

高 CO_2 浓度对大型海藻光合作用及有关过程的影响

邹定辉, 高坤山

(汕头大学科技中心海洋生物研究所, 广东, 汕头 515063)

摘要: 大气 CO_2 浓度升高对陆生植物的影响引起广泛的关注, 相对来讲, 人们对大型海藻类与 CO_2 浓度升高关系的研究则要薄弱得多, 但近年来在这方面仍有很大进展。高 CO_2 浓度下, 许多大型海藻表现出光合能力下降, 对海水中 HCO_3^- 利用能力下降, 并使得光合量子产额下降; 而另一些大型海藻则没有上述光合作用的下调现象。另外, 高 CO_2 浓度下, 大型海藻的其它许多生理过程(如生长、呼吸作用、营养盐代谢、生化组成以及钙化作用等), 均发生了相应的变化。文章分析了影响高 CO_2 浓度对大型海藻效应的主要因素, 并对今后的研究作了展望。

关键词: 大型海藻; 高 CO_2 浓度; 光合作用; 生理过程; 全球变化

Effects of Elevated CO_2 Concentration on the Photosynthesis and Related Physiological Processes in Marine Macroalgae

ZOU Ding-Hui, GAO Kun-Shan (Marine Biology Institute, Shantou University, Shantou, Guangdong 515063, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10): 1750~1757.

Abstract: Comprehensive concerns and researches have been executed on the ecological impacts of elevated atmospheric CO_2 concentration on plants. Marine macroalgae, which occur in the intertidal and subtidal zones and are the important components of the coastal ecosystem in terms of biomass and biodiversity, play a key role in the coastal carbon cycle and have great potential for biomass production and CO_2 bioremediation. A significant number of investigations have been carried out on the effects of elevated CO_2 levels on photosynthesis in relation to the physiology in marine macroalgae, and many exciting progresses were reached recently, although still less considerations had been paid on this field compared to land higher plants.

It is general believed that the present ambient dissolved inorganic carbon composition in seawater can fully saturate or nearly saturate the photosynthesis of many marine macroalgae while submerged, which has been largely explained by their efficient utilization of HCO_3^- pool in seawater. However, the photosynthesis of intertidal marine macroalgae is usually enhanced by atmospheric CO_2 concentration increase.

Much attentions are paid on the long-term (days to weeks) responses of marine macroalgae to elevated CO_2 . When cultured using aeration with elevated CO_2 , many species of marine macroalgae exhibited depressed photosynthetic capacities, lower utilizing abilities for HCO_3^- in seawater, and lower quantum yields of photosynthesis, which were associated with the decreased photosynthetic pigment contents, electron transfer capacities as well as the reduced activities or contents of carbonic anhydrases and Rubisco. However, some other species showed no such down-regulation of photosynthesis. CO_2 enrichment increase growth rates and biomass yields in some macroalgae, while some other species showed no change or even

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39625002, 39630060)

收稿日期: 2001-12-10 万方数据 日期: 2002-05-26

作者简介: 邹定辉(1969~), 男, 湖南新化人, 博士。从事海藻生物学研究。Email: dhzhou@stu.edu.cn.

decreased growth rates. In general, the nitrate reductase activity and the NO₃⁻ uptake rate in macroalgae increased under elevated CO₂ condition. However, the increased nitrate reductase activity was not necessary coupled with the increased assimilation of NO₃⁻ within cells. The cellular components of marine macroalgae were also affected by elevated CO₂. The contents of soluble protein, biliproteins and pigments were reduced, but content of carbohydrate increased in elevated CO₂-grown macroalgae, which resulting in a increased C : N ratio. The calcification processes of calcareous macroalgae were slowed down under high CO₂, which were attributed to the decreased pH resulting from dissolution of CO₂.

These above multifold responses of marine macroalgae to elevated CO₂ were ascribed to species-special photosynthetic inorganic carbon utilization mechanism and the experimental conditions such as the CO₂ concentration used, the culture duration, and nutrient conditions. Further studies for better understanding the relationship between marine macroalgae with atmospheric CO₂ rise are prospected.

Key words: marine macroalgae; elevated CO₂; photosynthesis; physiological processes; global change

文章编号:1000-0933(2002)10-1750-08 中图分类号:Q143,Q945.1 文献标识码:A

目前地球上大气 CO₂ 浓度已达 360 μL/L,比工业革命前约高 30%,由于化石燃料燃烧和森林采伐,大气 CO₂ 现每年仍以 0.4%的速度递增,预料 21 世纪下半叶将加倍。大气 CO₂ 浓度升高将对全球生态系统产生深刻的影响,植物生理生态学家很关心这种 CO₂ 变化对植物的可能效应。在 CO₂ 浓度升高对陆生植物的影响方面已作了广泛而深入的研究, Bowes^[1], Drake 等^[2], Makino 和 Mae^[3], Moore 等^[4], Stitt 和 Krapp^[5]等进行了综合评论。但水生植物(特别是藻类)与 CO₂ 浓度升高的关系比陆生植物方面的研究至少要滞后 10a^[1]。海洋面积占地球表面总面积的 71%,海洋所溶解的总碳量为大气 CO₂ 量的 50 倍以上,在全球碳循环中起着很重要的作用。海藻光合作用不但使海水中的 CO₂ 分压下降,而且,海藻对重碳酸盐、硝酸盐以及磷酸盐的利用使得海水中的 pH 值和碱度增高,这两个过程将促进大气 CO₂ 向海水的扩散(即所谓的生物泵)。同时,海藻光合作用产生的有机碳直接或通过食物链转化间接沉降到海底。可见,海洋不断地吸收来源于化石燃料燃烧所放出的 CO₂,据估计,海洋吸收工业排放 CO₂ 的 30%~35%,是 CO₂ 的重要汇源^[6]。在地质学的时间尺度上,降低大气的 CO₂ 需要海洋的削减作用,这是因为削减陆地上的碳会导致海洋中 CO₂ 的向外释放^[6]。因此,海洋在缓和全球变暖及大气 CO₂ 浓度变化的作用上越来越受重视。大气 CO₂ 浓度升高能使得海水中 CO₂ 增加、pH 下降,并引起不同形态无机碳比例的变化,在海洋生态系统中构成食物链基础的藻类不可避免的经受这些物理化学因素变化的影响。对大气 CO₂ 浓度升高对藻类生长、光合作用以及钙化等过程的影响研究不但在评估全球大气 CO₂ 浓度升高对海洋初级生产力影响方面,而且对深入认识海—气界面气体交换变化规律上也具有重要意义。近年来,科学界对这些问题进行了探讨,并取得了很大的进展。已表明,大气 CO₂ 浓度升高能提高海洋浮游植物的初级生产力^[7,8]。大型海藻广泛分布于潮间带及潮间带以下的渐深带,具有很高的光合生产力,构成海洋总初级生产力的 10%左右^[9],对近岸碳循环起着很重要的作用。大多数大型海藻除利用 CO₂ 作为外在光合作用碳源外,还能通过胞外碳酸酐酶转化和直接吸收利用 HCO₃⁻^[10,11]。大型海藻在生物量生产(biomass production)及 CO₂ 生物削减(CO₂ bioremediation)方面具有很大的潜力^[10,12]。因此,近年来,对高 CO₂ 浓度与大型海藻关系的研究也日益重视。本文对高 CO₂ 浓度对大型海藻光合作用及有关生理过程的影响作一综合评述,并分析影响这种反应关系的主要因素,同时指出今后的研究方向,旨在能进一步引起对大型海藻与 CO₂ 浓度关系研究的兴趣。

1 对光合作用的影响

1.1 光合能力及 HCO₃⁻ 利用

短期(数分钟至数小时)的高 CO₂ 浓度刺激陆生植物(主要是 C₃ 植物)光合速率及其生物量生产;但长期(数天至数周或数月)高 CO₂ 浓度的效应则表现出很大的变异性。一般地,在长期高 CO₂ 浓度下,许多植物种类的初始光合速率刺激减少,甚至出现光合作用下调(即光合速率受抑制)现象。这种反应是由于过量的碳水化合物积累或者 N 含量(如 Rubisco 含量)降低等生理生化因素变化所造成的次级效应,而非 CO₂ 浓度

所导致的直接影响。在大型海藻中,大气 CO_2 浓度变化对其的短期效应与海藻所处“气生”或“水生”状态有关。随着海洋潮汐的变化,潮间带海藻的光合作用在低潮时干出(即气生)状态、高潮时沉没于海水中(即水生)状态下进行。潮间带海藻在水生状态下,其光合作用往往能被海水中通常的无机碳浓度(2.2 mmol/L, 其中主要以 HCO_3^- 的形态存在,而分子 CO_2 只占总无机碳的 1%)所饱和或接近饱和^[13,14],而在低潮气生状态下,海藻的光合作用则往往受目前大气 CO_2 水平的限制^[15],因此,大气 CO_2 浓度升高往往促进大型海藻在低潮气生状态下的光合作用,并且由大气 CO_2 浓度升高所导致的光合作用相对增加量随藻体脱水程度或温度的升高而增加^[16]。上述现象主要是由于在水生与气生不同状态下,海藻对周围环境中无机碳利用机制存在差异,在海水中时,海藻对 HCO_3^- 的利用使得其具有碳浓缩机制^[10,11];而在干出状态下,海藻只能以扩散作用的方式利用大气中的 CO_2 ^[17]。

更多的研究是关于高 CO_2 浓度对大型海藻的长期(数天以上)效应。在高 CO_2 浓度下,已报道齿缘墨角藻(*Fucus serratus*)^[18]、智利江篱(*Gracilaria chilensis*)^[12]、细基江篱(*Gracilaria tenuistipitata*)^[19]以及石莼(*Ulva lactuca*)^[20]的光合能力(光饱和或碳饱和条件下的光合速率)下降,而条斑紫菜(*Porphyra yezoensis*)^[21],江篱属中的 *Gracilaria gaditana*^[22]的光合能力增高,紫菜属中的 *Porphyra leucosticta*^[23]和日本江篱(*Gracilaria* sp.)^[12]的光合能力没有明显变化。表明大型藻类光合作用对高 CO_2 浓度的反应在不同种类之间存在很大的差异。同时,高 CO_2 浓度也使得齿缘墨角藻^[18]、3 种石莼类海藻(*Ulva* spp.)^[24]、*Porphyra leucosticta*^[25]、*Gracilaria gaditana*^[22,26]与细基江篱(*Gracilaria tenuistipitata*)^[19]利用海水中 HCO_3^- 的能力受到抑制或 pH 补偿点下降。高 CO_2 浓度造成海藻 HCO_3^- 利用能力的变化是可逆的,当从高 CO_2 浓度环境转入正常 CO_2 浓度下生长时,海藻将重新获得较高的 HCO_3^- 利用能力,且活化 HCO_3^- 利用能力所需的时间(24 h)比去活化的时间(3~4 d)短^[24]。此外, CO_2 浓度也使得齿缘墨角藻^[18]、细基江篱^[19]及石莼^[20]光合作用的光补偿点或 CO_2 补偿点增高。

1.2 光化学系统

大型海藻对高 CO_2 浓度的适应,与其对高光强的适应相类似,即高 CO_2 浓度使得光合色素含量下降。已表明高 CO_2 浓度使得江篱属中 *Gracilaria gaditana* 的藻胆蛋白含量降低^[22],也使得细基江篱的叶绿素 a 和藻胆蛋白含量下降^[19]。Mercado 等^[23]也报道,高 CO_2 浓度使得紫菜属中的 *Porphyra leucosticta* 叶绿素 a、藻蓝素及藻红素含量下降,而叶绿素/藻胆蛋白比率则增加。但 Johnston 和 Raven^[18]的实验结果表明,高 CO_2 浓度培养的齿缘墨角藻中,叶绿素 a 水平与对照没有区别。

高 CO_2 浓度使得 *Porphyra leucosticta* 光合放氧的最大量子产额下降、有效量子产额增高,而光系统 II (PSII)稳定电荷分离的最大及有效量子产额均下降^[23]。这表明,在高无机碳条件下,在光系统 II (PSII)处产生 1mol 稳定电荷分离所需要的光量子数增加。有两种过程可调节从 PSII 到光系统 I (PSI)的电子传递速率,即 PSI 周围的循环电子传递,以及称之为 Mehler 反应的与 O_2 吸收偶联的非循环电子传递。而从 PSII 到 PSI 能量传递与碳浓缩机制的失活是平行地变化的^[27]。在高无机碳环境下生长的海藻,维持 HCO_3^- 利用机制所需要的能量降低。因此,在不同无机碳浓度下生长时,其光化学活效率变化,就可以用维持 HCO_3^- 利用机制的能量需要量的改变来解释。

1.3 光合作用关键酶

碳酸酐酶(CA; EC 4.2.1.1)和 Rubisco(1,5-二磷酸核酮酸羧化酶/加氧酶; EC 4.1.1.39)是海藻吸收利用外界无机碳的两个最关键的酶。研究表明,CA 活性与大型海藻 HCO_3^- 的利用能力具有密切关系^[28]。CA 在海藻中具有胞内(质体和叶绿体中)和胞外(与质膜表面相结合)两种存在形式。大型海藻中胞外 CA 有两种功能:(1)胞外 CA 催化 HCO_3^- 向 CO_2 相互转化,形成的 CO_2 然后被扩散或被动吸收穿过细胞膜;(2)催化空气中 CO_2 向 HCO_3^- 的转化, HCO_3^- 然后被海藻所利用,有时 HCO_3^- 在质膜附近又重新转化为 CO_2 , CO_2 再进入海藻细胞。这种功能与海藻处于气生状态下时光合作用利用空气中的 CO_2 有关。胞内 CA 的作用被认为是胞内无机碳库产生向 Rubisco 供应的 CO_2 ^[28]。已报道在高 CO_2 浓度下生长,3 种石莼类海藻(*Ulva* spp.)^[24]、细基江篱^[19,29]及 *Porphyra leucosticta*^[25]的胞外 CA 活性下降,并且它们的 CA

合成也受阻。CA 活性受抑制导致 HCO₃⁻ 利用能力以及向 Rubisco 供应 CO₂ 能力下降,从而使得海藻对无机碳的亲合力下降。另一方面,高 CO₂ 浓度也对 Rubisco 产生影响,已报道高 CO₂ 浓度使得细基江蓠^[19]、*Gracilaria gaditana*^[22]及 *Porphyra leucosticta*^[25]的 Rubisco 含量降低。Rubisco 含量或酶活化水平影响着这种光合作用关键酶对 CO₂ 的羧化能力,进而影响光合速率。Bowes^[1]和 Stitt^[5]认为,光合适应的主要原因是 Rubisco 酶蛋白含量、活化水平及比活性降低的结果,在大型海藻中,光合能力降低可能也是同样的原因。

这种高 CO₂ 浓度对 CA 或 Rubisco 的影响,可能存在与陆生植物一样的机理。高 CO₂ 浓度通常使得碳水化合物含量增加。可溶性碳水化合物的增加不但反馈抑制光合作用,如蔗糖对蔗糖磷酸酯酶的反馈抑制,而且抑制光合作用途径有关的基因如 rbcS 的表达^[4,30]。例如,Webber 等^[31],Drake 等^[2]表明在高 CO₂ 生长条件下,Rubisco 及其羧化能力适应性降低正与碳水化合物的增加密切相关。

2 对其他有关生理过程的影响

2.1 生长

在陆生植物中,大气 CO₂ 浓度增加一般促进其生长速率,C₃ 植物比 C₄ 植物的生长速率增加较大^[32~34]。当然,也有高 CO₂ 浓度使生长速率降低的报导^[35]。在大型海藻中,已报道高 CO₂ 浓度促进条斑紫菜^[21]、两种江蓠属海藻 *Gracilaria* sp. 和 *G. chilensis*^[12]、酵母状节荚藻 *Lomentaria articulata*^[36]以及 *Nereocystis leutkeana*^[37]的生长。但高 CO₂ 浓度对石莼类海藻^[20,24]、江蓠属中 *Gracilaria gaditana*^[22]生长速率没有影响。大于 2.5mmol/L 的高无机碳浓度(通常海水无机碳浓度为 2.2mmol/L)对江蓠属中的 *Giarcilaria secundatad* 生长速率也没有影响^[38]。另一方面,高 CO₂ 浓度使得紫菜属中的 *Porphyra leucostica*^[23]与 *Porphyra linearis*^[39]的生长速率反而降低。可见,高 CO₂ 浓度与大型海藻生长的关系中,存在促进、抑制及没有影响等效应,这可能与不同海藻种类和实验条件有关。

2.2 呼吸作用

高 CO₂ 浓度对 *Porphyra leucosticta* 的暗呼吸速率没有明显影响^[23]。对于光呼吸作用,有相矛盾的报道。Gao 等^[12,40]表明高 CO₂ 浓度使得条斑紫菜及两种江蓠(日本江蓠和智利江蓠)的光呼吸作用受到抑制,这是由于高 CO₂ 浓度提高了培养介质中 CO₂/O₂ 的比例,从而抑制光呼吸。但在高 CO₂ 浓度下,*Porphyra leucosticta*^[23]及石莼类海藻^[24]存在明显的光呼吸作用,而它们在正常无机碳条件下时是没有光呼吸作用的^[25]。在无机碳加富条件下存在光呼吸作用和光呼吸作用加强,也是 *Porphyra leucosticta* 的最大量子产额下降的一个重要原因^[23]。这种在高 CO₂ 浓度下海藻光呼吸作用在存在或增强,可能与基于 HCO₃⁻ 利用的碳浓缩机制的失活有关。

2.3 营养盐吸收

CO₂ 浓度变化影响氮代谢中的许多关键酶活性^[5],这样,CO₂ 不仅仅作为光合作用的底物,而且还通过影响氮代谢作用而间接地影响碳同化作用。报道表明,在高 CO₂ 浓度通气培养条件下,两种江蓠(日本江蓠和智利江蓠)^[12]与石莼^[20]的 NO₃⁻ 吸收速度增加。但也有相反的结果,高 CO₂ 浓度使得细基江蓠^[19]及 *Gracilaria gaditana*^[22]的 NO₃⁻ 吸收速率下降;类似地,海水中无机碳加富使得 *Cladophora vagabunda* 和 *Gracilaria tikvahiae* 在高温时对 NH₄⁺ 的吸收速率下降^[41]。对于有关氮代谢酶活性的影响,报道表明高 CO₂ 浓度使得齿缘墨角藻^[42],硬石莼(*Ulva ridiga*)^[43]及 *Porphyra leucosticta*^[23]的硝酸还原酶(NR)活性增高。但在高 CO₂ 浓度条件下,它们的 NO₃⁻ 的吸收与还原作用可能并不相偶联。这种在高无机碳下 NR 活性和氮的同化作用的非平衡状态,可能是由于同化力 NADPH 及 ATP 之间发生的某种改变而造成的^[23]。

2.4 生化组成

高 CO₂ 浓度生长条件对海藻的细胞组分产生影响。高 CO₂ 浓度使得细基江蓠^[19]、*Gracilaria gaditana*^[22]、及 *Porphyra leucosticta*^[23]的可溶性蛋白含量下降;也使得 *Gracilaria gaditana*^[22]可溶碳水化合物含量增加;而在 *Porphyra leucosticta*^[23]中,高 CO₂ 浓度使得结构性的(非可溶)碳水化合物含量增加,可溶性碳水化合物含量不变。总的结果是,高 CO₂ 浓度使得大型海藻的 C/N 比率增加^[19,23,36]。Andria 等^[22]表明,尽管无机碳增加使得 *Gracilaria gaditana* 的藻胆蛋白、可溶性蛋白及 Rubisco 等氮化合物含量下降,

但组织氮含量并没有发生显著的改变。因此,对高 CO₂ 浓度的适应,涉及到资源的再分配,如氮素,从 Rubisco 及其它光合作用有关组份向非光合作用过程转移。

2.5 钙化作用

藻类的钙化是钙质藻类将 CO₃²⁻ 和 Ca²⁺ 结合成 CaCO₃,使其构成藻类的一部分的过程。进行钙化的海藻主要是红藻中的珊瑚藻类,它们分布在近岸海域,在钙与碳循环过程中起着不可忽视的作用。近年来,海洋生物钙化现象引起科学界的进一步关注。大气 CO₂ 与表层海水迅速地建立平衡:CO₂+CO₃²⁻+H₂O→2HCO₃⁻,这导致 CaCO₃ 的构件 CO₃²⁻ 浓度及 CaCO₃ 的饱和值 Ω(Ω=[Ca²⁺]×[CO₃²⁻]/K_{sp}(这里 K_{sp} 是 CaCO₃ 的平衡常数)下降,进而很可能影响海洋中生物钙化过程。CO₂ 浓度升高对进入钙化作用的 CO₂ 通量有两种相互对立在作用,一方面,由钙化作用产生的 CO₂ 数量随 CaCO₃ 沉淀速率的下降而下降;另一方面,CO₂ 浓度增加同时也使得海水中碳酸盐平衡发生移动,从而每 mol CaCO₃ 沉淀时释放的 CO₂ 数量增加^[44]。已报道大气 CO₂ 浓度增高抑制小珊瑚藻 (*Corallina pilulifera*) 的钙化作用^[45],这是由于在 CO₂ 浓度增加使得介质中 pH 降低。但在 pH 值缓冲的海水中,CO₂ 浓度增加促进扁藻属中的 *Bosziella orbigniana*^[46] 和小珊瑚藻 (*Corallina pilulifera*)^[45] 的钙化作用。最近又进一步表明 CO₂ 浓度增加使得海洋中珊瑚类大型海藻^[47,48] 及海洋浮游钙化藻^[49] 的钙化作用减弱。因此,大气 CO₂ 浓度增加通过抑制海洋中钙化作用(是一种向大气释放 CO₂ 的过程)而对大气 CO₂ 水平起一种负反馈的作用^[49]。

3 影响大型海藻对高 CO₂ 浓度反应的因素

3.1 海藻种类与生活环境

对无机碳浓度升高的反应与大型海藻无机碳利用机制有关^[1]。在所试验的对高 CO₂ 浓度的反应的大型海藻中,其光合无机碳利用机制不同。例如,Gao 等^[12]所用的两种江蓠能利用 HCO₃⁻ 作为光合无机碳源;而 Kubler 等^[36]所用的材料酵母状节荚藻则只能利用 CO₂,不能利用 HCO₃⁻。大气 CO₂ 加倍,使得表层海水溶解的 CO₂ 分子也加倍,但 HCO₃⁻ 仅增加 6%(从 2.2 到 2.34mmol/L)^[50],因此,对于依赖 CO₂ 的大型海藻可能是主要受益者;而对于主要依赖 HCO₃⁻ 的大型海藻,空气中 CO₂ 加倍可能仅仅只产生很小的影响^[1]。资料表明,生长在高 CO₂ 浓度下的大型海藻,光合作用对外源无机碳的亲合力减小^[18,42],而对只依赖于 CO₂ 扩散供应的种类则没有变化^[51]。在三门大型海藻中,无机碳利用机制存在总体上的差异。一般地,在大多数红藻中,只具有很弱的 HCO₃⁻ 利用能力,其 HCO₃⁻ 利用能力远远不如褐藻和绿藻^[28]。因此,与大型褐藻和绿藻相比,大气 CO₂ 浓度升高(同时将导致海水中 CO₂ 加富)可能将更有利于促进红藻类的光合作用。另外,大型海藻的栖居位置(或生活环境)与其无机碳利用的机制也是密切相关的。一般地,潮间带分布的大型海藻(包括潮间带红藻、绿藻和褐藻)具有很强的 HCO₃⁻ 利用能力,在海水中光合作用往往能被海水中通常的无机碳浓度所饱和;它们的光合生产主要以在低潮气生状态下时从大气 CO₂ 升高中受益^[52]。而潮下带分布的大型海藻,特别是位于深海中的大型海藻,可能大多数以利用 CO₂ 作为主要光合碳源,但它们的光合作用可能不受碳的限制,因为随着海洋深度的增加,光照度和温度均降低,并且由于较强的分解作用使得深层海水中的分子 CO₂ 浓度要比表层海水高^[28]。因此,大气 CO₂ 升高对这些位于深海中大型海藻的光合作用或生长可能没有什么影响。

在陆生植物中,生长速率与高 CO₂ 浓度所导致的相对生长促进量这两者之间,存在一种反相关关系^[53,54],对于那些具有维持呼吸/光合速率比率较高的植物,在高 CO₂ 浓度下更容易获得较高的相对生长促进量^[32]。同样,在大型海藻中,生长对高 CO₂ 浓度的反应也存在相似的现象。例如,Gao 等^[12]表明,在两种江蓠中,日本江蓠比智利江蓠生长速率慢,但由高 CO₂ 所导致的相对生长促进量则是日本江蓠比智利江蓠大;而来自西班牙的一种江蓠属海藻 (*Gracilaria* sp.),高 CO₂ 浓度的生长条件对其没有影响^[22]。Kubler 等^[36]也表明,在酵母状节荚藻中,在通常无机碳条件下,它的绝对生长率较低,而高 CO₂ 浓度使得它具有较高的相对生长促进量。

3.2 所用的培养数据及培养时期

在大型海藻与高 CO₂ 浓度关系研究中,所用高 CO₂ 浓度为现有大气 CO₂ 水平(0.036%,即 360μl/L)

的 2 倍或数倍^[12,21,36,39],到 1%CO₂(10 000μl/L)^[23],甚至为 5%CO₂(50 000μl/L)^[8,19,22,24]。CO₂ 浓度相差约 140 倍。已知在陆生植物中,生长速率促进量与不同高 CO₂ 浓度的反应之间并不呈线性的关系^[55]。不同 CO₂ 浓度对大型海藻生长的影响是也不一样的。如 Gao 等^[21]报道,条斑紫菜用增加的 CO₂ 浓度培养,发现 CO₂ 浓度越高,叶状体生长速率越大,在 5 倍空气 CO₂ 的浓度下还未到饱和。Kubler 等^[36]表明,在酵母状节荚藻中,在 5 倍大气 CO₂ 浓度时相对生长促进量(23%),显著地小于在 2 倍的大气 CO₂ 浓度时的相对生长促量(52%),并且这种反应不呈线性关系。不同浓度的高 CO₂ 也可能通过控制 pH 值而间接地影响海藻的生长^[38]。

此外,用高 CO₂ 浓度培养时间也都不一样,有从 1 周^[23],到约 2 周^[19,22],或 3 周^[12,18,36]不等。海藻对高 CO₂ 浓度的适应性反应(生理性调整)需要较长的时间,因此,在高 CO₂ 浓度下的生理特性改变与培养时间有一定关系。

3.3 其它

在自然条件下,海藻生长密度高时,或者海藻栖居于分离水域(如石沼)、静止(或流速小)的海水中时,海藻周围的无机碳往往被耗尽,从而发生海藻光合作用的碳限制。这样,无机碳供应增加无疑会促进海藻的光合作用和生长。由于 CO₂ 固定作用与氮同化作用竞争同化力及碳架,因此,碳、氮代谢是高度协作及偶联的^[56]。沿海城市化的发展加大了向沿海水体的氮、磷等无机盐的输入,这不但导致海藻群落及生态系统水平的变化,也使得海藻对海水中无机碳需求增加。例如,只有在氮源充足的条件下,海水中无机碳加富才使得使 *Chadophora vagabunda*、*Gracilaria tikvahiae*^[41]和 *Gracilaria gaditana*^[22]的光合作用和生长受到促进。Levarasseur 等^[57]发现,石莼属中 *Ulva rotundata* 的光饱和最大光合作用对无机碳增加反应与其叶状体组织中氮及 Rubisco 水平有关。

4 结语

大气 CO₂ 浓度增加及其导致的温室效应对全球生态系统的影响及其反馈作用是人们必须了解的重大环境问题。大型海藻与 CO₂ 浓度升高的关系,与陆生植物方面有许多相同或相似的地方,如在光合生理以及生化特性等有关方面。但要看到,海藻与陆生植物利用无机碳机制不同,并且,它们之间所处环境也不同,大气 CO₂ 浓度升高对海藻的影响,必须通过大气 CO₂ 浓度变化对海洋碳酸盐平衡系统的改变而起作用(潮间带大型海藻在低潮气生状态时也直接与大气接触)。而陆生植物直接暴露于空气的 CO₂ 浓度变化之中。因此,它们之间对 CO₂ 浓度升高的反应有着很大的差异。对于大型海藻方面,总体上讲,目前仅仅涉及到少数几种大型海藻对高 CO₂ 浓度反应的研究,且都属于个体生理生态水平;并且,所用 CO₂ 浓度大多偏高,比加倍的大气 CO₂ 浓度大几十甚至上百倍以上,因此难以对加倍的大气 CO₂ 浓度对大型海藻的生态影响作较真实的评估。另外,由于海水无机碳系统具有缓冲效应,并在一定程度上能屏蔽大气环境的变化,从而可能使得栖居在深海中的大型海藻对大气 CO₂ 浓度变化反应“迟钝”。而潮间带分布的大型海藻,在低潮气生状态时与大气直接接触,从而对大气 CO₂ 浓度的变化最为敏感。为了能进一步深入理解大气 CO₂ 浓度变化与大型海藻的关系,在以下方面迫切有待于进一步的研究:(1)加强对代表不同光合类型或机理(主要是光合无机碳利用机制)的海藻种类与大气 CO₂ 浓度增加的关系的研究。主要是 CO₂ 浓度增加与光合作用及 C、N 等代谢的关系的研究及其生物化学与分子生物学机制,如代谢途径改变,基因表达等方面;并且要探讨大气 CO₂ 增加与不同环境条件(光、温、营养等)的相互作用对海藻类的影响。(2)要从生态学的角度,即从种群,群落,以及生态系统的水平进行研究,如大气 CO₂ 浓度增加对大型海藻种群演替可能影响的研究;不同生态环境条件下海藻对高 CO₂ 浓度的反应;并探讨通过海水养殖或“种植能源”回收和再循环 CO₂ 的可行性等。

参考文献

- [1] Bowes G. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1993, **44**: 309~332.
- [2] Drake BJ, Gonzalez-Meler M A and Long S P. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1997, **48**: 609~639.

- [3] Makino A and Mae T. Photosynthesis and plant growth at elevated levels of CO₂. *Plant Cell Physiol.*, 1999, **40** (10): 999~1006.
- [4] Moore B D, Cheng S H, Sims D, *et al.* The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO₂. *Plant Cell Environ.*, 1999, **22**: 567~582.
- [5] Stitt M and Krapp A. The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. *Plant Cell Environ.*, 1999, **22**: 583~621.
- [6] Quay PK, Tilbrook B and Wong C S. Oceanic uptake of fossil fuel CO₂: carbon-13 evidence. *Science*, 1992, **256**: 74~79.
- [7] Riebesell U, Wolf-Gladrow D A and Smetacek V. Carbon dioxide limitation of marine phytoplankton growth rates. *Nature*, 1993, **361**: 249~251.
- [8] Hein M and Sand-Jensen K. CO₂ increases oceanic primary production. *Nature*, 1997, **388**: 526~527.
- [9] Smith S V. Marine macroalgae as a global carbon sink. *Science*, 1981, **211**: 828~840.
- [10] Gao K and McKinley K R. Use of macroalgae for marine biomass production and CO₂ remediation: a review. *J. Appl. Phycol.*, 1994, **6**: 45~60.
- [11] Larsson C and Axelsson L. Bicarbonate uptake and utilization in marine macroalgae. *Eur. J. Phycol.*, 1999, **34**: 79~86.
- [12] Gao K, Aruga Y, Asada K, *et al.* Influence of enhanced CO₂ on growth and photosynthesis of the red algae *Gracilaria* sp. and *G. Chilensis*. *J. Appl. Phycol.*, 1993, **5**: 563~571.
- [13] Beer S and Koch E. Photosynthesis of marine macroalgae and seagrasses in globally changing CO₂ environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1996, **141**: 199~204.
- [14] Beardall J, Beer S and Raven J A. Biodiversity of marine plants in an arc of climate change: some predictions based on physiological performance. *Bot. Mar.*, 1998, **41**: 113~123.
- [15] Gao K, Ji Y and Aruga Y. Relationship of CO₂ concentrations to photosynthesis of intertidal macroalgae during emersion. *Hydrobiologia*, 1999, **398/399**: 355~359.
- [16] Zou D, Gao K. Effects of desiccation and CO₂ concentrations on emersed photosynthesis in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta), a species farmed in China. *Eur. J. Phycol.*, 2002.
- [17] Mercado J M and Niell F X. Carbon dioxide uptake by *Bostrychia scorpioides* (Rhodophyceae) under emersed conditions. *Eur. J. Phycol.*, 2000, **35**: 45~51.
- [18] Johnston A M and Raven J A. Effects of culture in high CO₂ on the photosynthetic physiology of *Fucus serratus*. *Br. Phycol. J.*, 1990, **25**: 75~82.
- [19] Garcia-Sanchez M J, Fernandez J A, Niell F X. Effect of inorganic carbon supply on the photosynthetic physiology of *Gracilaria tenuistipitata*. *Planta*, 1994, **194**: 55~61.
- [20] Zou D K (邹定辉), Gao K S (高坤山). Effects of elevated CO₂ concentration on photosynthesis and nutrients uptake of *Ulva lactuca*. *J. Ocean. Univ. Qingdao* (in Chinese) (青岛海洋大学学报), 2001, **31**(6): 877~882.
- [21] Gao K, Aruga Y, Asada K, *et al.* Enhanced growth of the red alga *Porphyra yezoensis* Ueda in high CO₂ concentrations. *J. Appl. Phycol.*, 1991, **3**: 356~362.
- [22] Andria J R, Vergara J J, Perez-Llorens J L. Biochemical responses and photosynthetic performance of *Gracilaria* sp. (Rhodophyta) from Cadiz, Spain, cultured under different inorganic carbon and nitrogen levels. *Eur. J. Phycol.*, 1999, **34**: 497~504.
- [23] Mercado J M, Javier F, Gordilio L, *et al.* Effects of different levels of CO₂ on photosynthesis and cell components of the red alga *Porphyra leucosticta*. *J. Appl. Phycol.*, 1999, **11**: 455~461.
- [24] Bjork M, Haglund K, Rammazanov Z, *et al.* Inducible mechanisms for HCO₃⁻ utilization and repression of photorespiration in protoplasts and thalli of three species of *Ulva* (Chlorophyta). *J. Phycol.*, 1993, **29**: 166~173.
- [25] Mercado J M, Niell F X and Figueroa F L. Regulation of the mechanism for HCO₃⁻ use by the inorganic carbon level in *Porphyra leucosticta* Thunberg in Le Jolis (Rhodophyta). *Planta*, 1997, **201**: 319~325.
- [26] Andria J R, Perez-Llorens J L and Vergara J J. Mechanisms of inorganic carbon acquisition in *Gracilaria gaditana* nom. prov. (Rhodophyta). *Planta*, 1999, **208**: 561~573.
- [27] Palmqvist K, Rammazanov Z and Samuelsson G. The role of extracellular carbonic anhydrase for accumulation of inorganic carbon in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. A comparison between wild type and cell-wall-less mutant cells. *Physio. Plant.*, 1990, **80**: 267~276.
- [28] Zou D H (邹定辉) and Gao K S (高坤山). Progress in studies on photosynthetic inorganic carbon utilization in marine macroalgae. *Marine Science Bulletin* (in Chinese) (海洋通报), 2001, **20**(5): 83~90.
- [29] Haglund K and Pedersen M. Growth of the red alga *Gracilaria tenuistipitata* at high pH: influence of some environmental factors and correlation to an increased carbonic-anhydrase activity. *Bot. Mar.*, 1992, **35**: 579~587.
- [30] Sheen J. Feedback control of gene expression. *Photosynth Res.*, 1994, **39**: 427~338.
- [31] Webber A N, Nie G Y and Long S P. Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂.

- Photosynth Res.*, 1994, **39**: 413~425.
- [32] Lloyd J and Farquhar G D. The CO₂ dependent of photosynthesis, plant growth responses to elevated atmospheric CO₂ concentration and their interaction with soil nutrient status I. General principles and forest exosystems. *Func. Ecolo.*, 1996, **10**: 4~32.
- [33] Ghannoun O, van Caemmerer S, Barlow E W R, *et al.* The effect of CO₂ enrichment and irradiance on the growth, morphology and gas exchange of a C₃(*Panicum laxum*) and a C₄(*Panicum antidotale*) grass. *Austr. J. Plant Physiol.*, 1997, **24**: 1217~1230.
- [34] LeCain D R and Morgan J A. Growth, gas exchange, leaf nitrogen and carbohydrate concentrations in NAD-ME and NADP-ME C₄ grasses grown in elevated CO₂. *Physiol. Plant.*, 1998, **102**: 297~306.
- [35] Sage R F, Sharkey T D, Seemann J R. Acclimation of photosynthesis in elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiol.*, 1989, **89**: 590~596.
- [36] Kübler J E, Johnston A M and Raven J A. The effects reduced and elevated CO₂ and O₂ on the seaweed *Lomentaria articulata*. *Plant Cell Envir.*, 1999, **22**: 1303~1310.
- [37] Thom R M. CO₂-enrichment effects on eelgrass (*Zostera marina* L.) and bull kelp (*Nereocystis lyetkeana* (Ment) P. &R.). *Water Air Soil Pollution*, 1996, **88**: 383~391.
- [38] Lignell B A and Pedersen M. Effects of pH and inorganic carbon concentration on growth of *Gracilaria secundata*. *B. Phycol. J.*, 1989, **24**: 83~89.
- [39] Israel A, Katz S, Dubinsky Z, *et al.* Photosynthetic inorganic carbon utilization and growth of *Porphyrta linearis* (Rhizophyta). *J. Appl. Phycol.*, 1999, **11**: 447~453.
- [40] Gao K, Aruga Y, Asada K, *et al.* Photorespiration and CO₂ fixation in the red alga *Porphyrta yezoensis* Ueda. *Japn. J. Phycol.*, 1992, **40**: 373~377.
- [41] Rives J S and Peckol P. Interactive effects of nitrogen and dissolved inorganic carbon on photosynthesis, growth, and ammonium uptake of the macroalgae *Cladophora vagabunda* and *Gracilaria tikvahiae*. *Mar. Biol.*, 1995, **121**: 747~753.
- [42] Axelsson L, Uusitalo J and Ryberg H. Mechanisms for concentrating and storage of inorganic carbon in marine macroalgae. In: Garcia-Reina G, Pedersen M. Ed. *Seaweeds Cellular and Biotechnology, Physiology and Intensive Cultivation*, COST-48, Spain, 1991.
- [43] Corzo A and Niell F X. Determination of nitrate reductase activity in *Ulva rigida* C. Agardh by the in situ method. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1991, **146**: 181~191.
- [44] Gattuso J-P and Buddemeier R W. Calcification and CO₂. *Nature*, 2000, **407**: 311~312.
- [45] Gao K, Aruga Y, Asada K, *et al.* Calcification in the articulated coralli alga *Corallina pilulifera*, with special reference to the effect of elevated atmospheric CO₂. *Mar. Biol.*, 1993, **117**: 129~132.
- [46] Smith A D and Roth A A. Effect of carbon dioxide concentration on calcification in the red coralline alga *Bossiella orbigniana*. *Mar. Biol.*, 1979, **52**: 217~225.
- [47] Gattuso J-P, Frankignoulle M, Bourge I, *et al.* Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Glob. Planet Change.*, 1998, **18**: 37~46.
- [48] Langdon C, Takahashi T, Sweeney C, *et al.* Effect of carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef. *Global Biogeochem. Cycles.*, 2000, **14**: 639~654.
- [49] Riebesell U, Zonderran I, Rost B, *et al.* Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature*, 2000, **407**: 363~367.
- [50] Stumm W and Morgan J J. *Aquatic Chemistry*. Wiley, New Yoke, 1981, 171~185.
- [51] Madsen T V and Sand-Jensen K. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.*, 1991, **50**: 176~182.
- [52] Zou D H (邹定辉), Gao K S (高坤山). Photosynthetic responses to inorganic carbon in *Ulva lactuca* under aquatic and aerial states. *Acta Botanica Sinica*(植物学报), 2002.
- [53] Poorter H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetatio*, 1993, **104/105**: 77~97.
- [54] Bowler J M and Press M C. Effects of elevated CO₂, nitrogen form and concentration on growth and photosynthesis of a fast- and slow-growing grass. *New phytologist*, 1996, **132**: 391~401.
- [55] Köner C. Toward a better experimental basis for upscaling plant responses to elevated CO₂ and climate warming. *Plant Cell Environ.*, 1995, **18**: 1101~1110.
- [56] Huppe H C and Turpin D H. Integration of carbon and nitrogen metabolism in plant and algal cells. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1994, **45**: 577~607.
- [57] Levassasseur G, Edwards G E, Osmond C B, *et al.* Inorganic carbon limitation of photosynthesis in *Ulva rotundata* (Chlorophyta). *J. Phycol.*, 1991, **27**: 667~672.