

DOI: 10.5846/stxb201305261184

刘树霞,徐军田,邹定辉.大气 CO₂ 升高和紫外辐射相互作用对羊栖菜生理特性的影响.生态学报,2015,35(21): - .

Liu S X, Xu J T, Zou D H. Combined effects of increasing CO₂ concentrations and solar UV radiation on the physiological performance of *Hizikia fusiformis* Okamura (Sargassaceae, phaeophyta). Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(21): - .

大气 CO₂ 升高和紫外辐射相互作用对羊栖菜生理特性的影响

刘树霞¹, 徐军田¹, 邹定辉^{2,*}

¹ 淮海工学院海洋学院, 连云港 222005

² 华南理工大学环境与能源学院, 广州 510006

摘要: 为了研究经济海藻羊栖菜对大气 CO₂ 浓度增加与紫外辐射 (UVR) 相互作用的响应, 本文设置两个 CO₂ 浓度 (380 和 800 ppmv) 以及两种辐射处理, 即 PAR 处理 (滤除 UV-A、UV-B, 藻体仅接受可见光, 400—700nm) 和 PAB 处理 (全波长辐射 280—700nm) 培养海藻, 探讨了羊栖菜生长、光合作用、呼吸作用、光合色素含量、可溶性糖和蛋白以及硝酸还原酶活性的变化情况。结果表明高浓度 CO₂ 显著提高羊栖菜藻体的相对生长速率, 并且紫外辐射的负面效应在高 CO₂ 处理下表现不显著。高 CO₂ 降低了藻体的光合作用速率, 而 UVR 的负面效应和生长体现为一致性, 但是羊栖菜的呼吸作用没有受到环境变化的明显影响。羊栖菜的光合色素叶绿素 a 和类胡萝卜素在高浓度 CO₂ 处理下明显降低, 而 UVR 没有明显影响。环境因子对羊栖菜的可溶性糖没有影响, 但是在高 CO₂ 和全波长辐射处理下, 藻体可溶性蛋白的含量显著增加。同时高 CO₂ 明显提高了硝酸还原酶的活性, 并且仅在高浓度 CO₂ 处理下藻体中 UVR 对其活性有抑制作用。CO₂ 和 UVR 对羊栖菜的大多数生理特性存在明显的交互作用, 在未来 CO₂ 浓度进一步增加的情况下, UVR 的负面效应将会得到一定程度的缓解, 这样有利于羊栖菜在养殖海区获得更高的产量。

关键词: 紫外辐射; CO₂; 羊栖菜; 生长; 光合作用

Combined effects of increasing CO₂ concentrations and solar UV radiation on the physiological performance of *Hizikia fusiformis* Okamura (Sargassaceae, phaeophyta)

LIU Shuxia¹, XU Juntian¹, ZOU Dinghui^{2,*}

¹ School of Marine Science and Technology, Huaihai Institute of Technology, Lianyungang 222005, China

² College of Environment and Energy, South China University of Technology, Guangzhou 510006, China

Abstract: Here, we investigated the physiological responses of the economically important brown macroalgal species, *Hizikia fusiformis*, to solar ultra-violet (UV) radiation and increasing CO₂ concentrations. Specifically, we cultured the alga under two different CO₂ concentrations (380 and 800 ppmv) and two different solar radiations (PAR: photosynthetically active radiation 400—700 nm; PAB: full spectrum solar radiation, 280—700 nm) outdoors. Two radiation treatments were established in the experiment: (1) thalli that received full spectrum solar radiation (PAB treatment) in quartz tubes covered with Ultraphan 295, and (2) thalli that only received PAR (P treatment) in quartz tubes covered with Ultraphan film 395. CO₂ was supplied to the different treatments by bubbling (300 mL/min) ambient air (390 ppmv) or air enriched

基金项目: 国家自然科学基金 (41276148 和 41106093), 江苏省海洋生物技术重点实验室课题 (2010HS08), 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: 2013-05-26; **网络出版日期:** 2015-04-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dhzou@scut.edu.cn

with CO₂ (800 ppmv CO₂ in the air) with a plant CO₂ incubator that automatically controlled CO₂ concentrations, with less than 5% variation. For all treatments, algae were grown at 20°C, which was regulated by a cooling unit. The growth rate, photosynthesis, dark respiration, photosynthetic pigment contents, soluble carbohydrates, proteins, and nitrate reductase activity were measured after three weeks of culture. Our results showed that elevated CO₂ significantly enhanced the relative growth rate of *H. fusiformis*. UV radiation appeared to have no negative effects on thalli grown under high CO₂ conditions. High CO₂ and UV culture conditions both reduced the net photosynthetic rate of *H. fusiformis*. However, no significant difference was found in the dark respiration of *H. fusiformis* among all treatments. Chlorophyll a and carotenoid contents declined when *H. fusiformis* was cultured under high CO₂ conditions, whereas UV had no significant effect on the content of the two pigments. There was no difference in soluble carbohydrates among all treatments; however, compared to all other treatments, soluble protein content significantly increased in thalli grown at high CO₂ and full spectrum solar radiation. Nitrate reductase activity was enhanced by high CO₂ treatment, but was inhibited in thalli grown under both UV and high CO₂ conditions. Overall, the physiological performance of *H. fusiformis* was most significantly influenced by CO₂ and UVR, with increasing CO₂ concentrations potentially alleviating the negative effects of UVR on thalli performance. This information is expected to help enhance the production of *H. fusiformis* grown in sea areas designated for future culturing.

Key Words: UV radiation; CO₂; *Hizikia fusiformis*; growth; photosynthesis

由于化石燃料的大量使用,大气 CO₂水平从工业革命前的 280 ppmv 剧增到现在的 390 ppmv^[1]。并且根据 IPCC 预测模型(A1F1)的推测,在本世纪末大气中 CO₂浓度将达到 800—1000 ppmv。在以前很长一段时间里,科学家认为研究海洋酸化应该聚焦于外海水域,这是因为在这些区域浮游植物密度低,并且受陆源的影响小,pH 水平在短时间尺度上,是比较稳定的;而在近海海域,因为生物量密度较高,且受陆源输入的影响,海洋酸化的效应不明显。但是在近期的研究发现,近岸海域海水也会受海洋酸化的影响,且因为海洋酸化与生物呼吸及低氧的耦合作用,pH 下降的速度甚至要快于外海海域^[2]。

近几年来大气 CO₂升高所导致的海洋酸化对海洋生态系统影响已成为全球气候变化中最为热门的问题,但是对于大型海藻对海洋酸化响应研究甚少^[3-7],并且多数是在实验室恒定光强下进行研究,忽略了自然界中光的变动以及太阳光中的紫外辐射(UVR)。而紫外辐射对藻体细胞的光合作用^[8-10]、一些关键酶甚至是遗传物质 DNA 产生明显的效应^[11,12],进而影响到藻体的生长^[13-16]。因此在研究大气 CO₂升高对大型海藻影响的同时必须考虑紫外辐射在这个过程中的作用,因为在大型海藻真实的生长环境中,紫外辐射是不能够被单独分离出去的。

高光等^[16]研究表明紫外辐射能够降低羊栖菜的光合作用速率和生长速率,并且随着光强的增加,抑制作用也更为显著,这种抑制作用在未来大气 CO₂升高,海水 pH 值下降的情况下将会表现为怎么的变化模式,本文同样以经济海藻羊栖菜为研究材料,探讨大气 CO₂升高与紫外辐射对藻体生理生化特性的耦合效应,从生长、光合作用、呼吸作用、硝酸还原酶活性、光合色素以及可溶性蛋白和多糖等方面探讨羊栖菜在未来大气 CO₂增加的情况下,紫外辐射的影响,为更好的估计海洋气候变化对近岸大型海藻的影响提供一定的实验基础。

1 材料和方法

1.1 实验材料

羊栖菜(*Hizikia fusiformis*)采自汕头南澳岛云澳湾,用低温箱在 5h 内运到实验室,在培养箱内暂养一段时间后用于实验。暂养的条件是温度为 20°C,光强为 100 μmol m⁻² s⁻¹,光周期为 12h:12h;培养液为过滤的自然海水,每两天更换一次。

1.2 实验设置

石英管(石英管一端开口,长度为 400mm,直径为 59mm)外表面分别覆盖有不同滤光特性的滤膜,使羊栖菜能够接受到不同的太阳光辐射处理:① PAB 处理:石英管外面包裹 Ultraphan 295 滤膜(UVT 100, Digefra, Munich, Germany),使藻体接受全波段阳光辐射;② PAR 处理:石英管外面包裹 Ultraphan395 滤膜(UV Opak, Digefra, Munich, Germany),滤掉紫外线,使藻体只接受可见光 PAR。太阳辐射的强度通过光谱辐射仪(ELDONET Terrestrial Spectro-radiometer, 德国产)测定,本仪器可以连续监测太阳辐射的可见光、紫外线 A 和紫外线 B,每分钟记录一次。

CO₂处理为两个水平,一个是通入正常空气(CO₂浓度约为 380ppmv),另一个为正常水平的 2 倍(800ppmv)。通气的速率约为 300ml/min,高 CO₂来自植物 CO₂培养箱,通过箱体内的气泵泵到露天实验台上的培养管内。

1.3 pH 值日变化测定

在藻体培养十几天以后,找一个典型的天气(晴朗),测定不同培养条件下藻体培养液的 pH 值的日变化情况。从早上 8:00 点到晚上 20:00 点每两个小时测定一次。

1.4 生长测定

挑选健康的羊栖菜藻体,固定在不锈钢钢丝上,放入石英管中,培养液为过滤的自然海水,并加入 100μmol/L 的 NO⁻³和 20μmol/L 的 PO³⁻⁴。每两天更换培养液,每种处理有三个重复。实验期间的温度通过野外控温装置(CAP-3000, Rikakikai, Tokyo, Japan)维持在 20℃。在正式测定藻体的鲜重变化前,让藻体在各自的处理下适应 5 天,从第 6 天开始每两天测量一次藻体的鲜重,实验在第 20 天后结束。藻体的相对生长速率(RGR)按照以下公式求得: $RGR = 100 * (\ln N_t - \ln N_0) / t$, 其中 N_t 为第 t 天藻体的鲜重, N_0 为藻体的初始鲜重。

1.5 光合作用与呼吸作用的测定

光合放氧的测定采用液相氧电极(Hansatech oxy-lab, 美国),通过 LKB 超级恒温箱(英国)水浴控制温度为 20℃。光合反应介质初始为 8ml 过滤的自然海水(pH 8.2, 盐度 31),光源为卤钨灯,光照强度用光量子计(英国)测定,本实验所用光强为饱和光强(600—800μmol m⁻²s⁻¹),所用羊栖菜藻量为 0.2 g (FW)左右。呼吸作用是通过用不透光的材料遮住反应槽测得氧气的消耗量得到。

1.6 有关生化含量的测定

藻体培养两个星期后,测定其叶绿素 a (Chl *a*)、类胡萝卜素 (Car.) 的含量。Chl *a* 和类胡萝卜素的含量是根据 100% 甲醇提取后的扫描光谱,按照 Wellburn (1994) 提供的公式计算得到^[17]。

采用酚—硫酸法测定^[18]:取 0.3g 藻,用研钵研磨成匀浆,加水约 15ml,于 70—80℃ 的水浴中加热 30min,冷却后离心(5000rpm, 10min),将滤液定容至 20ml,即为待测液。取 0.5ml 待测液加水至 2ml,然后加 50μl 酚试剂,再加 5ml H₂SO₄,混匀后用紫外分光光度计测其在 485nm 处的吸光值,再用标准曲线计算其可溶性糖含量(mg g⁻¹ FW)。

参照 Kochert 的方法^[18],用考马斯亮蓝法测定。取 0.2g 藻,加 1ml 水用研钵匀浆,然后再加 4ml 水离心(5000rpm, 10min),取 0.5ml 上清液加 5ml 考马斯亮蓝 G-250,用紫外分光光度计测其在 595nm 处的吸光值,再用标准曲线计算其可溶性蛋白含量(mg g⁻¹ FW)。

1.7 硝酸还原酶(NRA)的测定

参照 Corzo 等的方法^[19],通过测定一定量藻体(活体)在一定量反应介质中单位时间内产生的亚硝氮(NO₂-N)的量来表示藻体的 NRA。以每克鲜重藻体每小时产生的 NO₂-N 量表示 NRA(单位为:μmol NO₂⁻¹ g h⁻¹)。标准曲线用不同浓度的 NaNO₂标准溶液制作。

1.8 数据处理

实验数据采用 Two-way ANOVA 或 T-test 分析,设置显著水平为 $P < 0.05$,本实验中所有的处理都设为 3

个重复。

2 结果

在生长实验期间的两个星期内,最高的日累积辐射量分别为 PAR:7.7MJ/m², UV-A:1.2MJ/m²和 UV-B:0.034MJ/m²;最低日累积辐射量分别为 PAR:2.1MJ/m², UV-A:0.39MJ/m²和 UV-B:0.011MJ/m²。平均日辐射量为分布为 PAR:5.7MJ/m², UV-A :0.91MJ/m²和 UV-B:0.025MJ/m²(图 1)。

在羊栖菜生长期,其培养介质中 pH 值变化遵循一个明显的日变化模式(图 2),在早上和晚上最低,在下午 16:00 达到最高。通入正常空气培养的羊栖菜藻体海水介质,其 pH 值要明显高于通入高浓度 CO₂培养藻体的海水。

高浓度 CO₂显著提高羊栖菜藻体的相对生长速率 RGR($P < 0.05$)。UVR 显著抑制了正常空气 CO₂水平下藻体的生长速率($P < 0.05$),但在高浓度 CO₂下这种作用不明显($P > 0.05$)(图 3)。CO₂和 UVR 之间有明显的交互作用($P < 0.05$)。

而对于藻体的光合作用来说,高 CO₂显著降低羊栖菜的最大净光合作用速率。但 UVR 对光合作用的影响在高低 CO₂处理下表现出和生长速率一样的趋势:在正常空气 CO₂水平下是明显的负面效应,但在高浓度 CO₂下作用不显著($P > 0.05$)。并且 CO₂和 UVR 之间没有明显的交互作用($P > 0.05$)。羊栖菜的呼吸作用速率没有受到 UVR 和 CO₂的显著影响,在所有的处理下都表现为一致的水平(图 4)。

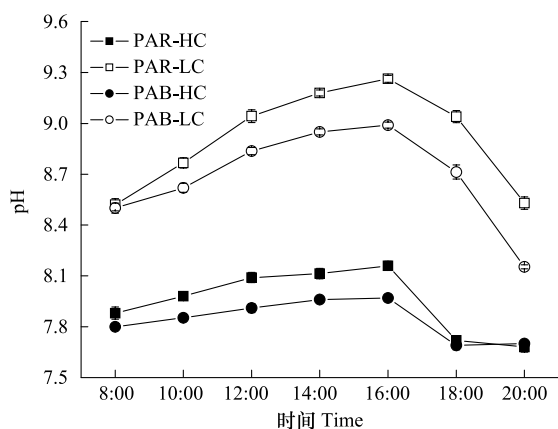


图 2 在不同光辐射(可见光 PAR 和全波长辐射 PAB)以及两种 CO₂水平(正常空气水平 LC, 380 ppmv 和高 CO₂水平 HC, 800 ppmv)处理下羊栖菜培养介质中 pH 值的日变动

Fig.2 Daily fluctuations of seawater pH in the culture of *Hizikia fusiformis* grown under different CO₂ concentrations (Ambient CO₂ level: LC, 380 ppmv; High CO₂ level: HC, 800 ppmv) and with exposure to photosynthetically active radiation (PAR) or full spectrum solar radiation (PAB)

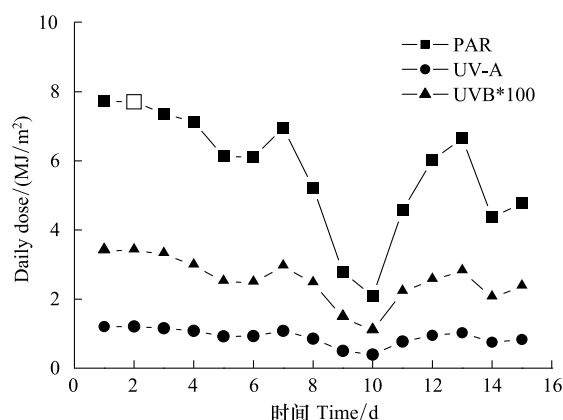


图 1 生长实验期间日累积辐射量(可见光 PAR, 紫外线 A UV-A, 紫外线 B UV-B)的变化

Fig. 1 The change about daily dose of photosynthetically active radiation (PAR), ultra-violet A (UV-A) and ultra-violet B (UV-B) during experiment periods

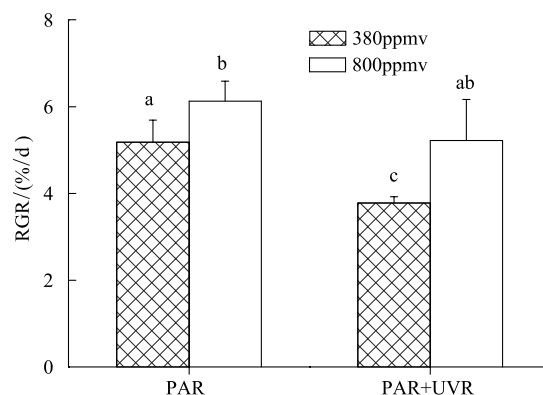


图 3 羊栖菜在可见光 PAR 和全阳光辐射 PAB (PAR+UVR) 及不同 CO₂浓度(正常空气水平 LC, 380 ppmv 和高 CO₂水平 HC, 800 ppmv)培养条件下的相对生长速率(RGR)的变化 不同的字母代表处理间的显著性差异($P < 0.05$)

Fig. 3 The relative growth rate (RGR) of *Hizikia fusiformis* grown under different CO₂ concentrations (Ambient CO₂ level: LC, 380 ppmv; High CO₂ level: HC, 800 ppmv) and with exposure to photosynthetically active radiation (PAR) or full spectrum solar radiation (PAB)

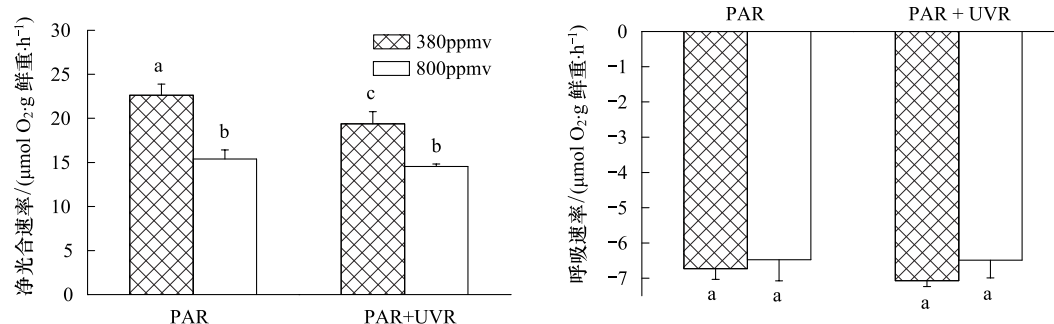


图4 羊栖菜在可见光 PAR 和全阳光辐射 PAB (PAR+UVR) 及不同 CO₂ 浓度 (正常空气水平 LC, 380 ppmv 和高 CO₂ 水平 HC, 800 ppmv) 培养条件下, 其最大净光合作用速率 (A) 和呼吸速率 (B) 的变化情况
不同的字母代表处理间的显著性差异 (P < 0.05)

Fig.4 The change about the maximal net photosynthetic rate (A) and dark respiration rate (B) of *Hizikia fusiformis* grown under different CO₂ concentrations (Ambient CO₂ level: LC, 380 ppmv; High CO₂ level: HC, 800 ppmv) and with exposure to photosynthetically active radiation (PAR) or full spectrum solar radiation (PAB)

高 CO₂ 显著提高了羊栖菜的硝酸还原酶活性, 但 UVR 在正常空气 CO₂ 水平下作用不明显 ($P > 0.05$), 但在高浓度 CO₂ 下 UVR 起到明显的负面效应 ($P < 0.05$)。CO₂ 和 UVR 之间有明显的交互作用 ($P < 0.05$) (图 5)。

UVR 和 CO₂ 对羊栖菜的可溶性糖没有显著的影响。对羊栖菜的可溶性蛋白来说, 在仅有可见光存在的情况下, 高低 CO₂ 处理下的藻体没有显著的差异。但在全波长辐射下, 高 CO₂ 处理下的羊栖菜蛋白含量显著高于正常空气水平下的藻体。而 UVR 仅在高 CO₂ 处理下显著提高了藻体的可溶性蛋白含量, CO₂ 和 UVR 之间有明显的交互作用 ($P < 0.05$) (图 6)。

对于羊栖菜的光合色素 Chla 和类胡萝卜素来说, 随着培养时间的增加, 高 CO₂ 显著降低了它们的含量, 但是 UVR 没有明显的效应, 并且 CO₂ 和 UVR 之间交互作用不显著 ($P > 0.05$) (图 7)。

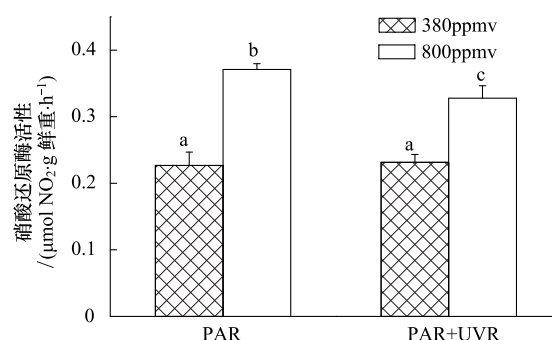


图5 羊栖菜在可见光 PAR 和全阳光辐射 PAB (PAR+UVR) 及不同 CO₂ 浓度 (正常空气水平 LC, 380 ppmv 和高 CO₂ 水平 HC, 800 ppmv) 培养条件下, 其硝酸还原酶活性的变化
不同的字母代表处理间的显著性差异 (P < 0.05)

Fig.5 The change about the activity of nitrate reductase (NRA) in *Hizikia fusiformis* grown under different CO₂ concentrations (Ambient CO₂ level: LC, 380 ppmv; High CO₂ level: HC, 800 ppmv) and with exposure to photosynthetically active radiation (PAR) or full spectrum solar radiation (PAB)

3 讨论

羊栖菜的生长速率在高浓度 CO₂ 的作用下明显受到促进, 这种正面效应在一些关于大型海藻的研究中也得到了证实^[6,7,20-22]。通常认为, 大气 CO₂ 浓度的加倍, 导致溶入海水中的 CO₂ 量增加, 这为羊栖菜藻体提供了充足的碳源, 在一定程度上节省了藻体碳酸酐酶催化 HCO₃⁻ 生成 CO₂ 所需的能量, 进而用于生长^[7]。随着 CO₂ 浓度的增加, UVR 对生长导致的负面效应得到有效的缓解, 这在羊栖菜的光合作用速率上也得到了相同的现象 (图 4), 这种 CO₂ 和 UVR 的耦合效应说明, 海水中 CO₂ 浓度的增加提高了羊栖菜藻体在抵御紫外辐射方面的能力, 最有可能的是羊栖菜体内紫外吸收物质的合成, 在龙须菜中发现高浓度 CO₂ 可以显著刺激紫外吸收物质的合成, 从而有效抵御紫外辐射的损伤^[22]。

高 CO₂ 处理下的羊栖菜藻体光合作用能力显著下降, 这种光合生理特性的下调在齿缘墨角藻、细基江蓠和浒苔中也得到验证^[7, 23-24]。这是因为高浓度的 CO₂ 为羊栖菜藻体提供了更为充足的碳源, 藻体的 Rubisco

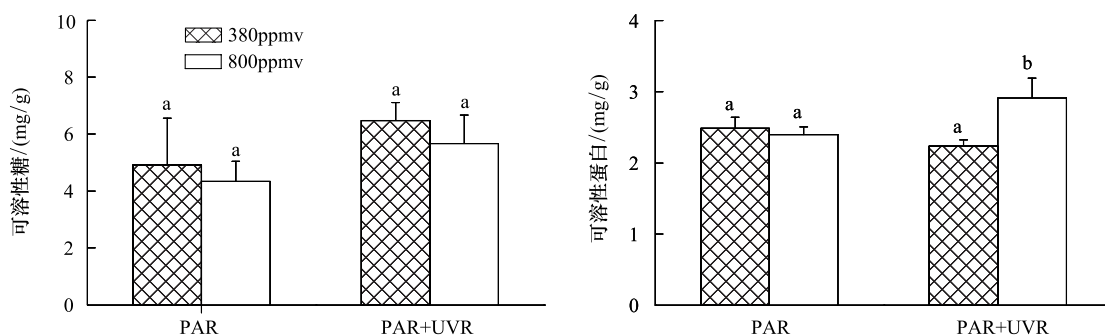


图6 羊栖菜在可见光 PAR 和全阳光辐射 PAB (PAR+UVR) 及不同 CO₂ 浓度 (正常空气水平 LC, 380 ppmv 和高 CO₂ 水平 HC, 800 ppmv) 培养条件下, 其可溶性糖 (A) 及可溶性蛋白 (B) 含量的变化
不同的字母代表处理间的显著性差异 (P < 0.05)

Fig. 6 The change about soluble carbohydrates (A) and soluble proteins (B) contents of *Hizikia fusiformis* grown under different CO₂ concentrations (Ambient CO₂ level: LC, 380 ppmv; High CO₂ level: HC, 800 ppmv) and with exposure to photosynthetically active radiation (PAR) or full spectrum solar radiation (PAB)

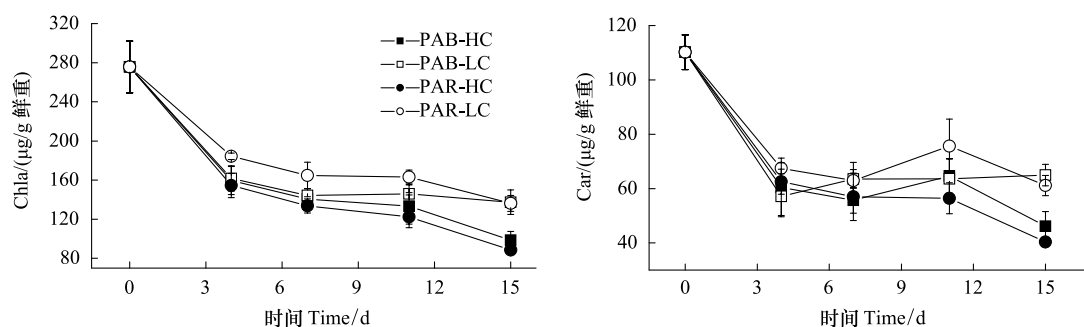


图7 羊栖菜在可见光 PAR 和全阳光辐射 PAB (PAR+UVR) 及不同 CO₂ 浓度 (正常空气水平 LC, 380 ppmv 和高 CO₂ 水平 HC, 800 ppmv) 培养条件下, 其叶绿素 a (Chla) (A) 和类胡萝卜素 (Carotenoid) (B) 含量随时间的变化

Fig. 7 The changes of Chlorophyll a (Chla) (A) and Carotenoid (B) contents of *Hizikia fusiformis* grown under different CO₂ concentrations (Ambient CO₂ level: LC, 380 ppmv; High CO₂ level: HC, 800 ppmv) and exposed to photosynthetically active radiation (PAR) or full spectrum solar radiation (PAB) with time

酶对 CO₂ 的亲合力会适应性下降, 从而节约了驱动无机碳利用的能量, 这在光能不足的情况下会对藻体起到正面作用, 但在高的光强水平下, 节省的能量羊栖菜提供更强的光保护能力, 如增加光呼吸等^[7, 25], 这样有可能是导致藻体最大光合反应能力下降。在自然界中, 藻体接受的光强水平一天内是不断变化的, 在早上和下午, 光强水平较弱, CO₂ 会对羊栖菜的生长起到明显的促进作用, 但是中午时刻光强水平很高, 这对藻体的光合作用等产生明显的抑制, 因此 CO₂ 的效应取决于一天内光强变动的水平。羊栖菜藻体通过下调他们本身的光合色素含量来适应高 CO₂ 处理, 这是一种羊栖菜藻体采取的光保护机制, 高 CO₂ 培养下的羊栖菜藻体通过下调天线色素的含量来有效地避免多余光能对藻体的损伤。另外藻体体内光合色素的下降也有可能是藻体为适应高浓度的 CO₂ 而做出的一种调整, 如涉及到资源的再分配^[26]。

在高 CO₂ 浓度下, 羊栖菜的 NR 活性显著增加, 这在一些大型海藻中也得到证实^[6, 27]。这表明羊栖菜藻体对 UVR 和 CO₂ 存在明显的交互作用, 在高 CO₂ 浓度下显著降低 NR 活性, 但在正常 CO₂ 水平下却没有抑制作用。这有可能是由于在高 CO₂ 下, NR 活性显著增加, 但 UVR 在这个正面过程中存在负面效应。羊栖菜的生长是海藻各种生理特征的综合体现, 虽然高 CO₂ 降低了羊栖菜最大光合作用速率, 但是也同时促进了藻体对 N 的利用, 而 UVR 对生长的影响体现为光合作用以及硝酸还原酶活性的一致性, 这表明, 紫外辐射通过影响羊栖菜的固碳和固氮进而影响到藻体的生长。

综上所述,在未来大气 CO₂含量急剧增加的情况下,羊栖菜的生长受到明显的促进,并且对自然界中的紫外辐射抵御能力也进一步加强,由于羊栖菜幼孢子体具有比成体更强抵御紫外线的能力^[28],因此在未来羊栖菜将会比现在更具有生长优势,在养殖方面可以获得更高的产量。并且与实验室恒定光强的实验相比,本实验数据更能反映羊栖菜在自然界中的真实情况,为未来更好的估测海洋环境变化对羊栖菜养殖过程中的影响提供可靠的实验数据。

参考文献 (References):

- [1] Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: University Press, 2007: 996-996.
- [2] 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 H, Gong G C. Acidification of subsurface coastal waters enhanced by eutrophication. Nature Geoscience, 2011, 4(11): 766-770.
- [3] Hepburn C D, Pritchard D W, Cornwall C E, Mcleod R J, Beardall J, Raven J A, Hurd C L. Diversity of carbon use strategies in a kelp forest community: implications for a high CO₂ ocean. Global Change Biology, 2011, 17(7): 2488-2497.
- [4] Israel A, Hophy M. Growth, photosynthetic properties and Rubisco activities and amounts of marine macroalgae grown under current and elevated seawater CO₂ concentrations. Global Change Biology, 2002, 8(9): 831-840.
- [5] Porzio L, Buia M C, Hall-Spencer J M. Effects of ocean acidification on macroalgal communities. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2011, 400(1-2): 278-287.
- [6] Zou D H. Effects of elevated atmospheric CO₂ on growth, photosynthesis and nitrogen metabolism in the economic brown seaweed, *Hizikia fusiforme* (Sargassaceae, Phaeophyta). Aquaculture, 2005, 250(3-4): 726-735.
- [7] Xu J T, Gao K S. Future CO₂-Induced ocean acidification mediates the physiological performance of a green tide alga. Plant Physiology, 2012, 160(4): 1762-1769.
- [8] Aguilera J, Karsten U, Lippert H, Vögele B, Philipp E, Hanelt D, Wiencke C. Effects of solar radiation on growth, photosynthesis and respiration of marine macroalgae from the Arctic. Marine Ecology. Progress Series, 1999, 191: 109-119.
- [9] Han T, Han Y S, Kain J M, Häder D P. Thallus differentiation of photosynthesis, growth, reproduction, and UV-B sensitivity in the green alga *Ulva pertusa* (Chlorophyceae). Journal of Phycology, 2003, 39(4): 712-721.
- [10] Xu J T, Gao K S. Use of UV-A energy for photosynthesis in the red macroalga *Gracilaria lemaneiformis*. Photochemistry and Photobiology, 2010, 86(3): 580-585.
- [11] Bischof K, Kräbs G, Wiencke C, Hanelt D. Solar ultraviolet radiation affects the activity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase-oxygenase and the composition of photosynthetic and xanthophyll cycle pigments in the intertidal green alga *Ulva lactuca* L. Planta, 2002, 215(3): 502-509.
- [12] Buma A G J, De Boer M K, Boelen P. Depth distributions of DNA damage in Antarctic marine phyto- and bacterioplankton exposed to summertime UV radiation. Journal of Phycology, 2001, 37(2): 200-208.
- [13] Davison I R, Jordan T L, Fegley J C, Grobe C W. Response of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) growth and photosynthesis to simultaneous ultraviolet radiation and nitrogen limitation. Journal of Phycology, 2007, 43(4): 636-646.
- [14] Henry B E, Van Alstyne K L. Effects of UV radiation on growth and phlorotannins in *Fucus gardneri* (Phaeophyceae) juveniles and embryos. Journal of Phycology, 2004, 40(3): 527-533.
- [15] Michler T, Aguilera J, Hanelt D, Bischof K, Wiencke C. Long-term effects of ultraviolet radiation on growth and photosynthetic performance of polar and cold-temperate macroalgae. Marine Biology, 2002, 140(6): 1117-1127.
- [16] 高光, 吴红艳, 高坤山. 阳光紫外辐射对褐藻羊栖菜生长和光合作用的影响. 水生生物学报, 2009, 33(2): 284-288.
- [17] 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.
- [18] Kochert G. Protein determination by dye binding // Hellebust J A, Craigie J S. Handbook of Phycological Methods: Physiological and Biochemical Methods. London, New York, Melbourne: Cambridge University Press, 1978: 92-93.
- [19] Corzo A, Niell F X. Determination of nitrate reductase activity in *Ulva rigida* C. Agardh by the in situ method. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1991, 146(2): 181-191.
- [20] Kübler J E, Johnston A M, Raven J A. The effects of reduced and elevated CO₂ and O₂ on the seaweed *Lomentaria articulata*. Plant, Cell and

- Environment, 1999, 22(10): 1303-1310.
- [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.
- [22] 徐军田, 高坤山. CO₂和阳光紫外辐射对经济红藻龙须菜的影响. *海洋学报*, 2010, 32(5): 144-151.
- [23] Johnston A M, Raven J A. Effects of culture in high CO₂ on the photosynthetic physiology of *Fucus serratus*. *British Phycological Journal*, 1990, 25(1): 75-82.
- [24] García-Sánchez M J, Fernández J A, Niell X. Effect of inorganic carbon supply on the photosynthetic physiology of *Gracilaria tenuistipitata*. *Planta*, 1994, 194(1): 55-61.
- [25] Gao K S, Xu J T, Gao G, Li Y H, Hutchins D A, Huang B Q, Wang L, Zheng Y, Jin P, Cai X N, Häder D P, Li W, Xu K, Liu N N, Riebesell U. Rising CO₂ and increased light exposure synergistically reduce marine primary productivity. *Nature Climate Change*, 2012, 2(7): 519-523.
- [26] Andria J R, Vergara J J, Perez-Llorens J L. Biochemical responses and photosynthetic performance of *Gracilaria* sp. (Rhodophyta) from Cádiz, Spain, cultured under different inorganic carbon and nitrogen levels. *European Journal of Phycology*, 1999, 34(5): 497-504.
- [27] Mercado J M, Javier F, Gordillo L, Niell 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.
- [28] 刘树霞, 邹定辉, 徐军田. 羊栖菜幼孢子体对不同 N 水平生长条件和阳光紫外辐射的响应. *生态学报*, 2010, 30(20): 5562-5568.