处理在不同光照条件下差异显著，不同小写字母表示同一光照条件下不同处理间差异显著($P<0.05$) Different capital letters indicated significant difference between high and low lights at the same treatment, and different small letters indicated significant difference among different treatments at the same light.下同 The same below. E_k：初始光饱和点 The initial light saturation point；$rETR_{max}$：最大相对电子传递速率 The maximal rate of rETR；α：表观光合效率 The apparent photosynthetic efficiency.

2.3 不同光照条件下 SA 和 UV 对浒苔光合放氧能力的影响

从图 2 可以看出,高光条件会促进浒苔光合放氧速率,同时外源 SA 的加入也起到了促进作用,UV 显著降低了浒苔光合放氧速率,且在 UV+SA 中该抑制作用加剧.

不同光照条件和 SA 对浒苔 R_d/P_g 的影响不显著,但 UV 和 UV+SA 中,低光条件下的 R_d/P_g 要高于高光条件(表 2).

2.4 不同光照条件下 SA 和 UV 对浒苔超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响

从图 3 可以看出,在高光条件下,SA 和 UV 提高了浒苔 SOD 的活性,且 SOD 活性在 UV+SA 条件下最高;在低光条件下,UV 和 UV+SA 则降低了浒苔 SOD 的活性.在 UV 和 UV+SA 中,与低光相比,高光显著提高了浒苔 SOD 活性,增幅分别为 47.0%和 42.4%.

2.5 不同光照条件下 SA 和 UV 对浒苔可溶性糖、可溶性蛋白含量的影响

从图 4 可以看出,在 CK 和 SA 处理组中,高低光及外源 SA 对浒苔可溶性糖含量影响不显著,但在高光条件下,与 UV 相比,UV+SA 会显著提高浒苔可溶性糖含量,增幅为 61.6%;而且在 UV+SA 中,相比于低光,高光条件更能促进可溶性糖含量的积累,增幅为 70.2%;在高光条件下,UV、SA 及 UV+SA 均会提高浒苔可溶性蛋白含量,而低光条件下 UV 和 SA 会降低浒苔可溶性蛋白含量,UV+SA 中浒苔可溶性蛋白含量与 CK 基本持平.在 CK 组中,低光条件下浒苔可溶性蛋白含量是高光条件下的 10 倍.

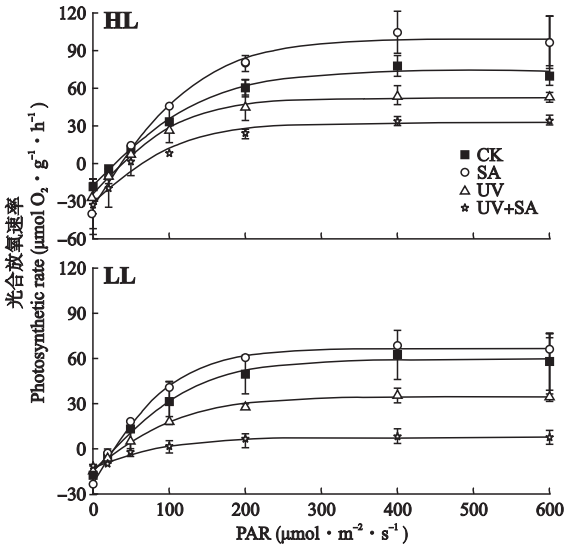

图 2 不同处理浒苔的光合放氧速率

Fig.2 Photosynthetic rate of oxygen of *Ulva prolifera* under different treatments.

表 2 不同处理浒苔的暗呼吸(R_d)和总光合放氧速率(P_g)的比值(R_d/P_g)

Table 2 Ratio (R_d/P_g) between the respiration (R_d) and total photosynthetic rate (P_g) of *Ulva prolifera* under different treatments

处理 Treatment	光强 Light intensity	
	HL	LL
CK	0.27±0.03Aa	0.46±0.07Ba
SA	0.35±0.07Aab	0.45±0.10Aa
UV	0.47±0.05Ab	1.15±0.31Bb
UV+SA	0.33±0.05Aa	0.56±0.03Ba

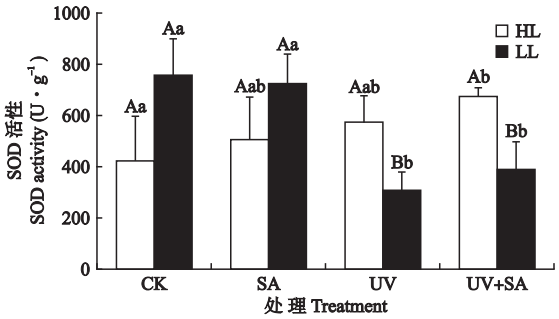

图 3 不同处理浒苔超的氧化物歧化酶活性

Fig.3 SOD activity of *Ulva prolifera* under different treatments.

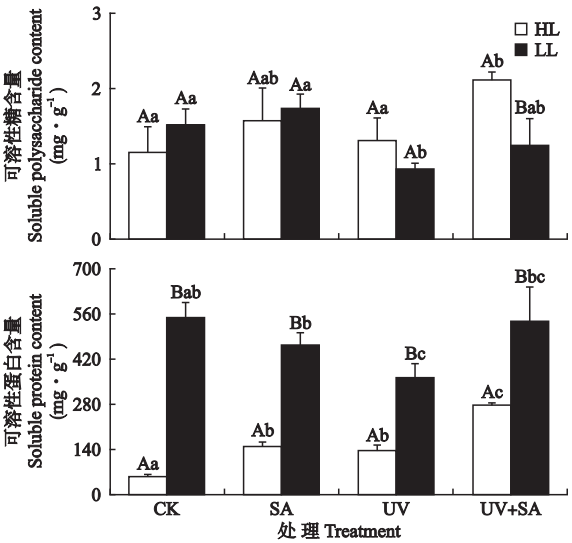

图 4 不同处理浒苔可溶性糖和可溶性蛋白含量

Fig.4 Contents of soluble polysaccharide and soluble protein of *Ulva prolifera* under different treatments

3 讨 论

3.1 光照强度和 SA 对浒苔生理的影响

光照强度是植物进行光合作用的重要因素,在高光和低光条件下,浒苔生理变化显著,高光下浒苔相对生长速率显著高于低光(图 1),并且在高光下具有较高的光合放氧能力(图 2)和较低的 R_d/P_g(表 2),与低光相比,高光下浒苔 Chl a 含量较低.林

贞贤等[22]研究发现，随着光照强度增加，龙须菜中 Chl a 含量减少.姜宏波等[23]研究结果也显示，光照强度对鼠尾藻(*Sargassum thunbergii*)的生长和 Chl a 含量影响较为显著，在 25 ℃条件下，光强增强，其相对生长速率随之增强，Chl a 含量随之下降.而 SA 作为一种植物激素，加入 SA 会显著提高浒苔 Chl a 含量(图 1)，可能是由于 SA 会缓解叶绿素降解，能够有效保护叶绿体结构，从而促进 Chl a 含量的积累.

可溶性蛋白和可溶性糖是植物细胞感应外界环境变化的指标，在植物光保护机制中有捕获光能的重要作用.低光显著提高了浒苔可溶性蛋白含量(图 4)，这与 Chl a 含量的变化是相似的，有利于光能的吸收和利用.而本研究结果显示，浒苔可溶性糖含量变化不显著(图 4)，主要由于可溶性糖含量变化与细胞内外渗透调节有关，是细胞进行渗透调节的重要物质[24]，但是本试验处理时间较短，光照强度和 SA 对浒苔可溶性糖含量影响较小，所以没有引起可溶性糖含量显著变化.

3.2　UV 对浒苔生理的影响

UV 会显著抑制大型海藻的生长[3-4]，在本研究中也得到了进一步证实，UV 增加会抑制藻体光合作用，改变抗氧化机制，破坏光合系统，造成 PSⅡ中 D_1 蛋白失活，或许是由于 UV 对活性位点中氨基酸残基、芳香族氨基酸或二硫键造成损伤，引起蛋白质或酶失活，加剧了 PSⅡ中 D_1 蛋白的损伤程度，导致光化学效率下降[25].

在植物正常生理条件下，其细胞内氧自由基的产生与清除处于动态平衡；当环境中存在一定胁迫时，会产生活性氧(ROS)物质破坏生物膜[26]，而 SOD 是清除氧自由基的关键酶之一，能够催化生物体内的超氧阴离子自由基($O_2^{\cdot-}$)，发生歧化反应，生成 O_2 和 H_2O_2.此时藻类抗氧化系统活性提高，抗逆性增强[27].本研究结果显示，与低光相比，高光下浒苔受到 UV 胁迫后，其 SOD 活性显著升高(图 3).高光下 UV 打破叶绿体内光合作用吸收光能和固定 CO_2 间的平衡，细胞内 ROS 增多，为维持系统平衡，其细胞内 SOD 活性升高.这与 Shiu 等[28]对裂片石莼(*Ulva fasciata*)的研究结果相似，即在一定范围内，UV 的增加促进细胞产生更多的 ROS，导致其 SOD 活性增加.

3.3　SA 对浒苔抵抗 UV 胁迫的影响

UV 抑制色素的重新合成和更新速度，对色素分子具有一定的损伤作用[29]，本试验结果显示，UV 显著降低浒苔 Chl a 含量，但 SA 的加入缓解了 UV 对浒苔的胁迫作用，其 Chl a 含量显著提高(图 1).范皖苏[30]对菊花江蓠(*Gracilaria lichevoides*)的研究结果也表明，添加 0.5 mmol · L^{-1} SA 会提高低温胁迫下菊花江蓠的 Chl a 含量，提高藻类抗逆性.

SA 会有效缓解 UV 对浒苔光化学效率和最大相对电子传递速率的胁迫效应，降低其最大相对电子传递速率($rETR_{max}$)(表 1).交替呼吸及其末端氧化酶(AOX)对 SA 有较强响应，会影响光合电子的传递，而在高光强下会抑制 AOX 途径，导致 PSⅡ受体侧过度还原，从而损伤了 PSⅡ供体侧的电子传递，光合电子受体大量减少，AOX 途径受抑的同时，其光化学效率也会有一定程度的降低[31].而 SA 在一定程度上缓解了 UV 对 AOX 途径的抑制作用[32].

此外，UV 存在时，UV+SA 会增加高光下浒苔的可溶性糖含量(图 4).可溶性糖对植物组织的渗透势起到调节作用，可以维持细胞膜完整性.丁聪聪等[33]对小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)的研究显示，SA 会增加高温胁迫下可溶性糖含量，维持机体正常代谢，通过调节渗透调节物质改变质膜透性，维持细胞渗透压，从而对细胞产生保护作用，提高抗逆性.本研究中也发现，在 UV 存在的条件下，外源 SA 的加入在一定程度上提高了浒苔的可溶性糖含量和抗 UV 胁迫的能力.

本文结果表明，低光条件下 SA 促进了浒苔生长，而高光条件下 SA 则显著提高了浒苔 Chl a 含量、呼吸速率、光合放氧速率、可溶性糖和可溶性蛋白含量.在高光和低光条件下，UV 均会抑制浒苔生长，降低其叶绿素 a 含量、叶绿素荧光效率、光合放氧速率，但 SA 在一定程度上缓解 UV 的胁迫效应，能够提高浒苔的抗胁迫能力.

参考文献

[1] Madronich S, McKenzie RL, Björn LO, *et al*. Changes in biologically active ultraviolet radiation reaching the earth's surface. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 1998, **46**: 5-19

[2] Andrady AL, Aucamp PJ, Austin A, *et al*. Environmental effects of ozone depletion and its interactions with climate change: 2014 assessment. Executive summary. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2015, **14**: 14-18

[3] Gao KS, Xu JT. Effects of solar UV radiation on diurnal photosynthetic performance and growth of *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta). *European Journal of Phycology*, 2008, **43**: 297-307

[4] Gao KS, Zheng Y. Combined effects of ocean acidifica-

tion and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sessilis* (Rhodophyta). *Global Change Biology*, 2010, **16**: 2388-2398

[5] Altamirano M, Flores-Moya A, Figueroa FL. Long-term effects of natural sunlight under carious ultraviolet radiation conditions on growth and photosynthesis of intertidal *Ulva rigida* (Chlorophyceae) cultivated *in situ*. *Botanica Marina*, 2000, **43**: 119-126

[6] Milchler T, Aguilera J, Hanelt D, *et al*. Long-term effects of ultraviolet radiation on growth and photosynthetic performance of polar and cold-temperature macroalgae. *Marine Biology*, 2002, **140**: 1117-1127

[7] Gao G (高 光), Wu H-Y (吴红艳), Gao K-S (高坤山), *et al*. Effects of solar ultraviolet radiation on growth and photosynthesis of *Hizikia fusiformis*. *Acta Hydrobiologica Sinica* (水生生物学报), 2009, **33**(2): 284-288 (in Chinese)

[8] Li X-S (李信书), He P-M (何培民), Feng Z-H (冯子慧), *et al*. The influence of UV radiation on the zoospores of the green tide macroalga (*Ulva prolifera*). *Journal of Fisheries of China* (水产学报), 2010, **34**(12): 1860-1868 (in Chinese)

[9] Hoffman JR, Hansen LJ, Klinger T. Interactions between UV radiation and temperature limit inferences from single-factor experiments. *Journal of Phycology*, 2003, **39**: 268-272

[10] Han H-B (韩红宾), Wei Z-L (韦章良), Huo Y-Z (霍元子), *et al*. Effects of temperature and light intensity on the release and germination of *Ulva prolifera* spores/gamete. *Marine Fisheries* (海洋渔业), 2015, **37**(6): 517-523 (in Chinese)

[11] Sun Y (孙 艳), Xu W-J (徐伟君), Fan A-L (范爱丽), *et al*. Effects of salicylic acid on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle in cucumber leaves under high temperature and strong light. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(3): 399-402 (in Chinese)

[12] Zhu Z-B (朱招波), Sun X (孙 雪), Xu N-J (徐年军), *et al*. Effects of salicylic acid on the resistance of *Gracilaria/Gracilariopsis lemaneiformis* to high temperature. *Journal of Fisheries of China* (水产学报), 2012, **36**(8): 1304-1312 (in Chinese)

[13] Wang G (王 刚). Study on the Photodegradation of Salicylic Acid in Water. Master Thesis. Henan: Henan Normal University, 2012 (in Chinese)

[14] Guillard RR, Ryther JH. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Canadian Journal of Microbiology*, 1962, **8**: 229-39

[15] Wang D (王 东), Li Y-H (李亚鹤), Xu N-J (徐年军), *et al*. Combined effects of 24-epibrassinolide and salinity on the growth and physiological performance of *Ulva prolifera*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(3): 946-952 (in Chinese)

[16] Zhao XY, Tang XX, Zhang HX, *et al*. Photosynthetic adaptation strategy of *Ulva prolifera* floating on the sea surface to environmental changes. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2016, **107**: 116-125

[17] Fan M-H (范美华), Sun X (孙 雪), Wang R-X (王日昕), *et al*. Gene cloning and expression analysis of MnSOD and CAT from *Ulva prolifera*. *Journal of Fisheries of China* (水产学报), 2014, **38**(12): 1976-1984 (in Chinese)

[18] Wellburn AR. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, 1994, **144**: 307-313

[19] Webb WL, Newton M, Starr D. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*. *Oecologia*, 1974, **17**: 281-291

[20] Bashir ZI, Bortolotto ZA, Davies CH, *et al*. Induction of LTP in the hippocampus needs synaptic activation of glutamate metabotropic receptors. *Nature*, 1993, **363**: 347-350

[21] Li H-S (李合生). Principle and Technique of Plant Physiological and Biochemical Experiments. Beijing: Higher Education Press, 2000 (in Chinese)

[22] Lin Z-X (林贞贤), Gong X-Z (宫相忠), Li D-P (李大鹏). Effects of light and the stress of nutrients deficiency on the growth and levels of chemical constituents of *Gracilaria lemaneiformis*. *Marine Sciences* (海洋科学), 2007, **31**(11): 22-26 (in Chinese)

[23] Jiang H-B (姜宏波), Tian X-L (田相利), Dong S-L (董双林), *et al*. Effects of temperature and light intensity on the growth and biochemical composition of *Sargassum thunbergii*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(1): 185-189 (in Chinese)

[24] Heuer B. Influence of exogenous application of proline and glycinebetaine on growth of salt-stressed tomato plants. *Plant Science*, 2003, **165**: 693-699

[25] Guan W-C (关万春), Gao K-S (高坤山). Impacts of solar UV radiation on the photochemical efficiency of two microalga. *Acta Hydrobiologica Sinica* (水生生物学报), 2007, **31**(4): 594-599 (in Chinese)

[26] Liu J-X (刘建新), Hu H-B (胡浩斌), Zhao G-L (赵国林). The relationship between the release of ethylene and the concentration of polyamines and the accumulation of reactive oxygen in *Peganum multisectum* Bobr leaves under drought stress. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(4): 1579-1585 (in Chinese)

[27] Zhang R-F (张容芳), Tang D-S (唐东山), Liu F (刘 飞). Algae antioxidant system and its influence on stress. *Environmental Science and Management* (环境科学与管理), 2011, **36**(12): 21-25 (in Chinese)

[28] Shiu CT, Lee TM. Ultraviolet-B induced oxidative stress

and responses of the ascorbate-glutathione cycle in a marine macroalga *Ulva fasciata*. *Journal of Experimental Botany*, 2005, **56**: 2851-2865

[29] Buma A, Zemmelink HJ, Sjollema K, *et al*. UVB radiation modifies protein and photosynthetic pigment content, volume and ultrastructure of marine diatoms. *Marine Ecology Progress*, 1996, **142**: 47-54

[30] Fan W-S (范皖苏). Primary Study on the Environmental Adaptability of *Gracilaria lichevoides* and the Conservative Technique of Its Vegetation in Low Temperature. Master Thesis. Suzhou: Suzhou University, 2011 (in Chinese)

[31] Zhang LT, Gao HY, Zhang ZS, *et al*. Multiple effects of inhibition of mitochondrial alternative oxidase pathway on photosynthetic apparatus in *Rumex* K-1 leaves. *Biologia Plantarum*, 2012, **56**: 365-368

[32] Lei T, Feng H, Sun X, *et al*. The alternative pathway in cucumber seedlings under low temperature stress was enhanced by salicylic acid. *Plant Growth Regulation*, 2010, **60**: 35-42

[33] Ding C-C (丁聪聪), Xu N-J (徐年军), Zhang L (张琳), *et al*. Effects of salicylic acid on growth and stress-related genes of *Chlorella pyrenoidosa*. *Oceanologia et Limnologia Sinica* (海洋与湖沼), 2015, **46**(6): 1451-1460 (in Chinese)

作者简介　卓品利,女,1992 年生,硕士研究生. 主要从事藻类生理生化研究. E-mail: zhuopinli1@163.com

责任编辑　肖　红

卓品利, 钟佳丽, 王东, 等. 不同光照条件下外源水杨酸对浒苔响应紫外辐射胁迫的影响. 应用生态学报, 2017, **28**(6): 1977-1983

Zhuo P-L, Zhong J-L, Wang D, *et al*. Effect of exogenous salicylic acid and ultraviolet radiation on *Ulva prolifera* under different light conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(6): 1977-1983 (in Chinese)