

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

杨雨玲¹, 李 伟^{2,3}, 陈伟洲¹, 徐军田^{2,4*}

(1. 汕头大学海洋生物研究所, 广东 汕头 515063;

2. 厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 福建 厦门 361005;

3. 黄山学院生命与环境科学学院, 安徽 黄山 245041;

4. 淮海工学院海洋学院, 江苏 连云港 222005)

摘要: 为了探索大型海藻生活史丝状体阶段对于海洋酸化与紫外辐射的响应, 实验选取经济海藻坛紫菜的自由丝状体作为实验材料。实验设置两个 CO₂ 浓度, 正常 CO₂ 浓度(390 ppmv)和高 CO₂ 浓度(1 000 ppmv); 3 种辐射处理, PAR 处理(仅接受可见光)、PA 处理(滤除 UV-B)、PAB 处理(全波长辐射)。研究结果表明, 高 CO₂ 显著提高了坛紫菜自由丝状体的生长速率, 但高 CO₂ 处理下坛紫菜自由丝状体中藻红蛋白、藻蓝蛋白、叶绿素 a、类胡萝卜素及紫外吸收物质 UVACs 分别降低了 7.3%、9.3%、19.8%、16.5% 和 18.7%。高 CO₂ 处理的坛紫菜自由丝状体最大光合效率 F_v/F_m , 光能利用效率(α)及最大相对电子传递速率($rETR_{max}$)都显著高于正常 CO₂ 处理。太阳模拟器下处理的坛紫菜自由丝状体, PAR 与 PA 处理下的抑制率, 正常 CO₂ 与高 CO₂ 处理间无显著差异, 然而在 PAB 处理下, 高 CO₂ 处理的抑制率要高于正常 CO₂ 处理, 这可能与其体内紫外吸收物质含量下降有关。PAR 处理下的抑制率, 无论是在正常 CO₂ 还是在高 CO₂ 处理下, 都显著低于 PA 及 PAB 处理, 而 PA 与 PAB 之间无显著差异。在未来海洋持续酸化的背景下, UV 辐射的增加将会影响到坛紫菜自由丝状体的光合生理及生长。

关键词: CO₂; 紫外辐射; 坛紫菜丝状体; 生长; 光合特性

中图分类号: S 917.3

文献标志码: A

由于人类活动导致的大气 CO₂ 浓度升高, 致使海洋吸收的 CO₂ 逐年增加, 从而引起海水碳酸盐发生变化, 即海洋酸化^[1]。海洋酸化, 钙化生物将受到潜在影响, 因酸化导致海水碳酸钙饱和度降低, 会直接影响到钙化生物的钙化。目前研究的热点多为海洋钙化生物, 如颗石藻^[2]、珊瑚藻^[3]等钙化藻类, 桡足类甲壳动物^[4], 然而对于定生于近岸海域的大型海藻如何响应海洋酸化的相关研究还很少, 尤其是它们的生活史的丝状体阶段^[5]。近期研究表明, 海洋酸化不仅发生在远洋海域, 近岸水体同样也会发生酸化, 而且由于富营养化导致的呼吸作用的增加将进一步地增加

近岸水体对酸化的敏感性^[6-7]。

在自然界中, 大型海藻定期暴露于高紫外辐射的环境中, 有关大型海藻对 UV 辐射的响应得到了一定的研究^[8-9], 但很少涉及大型海藻生活史的早期阶段^[10]。研究表明大型海藻的早期阶段会对紫外辐射更为敏感, 而在未来海洋酸化的大背景下, 长期适应了高 CO₂ 的大型海藻对紫外辐射的响应又将会呈现一个怎样的变化模式, 尤其是对经济大型海藻的研究具有重要的生态和社会意义。

选取我国重要的海藻栽培种类坛紫菜 (*Pyropia haitanensis*) 的自由丝状体为研究对象, 探讨长期在海洋酸化条件下的坛紫菜自由丝状体发

收稿日期: 2012-09-15 修回日期: 2013-04-21

资助项目: 国家自然科学基金项目(41106093); 广东省科技计划项目(2010B060200010, 2010B020201015); 广东省汕头市科技计划项目(2010-126, 2011-161)

通信作者: 徐军田, E-mail: xjtlx@126.com

育阶段的光合生理变化,并且研究这种条件下生长的丝状体对紫外辐射变化的响应,这将对今后坛紫菜的栽培生产实践具有一定的理论指导意义。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

坛紫菜的自由丝状体来源于采集成熟藻体放散果孢子后进行室内培养获得,保存于汕头大学海洋生物研究所海藻实验室。

1.2 实验方法

CO₂ 浓度控制及培养条件 培养期间通过 CO₂ 光照培养箱 (HP1000G-D, 武汉华瑞) 设置两个 CO₂ 浓度梯度,分别是现在大气中正常的 CO₂ 浓度 (LC:390 ppmv) 和根据 A1F1 预测在 21 世纪末所达到的 CO₂ 浓度 (HC:1 000 ppmv)^[11]。每个处理设 3 个重复,24 h 通气培养,通气流速约 300 mL/min,培养期间培养箱内温度设定为 20 °C,光照强度为 70 μmol/(m²·s),光周期为 12 h:12 h,用 Aquil 培养基加富的灭菌自然海水 (盐度 35) 培养^[12],每 24 小时更换一次培养基,培养 10 d 后进行实验。

pH 及碳酸盐系统的测定 在 10 d 的培养过程中选取 1 d 测定高 CO₂ 和正常 CO₂ 藻体培养介质中的 pH 及培养箱中的 pCO₂ 含量。pH 使用 Mettler Toledo DL15 Titrator (Sweden) pH 计进行测定,测定之前使用 NBS (National Bureau of Standards) 缓冲液进行校正。碳酸盐系统的计算使用 CO₂ SYS 软件,在已知盐度、磷酸盐、硅酸盐浓度下使用 pH 及 pCO₂ 两个参数进行计算,其中平衡常数 K₁ 和 K₂ 参照 Roy 等^[13],K_B 参照 Dickson^[14]。

生长速率的测定 相对生长速率 (RGR) 根据下面的公式求得: $RGR = 100 \times (\ln N_t - \ln N_0) / t$ 其中 N_t 为第 t 天的鲜重, N_0 为初始鲜重。

色素及紫外吸收物质 (UVACs) 的测定 取大约 0.02 g 藻体置于 3 mL 的甲醇中,放入 4 °C 冰箱过夜,第 2 天取出用分光光度计测定提取液全波段的吸光值。叶绿素 a 的含量根据 Porra^[15] 公式计算,类胡萝卜素的含量根据 Parsons 等^[16] 公式计算。UVACs 的含量则是参照 Helbling 公式计算^[17],根据 UVACs 吸收峰的峰高与藻体鲜重的比值来相对表示 UVACs 的含量。

叶绿素 a (μg/mL) = $16.29 \times (A_{665} - A_{750}) - 8.54 \times (A_{652} - A_{750})$

类胡萝卜素 (μg/mL) = $7.6 \times [(A_{480} - A_{750}) - 1.49 \times (A_{510} - A_{750})]$

藻红藻蓝蛋白含量的测定根据以下步骤:取每种处理的藻体约为 0.1 g,在研钵内加入一定量的石英砂和少量 pH 为 6.8 的磷酸缓冲液,将藻体研磨至匀浆,加约 8 mL 的磷酸缓冲液 4 °C 下 10 000 r/min 离心 10 min,取上清液,最后用分光光度计测定 A₄₅₅、A₅₆₄、A₅₉₂、A₆₁₈ 和 A₆₄₅ 值。藻胆蛋白的含量参照 Beer 等^[18] 的公式计算,公式如下:

PE = $[(A_{564} - A_{592}) - (A_{455} - A_{592}) \times 0.2] \times 0.12$

PC = $[(A_{618} - A_{645}) - (A_{592} - A_{645}) \times 0.51] \times 0.15$

叶绿素荧光参数测定 叶绿素荧光诱导曲线在藻体暗适应 15 min 后通过氙灯脉冲调制荧光仪 (XE-PAM, Walz, 德国) 测定,低光下的光诱导曲线光化光强度设定为 76 μmol/(m²·s) (培养光强水平),高光下的光诱导曲线光化光强度设定为 533 μmol/(m²·s) (约为饱和光强水平),饱和脉冲光强为 5 000 μmol/(m²·s),饱和脉冲持续时间设定为 0.8 s,每一组诱导曲线大约持续 250 s。暗适应后藻体诱导曲线的测定过程:首先在测量光下即时荧光稳定后给予一个饱和脉冲,测定出两种 CO₂ 水平下的最大荧光值 F_m ,然后在有光化光背景下每隔 10 s 给予一个饱和脉冲,测出光适应下的最大荧光值 F'_m 。

快速光响应曲线 (RLC) 的测定则是使用 8 个光强梯度 (226, 337, 533, 781, 1 077, 1 593, 2 130, 2 854 μmol/(m²·s)) 的光化光,每个光强处理时长设定为 10 s。非光化学淬灭 (NPQ) 通过以下公式计算:

$$NPQ = (F_m - F'_m) / F'_m$$

式中, F_m 代表暗适应后的最大叶绿素荧光,而 F'_m 则为在预设的光化光背景下的最大叶绿素荧光。相对电子传递速率 (rETR) 通过以下的公式计算:

$rETR = yield \times 0.5 \times PFD$ (photon flux density)

式中, $yield$ 代表光系统 II 的有效光化学效率,系数 0.5 代表光系统 II 吸收的光量子占总量的 50%,PFD 代表光化光的强度 [μmol/(m²·s)]。

快速光响应曲线根据 Webb 等^[19] 进行拟合,公式如下:

$$y = rETR_{max} \times (1 - e^{-\alpha x / rETR_{max}}), I_k = rETR_{max} / \alpha$$

式中, y 代表 rETR, x 代表光强,rETR_{max} 代表最大

相对电子传递速率, α 代表光能利用效率, I_k 代表饱和光强。

紫外辐射处理 将正常 CO_2 和高 CO_2 下培养的藻体装入石英管(透 UVR), 对应加入正常 CO_2 和高 CO_2 处理过的培养基。每个 CO_2 水平下的藻体分别进行 3 种辐射处理: (1) PAR 处理 (400 ~ 700 nm), 石英管外包裹一层 Ultraphan395 滤膜 (UV Opak, Digefra, 德国慕尼黑), 该膜可以滤掉紫外线 A (UV-A, 320 ~ 400 nm) 和紫外线 B (UV-B, 280 ~ 315 nm) 使藻体只接受可见光处理; (2) PA 处理 (320 ~ 700 nm), 石英管外包裹一层 Folex320 滤膜 (Montagefolie, No. 10155099, Folex, 德国德赖艾希生产), 该膜可以滤掉 UV-B, 使藻体只接受可见光及 UV-A 处理; (3) PAB 处理 (280 ~ 700 nm), 石英管外包裹一层 Ultraphan 295 滤膜 (UVOpak, Digefra, 德国慕尼黑生产), 该膜可以使藻体接受全波段的辐射即可见光、UV-A

和 UV-B。每种辐射处理下 3 个重复。整个辐射处理在人工光源太阳模拟器下进行, PAR 的强度为 87 W/m^2 , UV-A 的强度为 24.5 W/m^2 , UV-B 的强度为 1.44 W/m^2 。

数据统计分析 数据处理使用 Origin 7.0 软件, 显著性分析使用 (One-Way ANOVA, Turkey), 显著性水平 P 设置为 0.05。

2 结果与分析

2.1 不同 CO_2 浓度水平下的碳酸盐系统

正常 CO_2 (LC: 390 ppmv) 和高 CO_2 (HC: 1 000 ppmv) 处理下的藻体培养介质的碳酸盐系统有显著性差异, HC 处理下的 pH 比 LC 显著低 0.37 个单位, 总无机碳 (TC)、游离 CO_2 以及 HCO_3^- 分别增加了 4.96%、158.89% 和 10.45% ($P < 0.05$), CO_3^{2-} 浓度降低了 52.88% ($P < 0.05$), 而总碱度 (TA) 没有发生显著改变 ($P > 0.05$) (表 1)。

表 1 不同 CO_2 浓度水平下的碳酸盐系统
Tab. 1 Carbonate system in different CO_2 concentration

	pH	pCO ₂ / (ppmv)	TA / ($\mu\text{mol/kg}$)	TC / ($\mu\text{mol/kg}$)	CO ₂ / ($\mu\text{mol/kg}$)	HCO ₃ ⁻ / ($\mu\text{mol/kg}$)	CO ₃ ²⁻ / ($\mu\text{mol/kg}$)
LC	8.19 ± 0.01 ^a	390.0 ± 5.0 ^a	2 339.8 ± 34.6 ^a	2 045.3 ± 25.3 ^a	12.6 ± 0.2 ^a	1 826.0 ± 18.3 ^a	206.8 ± 6.9 ^a
HC	7.82 ± 0.01 ^b	1 009.7 ± 9.0 ^b	2 264.7 ± 40.0 ^a	2 146.7 ± 35.1 ^b	32.6 ± 0.3 ^b	2 016.7 ± 31.6 ^b	97.4 ± 3.7 ^b

注: 在两个 CO_2 浓度 (LC: 390 ppmv 和 HC: 1 000 ppmv) 下培养的坛紫菜丝状体, 在更换培养基前碳酸盐系统各参数 (pH, pCO₂, TA, TC, CO₂, HCO₃⁻ 和 CO₃²⁻) 的变化。根据已知的 pH 和 pCO₂, 代入 CO₂ SYS 软件中计算出其它碳酸盐系统参数, 数值为平均值 ± 标准差, 不同字母表示两个处理之间有显著性差异, $n = 3$ 。

Notes: Carbonate system of conchocelis of *P. haitanensis* cultured in LC (390 ppmv) and HC (1 000 ppmv) condition. The carbonate system were calculated according to known value of pH and pCO₂ using CO₂SYS software, values were represented as means ± SD, different letters indicate significant difference between treatments, $n = 3$.

2.2 不同 CO_2 浓度水平下的生长速率

坛紫菜丝状体在酸化培养下生长速率相对于正常 CO_2 处理组, 显著增加 113.69% ($P < 0.05$) (图 1)。

2.3 不同 CO_2 浓度水平下的色素含量

高 CO_2 处理下坛紫菜丝状体的色素含量显著下降, 其中叶绿素 a (Chl. a), 类胡萝卜素 (carotenoid) 以及紫外吸收物质 (UVACs) 分别下降了 19.8%、16.45% 和 18.7% ($P < 0.05$) (图 2)。

酸化条件下培养的坛紫菜丝状体的藻红及藻蓝蛋白相对于正常培养组分别降低了 7.26% ($P < 0.05$) 和 9.19% ($P < 0.05$) (图 3)。

2.4 不同 CO_2 浓度水平下的诱导曲线、yield 及 NPQ

图 4 为在低光化光和高光化光下测定诱导曲

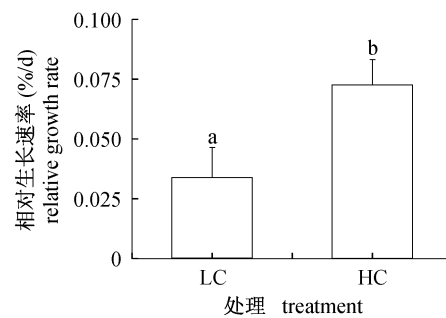


图 1 不同 CO_2 浓度水平下的生长速率

在两个 CO_2 浓度 (LC: 390 ppmv; HC: 1 000 ppmv) 下培养的坛紫菜丝状体的相对生长速率。竖线代表标准偏差, 不同字母表示不同处理之间有显著性差异, $n = 3$ 。

Fig. 1 Relative growth rate in different CO_2 concentration

The relative growth rate of conchocelis of *P. haitanensis* cultured in LC (390 ppmv) and HC (1 000 ppmv) condition, values were represented as means ± SD, different letters indicate significant difference between treatments, $n = 3$.

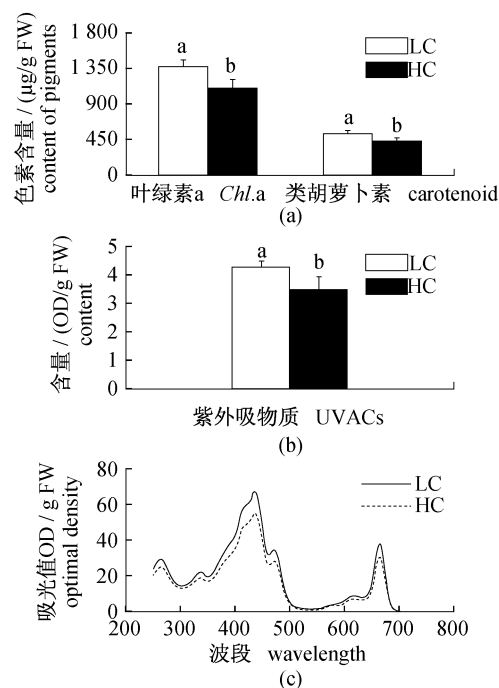


图2 不同 CO_2 浓度下的色素含量

在两个 CO_2 浓度 (LC:390 ppmv; HC:1 000 ppmv) 下培养的坛紫菜丝状体的色素含量变化, (a) 叶绿素 a 和类胡萝卜素, (b) 紫外吸收物质 UVACs, (c) 标准化到单位重量的甲醇提取液全波段的扫描曲线 (250 ~ 750 nm)。竖线代表标准偏差, 不同字母表示两个处理之间有显著性差异, $n=3$ 。

Fig.2 Content of pigments in different CO_2 concentration

(a) Chl. a and carotenoid, (b) UVACs and (c) absorptivity of the methanol extracts (250 - 750 nm) from conchocelis of *P. haitanensis* cultured in LC (390 ppmv) and HC (1 000 ppmv) condition, values were represented as means \pm SD, different letters indicate significant difference among treatments, $n=3$.

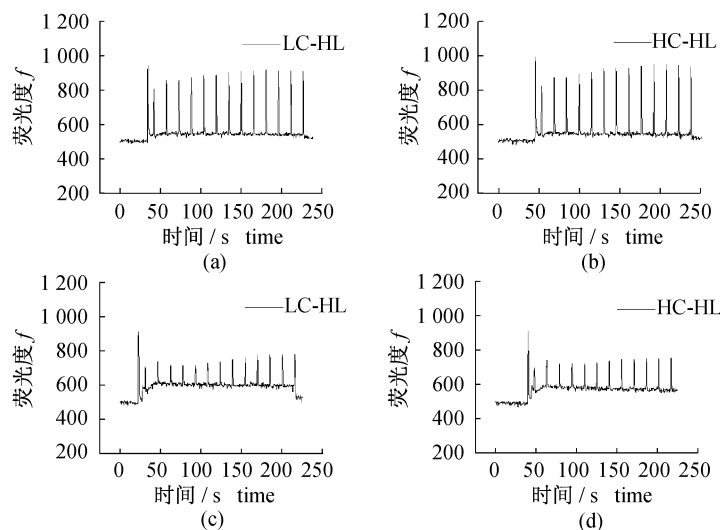


图4 不同 CO_2 浓度下的诱导曲线

在两个 CO_2 浓度 (LC:390 ppmv; HC:1 000 ppmv) 下培养的坛紫菜丝状体在两种光强下的叶绿素荧光诱导曲线, (a) (b) 光化光强度为 $76 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, (c) (d) 光化光强度为 $533 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

Fig.4 Induction curve in different CO_2 concentration

Induction curve of conchocelis of *P. haitanensis* cultured in LC (390 ppmv) and HC (1 000 ppmv) condition under (a) (b) low [$76 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] and (c) (d) high [$533 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] action light.

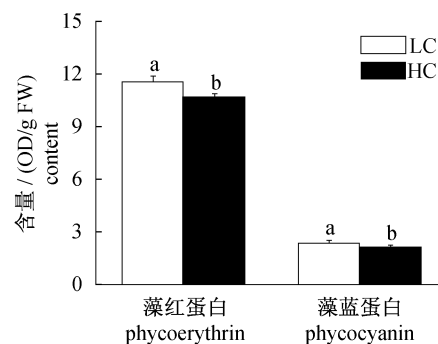


图3 不同 CO_2 浓度下的藻红蛋白和藻蓝蛋白含量

在两个 CO_2 浓度 (正常 CO_2 浓度, LC:390 ppmv; 高 CO_2 浓度, HC:1 000 ppmv) 下培养的坛紫菜丝状体的藻红 (PE)、藻蓝蛋白 (PC) 含量。竖线代表标准偏差, 不同字母表示不同处理之间有显著性差异, $n=3$ 。

Fig.3 Content of phycoerythrin and phycocyanin in different CO_2 concentration

The phycoerythrin (PE) and phycocyanin (PC) content of conchocelis of *P. haitanensis* cultured in LC (390 ppmv) and HC (1 000 ppmv) condition, values were represented as means \pm SD, different letters indicate significant difference between treatments, $n=3$.

线过程中叶绿素荧光强度的变化趋势, 根据图4中荧光值的变化计算出 yield 和 NPQ (图5)。在打开光化光后, 低光化光和高光化光下, 稳定后的 yield 及 NPQ 在两个 CO_2 浓度处理间均无显著性差异 (图5) ($P > 0.05$)。低光化光处理下, 稳定后的 yield 显著高于高光化光处理, 而 NPQ 则显著低于高光化光处理 (图5) ($P < 0.05$)。

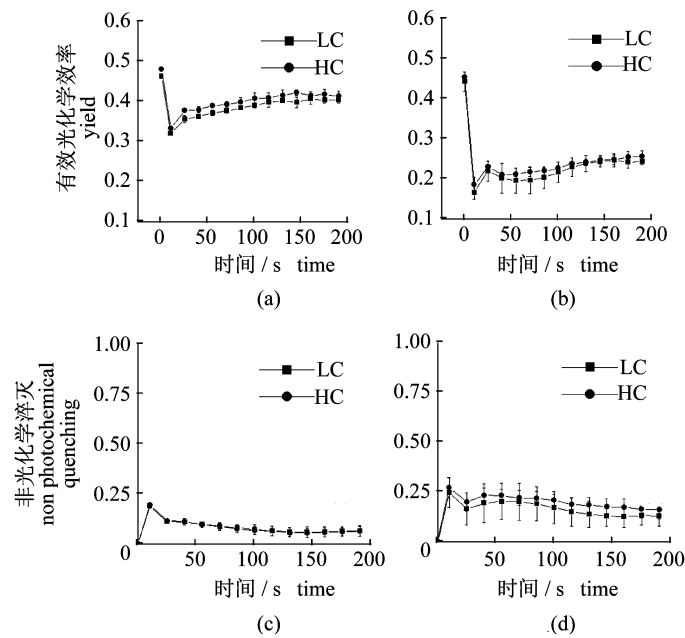


图5 不同 CO₂ 浓度下的光化学效率和非光化学淬灭

在两个 CO₂ 浓度(LC:390 ppmv; HC:1 000 ppmv)下培养的坛紫菜丝状体在两种光强下(a)(c)光化光强度为 76 μmol/(m²·s), (b)(d)光化光强度为 533 μmol/(m²·s)的 yield(a)(b)及 NPQ(c)(d)变化,竖线代表标准偏差,n=3。

Fig.5 Yield and NPQ in different CO₂ concentration

Changes of yield and NPQ of conchocelis of *P. haitanensis* cultured in LC(390 ppmv) and HC(1 000 ppmv) condition under(a)(b) low [76 μmol/(m²·s)] and(c)(d)high[533 μmol/(m²·s)] action light, values were represented as means ± SD, n=3.

2.5 不同 CO₂ 浓度水平下的相对电子传递速率 (rETR)

高 CO₂ 处理下的相对电子传递速率(rETR)显著高于正常 CO₂ 处理(图 6),根据图 6 计算出的最大相对电子传递速率(rETR_{max})及光能利用效率(α)在高 CO₂ 下增加 14.38% 和 6.67% (P<0.05),而饱和光强(I_k)在两 CO₂ 处理下无显著性差异(P>0.05)(表 2)。

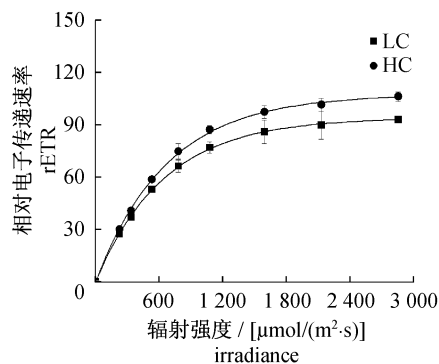


图6 不同 CO₂ 浓度水平下的相对电子传递速率

在两个 CO₂ 浓度(LC:390 ppmv; HC:1 000 ppmv)下培养的坛紫菜丝状体的快速光响应曲线。竖线代表标准偏差,n=3。

Fig.6 rETR in different CO₂ concentration

Rapid light curve of conchocelis of *P. haitanensis* cultured in LC (390 ppmv) and HC (1 000 ppmv) condition, values were represented as means ± SD, n=3.

表2 不同 CO₂ 浓度水下 rETR_{max}、α 和 I_k 的变化

Tab.2 Variation of rETR_{max}, α and I_k in different CO₂ concentration

	rETR _{max}	α	I _k
LC	94.04 ± 5.44 ^a	0.15 ± 0.00 ^a	645.59 ± 24.20 ^a
HC	107.56 ± 3.13 ^b	0.16 ± 0.01 ^b	674.95 ± 48.47 ^a

注:在两个 CO₂ 浓度(LC:390 ppmv; HC:1 000 ppmv)下培养的坛紫菜丝状体光响应曲线拟合参数,不同字母表示不同处理之间有显著性差异,数值为平均值 ± 标准差, n=3。

Notes: Maximum relative electron transport rate (rETR_{max}), light using efficiency (α) and saturation light (I_k) of conchocelis of *P. haitanensis* cultured in LC (390 ppmv) and HC (1 000 ppmv) condition that calculated according to the rapid light curve. Different letters indicate significant difference between treatments, values were represented as means ± SD, n=3.

2.6 不同 CO₂ 浓度水平下的坛紫菜丝状体对 UV 辐射的响应

在太阳模拟器下处理之前,经过暗适应的正常 CO₂ 和高 CO₂ 处理的坛紫菜丝状体的 yield 分别为(0.46 ± 0.01)和(0.49 ± 0.00),二者差异显著(P<0.05),经过 66 min 的辐射处理,P、PA 及 PAB 处理下,正常 CO₂ 和高 CO₂ 的 yield 分别降低至(0.32 ± 0.03)、(0.22 ± 0.04)、(0.21 ± 0.01)和(0.33 ± 0.01)、(0.26 ± 0.02)、(0.20 ± 0.00),两 CO₂ 处理间无显著性差异(P>0.05);

经过 118 min 的低光恢复,P、PA 及 PAB 处理下,正常 CO₂ 和高 CO₂ 的 yield 恢复到稳定值,分别为(0.42 ± 0.01)、(0.40 ± 0.01)、(0.40 ± 0.01)和(0.43 ± 0.02)、(0.44 ± 0.04)、(0.44 ± 0.02),除 PAB 处理后的恢复值高 CO₂ 高于正常 CO₂ 10% 外($P < 0.05$),P 及 PA 处理后两 CO₂ 处理的恢复值无显著性差异($P > 0.05$) (图 7-a, b)。

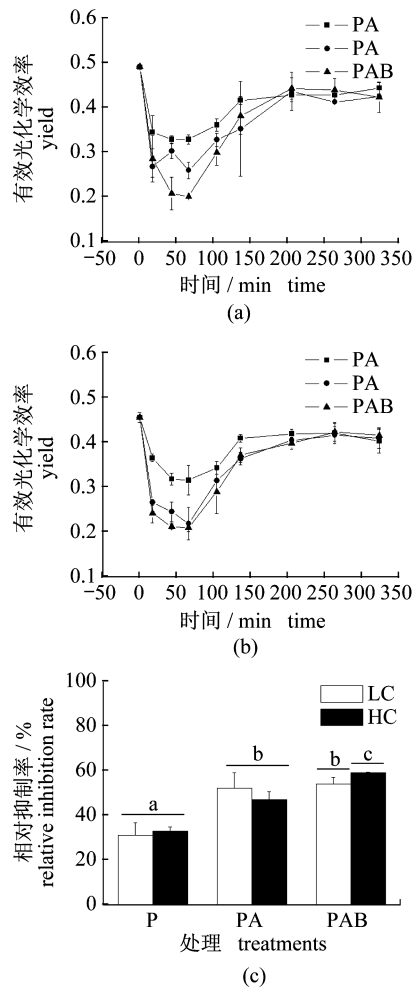


图 7 不同 CO₂ 浓度水平下的 yield 和相对抑制率
在两个 CO₂ 浓度 (LC:390 ppmv; HC:1 000 ppmv) 下培养的坛紫菜丝状体接受 3 种光 (P、PA、PAB) 处理 66 min, 然后低光下恢复 232 min 的 yield 变化图, (a) 正常 CO₂, (b) 高 CO₂, (c) 表示根据 (a) 和 (b) 计算出的 P、PA 及 PAB 下处理 66 min 的抑制率。竖线代表标准偏差, 不同字母表示不同处理之间有显著性差异, $n = 3$ 。

Fig. 7 Yield and relative inhibition rate in different CO₂ concentration

The variation of effective quantum yield of conchocelis of *P. haitanensis* cultured in (a) LC (390 ppmv) and (b) HC (1 000 ppmv) condition exposed to P, PA and PAB for 66 min and for another 232 min recovery under culture light condition, and (c) relative inhibitions induced by P, PA and PAB, values were represented as means ± SD, $n = 3$.

两种 CO₂ 浓度水平下的坛紫菜丝状体在 P 和 PA 下的抑制率无显著性差异 ($P > 0.05$), 而 PAB 下高 CO₂ 的抑制率比正常 CO₂ 处理高 9.22% ($P < 0.05$); PAR 处理下的抑制率, 无论是在正常 CO₂ 还是在高 CO₂ 处理下, 都显著低于 PA 及 PAB 处理 ($P < 0.05$), 而 PA 与 PAB 之间无显著性差异 ($P > 0.05$) (图 7-c)。

3 讨论

研究表明, 伴随着 CO₂ 浓度的增加, 坛紫菜丝状体的色素及叶绿素荧光参数发生了明显的变化, 高 CO₂ 显著地降低了藻细胞的藻胆蛋白、叶绿素 a 及类胡萝卜素的含量, 但是却提高了光能利用效率及最大相对电子传递速率。这种电子传递速率上升而关键光合色素含量下降的现象在应对高光强方面具有重要的意义。在高的光强下, 高 CO₂ 下生长的丝状体要比正常 CO₂ 水平下生长的吸收更多光能, 为了避免这些多余的能量对藻细胞造成不可逆的损伤, 藻体通过下调天线色素的大小起到保护作用^[20]。而在低光下, 这种光能利用效率的增加可以有效地提高单位光合色素的光能利用能力, 从而使藻细胞不会因色素含量下降而影响生长; 同时 CO₂ 在海水介质中的增加会显著下调具有 CO₂ 浓缩机制 (CCM) 藻体的 CO₂ 浓缩能力^[21], 因为驱动 CCM 需要消耗一定量的 ATP, 因此这种下调会把节省的能量用于其他代谢途径, 从而最终提高藻体的生长速率 (图 1)。这种因 CO₂ 升高而导致的生长速率增加现象也出现在一些大型海藻中^[22], 但同时也有研究表明海洋酸化会对一些大型海藻的生长没有显著影响^[23] 甚至表现为负面效应^[24]。这表明海洋酸化对大型海藻生长存在种间差异, 但也有可能是实验过程中培养条件不同导致的结果, 而近期关于海洋酸化与光强协同效应的研究报道, 海洋酸化对 3 种硅藻生长的影响取决于光强的强弱, 在高的光强下, 海洋酸化为负面效应, 而低光下则表现为明显的正面作用^[25]。

高 CO₂ 也显著降低了坛紫菜丝状体内紫外吸收物质的含量, 而这种最大吸收峰为 334 nm 的物质为坛紫菜能够在自然界抵御紫外辐射起到重要的作用^[26]。实验表明, 当高 CO₂ 下培养的坛紫菜丝状体转移到一定强度的紫外辐射下, 其量子产量受到明显的抑制, 并且这种抑制水平要显著高于正常 CO₂ 水平下培养的丝状体。因此如果

从这个方面来说,海洋酸化对坛紫菜的丝状体表现为负面作用,这种作用最直接的体现就是藻细胞抵御辐射能力的下降。实验表明,大型海藻的丝状体阶段较成体时期对紫外线更为敏感^[10],因此长期处于海洋酸化状态下的坛紫菜丝状体将会对紫外辐射的敏感性进一步增加,进而会影响到坛紫菜生活史的其他时段。

综上所述,海洋酸化显著提高坛紫菜丝状体的电子传递速率,在低光下,这种效应将会对丝状体的生长起到明显的正面作用,但在紫外辐射存在的情况下,丝状体内紫外吸收物质的下降增加了藻细胞对紫外线的敏感性,进而有可能会影响坛紫菜生活史中其他的阶段,如丝状体壳孢子囊的形成、壳孢子的附着和萌发以及幼体、成体阶段的生长等。

参考文献:

- [1] Orr J C, Fabry V J, Aumont O, *et al.* Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms [J]. *Nature*, 2005, 437 (7059) : 681 - 686.
- [2] Riebesell U, Zondervan I, Rost B, *et al.* Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂ [J]. *Nature*, 2000, 407 (6802) : 364 - 367.
- [3] Gao K, Aruga Y, Asada K, *et al.* Calcification in the articulated coralline alga *Corallina pilulifera*, with special reference to the effect of elevated CO₂ concentration [J]. *Marine Biology*, 1993, 117 (1) : 129 - 132.
- [4] Kurihara H, Ishimatsu A. Effects of high CO₂ seawater on the copepod (*Acartia tsuensis*) through all life stages and subsequent generations [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2008, 56 (6) : 1086 - 1090.
- [5] Hepburn C D, Pritchard D W, Cornwall C E, *et al.* Diversity of carbon use strategies in a kelp forest community: Implications for a high CO₂ ocean [J]. *Global Change Biology*, 2011, 17 (7) : 2488 - 2497.
- [6] Cai W J, Hu X P, Huang W J, *et al.* Acidification of subsurface coastal waters enhanced by eutrophication [J]. *Nature Geoscience*, 2011, 4 (11) : 766 - 770.
- [7] Gruber N, Hauri C, Lachkar Z, *et al.* Rapid progression of ocean acidification in the California Current System [J]. *Science*, 2012, 337 (6091) : 220 - 223.
- [8] Gao K S, Xu J T. Effects of solar UV radiation on diurnal photosynthetic performance and growth of *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta) [J]. *European Journal of Phycology*, 2008, 43 (3) : 297 - 307.
- [9] Dring M J, Makarov V, Schoschina E, *et al.* Influence of ultraviolet-radiation on chlorophyll fluorescence and growth in different life-history stages of three species of *Laminaria* (Phaeophyta) [J]. *Marine Biology*, 1996, 126 (2) : 183 - 191.
- [10] Jiang H X, Gao K S. Effects of UV radiation on the photosynthesis of conchocelis of *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) [J]. *Phycologia*, 2008, 47 (3) : 241 - 248.
- [11] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, *et al.* IPCC, 2001. Climate change 2001: the scientific basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [M] // Smithson P A. *International Journal of Climatology*, Cambridge: Cambridge University Press, 2001, 881.
- [12] Morel F M M, Rueter J G, Anderson D M, *et al.* Aquil: A chemically defined phytoplankton culture medium for trace metal studies [J]. *Journal of Phycology*, 1979, 15 (2) : 135 - 141.
- [13] Roy R N, Roy L N, Vogel K M, *et al.* The dissociation constants of carbonic acid in seawater at salinities 5 to 45 and temperatures 0 to 45 °C [J]. *Marine Chemistry*, 1993, 44 (2 - 4) : 249 - 267.
- [14] Dickson A G. Standard potential of the reaction: AgCl(s) + 1/2H₂(g) = Ag(s) + HCl(aq), and the standard acidity constant of the ion HSO₄⁻ in synthetic seawater from 273.15 to 318.15 K [J]. *The Journal of Chemical Thermodynamics*, 1990, 22 (2) : 113 - 127.
- [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 (1 - 3) : 149 - 156.
- [16] Parsons T R, Strickland J D H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments, with revised equation for ascertaining chlorophylls and carotenoids [J]. *Journal of Marine Research*, 1963, 21 (3) : 155 - 163.
- [17] Helbling E W, Barbieri E S, Sinha R P, *et al.* Dynamics of potentially protective compounds in Rhodophyta species from Patagonia (Argentina) exposed to solar radiation [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2004, 75 (1) : 63 - 71.
- [18] Beer S, Eshel A. Determining phycoerythrin and

- phycocyanin concentrations in aqueous crude extracts of red algae [J]. Australian Journal of Marine And Freshwater Research, 1985, 36(6): 785 – 792.
- [19] Webb W L, Newton M, Starr D. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*; A mathematical model [J]. Oecologia, 1974, 17(4): 281 – 291.
- [20] Gordillo F J L, Figuéroa F L, Niell F X. Photon- and carbon-use efficiency in *Ulva rigida* at different CO₂ and N levels [J]. Planta, 2003, 218(2): 315 – 322.
- [21] Raven J A, Giordano M, Beardall J, et al. Algal and aquatic plant carbon concentrating mechanisms in relation to environmental change [J]. Photosynthesis Research, 2011, 109(1–3): 281 – 296.
- [22] Kübler J E, Johnston A M, Raven J A. The effects of reduced and elevated CO₂ and O₂ on the seaweed *Lomentaria articulata* [J]. Plant, Cell & Environment, 1999, 22(10): 1303 – 1310.
- [23] Israel A, Hophy M. Growth, photosynthetic properties and Rubisco activities and amounts of marine macroalgae grown under current and elevated seawater CO₂ concentrations [J]. Global Change Biology, 2002, 8(9): 831 – 840.
- [24] Mercado J M, Javier F, Gordillo L, et al. Effects of different levels of CO₂ on photosynthesis and cell components of the red alga *Porphyra leucosticta* [J]. Journal of Applied Phycology, 1999, 11(5): 455 – 461.
- [25] Gao K S, Xu J T, Gao G, et al. Rising CO₂ and increased light exposure synergistically reduce marine primary productivity [J]. Nature Climate Change, 2012, 2(7): 519 – 523.
- [26] Jiang H X, Gao K S, Helbling E W. UV-absorbing compounds in *Porphyra haitanensis* (Rhodophyta) with special reference to effects of desiccation [J]. Journal of Applied Phycology, 2008, 20(4): 387 – 395.

Effects of CO₂ and UV radiation on photosynthetic performance of conchocelis of *Pyropia haitanensis*

YANG Yuling¹, LI Wei^{2,3}, CHEN Weizhou¹, XU Juntian^{2,4*}

(1. Marine Biology Institute, Shantou University, Shantou 515063, China;

2. State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 361005, China;

3. College of Life and Environmental Science, Huangshan University, Huangshan 245041, China;

4. School of Marine Science and Technology, Huaihai Institute of Technology, Lianyungang 222005, China)

Abstract: To study the effects of ocean acidification and UV radiation on early life cycle stage of macroalgae, we selected the conchocelis of economic algae *Pyropia haitanensis* as our material. Two CO₂ levels (ambient CO₂, 390 ppmv and high CO₂, 1 000 ppmv) and three irradiances [PAR (400 – 700 nm), PA (315 – 400 nm) and PAB (280 – 400 nm)] were set in the study. Results showed that high CO₂ significantly enhanced the relative growth rate of conchocelis of *P. haitanensis*, but the contents of phycoerythrin, phycocyanin, chlorophyll a, carotenoid and UVACs were significantly reduced by 7.3%, 9.3%, 19.8%, 16.5% and 18.7% under high CO₂ condition, respectively. Maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), light using efficiency (α) and maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$) were all significantly increased under high CO₂ condition. When exposed to different light treatments, inhibition induced by PAR and PA had no significant differences between the thalli grown at high and ambient CO₂. However, significant inhibition under PAB was found in the thalli grown at high CO₂, which was closely related to the low concentration of UVACs in the thalli of conchocelis of *P. haitanensis*. Inhibition induced by PAR were all lower than PA and PAB in both high and ambient CO₂ treatments, however, no difference was found between PA and PAB treatments. In future ocean, increased UVR would have great effects on photosynthesis and growth of *P. haitanensis*, especially under the background of ocean acidification.

Key words: CO₂; UV radiation; conchocelis of *Pyropia haitanensis*; growth; photosynthetic performance

Corresponding author: XU Juntian. E-mail: xjtlx@126.com