

DOI: 10.5846/stxb201303200463

郑伟, 钟志海, 杨梓, 刘雅萌, 徐军田. 大气 CO₂ 增加对不同生长光强下龙须菜光合生理特性的影响. 生态学报, 2014, 34(24): 7293-7299.

Zheng W, Zhong Z H, Yang Z, Liu Y M, Xu J T. Effects of elevated CO₂ concentration on the photosynthetic physiological characteristics of *Gracilaria lemaneiformis* grown under different light levels. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(24): 7293-7299.

大气 CO₂ 增加对不同生长光强下龙须菜 光合生理特性的影响

郑 伟¹, 钟志海², 杨 梓¹, 刘雅萌¹, 徐军田^{1,*}

(1. 淮海工学院江苏省海洋资源开发研究院, 连云港 222005; 2. 汕头大学海洋生物研究所, 汕头 515063)

摘要: 为了探讨未来大气 CO₂ 升高对不同生长光强下大型海藻的影响, 选取经济红藻龙须菜为实验材料, 研究了其生长速率、光合作用、呼吸作用、叶绿素荧光参数以及光合色素对 CO₂ 和光强的响应。实验设置两个 CO₂ 浓度, 正常空气水平 CO₂ 浓度 (390 μL/L) 和高 CO₂ 浓度 (1000 μL/L); 两个光强梯度, 高光 (300 μmol m⁻² s⁻¹) 和低光 (100 μmol m⁻² s⁻¹)。结果表明, CO₂ 和光强对龙须菜的生长和光合作用有明显的交互作用。大气 CO₂ 升高并没有显著影响龙须菜的生长速率, 但在不同 CO₂ 处理下, 龙须菜对光强的响应不同。在空气水平下, 光强的变化对其生长速率影响不显著。而在高 CO₂ 作用下, 高光处理下的藻体有更高的生长速率。CO₂ 显著促进高光生长下龙须菜的呼吸作用速率, 但是在低光下作用不明显。而对于光合作用速率来说, 低光培养下的藻体 CO₂ 表现为负面效应, 但对高光下生长的藻体作用不明显。CO₂ 增加没有改变龙须菜生长状态下的电子传递速率, 但在高光下, CO₂ 表现为一定的抑制作用。CO₂ 显著降低了龙须菜天线色素藻红蛋白和叶绿素 a 的含量。这些 CO₂ 与光强的结合效应表明, 大气 CO₂ 的升高对龙须菜光合生理特性的影响随着光强的变化而呈现不同的效应, 在未来评估 CO₂ 的增加对大型海藻的影响时, 要充分考虑其他环境因子的耦合效应。

关键词: 龙须菜; CO₂; 光强; 生长; 光合作用

Effects of elevated CO₂ concentration on the photosynthetic physiological characteristics of *Gracilaria lemaneiformis* grown under different light levels

ZHENG Wei¹, ZHONG Zhihai², YANG Zi¹, LIU Yameng¹, XU Juntian^{1,*}

1 Jiangsu marine resources development research institute, Huaihai Institute of Technology, Lianyungang 222005, China

2 Marine biology institute, Shantou University, Shantou 515063, China

Abstract: To obtain the adaptive capacity of macroalgae to light-change environment in future elevated CO₂ condition, we selected the economic red macroalga *Gracilaria lemaneiformis* as the experimental material to study the co-effects of light and CO₂ on the growth rate, respiration rate, net photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters and the contents of photosynthetic pigments. Two CO₂ levels and two light intensities were set in this study. The different CO₂ concentrations treatments were set as (1) actual atmospheric CO₂ concentration: average of the pCO₂ was about 390 μL/L; and (2) High CO₂ level: pCO₂ concentration was about 1000 μL/L. Target pCO₂ in this study was achieved by bubbling pre-mixed air-CO₂ mixtures from the plant growth CO₂ chamber, which controls the CO₂ level with a variation of less than 3%. The different light levels were attained with cool white fluorescent tubes (300 μmol m⁻² s⁻¹, HL; and 100 μmol m⁻² s⁻¹, LL). The culture medium was renewed every two days using filtrated seawater and about 64 and 8 μmol/L concentrations of nitrate

基金项目: 国家自然科学基金 (41476097, 41106093); 江苏省高校自然科学基金 (12KJB17002); 江苏省“青蓝工程”人才基金; 江苏高校优势学科建设工程资助项目

收稿日期: 2013-03-20; 网络出版日期: 2014-03-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xjtlx@126.com

and phosphate were added, respectively. The culturing densities of *G. lemaneiformis* were controlled exactly to maintain the pH in the medium changed less than 0.05. Our results showed that the significant interactions of CO₂ and light were found in the photosynthetic performance and relative growth rate of *G. lemaneiformis*. elevated CO₂ concentration had no significant effect on the relative growth rate of *G. lemaneiformis*, but light played different roles when the thalli was cultured in different CO₂ levels. In atmospherical CO₂ condition, no difference was found between high and low light treatments; while the higher growth rate was found in the high light treatment when the thalli was cultured under high CO₂ level. CO₂ stimulated the respiration rate of *G. lemaneiformis* cultured under high light level, but no effect was found in that under low light condition. For net photosynthetic rate, CO₂ showed the negative effects when the thalli grown in low light level, while no effects was found in that under high light condition. The relative electron transport rates of *G. lemaneiformis* were not changed under different CO₂ levels, but significant inhibition was found when it was measured under high light. The lowest concentrations of Chl a and phycoerythrin were found in the thalli cultured under high CO₂ and high light condition together. From the results we get above, we can get the conclusion that increased availability of pCO₂ down-regulated CO₂ concentration mechanism (CCM), which together with the increased seawater acidity led to higher sensitivity to excessive or stressful light intensity, leading to doubled edged effects of *G. lemaneiformis*. We should fully consider the co-effects of other environmental factors with CO₂ when estimated the effects of CO₂ on the macroalgae.

Key Words: *Gracilaria lemaneiformis*; CO₂; light; growth; photosynthesis

大气中 CO₂ 浓度从工业革命前的 280 $\mu\text{L/L}$ 剧增到现在的 390 $\mu\text{L/L}$, 并且随着工业的发展, 化石燃料的进一步使用, 空气中的 CO₂ 浓度根据 IPCC 预测模型 (A1F1) 的推测, 在本世纪末将达到 800—1000 $\mu\text{L/L}$ ^[1]。占地球表面积约 70% 的海洋是一个巨大的碳汇, CO₂ 的溶入, 将使海水的 pH 值下降 0.3—0.4, 这将对海洋的生态系统造成巨大的影响^[2]。以往的研究报告显示, 这种大气 CO₂ 溶入导致的海洋酸化大多发生在远洋海域, 而近岸由于陆源的影响, 海洋酸化现象不明显, 但最近的研究表明, 近岸水体同样会发生酸化, 并且这种酸化作用比远洋更为显著^[3]。但同时, 当前海水中碳的供给未能满足藻细胞的需求^[4], 大气 CO₂ 浓度升高使海水中的 CO₂ 浓度相应增加, 可以为藻体提供更多的碳源。这种酸化带来的负面效应和 CO₂ 浓度增加的正面效应同时作用于藻体, 并且在不同的环境因子变动中表现为不同的综合效应^[5]。

大型海藻定生于近岸海域, 虽然近海岸所占的面积不到整个海洋的 1%, 但却贡献了约 10% 的初级生产力, 大气 CO₂ 增加与大型海藻的研究与浮游植物相比甚少, 尤其是与全球变化过程中其他环境因子的结合效应^[6-7]。龙须菜是江蓠属重要的经济海藻, 其琼脂含量高, 食用性好, 是琼胶生产及保健食品开发的重要原材料, 目前在我国的南北海域都有

大面积的养殖。龙须菜在养殖区随着生长的增加, 其在水中分布的深度也呈现不同的变化, 接受的光强也呈现梯度变化^[8]。本实验模拟未来大气 CO₂ 升高的海洋环境中光强变化对龙须菜生理生化特性的影响, 探讨 CO₂ 浓度增加和光强变化的结合效应, 为未来龙须菜的养殖提供一定的理论支持。

1 材料与方法

1.1 材料与培养

龙须菜 (2007 品种) 取自广东省汕头市南澳岛养殖区, 运到连云港后在连岛海区进行养殖, 半个月后挑取分枝细密、色泽亮红的藻体带到实验室暂养, 将藻体剪成 3cm 左右的小段, 在 20 $^{\circ}\text{C}$, 光照为 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 各培养一个星期后, 再次挑取健康藻体, 进行实验。

实验设计: 实验分为不同 CO₂ 和光强处理, CO₂ 设为空气对照水平 (LC, CO₂ 浓度为 390 $\mu\text{L/L}$) 和加富水平 (HC, CO₂ 浓度为 1000 $\mu\text{L/L}$); 光强模拟龙须菜在养殖区内不同的生长深度, 设为高光 (HL, 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 和低光 (LL, 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 两个梯度。这样实验有 4 个处理, 分别为 LC-HL、LC-LL、HC-HL 和 HC-LL。高 CO₂ 水平通过 CO₂ 植物培养箱获取 (武汉瑞华, HP1000C-D), 而光强的大小通过在圆形培养瓶的外部遮盖不同层数的中性网控制, 温

度设为 20 ℃,光暗周期为 12 h:12 h。实验中所用的海水为灭菌天然海水(盐度为 30),并加入一定量的 N,P(64 μmol/L NO₃⁻,8 μmol/L 的 PO₄³⁻),每两天换水一次并称重,每次换水前用各自水平的 CO₂ 浓度的空气进行平衡,藻量维持在 0.1 g/L 的密度水平上,这样使藻体一直处于相对稳定的 pH 下,从而维持不同处理间的碳酸盐系统的稳定(pH 值的变化小于 0.05,pH 变化情况见图 1),每个处理设 3 个重复,处理 2 个星期后,进行以下生理指标的测定。

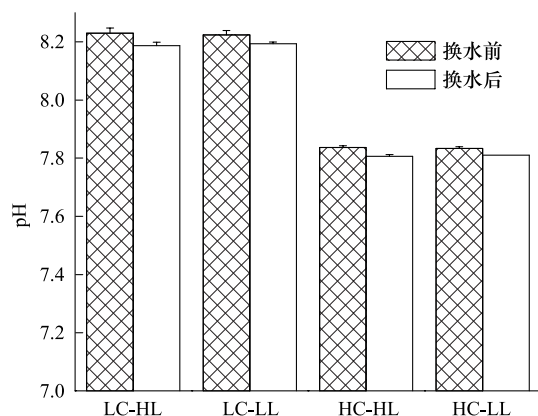


图 1 不同 CO₂ 浓度和不同光强处理下龙须菜培养介质的 pH 值在更换前后的变化情况

Fig.1 The pH changes of *Gracilaria lemaneiformis* cultured in different CO₂ levels and different light intensities before and after the renewal of the medium

LC: 390 μmol/L; HC: 1000 μmol/L; HL: 300 μmol/L; LL: 100 μmol/L; LC-HL: CO₂ 对照-高光; LC-LL: CO₂ 对照-低光; HC-HL: CO₂ 加富-低光; HC-LL: CO₂ 加富-低光

1.2 生长的测定

龙须菜的生长速率根据公式计算得到:

$$RGR = 100 \times (\ln W_{t_2} - \ln W_{t_1}) / (t_2 - t_1)$$

式中, W_{t_1} 第 t_1 天的藻体的鲜重, W_{t_2} 为第 t_2 天龙须菜的鲜重。

1.3 光合和呼吸作用的测定

龙须菜光合放氧通过溶氧仪(YSI 5300)测定。测定之前,将藻体用剪刀剪成约 0.5 cm 长的小条,在各自的生长条件下适应 1—2 h,从而最大程度地降低切割带来的机械损伤。光合放氧测定所用的培养介质、温度以及光强都和龙须菜的生长条件一致,这样可以获得龙须菜生长状态下的光合作用能力。而呼吸作用则将溶氧仪的外面罩上一层不透光的黑布,使藻体处于黑暗状态下从而得到暗呼吸速率。

1.4 叶绿素荧光参数的测定

用荧光仪(PAM- Water-EDF, Walz, Effeltrich,

Germany)测定龙须菜的荧光参数,将样品适应 15 min 后,测定藻体的光诱导曲线,光化光设定为不同处理藻体的生长光强。相对电子传递速率(rETR)是通过以下公式得到:

$$rETR = \Delta F / F_m' \times PFD$$

式中, $\Delta F / F_m'$ 为测定光适应样品 PS II 的有效光化学效率, PFD 为测定时的光强强度。

而快速光响应曲线(RLC)的测定则是通过给予 9 个光强梯度(0、167、257、379、578、861、1218、1692 和 2746 μmol m⁻² s⁻¹)测定每个光强下龙须菜相对电子传递速率,光响应曲线根据以下的公式拟合^[9]:

$$rETR = I / (aI^2 + bI + c)$$

式中, I 为光强, a, b, c 为 3 个参数,通过这 3 个参数可以得到光响应曲线的光饱和参数(I_k),光合效率(α)和最大相对电子传递速率($rETR_{max}$):

$$I_k = (c/a)^{1/2}$$

$$\alpha = 1/c$$

$$rETR_{max} = 1 / [b + 2(ac)^{1/2}]$$

1.5 光合色素的测定

1.5.1 叶绿素 a 含量的测定。

取 0.1 g 左右的龙须菜藻体放入试管,并加入 10 mL 甲醇,放于 4℃ 冰箱中冷藏过夜。取上清液测其在波长 653 nm 和 666 nm 处的吸光值^[10]。

1.5.2 藻红蛋白含量的测定。

取 0.1—0.2 g 左右的龙须菜藻体,在研钵内用石英砂和少量的磷酸缓冲液(pH=6.8)将藻体研碎,加约 10 mL 的磷酸缓冲液 10000 r/min 离心 10 min,取上清液,将沉淀物继续研磨,并重复上面的步骤,最后将溶液定容为 25 mL,然后用分光光度计测定 A_{455} , A_{564} 和 A_{592} 值。PE 的含量按下列公式计算^[11]:

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

1.6 统计与分析

实验中的测定重复次数为 3 次,实验数据采用 Two-way ANOVA (Turkey) 或 T-test 分析,设显著水平为 $P < 0.05$,通过在图中或者表格中标注不同的小写字母来表示差异显著性。

2 结果

对龙须菜的生长来说,CO₂ 无论在高光和低光下都没有显著的作用,但在不同 CO₂ 处理下,龙须菜对光强的响应不同。在高 CO₂ 作用下,高光下龙须菜

的生长速率显著高于低光下的藻体,但在空气水平下,高光和低光下的生长速率不显著。光强和 CO_2 之间存在显著的交互作用(图 2)。

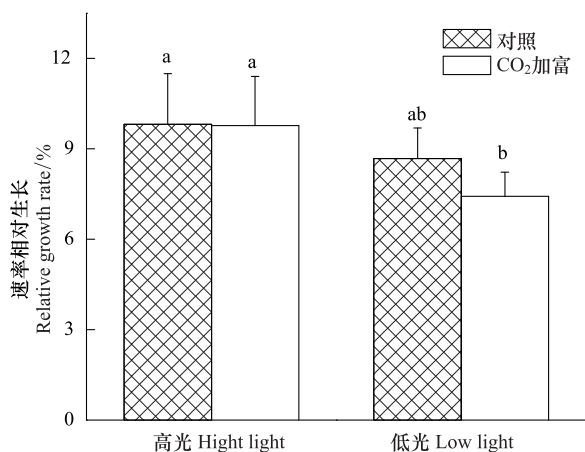


图 2 不同 CO_2 浓度和不同光强处理下龙须菜相对生长速率 (RGR) 的变化

Fig.2 The changes of relative growth rate (RGR) of *Gracilaria lemaneiformis* cultured in different CO_2 levels and different light intensities

CO_2 显著促进高光下生长的龙须菜呼吸作用速率,但是在低光下不显著。在空气 CO_2 条件下,高低光处理对龙须菜的呼吸作用速率没有显著的影响;但在高 CO_2 处理下,高光生长下的藻体呼吸作用速率要显著高于低光水平下的。对呼吸作用来说,光强和 CO_2 之间也存在显著的交互作用(图 3A),而对生长光强下的光合作用速率来说, CO_2 对高光下生长的藻体没有显著影响,但明显降低在低光下龙须菜的光合作用速率。不同的 CO_2 水平下,高光强生长情况下龙须菜的光合作用速率都要显著高于低光强下生长的藻体,在高 CO_2 条件下,这种差异更为显著(图 3B)。

龙须菜在生长情况下的相对电子传递速率在高低 CO_2 处理下没有显著差异,但高光下生长的藻体与低光下生长的相比具有更高的相对电子传递速率(图 4)。

但不同处理的藻体对光强的响应却存在明显的差异,通过快速光响应曲线可以看出,在较低的光强下($<1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$),不同处理的藻体其相对电子传递速率没有显著差异,但随着光强的增加,尤其在 $2746 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的光强下,低光强生长下的藻体与高光下生长的相比受到明显的光抑制,高低 CO_2 之间没有显著性差异。高光强生长下的藻体的相对

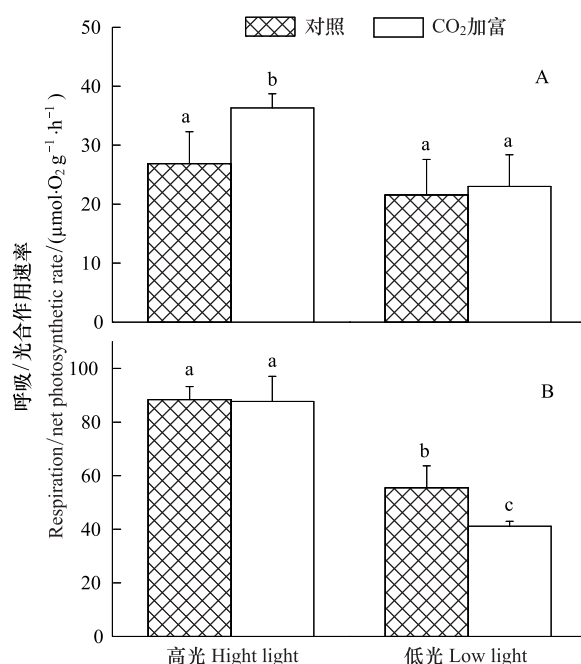


图 3 不同 CO_2 浓度和不同光强处理下龙须菜的呼吸作用 (A) 和在生长光强下的净光合速率 (B) 的变化

Fig.3 The changes of respiration rate (A) and net photosynthetic rate measured in growth light condition (B) of *Gracilaria lemaneiformis* cultured in different CO_2 levels and different light intensities

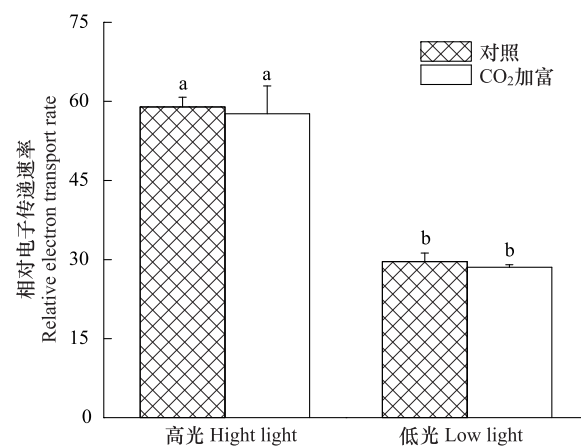


图 4 不同 CO_2 浓度和不同光强下龙须菜在生长状态下相对电子传递速率 (rETR) 的变化

Fig.4 The changes of rETR measured under growth condition of *Gracilaria lemaneiformis* cultured in different CO_2 levels and different light intensities

电子传递速率也表现为一定程度的下降,尤其是高 CO_2 处理下的藻体下降更为显著(图 5)。

通过分析光响应曲线的光合参数可以得到,高光处理的藻体具有更高的光饱和参数,但 CO_2 对此没有显著影响。对于低光下的光能利用效率来说,

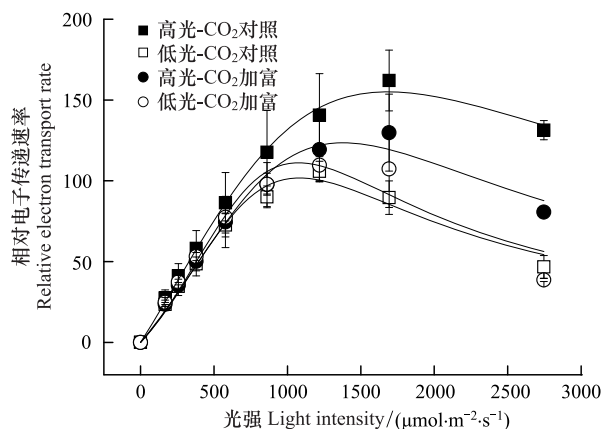


图5 不同 CO₂ 浓度和不同光强下龙须菜相对电子传递速率 (rETR) 的快速光响应曲线

Fig.5 The rapid light curves of change of relative electron transport rate (rETR) of *Gracilaria lemaneiformis* cultured in different CO₂ levels and different light intensities

所有处理下的龙须菜之间没有显著差异。CO₂对高光和低光下生长藻体的最大相对电子传递速率没有显著影响,在空气 CO₂水平下生长的藻体,高光处理的 rETR_{max}要显著高于低光处理的藻体,但在高 CO₂生长的藻体,高低光间没有显著差异(表1)。

高光和 CO₂都显著降低叶绿素 a 的含量,而对于龙须菜的藻红蛋白来说,高光虽然也显著降低其含量,但 CO₂只在低光下才表现出明显的抑制作用(图6)。

3 讨论

龙须菜在不同 CO₂浓度和光强梯度下其光合生理特性表现出不同的响应。大气 CO₂升高并没有显著影响龙须菜的生长速率,而以前的研究发现 CO₂对龙须菜起到了明显的促进作用^[6,12],这是因为在以前的研究中,龙须菜的培养密度较高,海水的碳酸盐系统变化大,藻体经历了pH值明显的日变动,高

CO₂的作用更多的是增加了海水中可利用的碳源,尤其是在中午时段,CO₂的溶入很好地缓解了高 pH 值带来的光合作用抑制。而本实验不仅考虑 CO₂的增加,而同时考虑了 CO₂溶入导致 pH 的下降对龙须菜的影响,我们通过合理地控制龙须菜的培养密度,使培养介质中的碳酸盐系统稳定,使藻体一直处于一个很小的 pH 变化范围内(小于 0.05),从而精确的研究大气 CO₂升高带来的两种效应对龙须菜的影响。在低 CO₂浓度时,碳是龙须菜生长的限制因子,海水中碳的供给未能满足藻细胞的需求^[13],因此高 CO₂的溶入可以为龙须菜提供更多的碳源,这是 CO₂带来的正面效应,在很多的大型海藻的研究中得到体现^[6,13-14]。而龙须菜长期处于高 CO₂溶入带来的低 pH 环境中,藻体需要额外的能量来维持体内的酸碱平衡^[15],这种正面和负面效应同时作用于藻体,其综合效应取决于他们之间的动态平衡,因此,大气 CO₂升高对不同的种类和相同藻类在不同的环境条件下都有可能呈现不同的效应。

生长是藻类各类生理活动的一个综合体现,其中光合生理扮演着重要的角色。以前的研究表明,CO₂对大型海藻光合作用能力的影响存在种间差异,CO₂降低一些大型海藻的光合作用,但在另外一些种类中没有影响甚至会体现为正面效应^[16-18]。而本研究发现,高 CO₂显著降低了低光生长下龙须菜的光合作用速率,但对高光下生长的藻体没有影响。这是因为在低光下,高 CO₂培养下龙须菜的主要天线色素藻红蛋白含量显著下降,而在高光下,CO₂没有明显的影响。这表明 CO₂的效应在同一种类中可能由于培养条件的不同导致其作用也显著不同。对于呼吸作用来说,CO₂的效应却和光合作用相反——在低光下没有影响,但在高光下高 CO₂培养的龙须菜呼吸作用速率明显增加。其主要原因有可能是高光

表1 从图5获得的不同 CO₂和不同光强下培养龙须菜的光合参数

Table 1 Photosynthetic parameters derived from figure 5 of *Gracilaria lemaneiformis* cultured in different CO₂ levels and different light intensities

处理 Treatment	光饱和点/($\mu\text{mol 光子 m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) Light saturation point	光能利用效率 Light use efficiency	最大相对电子传递速率 Maximum relative electron transport rate
LC-HL	1734.62+319.74 a	0.14+0.03 a	156.70+15.73 a
LC-LL	1090.70+118.43 b	0.10+0.01 a	102.48+1.65 b
HC-HL	1398.55+101.22 a	0.11+0.01 a	123.67+19.40 ab
HC-LL	1077.67+126.77 b	0.10+0.02 a	112.86+9.48 b

LC-HL: CO₂对照-高光; LC-LL: CO₂对照-低光; HC-HL: CO₂加富-低光; HC-LL: CO₂加富-低光

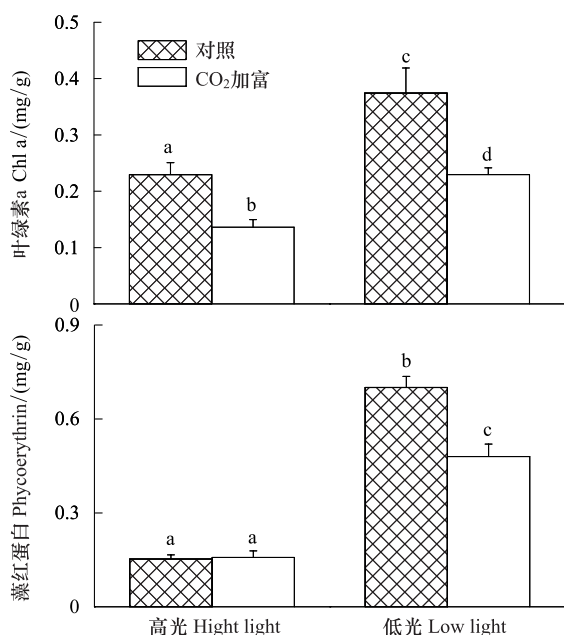


图6 不同 CO₂ 浓度和不同光强处理下龙须菜叶绿素 a (Chl a) 和藻红蛋白 (Phycoerythrin) 含量的变化

Fig.6 The change of chlorophyll a (Chl a) and phycoerythrin of *Gracilaria lemaneiformis* cultured in different CO₂ levels and different light intensities

下类囊体膜进一步酸化^[15],藻体需要更多的能量来应对细胞内外 pH 值下降带来的影响。

通过分析不同处理下龙须菜藻体的荧光参数变化可以看出,高光培养下的藻体比低光下的藻体在光强下有更强的适应能力,虽然 CO₂ 并没有影响龙须菜在生长状态下的电子传递速率,但在光强非常高的情况下(夏季的中午),高 CO₂ 显著降低了高光培养下龙须菜的电子传递速率,其原因是 CO₂ 浓度增高,在一定程度上降低了龙须菜对 HCO₃⁻ 的吸收,从而下调藻体的 CCM (碳浓缩机制)^[19-20],又因为 HCO₃⁻ 的转移和利用是一个耗能过程,所以在藻体的 CCM 受到抑制时,用于转移和利用 HCO₃⁻ 的能量就相对减少,在光强下,光能过剩,无机碳利用所节省的能量会成为一种胁迫^[16],从而抑制藻体的电子传递速率。

高 CO₂ 显著降低了龙须菜 Chl a 的含量,这种在高 CO₂ 下光合色素含量降低的效应可以归结为是一种“色素节约 (pigment economy)”现象^[17,21],这是藻体适应环境变化的一种策略,藻体只有通过更大程度地下调其光合中心色素含量,才能避免传递更多的光能到光系统中(与正常 CO₂ 水平下培养的藻类

相比,高 CO₂ 情况下的藻体需要应对更多的过剩能量,如 CCM 下调所节省的能量)。龙须菜主要是通过调节其光系统中心色素的含量来改变传递到光系统中心光能的量。而对于藻红蛋白来说,低光下 CO₂ 的作用显著,但在高光下影响藻红蛋白含量的主要因素是光强,因此 CO₂ 的效应不明显。对一种绿藻浒苔来说,除光系统中心色素变化之外,藻体的电子传递速率在不同 CO₂ 处理下也有明显不同^[15],这可能是种类差异引起的,不同的海藻具有不同应对海洋酸化的适应策略,但是它们最终目的是一致的,都是尽可能的调节到达光系统能量的多少来适应不同的环境变化,如高光降低这种能量传递水平,而低光加大能量的获取。

References:

- [1] Feely R A, Doney S C, Cooley S R. Ocean acidification: present conditions and future changes in a high-CO₂ World. *Oceanography*, 2009, 22(4): 36-47.
- [2] Feely R A, Sabine C L, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry V, Millero F J. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 2004, 305(5682): 362-366.
- [3] Cai W J, Hu X P, Huang, W J, Murrell M C, Lehrter J C, Lohrenz, S E, Chou W C, Zhai W D, Hollibaugh J T, Wang Y C, Zhao P S, Guo X H, Gundersen K, Dai M, Gong G C. Acidification of subsurface coastal waters enhanced by eutrophication. *Nature Geoscience*, 2011, 4(11): 766-770.
- [4] Zou D H, Gao K S. Comparative mechanisms of photosynthetic carbon acquisition in *Hizikia fusiforme* under submersed and emersed conditions. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(10): 1178-1185.
- [5] Gao K S, Helbling E W, Häder D P, Hutchins D A. Responses of marine primary producers to interactions between ocean acidification, solar radiation, and warming. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 470(3): 167-189.
- [6] Xu J T, Gao K S. The influence of carbon dioxide and solar UVR on the growth, photosynthesis and pigments contents of *Gracilaria lemaneiformis*. *Acta Oceanologica Sinica*, 2010, 32(5): 144-151.
- [7] Gao K S, Zheng Y Q. Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sessilis* (Rhodophyta). *Global Change Biology*, 2010, 16(8): 2388-2398.
- [8] Xu J T, Gao K S. Growth, pigments, UV-absorbing compounds and agar yield of the economic red seaweed *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta) grown at different depths in the coastal waters of the South China Sea. *Journal of Applied*

- Phycology, 2008, 20(5): 681 - 686.
- [9] Eilers P H C, Peeters J C H. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Modelling*, 1988, 42(3-4): 199-215
- [10] Wellburn A R. 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(3): 307-313.
- [11] Beer S, Eshel A. Determining phycoerythrin and phycocyanin concentrations in aqueous crude extracts of red algae. *Australian Journal of Marine Freshwater Research*, 1985, 36(6): 785-92.
- [12] Xu Z G, Zou D H, Zhang X, Liu S X, Gao K S. Effects of increased atmospheric CO₂ and N supply on growth, biochemical compositions and uptake of nutrients in *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta). *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3752-3759.
- [13] Gao K S, Aruga Y S, Asada K, Ishihara T, Akano T, Kiyohara M. Enhanced growth of the red alga *Porphyra yezoensis* Ueda in high CO₂ concentrations. *Journal of Applied Phycology*, 1991, 3(4): 356-362.
- [14] Andría J R, Pérez-Lloréns J L, Vergara J J. Mechanisms of inorganic carbon acquisition in *Gracilaria gaditana* nom. prov. (Rhodophyta). *Planta*, 1999, 208(4): 564-573.
- [15] Smith F A, Raven J A. Intracellular pH and its regulation. *Annual Review of Plant Biology*, 1979, 30(1): 289-311.
- [16] Xu J, Gao K. Future CO₂-Induced ocean acidification mediates the physiological performance of a green tide alga. *Plant Physiology*, 2012, 160(4): 1762-1769.
- [17] Mercado J M, Javier F, Gordillo L, Niell F X, Figueroa F L. Effects of different levels of CO₂ on photosynthesis and cell components of the red alga *Porphyra leucosticta*. *Journal of Applied Phycology*, 1999, 11(5): 455-461.
- [18] Gao K, Aruga Y, Asada K, Kiyohara M. Influence of enhanced CO₂ on growth and photosynthesis of the red algae *Gracilaria* sp. and *G. Cilensis*. *Journal of Applied Phycology*, 1993, 5(6): 563-571.
- [19] Mercado J M, Niell F X, Figueroa F L. Regulation of the mechanism for HCO₃⁻ use by the inorganic carbon level in *Porphyra leucosticta* Thur. in Le Jolis (Rhodophyta). *Planta*, 1997, 201(3): 319-325.
- [20] Zou D H, Gao K S, Xia J R. Photosynthetic utilization of inorganic carbon in the economic brown alga, *Hizikia fusiforme* (Sargassaceae) from the South China Sea. *Journal of Phycology*, 2003, 39(6): 1095-1100.
- [21] Gordillo F J L, Figueroa F L, Niell F X. Photon- and carbon-use efficiency in *Ulva rigida* at different CO₂ and N levels. *Planta*, 2003, 218(2): 315-322.

参考文献:

- [6] 徐军田, 高坤山. 二氧化碳和阳光紫外辐射对龙须菜生长和光合生理的影响. *海洋学报*, 2010, 32(5): 144-151.
- [12] 徐智广, 邹定辉, 张鑫, 刘树霞, 高坤山. CO₂ 和硝氮加富对龙须菜 (*Gracilaria lemaneiformis*) 生长, 生化组分和营养盐吸收的影响. *生态学报*, 2008, 28(8): 3752-3759.