

DOI: 10.5846/stxb201109011285

徐智广, 李美真, 霍传林, 于道德, 张振冬, 邵雁群. 高浓度 CO<sub>2</sub> 引起的海水酸化对小珊瑚藻光合作用和钙化作用的影响. 生态学报, 2012, 32(3): 699–705.Xu Z G, Li M Z, Huo C L, Yu D D, Zhang Z D, Shao Y Q. Effects of CO<sub>2</sub>-induced seawater acidification on photosynthesis and calcification in the coralline alga *Corallina pilulifera*. Acta Ecologica Sinica 2012, 32(3): 699–705.

# 高浓度 CO<sub>2</sub> 引起的海水酸化对小珊瑚藻 光合作用和钙化作用的影响

徐智广<sup>1,3</sup>, 李美真<sup>1</sup>, 霍传林<sup>2</sup>, 于道德<sup>1</sup>, 张振冬<sup>2,\*</sup>, 邵雁群<sup>4</sup>

(1. 山东省海水养殖研究所, 青岛 266002; 2. 国家海洋环境监测中心, 大连 116023;

3. 厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 厦门 361005; 4. 青岛市城阳区海洋与渔业局, 青岛 266109)

**摘要:** 为了探讨 CO<sub>2</sub> 海底封存潜在的渗漏危险对于海洋生物的可能影响, 以大型钙化藻类小珊瑚藻 (*Corallina pilulifera*) 为研究对象, 在室内控光控温条件下, 通过向培养海水充入 CO<sub>2</sub> 气体得到 3 种不同酸化程度的培养条件 (pH 8.1、6.8 和 5.5) 24h 后比较藻体光合作用和钙化作用情况。结果显示: 相对于自然海水培养条件 (pH 8.1), 在 pH 6.8 条件下培养的小珊瑚藻光合固碳速率得到了增强, 而在 pH 5.5 条件下光合固碳速率则降低; 随着酸化程度的增强, 藻体的钙化固碳速率越来越低, 在 pH 5.5 条件下甚至表现为负值 [(-2.53±0.57) mg C g<sup>-1</sup> 干重 h<sup>-1</sup>]; 藻体颗粒无机碳 (PIC) 和颗粒有机碳 (POC) 含量的比值随着酸化程度的加强而降低, 这反映了酸化对光合和钙化作用的综合效应。快速光反应曲线的测定结果显示: 随着酸化程度的增强, 强光引起的光抑制程度越来越强; 在酸化条件下, 藻体的光饱和点显著降低, 但 pH 6.8 和 5.5 之间没有显著差异; 低光下的电子传递速率在 pH 8.1 和 6.8 之间没有显著差异, pH 5.5 培养条件下显著降低; 最大电子传递速率在 pH 6.8 时最大, 在 pH 5.5 时最低。以上结果说明, 高浓度 CO<sub>2</sub> 引起的海水酸化显著地影响着小珊瑚藻的光合和钙化过程, 不同的酸化程度下, 藻体的光合、钙化反应不同, 在较强的酸化程度下 (pH 5.5), 藻体的光合和钙化过程都将受到强烈的抑制, 这些结果为认识 CO<sub>2</sub> 海底封存渗漏危险对海洋钙化藻类的可能影响提供了理论参考。

**关键词:** CO<sub>2</sub>; 海水酸化; 小珊瑚藻; 光合作用; 钙化作用; 快速光反应曲线

## Effects of CO<sub>2</sub>-induced seawater acidification on photosynthesis and calcification in the coralline alga *Corallina pilulifera*

XU Zhiguang<sup>1,3</sup>, LI Meizhen<sup>1</sup>, HUO Chuanlin<sup>2</sup>, YU Daode<sup>1</sup>, ZHANG Zhendong<sup>2,\*</sup>, SHAO Yanqun<sup>4</sup>

1 Mariculture Institute of Shandong Province, Qingdao 266002, China

2 National Marine Environmental Monitoring Center, State Oceanic Administration, Dalian 116023, China

3 State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 361005, China

4 Sea and fisheries department of Chengyang District Qingdao City, Qingdao 266109, China

**Abstract:** Increasing atmospheric CO<sub>2</sub> is causing global public concern and seabed sequestration is one possible method of carbon reduction. However, studies on the potential risk of CO<sub>2</sub> leakage and its possible effects on the marine environment are still very limited. To investigate such possible effects on sensitive marine organisms, coralline algae, *Corallina pilulifera*, were cultured under controlled conditions: 20°C, 100 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> and a light period of 12h. Three treatments were set at acidities of pH 8.1, 6.8 and 5.5, by aerating natural seawater with pure gaseous CO<sub>2</sub>. After 24

基金项目: 海洋行业公益项目 (200805029 和 200905020-2); 国家海洋局重点实验室基金 (200912); 近海海洋环境科学国家重点实验室 (厦门大学) 青年访问学者基金 (MELRS1105); 山东省科技发展计划项目 (2009GG10005012)

收稿日期: 2011-09-01; 修订日期: 2011-12-13

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zdzhang@nmemc.gov.cn

<http://www.ecologica.cn>

hours, photosynthesis and calcification rates of *C. pilulifera* cultured at different pH levels were determined. The rate of photosynthetic carbon fixation was enhanced at the pH of 6.8 and was inhibited at the pH of 5.5, compared with the algae grown in the seawater control (pH 8.1). The rate of calcified carbon fixation was depressed with decreasing pH, and even exhibited a negative value  $[-2.53 \pm 0.57] \text{ mg C (g DW)}^{-1} \text{ h}^{-1}$  at pH 5.5. Additionally, with the decrease in pH, the ratio of particulate inorganic carbon (PIC) to particulate organic carbon (POC) content in the algae, measured with a vario TOC cube, decreased remarkably, which reflected the comprehensive effects of  $\text{CO}_2$ -induced seawater acidification on photosynthesis and calcification. Rapid light curves of algae cultured at different pH levels, which indicated the responses of electron transport rates (ETR) in photosystem II (PS II) to irradiance, were determined by pulse amplitude modulated chlorophyll fluorescence (PAM). The results showed that the photoinhibition term ( $\alpha$ ) increased with the decrease in pH, indicating that algae grown at lower pH levels experience greater photoinhibition. The light saturation point ( $I_k$ ) decreased significantly under the  $\text{CO}_2$ -induced acidification conditions, though a significant difference was not found between pH of 6.8 and 5.5. The initial slope of the rapid light curve ( $\alpha$ ), reflecting the efficiency of the electron transport rate at low irradiance, was lower at pH 5.5 than at the other two levels, while there was no significant difference between pH 8.1 and 6.8 levels. The maximum relative electron transport rate ( $\text{rETR}_{\text{max}}$ ) exhibited the highest value in algae cultured at pH 6.8 and the lowest at pH 5.5. According to these results, we concluded that  $\text{CO}_2$ -induced seawater acidification noticeably affected the photosynthesis and calcification of *C. pilulifera*, and different degrees of acidification caused different responses of photosynthesis and calcification. At the lowest pH level (pH 5.5), both the photosynthesis and calcification of *C. pilulifera* were significantly inhibited. These results provide a reference for studies on the risk of  $\text{CO}_2$  leakage from seabed sequestration methods on the physiology and ecology of marine coralline algae.

**Key Words:**  $\text{CO}_2$ ; seawater acidification; *Corallina pilulifera*; photosynthesis; calcification; rapid light curves

自工业革命以来,人类活动的排放使得大气中  $\text{CO}_2$  浓度不断升高,专家预测到本世纪末大气中  $\text{CO}_2$  的浓度将升高一倍<sup>[1]</sup>。大气  $\text{CO}_2$  浓度的升高导致了一系列环境问题,如全球变暖、海洋酸化、海平面升高、水循环异常、海洋上部混合层浅化等等。 $\text{CO}_2$  问题已经引起了社会各界的广泛重视。

多年来,科研工作者一直着眼于探讨有效的措施来减缓大气  $\text{CO}_2$  浓度的升高及其带来的全球环境问题。其中,海底封存技术是最引人关注的一种  $\text{CO}_2$  隔离处理方案。 $\text{CO}_2$  海底封存是将工业排放的  $\text{CO}_2$  进行收集,以不同形式(气体、液体、固体或水合物)注入到海底,让其在高压低温条件的海底长期封存<sup>[2]</sup>。对这一方案的可行性及技术研究方面已经有很多报道<sup>[3-5]</sup>,但是,由于这一措施具有潜在的  $\text{CO}_2$  渗漏风险,其直接的后果是引起局部 pH 值的急速降低和碳酸盐系统的改变<sup>[6]</sup>,由此导致的对海洋环境和海洋生物的可能影响是我们必须考虑的问题<sup>[7]</sup>,但相关的研究,尤其是对藻类的研究还非常缺乏。

小珊瑚藻(*Corallina pilulifera* Post et Ruprecht)属于红藻门(Rhodophyta)、真红藻亚纲(Florideae)、珊瑚藻目(Corallinales)、珊瑚藻科(Corallinaceae)、珊瑚藻属(*Corallina*)。是一种常见的大型钙化藻类,目前对其化学成分分析<sup>[8-9]</sup>及其对赤潮藻克生效应方面<sup>[10-11]</sup>的研究已经有一些报道。另外,小珊瑚藻是  $\text{CO}_2$  浓度升高引起海水酸化重要敏感物种之一,容易受到空气和海水中  $\text{CO}_2$  浓度的双重影响,研究表明,  $\text{CO}_2$  浓度升高会降低该藻的钙化速率,对其生长产生抑制<sup>[12-13]</sup>。目前我国一项 863 重点项目“二氧化碳封存技术研究”已在位于天津市塘沽区近岸的渤海湾盆地开展试验性封存,该项目为分析海底  $\text{CO}_2$  封存泄漏对近岸生物的可能影响提供了一个良好的试验场。本研究以小珊瑚藻为材料,力图在室内可控条件下探讨  $\text{CO}_2$  海洋封存泄露所引起的海水酸化对其光合作用和钙化作用的影响,以此引起人们对  $\text{CO}_2$  海底封存的渗漏危险对海洋生物可能影响的重视。

## 1 材料方法

### 1.1 材料

小珊瑚藻(*Corallina pilulifera* Post et Ruprecht) 采自厦门鼓浪屿潮间带,样品采集后置于低温盒(5℃)在

0.5 h 内运到实验室。藻体经灭菌海水冲洗干净并去除表面附着物, 然后选择健康一致的个体于光照培养箱中预培养 24 h 后用于实验。预培养的光温条件为: 温度 20 °C, 光照强度 100 μmol 光子 m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, 光暗比为 12 h : 12 h。

## 1.2 不同培养条件的设置

实验设置 3 个不同 pH 值的培养条件: 8.1、6.8 和 5.5, 各 3 个平行, pH 值使用经标准液校正的 pH 计 (FE20, Mettler Toledo, Switzerland) 测定。pH 值 8.1 的处理为自然海水, 6.8 和 5.5 的 pH 值通过向自然海水充不同纯 CO<sub>2</sub> 气体的量获得, 充气时用 pH 计即时监测海水 pH 值变化, 当 pH 达到所需值时停止充气, 放入藻体进行静水培养, 培养密度为 3 g/L, 光照培养箱控制培养温度为 20 °C, 光照强度为 100 μmol 光子 m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, 光暗比为 12 h : 12 h。培养过程监测 pH 值, 3 h 内 pH 8.1、6.8 和 5.5 三个处理的 pH 值分别升高了 0.4、0.5 和 0.2 个单位。因而每隔 3 h 向各处理的培养液中充 CO<sub>2</sub> 气体调节 pH 到设置的值。24 h 后测定不同处理下小珊瑚藻的光合作用和钙化作用。

## 1.3 总碱度测定及海水碳酸盐系统各成份含量的计算

各个处理培养海水的总碱度 ( $T_A$ ) 通过电位滴定仪 (DL15, Mettler-Toledo, Switzerland) 直接测定。海水碳酸盐系统其他成分的含量, 如总的无机碳浓度 (TC)、溶解 CO<sub>2</sub>、HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 和 CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 浓度, 根据已知的  $T_A$  和 pH 值以及海水的盐度、温度和各种营养盐浓度等参数条件, 利用 CO<sub>2</sub>SYS 软件计算得到<sup>[14]</sup>。

## 1.4 藻体中碳成分的含量测定

小珊瑚藻在不同处理下培养 24 h 后, 各取样品于 50 °C 下烘干并研磨成粉状, 称取 1.0 mg 左右的样品粉末, 用玻璃微纤维滤纸包裹放于不密封的试管中, 试管暴露于浓盐酸挥发形成的酸雾条件下酸熏 24 h, 以除去样品中的颗粒无机碳 (PIC), 然后再次烘干, 用作测定样品。待测样品通过碳氮分析仪 (TOC/TNb Analyzer, vario TOC cube, Elemental Analysensysteme GmbH, Germany) 测定, 直接得到碳颗粒含量。经过酸熏处理的样品测定结果为藻体内的颗粒有机碳 (POC) 含量, 未经酸熏处理的样品测定结果为总的碳颗粒含量, 减去 POC 的量即为藻体颗粒无机碳 (PIC) 含量。

## 1.5 钙化速率和光合速率的测定

分别测定不同培养条件下的小珊瑚藻在一定时间间隔内 (本实验为 3 h) PIC 和 POC 含量 (用碳氮分析仪测定) 的变化, 用 PIC 含量的增加速率表示藻的钙化固碳速率 ( $C_n$ ), 用 POC 含量的增加速率表示光合固碳速率 ( $P_n$ )。

## 1.6 快速光反应曲线的获得

取不同条件下培养 24 h 后的材料活体, 通过叶绿素荧光仪 (XE-PAM, Walz, Germany) 直接测定不同光强 ( $I$ ) 下小珊瑚藻光系统 II 的相对电子传递速率 ( $rETR$ ), 光强设置 272、397、597、843、1205、1638、2242、3060 μmol 光子 m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 等 8 个梯度。相对电子传递速率-光强曲线 ( $rETR-I$  curve)、即快速光反应曲线通过以下公式拟合<sup>[15]</sup>:  $rETR = I / (aI^2 + bI + c)$ , 式中  $a$ 、 $b$ 、 $c$  为常数,  $a$  为光抑制项值, 代表着藻体电子传递在高光强下的受抑制程度, 光饱和点 ( $I_k$ )、电子传递效率 ( $\alpha$ , 即快速光反应曲线的初始斜率) 和最大电子传递速率 ( $rETR_{max}$ ) 分别通过以下公式计算得到:  $I_k = (c/a)^{0.5}$ ;  $\alpha = 1/c$ ;  $rETR_{max} = 1 / [b + 2(ac)^{0.5}]$ 。

## 1.7 统计分析

所有数据表示为: 平均数 ± 标准差 ( $n \geq 3$ ), 用单因子方差分析 (One-way ANOVA) 和  $t$ -检验分析比较不同处理之间的差异性, 差异显著性水平设置为  $P = 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 海水碳酸盐系统

向海水中充入 CO<sub>2</sub> 气体, 在降低 pH 值的同时, 会改变海水的碳酸盐系统平衡, 使海水中各种无机碳形式的浓度发生变化。通过充入 CO<sub>2</sub> 调节培养海水 pH 值为 8.1、6.8 和 5.5 等 3 个梯度, 3 种处理中各种无机碳形式的浓度如表 1 所示。随着 pH 值的降低, 海水中溶解的总无机碳 (TC)、CO<sub>2</sub> 以及 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 浓度都出现了不同

程度的上升。与自然海水(pH 8.1)相比,pH 6.8和pH 5.5处理的TC浓度分别升高了约26%和382%。其中,CO<sub>2</sub>浓度分别升高了约23倍和480倍;HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>浓度分别升高了约17%和20%,并且二者之间没有显著性差异( $P = 0.095$ );而CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>浓度则出现了急剧的下降,由(161.31±1.77) μmol/L分别降低到(9.27±0.12) μmol/L和(0.48±0.01) μmol/L。

表1 不同pH值处理下海水碳酸盐系统各成分的浓度(μmol/L)

Table 1 Concentrations of various components of seawater carbonate system under different pH levels

	pH 8.1	pH 6.8	pH 5.5
TC	2153.30±42.25 <sup>a</sup>	2719.07±34.80 <sup>b</sup>	10375.91±89.41 <sup>c</sup>
CO <sub>2</sub>	16.65±0.61 <sup>a</sup>	393.59±5.03 <sup>b</sup>	8012.28±69.04 <sup>c</sup>
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	1975.33±43.41 <sup>a</sup>	2316.22±29.65 <sup>b</sup>	2363.16±20.36 <sup>b</sup>
CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	161.31±1.77 <sup>a</sup>	9.27±0.12 <sup>b</sup>	0.48±0.01 <sup>c</sup>

同一行中不同的小写字母上标表示数值之间存在显著性差异( $P < 0.05$ )

## 2.2 钙化作用和光合作用

不同的pH值培养条件下,小珊瑚藻的钙化速率和光合速率表现出明显的差别(图1,A)。随着pH值的降低,钙化速率明显降低,当pH值降到5.5时,甚至表现出负值(−2.53±0.57) mg C g<sup>-1</sup>干重 h<sup>-1</sup>)。光合作用速率则表现出不同的趋势,在pH 6.8时达到最大值(5.96±0.44) mg C g<sup>-1</sup>干重 h<sup>-1</sup>)比pH 8.1时的速率升高了约53%,而pH 5.5时达到最小值(3.01±0.25) mg C g<sup>-1</sup>干重 h<sup>-1</sup>)比pH 8.1时的速率降低了约23%。不同培养条件下钙化速率和光合速率的比值如图1,B所示,在自然海水pH 8.1的条件下,钙化与光合速率的比值为(1.14±0.28)。随着pH值的降低,这一比值显著的降低( $P = 0.007$ ;  $P = 0.000$ )。在pH 6.8和pH 5.5时分别降低到(0.26±0.08)和(−0.85±0.23)。

由于不同培养条件下小珊瑚藻的钙化和光合作用速率之间的差异,使得24 h培养后其藻体内PIC和POC的积累也呈现了明显的不同,二者含量的比值如图2所示。pH 8.1时,藻体PIC和POC含量比值为(1.20±0.11)。在pH 6.8和pH 5.5的条件下,这一比值分别为(1.08±0.04)和(0.85±0.12),与pH 8.1相比下降了10%和29%。

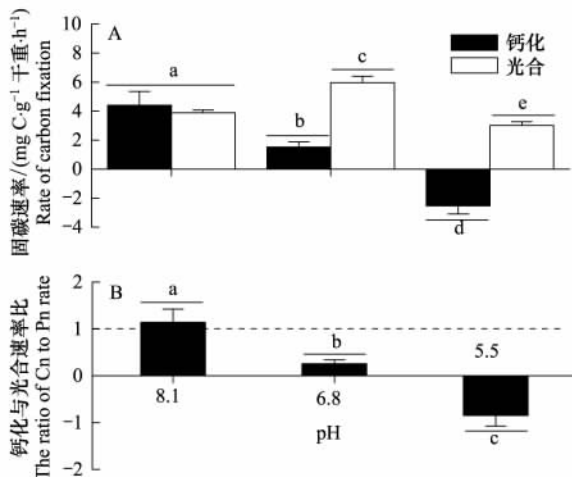


图1 不同pH值处理下小珊瑚藻的固碳速率

Fig. 1 Rate of carbon fixation in *C. pilulifera* cultured under different pH levels

不同的小写字母表示处理间具有显著性差异( $P < 0.05$ );钙化与光合速率比值中的虚线处比值为1:1

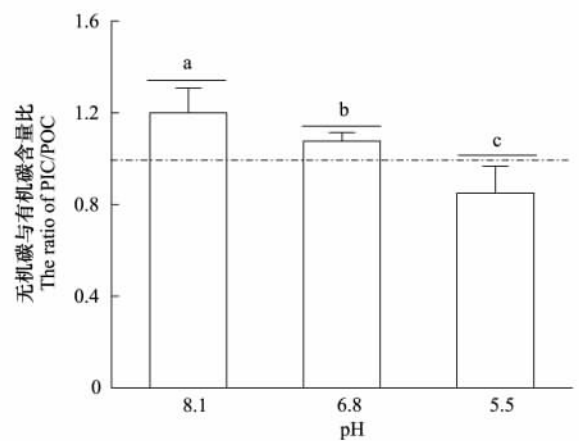


图2 不同pH值处理的小珊瑚藻体内无机碳和有机碳含量的比值

Fig. 2 Ratio of PIC to POC in *C. pilulifera* cultured under different pH levels

不同的小写字母表示处理间具有显著性差异( $P < 0.05$ );虚线处比值为1:1

### 2.3 快速光反应曲线

不同 pH 值条件下培养 24 h 后, 通过活体叶绿素荧光方法获得小珊瑚藻的快速光反应曲线, 在不同处理之间, 光系统 II 的电子传递速率对于光强变化的响应表现出明显的差别(图 3), 光反应曲线参数如表 2 所示。随着培养条件中 pH 值的降低, 光抑制项值 ( $a$ ) 显著增大 ( $P = 0.011$ ;  $P = 0.000$ ) , 这说明在低 pH 值条件下培养的小珊瑚藻, 其电子传递速率受到高光强的抑制程度要显著高于在较高 pH 值下培养的藻体。光饱和点在 pH 6.8 和 5.5 两个处理中没有显著性差异 ( $P = 0.186$ ) , 但都显著低于 pH 8.1 处理 ( $P = 0.041$ ;  $P = 0.039$ ) , 与 pH 8.1 相比下降了 70% 左右。电子传递效率 ( $\alpha$ ) 在 pH 8.1 和 6.8 之间没有显著差异 ( $P = 0.882$ ) , 但 pH 5.5 处理中下降了约 78% , 这表示在低光强下, pH 5.5 处理的藻体电子传递速率要低于另外两个处理。最大电子传递速率在 pH 6.8 中达到最高值 ( $97.07 \pm 0.76$ ) , 在 pH 5.5 处理中最小 ( $38.49 \pm 2.34$ ) , 这说明 pH 值降低一定程度时 (pH 6.8) , 对最大电子传递速率具有促进作用, 而 pH 继续降低 (pH 5.5) , 对最大电子传递速率则转变为抑制作用。

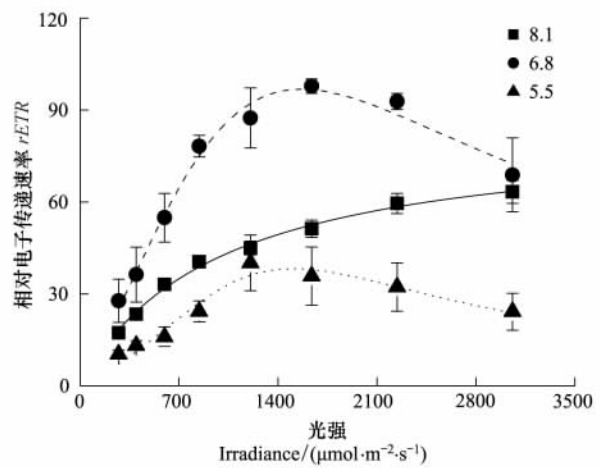


图 3 不同 pH 值处理下小珊瑚藻的快速光反应曲线  
Fig. 3 rETR vs irradiance curves in *C. pilulifera* cultured under different pH levels

表 2 不同 pH 值处理下小珊瑚藻的快速光反应曲线参数表

Table 2 Parameters of rETR vs irradiance curves in *C. pilulifera* cultured under different pH levels

	pH 8.1	pH 6.8	pH 5.5
光抑制项值 ( $a$ )	$(5.32 \pm 2.96) \times 10^{-7} a$	$(4.94 \pm 1.70) \times 10^{-6} b$	$(2.00 \pm 0.00) \times 10^{-5} c$
光饱和点 ( $I_k$ ) / ( $\mu\text{mol 光子 m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$5324.06 \pm 714.94 a$	$1579.70 \pm 39.04 b$	$1517.57 \pm 55.01 b$
电子传递效率 ( $\alpha$ )	$0.09 \pm 0.01 a$	$0.09 \pm 0.04 a$	$0.02 \pm 0.00 b$
最大相对电子传递速率 ( $rETR_{\text{max}}$ )	$61.16 \pm 11.45 a$	$97.07 \pm 0.76 b$	$38.49 \pm 2.34 c$

同一行中不同的小写字母上标表示数值之间存在显著性差异 ( $P < 0.05$ )

### 3 讨论

本研究通过向自然海水中充 CO<sub>2</sub> 气体来降低 pH 值, 以此来模拟 CO<sub>2</sub> 海底封存的渗漏条件, 在此基础上探讨在不同 pH 值培养条件下小珊瑚藻的光合作用和钙化作用响应, 结果显示: 钙化作用随着 pH 值降低而受到抑制, 而光合作用在 pH 值 6.8 时受到促进, 在 pH 5.5 时表现为抑制。

CO<sub>2</sub> 从大气溶入海水, 由于碳酸盐系统的存在, 达到如下平衡:  $\text{CO}_2(\text{at}) \leftrightarrow \text{CO}_2(\text{aq}) + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^- \leftrightarrow 2\text{H}^+ + \text{CO}_3^{2-}$ 。增加溶入海水中 CO<sub>2</sub> 的量, 在降低 pH 值的同时, 会导致碳酸盐系统发生改变, 引起 CO<sub>2</sub>(aq)、H<sup>+</sup> 和 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 浓度增加, CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 的浓度下降, 同时导致 CaCO<sub>3</sub> 的饱和度降低<sup>[16-18]</sup>。

珊瑚藻类通过两种方式固定 CO<sub>2</sub>: 光合作用和钙化作用<sup>[19]</sup>。光合作用是以 CO<sub>2</sub> 和 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 为底物, 把无机碳合成有机物的过程。本研究中向培养水体中充入高浓度的 CO<sub>2</sub>, 使 pH 值降低 (如降至 pH=6.8) 的同时, 引起培养海水中 CO<sub>2</sub> 和 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的浓度增加, 这为光合作用提供了更充足的底物, 因而导致了小珊瑚藻光合作用的升高。高浓度 CO<sub>2</sub> 对光合作用的促进作用在多种大型海藻中都已报道<sup>[20-22]</sup>。但是, 这些研究中通过 CO<sub>2</sub> 调节的培养海水 pH 值最低为 7.0 左右, 这种设定是基于 21 世纪末大气 CO<sub>2</sub> 浓度达到 800—1000 ppmv 的推测<sup>[23]</sup>, 而 CO<sub>2</sub> 海底封存渗漏的酸化作用可使附近区域的 pH 降低至 6.0 以下<sup>[24]</sup>。本研究中通过充入纯 CO<sub>2</sub> 气体调节 pH 值至 5.5, 在这么低的 pH 值下, 海藻的一切生理活动都将受到影响, 光合固碳的关键酶 Rubisco 以及 CO<sub>2</sub> 浓缩机制的重要酶碳酸酐酶将部分或全部失活<sup>[25]</sup>, 最终导致对小珊瑚藻光合作用的抑制。

钙化作用是把  $\text{CO}_2$  固定为  $\text{CaCO}_3$  过程,  $\text{CO}_2$  浓度升高对钙化作用的影响国际上有两种截然不同的观点。Riebesell 等认为  $\text{CO}_2$  浓度升高引起海水中  $\text{CO}_3^{2-}$  浓度和  $\text{CaCO}_3$  饱和度的降低, 同时使得  $\text{H}^+$  浓度升高, 这将引起钙化藻钙化作用的抑制<sup>[26]</sup>。而 Iglesias-Rodriguez 等则认为, 由于钙化作用以  $\text{HCO}_3^-$  为直接底物,  $\text{CO}_2$  浓度升高会引起  $\text{HCO}_3^-$  浓度的升高, 这对钙化藻的钙化作用是一种促进<sup>[27]</sup>。本研究的结果与 Riebesell 等的结果类似, 在提高  $\text{CO}_2$  充气量的时候, 小珊瑚藻的钙化作用受到了抑制, 藻体中无机碳和有机碳的比值出现了降低。但是, Gao 等在 1993 年对小珊瑚藻的研究中发现, 在维持培养水体 pH 值稳定的条件下, 增加水体中无机碳的含量会提高藻体的钙化速率<sup>[12]</sup>。因而, 本研究结果中钙化速率的降低, 可能是 pH 值和无机碳浓度变化的综合效应。而当培养海水 pH 值进一步降到 5.5 时, 钙化速率甚至表现为负值, 这可能是过多的  $\text{H}^+$  使得小珊瑚藻的钙化组织部分溶解所造成。实际上, 在颗石藻和珊瑚的研究中已经发现, 长期的低 pH 值培养会导致颗石藻钙化层的明显变薄<sup>[28]</sup>和珊瑚钙化“骨骼”的完全消失<sup>[29]</sup>。

快速光反应曲线是藻类光系统 II 中电子传递速率对光照强度变化的快速响应曲线, 而电子传递与藻体的固碳、放氧过程密切相关, 因而, 快速光反应曲线是评价藻类光合作用变化的快速、有效的指标<sup>[30]</sup>。本研究中发现, 不同 pH 值培养下小珊瑚藻的快速光反应曲线表现出显著的差异性, 随着酸化程度的加重, 藻体受到的光抑制程度逐步加重, 光饱和点明显降低, 这些结果说明在酸化条件下小珊瑚藻对强光照更加敏感。Gao 和 Zheng 在对无柄珊瑚藻 (*Corallina sessilis*) 的研究中也发现, 酸化条件下藻体光合作用更容易被紫外辐射所抑制<sup>[14]</sup>。大型钙化藻类的钙化层一般位于细胞壁或细胞间隙<sup>[31]</sup>, 这在一定程度上降低了藻细胞对于光照的敏感性, 起到了强光保护的作用。但是在酸化条件下, 由于钙化速率的降低及藻体无机碳含量的减少, 钙化层变得越来越薄<sup>[28]</sup>, 这使得藻细胞部分的失去了对强光的抵御能力, 造成了对光敏感性的加强。

致谢: 厦门大学高坤山教授, 许凯, 李伟博士和淮海工学院徐军田副教授对研究工作给予帮助, 特此致谢。

#### References:

- [1] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate change 2001: Contribution of working groups I, II and III to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change, the scientific basis. Cambridge: Cambridge University Press. 2001. pp. 398.
- [2] Wilson T R S. The deep ocean disposal of carbon dioxide. Energy Conversion and Management, 1992, 33: 627-633.
- [3] Murray C N, Visintini L, Bidoglio G, Henry B. Permanent storage of carbon dioxide in the marine environment: The solid  $\text{CO}_2$  penetrator. Energy Conversion and Management, 1996, 37: 1067-1072.
- [4] Brewer P G, Friederich G, Peltzer E T, Orr Jr F M. Direct experiments on the ocean disposal of fossil fuel  $\text{CO}_2$ . Science, 1999, 284: 943-945.
- [5] Lackner K S. Climate change: A guide to  $\text{CO}_2$  sequestration. Science, 2003, 300: 1677-1678.
- [6] Adams E E, Caulfield J A, Herzog H J, Auerbach D I. Impact of reduced pH from ocean  $\text{CO}_2$  disposal: sensitivity of zooplankton mortality to model parameters. Waste Management, 1998, 17: 375-380.
- [7] Seibel B A, Walsh P J. Potential Impacts of  $\text{CO}_2$  Injection on Deep-Sea Biota. Science, 2001, 294: 319-320.
- [8] Liu G, Lin J, Lin F. Extraction and stability study of phycoerythrins of *Corallina pilulifera*. Marine Sciences, 2006, 30(11): 23-27.
- [9] Yuan Z, Han L, Fan X, Li S, Shi D, Sun J, Ma M, Yang Y, Shi J. Chemical constituents from red alga *Corallina pilulifera*. China Journal of Chinese Materia Medica, 2006, 31(21): 1787-1790.
- [10] Qu L, Xiao H, Wang R J, Dong D, Feng C, Tang X X. Primary studies on the allelopathic effects of *Sargassum thunbergii* and *Corallina pilulifera* on *Heterosigma akashiwo*. Periodical of Ocean University of China, 2007, 37(4): 621-626.
- [11] Wang R, Tang X, Sun J. Allelopathic effects of *Corallina pilulifera* on red tide microalgae *Heterosigma akashiwo*. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(10): 2322-2326.
- [12] Gao K, Aruga Y, Asada K, Ishihara T, Akano T, Kiyohara M. Calcification in the articulated coralline alga *Corallina pilulifera* with special reference to the effect of elevated  $\text{CO}_2$  concentration. Marine Biology, 1993, 117: 129-132.
- [13] Gao K. On the calcification of coralline algae. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1999, 30(3): 290-294.
- [14] Gao K, Zheng Y. 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: 2388-2398.
- [15] Villafañe V E, Marcoval M A, Helbling E W. Photosynthesis versus irradiance characteristics in phytoplankton assemblages off Patagonia (Argentina): temporal variability and solar UVR effects. Marine Ecology Progress Series, 2004, 284: 23-34.

- [16] Gattuso J P, Frankignoulle M, Bourge I, Romaine S, Buddemeier R W. Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Global and Planetary Change*, 1998, 18: 37-46.
- [17] Caldeira K, Wickett M E. Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 2003, 425: 365.
- [18] Gao K. Positive and negative effects of ocean acidification: physiological responses of algae. *Journal of Xiamen University ( Natural Science )*, 2011, 50( 2 ): 411-417.
- [19] Ruan Z, Gao K. Relationship between algal calcification and elevating CO<sub>2</sub> concentration. *Plant Physiology Communications*, 2007, 43( 4 ): 773-778.
- [20] Zou D H. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on growth, photosynthesis and nitrogen metabolism in the economic brown seaweed, *Hizikia fusiforme* ( Sargassaceae, Phaeophyta ). *Aquaculture*, 2005, 250: 726-735.
- [21] Wu H Y, Zou D H, Gao K S. Impacts of increased atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis and growth of micro- and macro-algae. *Science in China - Series C: Life Sciences*, 2008, 51: 1-7.
- [22] Xu Z, Zou D, Gao K. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and phosphorus supply on growth, photosynthesis and nutrient uptake in marine macroalga *Gracilaria lemaneiformis* ( Rhodophyta ). *Botanica Marina*, 2010, 53: 123-129.
- [23] Brewer P G. Ocean chemistry of the fossil fuel CO<sub>2</sub> signal: the haline signal of "business as usual". *Geophysical Research Letters*, 1997, 24: 1367-1369.
- [24] Huesemann M H, Skillman A, Grececius E A. The inhibition of marine nitrification by ocean disposal CO<sub>2</sub>. *Marine Pollution Bulletin*, 2002, 44: 142-148.
- [25] Giordano M, Beardall J, Raven J A. CO<sub>2</sub> concentrating mechanisms in algae: mechanisms, environmental modulation, and evolution. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56: 99-131.
- [26] Riebesell U, Zondervan I, Rost B, Tortell P D, Zeebe R E, Morel F M M. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO<sub>2</sub>. *Nature*, 2000, 407: 129-132.
- [27] Iglesias-Rodriguez M D, Halloran P R, Rickaby R E M, Hall I R, Colmenero-Hidalgo E, Gittins G R, Green D R H, Tyrrell T, Gibbs S J, von Dassow P, Rehm E, Armbrust E V, Boessenkool K P. Phytoplankton calcification in a high-CO<sub>2</sub> world. *Science*, 2008, 320: 336-340.
- [28] Gao K, Ruan Z, Villafañe V E, Gattuso J P, Helbling E W. Ocean acidification exacerbates the effect of UV radiation on the calcifying phytoplankton *Emiliania huxleyi*. *Limnology & Oceanography*, 2009, 54( 6 ): 1855-1862.
- [29] Fine M, Echernov D. Scleractinian coral species survive and recover from decalcification. *Science*, 2007, 315: 1811.
- [30] Figueroa F L, Conde-Álvarez R, Gómez I. Relations between electron transport rates determined by pulse amplitude modulated chlorophyll fluorescence and oxygen evolution in macroalgae under different light conditions. *Photosynthesis Research*, 2003, 75: 259-275.
- [31] Bilan M I, Usov A I. Polysaccharides of calcareous algae and their effect on the calcification process. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*, 2001, 27: 2-16.

#### 参考文献:

- [ 8 ] 刘广发, 林均民, 林 枫. 小珊瑚藻藻红蛋白提取及其稳定性研究. *海洋科学*, 2006, 30( 11 ): 23-27.
- [ 9 ] 袁兆慧, 韩丽君, 范晓, 李帅, 史大永, 孙杰, 马明, 杨永春, 石建功. 红藻小珊瑚藻化学成分研究. *中国中药杂志*, 2006, 31( 21 ): 1787-1790.
- [10] 曲良, 肖慧, 王仁君, 董栋, 冯朝, 唐学玺. 鼠尾藻和小珊瑚藻对赤潮异弯藻克生效应的初步研究. *中国海洋大学学报*, 2007, 37( 4 ): 621-626.
- [11] 王仁君, 唐学玺, 孙俊华. 小珊瑚藻对赤潮异弯藻的化感效应. *应用生态学报*, 2008, 19( 10 ): 2322-2326.
- [13] 高坤山. 珊瑚藻类钙化的研究. *海洋与湖沼*, 1999, 30( 3 ): 290-294.
- [18] 高坤山. 海洋酸化正负效应: 藻类的生理学响应. *厦门大学学报 ( 自然科学版 )*, 2011, 50( 2 ): 411-417.
- [19] 阮祚禧, 高坤山. 钙化藻类的钙化过程与大气中 CO<sub>2</sub> 浓度变化的关系. *植物生理学通讯*, 2007, 43( 4 ): 773-778.