

pH对坛紫菜丝状体光合速率和无机碳利用的短时效应

许凯, 陈虹兆, 徐燕, 纪德华, 王文磊, 陈昌生, 谢潮添

(集美大学水产学院, 福建 厦门 361021)

[摘要] 为了评估保种丝状体在长期碱化(高pH/低 $[\text{CO}_2]$)后,其 CO_2 浓缩机制(CO_2 concentrating mechanism, CCM)能否快速响应 CO_2 浓度($[\text{CO}_2]$)的变化,分析了丝状体的无机碳吸收利用途径对低pH/高 $[\text{CO}_2]$ 的响应规律。结果表明:丝状体CCM的主要组分是胞外碳酸酐酶(CA)、胞内CA和 HCO_3^- 转运蛋白。在保种条件(pH=9)下,胞外CA对净光合速率的贡献达到80%;而在正常海水(pH=8)中,胞外CA和 HCO_3^- 转运蛋白对光合作用的贡献分别为45%和31%,二者差异不明显;当pH值降低到8时光合速率显著增加了74%,胞内CA的贡献显著增加。随着pH值的下降,CCM和光合固碳相关基因都受到显著抑制。本研究表明,即使经过长时间的高pH培养,坛紫菜丝状体依然能快速地在生理和分子水平响应低pH/高 $[\text{CO}_2]$ 。

[关键词] 坛紫菜;丝状体;pH; CO_2 浓缩机制;碳酸酐酶

[中图分类号] S 968.43

Effects of pH on CO_2 Concentrating Mechanism of *Pyropia haitanensis* Conchocelis

XU Kai, CHEN Hongzhao, XU Yan, JI Dehua, WANG Wenlei, CHEN Changsheng, XIE Chaotian

(Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China)

Abstract: Generally, algae apply CO_2 concentrating mechanism (CCM) to effectively obtain inorganic carbon, and knowledge is limited on CCM of *Pyropia haitanensis* conchocelis. To evaluate the effects of long-term seawater alkalization (high pH/low $[\text{CO}_2]$) on CCM of conchocelis, this study investigated the response of absorption pathways of inorganic carbon to low pH/high $[\text{CO}_2]$. Our results showed that, the major components of CCM of conchocelis were the extracellular carbonic anhydrase (CA) and intracellular CA, and the HCO_3^- transporter. Under sustain conditions (pH=9), the contribution of extracellular CA to net photosynthetic rate was 80%. However, in normal seawater (pH=8), the extracellular CA and HCO_3^- transporter respectively contributed 45% and 31%, and no significant difference was found between them. The decrease of pH from 9 to 8 significantly increased the photosynthesis by 74%, and meanwhile the contribution of intracellular CA significantly increased. Low pH inhibited the expression of key genes of CCM and carbon fixation. The study found that, even after long-term incubation in seawater at pH=9, the conchocelis still could respond quickly at physiological and molecular levels.

Keywords: *Pyropia haitanensis*; conchocelis; pH; CO_2 concentrating mechanism; carbonic anhydrase

[收稿日期] 2017-10-30

[修回日期] 2017-11-28

[基金项目] 福建省科技计划项目(2017N3016);福建省自然科学基金项目(2016J01165);福建省中青年教育科研项目(JAT160263);集美大学李尚大学科建设基金项目

[作者简介] 许凯(1980—),男,讲师,主要从事坛紫菜光合作用研究。通信作者:谢潮添(1977—),男,教授,从事海藻生物技术研究, E-mail:ctxie@jmu.edu.cn。

0 引言

大型海藻光合固碳的碳源来自海水。海水中溶解的无机碳以 3 种形式存在, 即 HCO_3^- 、 CO_3^{2-} 及 CO_2 。正常海水 ($\text{pH}=8$) 中, HCO_3^- 浓度约占总无机碳的 92%, CO_3^{2-} 约占 7%, CO_2 约占 1%^[1-2]。三种无机碳中, 只有 HCO_3^- 和 CO_2 是海藻可以直接吸收利用的碳源, 但这两种无机碳的理化性质限制了藻类对二者的获取: CO_2 是小分子, 通过细胞膜上的蛋白通道扩散进入细胞, 但其浓度低, 在海水中的扩散速度比空气中慢一万倍, 导致藻类周围的 CO_2 消耗完后无法得到有效补充; HCO_3^- 是海水中无机碳的主要组分, 但它是阴离子, 不易穿过细胞膜, 藻类需要消耗能量来主动获取^[1,3-5]。因此, 海水的 CO_2 浓度远低于光合固碳的关键酶——核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (rubisco) 的 CO_2 半饱和点, 藻类通过 CO_2 浓缩机制 (CO_2 concentrating mechanism, CCM) 避免光合固碳受限于海水中 CO_2 的浓度 ($[\text{CO}_2]$)。因此, CCM 是藻类光合固碳的核心机制, 坛紫菜等红藻也具有 CCM^[1,3,6]。

对模式真核藻类莱茵衣藻的 CCM 研究发现, 莱茵衣藻主要有 3 条无机碳吸收途径^[3]。细胞通过细胞膜上的 CO_2 通道蛋白吸收海水中的 CO_2 。而 HCO_3^- 的吸收利用有 2 个途径: 1) 海水中的 HCO_3^- 被位于周质空间的胞外碳酸酐酶 (CA) 催化生成 CO_2 , 经 CO_2 通道蛋白进入细胞, 最终被用于光合固碳; 2) 海水中的 HCO_3^- 经 HCO_3^- 转运蛋白进入细胞, 经细胞内 CA 催化 HCO_3^- 生成 CO_2 , 然后 CO_2 被用于光合固碳。紫菜也是真核生物, 具有特殊的异型世代交替, 主要分为单倍体的叶状体世代和双倍体的丝状体世代。以往的研究发现坛紫菜的叶状体世代的碳源主要是海水中的 HCO_3^- , 通过胞外 CA 催化 HCO_3^- 脱水生成 CO_2 供给光合固碳^[7-8]。通过阴离子转运蛋白抑制剂发现, 条斑紫菜的自由丝状体主要通过 HCO_3^- 转运蛋白来获得外界 HCO_3^- ^[9]。目前还没有报道坛紫菜丝状体 CCM 的研究, 因此对其无机碳吸收途径还不清楚。

坛紫菜 (*Pyropia haitanensis*) 是我国重要的经济海藻, 其年产量占紫菜总产量的 75% 以上^[10]。随着沿海地区的经济发展, 坛紫菜栖息地受到严重破坏, 野生资源越来越少。为了保护坛紫菜的种质资源, 研究人员建立了种质资源库, 以丝状体的形式来保存从各地采集的坛紫菜品系。另外, 基于坛紫菜种质资源库, 选育了“闽丰二号”等耐高温优良品系。坛紫菜耐高温品系 Z-61 自 2005 年选育成功以后, 其丝状体已经保种达 12 年。保种瓶中的丝状体生物量往往较高, 换水周期较长, 每月才补充 1 次新鲜培养基。作为光自养生物, 坛紫菜丝状体在保种状态下能吸收海水中的 HCO_3^- 进行光合作用, 这导致海水 pH 升高, $[\text{CO}_2]$ 下降。研究表明, 一些海洋微藻经过几百代 (约 2 年) 的高 $[\text{CO}_2]$ 适应后, 其光合作用和生长速率等都受到明显影响, 特别是其无机碳吸收利用机制进化成使其适宜于高 $[\text{CO}_2]$ 下生长^[11-12]。为了评估坛紫菜丝状体的 CCM 在长期碱化后, 是否能快速响应 pH 降低/ $[\text{CO}_2]$ 升高, 本研究分析了坛紫菜丝状体的光合速率和无机碳吸收对低 pH 的短时响应。

1 材料与方法

1.1 实验材料和 pH 梯度

本研究所用的实验材料是坛紫菜杂交品系 Z-61 的丝状体, 在坛紫菜种质资源库中保种达 12 年之久。随机测定种质资源库中保种丝状体的 pH 值, 发现其值为 $(8.8 \pm 0.6) (n=17)$, 说明丝状体长期在偏碱性的海水中生长。用天然海水配置的 PES (provasoli's enrichment solution) 培养基培养丝状体, 培养温度为 $21\text{ }^\circ\text{C}$, 光照强度 $60\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光照周期 12 L: 12 D, 充空气培养, 每 2 天更换 1 次培养基。用无菌金属漏网收集丝状体, 然后转移到 pH 不同的海水中培养 4 h。本研究共设置 4 个 pH 梯度: 6、7、8、9, 用 0.1 mol/L HCl 和 0.1 mol/L NaOH 调节海水 pH, 每个梯度设 3 个重复。

1.2 实时荧光定量 PCR

过滤收集坛紫菜丝状体约 0.1 g, 用滤纸吸干水分, 在液氮中研磨后, 用 E. Z. N. A 植物 RNA 提取试剂盒 (OMEGA, 德国) 提取总 RNA。根据基因序列设计 qPCR 正反向引物, 分析基因在不同 pH 处理下的表达差异。提取的总 RNA 按 PrimeScript RT reagent kit (TaKaRa, 大连) 的说明书进行操作。25 μ L 的反应体系包含: 12.5 μ L 2 $\times$ SYBR Premix Ex TaqTM II (TaKaRa), 0.2 μ mol/L 引物和 2 μ L 反转录产物。扩增程序为 95 $^{\circ}$ C 变性 1 min; 95 $^{\circ}$ C 处理 10 s, 62 $^{\circ}$ C 处理 30 s, 共 40 个循环。循环结束后从 55 $^{\circ}$ C 缓慢升温至 95 $^{\circ}$ C, 然后绘制溶解曲线。荧光定量 PCR 扩增在 ABI7300 型定量 PCR 仪上进行, 以 10 $\times$ 梯度稀释的 cDNA 为模板进行定量 PCR 扩增, 制作标准曲线。每次反应都设置阴性对照和无模板对照, 每个反应设 3 个平行复孔。本研究中基因表达水平定量分析所采用的引物由大连宝生物工程有限公司合成, 引物名称和序列如表 1 所示。

表 1 实验中所用引物的名称和序列
Tab. 1 Sequence of primers used in the present study

基因 Gene	酶 Enzyme	序列 Sequence(5' - 3')
<i>PhβCA1</i>	碳酸酐酶	qF:CCTGGAGTGGAGCAAGCA
	Carbonic anhydrase	qR:GAGCAGCCAATCCAAAGGTAG
<i>PhβCA2</i>	碳酸酐酶	qF:TGACGAAGAGCACGTGGATG
	Carbonic anhydrase	qR:CTACGTTGTACATGGCCCCC
<i>PhβCA3</i>	碳酸酐酶	qF:TCGACGAGGATGGGTTTGTG
	Carbonic anhydrase	qR:GACTACCTTGACACGTCCCG
<i>PhγCA1</i>	碳酸酐酶	qF:CCTGTTTGTGGGCGACTATGTGG
	Carbonic anhydrase	qR:CCCGGCTCAATGACCGTGTT
<i>PhSBP</i>	景天庚酮糖二磷酸酶	qF:CGTTTTCTGCAACCCTTCGTCC
	Sedoheptulose-bisphosphatase	qR:TCCGTGTTCTCCACCTTGATGTCC
<i>PhcFBPase</i>	细胞质果糖-1,6 -二磷酸酶	qF:GCAAAGATGGAGCCAATCGACACG
	Cytoplasm fructose-1,6-bisphosphatase	qR:TGCCAATGACACCTTCAAGTGAAACA
<i>PhPEPC</i>	磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶	qF:ATGTGCTTCACCCCATCCGA
	Phosphoenolpyruvate carboxylase	qR:CTGTGCCTTGTAAGCTCCCA
<i>PhPEPCK</i>	磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶	qF:CGACTATGCGGATGCGTCGT
	Phosphoenolpyruvate carboxykinase	qR:GGACCCCAAACGCGTCAGAA
<i>PhRubisco</i>	核酮糖二磷酸羧化酶	qF:GATGATGTAGTTCTTCAGTTTGGTGCTG
	Ribulose bisphosphate carboxylase	qR:CGACCTTCATTTCTTGCCATAACC
<i>PhcpFBP</i>	叶绿体果糖-1,6 -二磷酸酶	qF:GTGCCGCAAGTTCCACGTCA
	Chloroplast fructose-1,6-bisphosphatase	qR:ACCACGTCCACGTCCCGATT
<i>PhUBC</i>	泛素结合酶	qF:TCACAACGAGGATTTACCACC
	Ubiquitin-conjugating enzyme	qR:GAGGAGCACCTTGAAACG

1.3 光响应曲线

使用 8 个不同强度 (166, 607, 1267, 1795, 2724, 3395, 4934, 6578 μ mol $\cdot$ m⁻² $\cdot$ s⁻¹)、持续时间为 10 s 的光化光来测定快速光响应曲线, 测定仪器为 Diving-PAM (德国)。相对电子传递速率 (rETR) 的计算公式为: rETR = yield $\times$ 0.84 $\times$ 0.5 $\times$ PAR, 其中, yield 为光系统 II 的有效光化学效率, 0.84 为固定常数, 0.5 代表约 50% 被吸收的光能分配到光系统 II, PAR 则为光化光的强度。快速光响应曲线拟合公式为: ETR = ETR_{max} $\times$ tanh ($\alpha \times$ PAR/ P_{max}), 其中, ETR_{max} 为 ETR 的最大值, PAR 则为光化光的强度, α 为光限制部分的初始斜率。

1.4 光合速率和呼吸速率测定

用黑白瓶法测定丝状体的光合速率和呼吸速率。每个 pH 处理设置 3 个重复, 每个重复样品分别设置 1 个白瓶和 1 个黑瓶, 白瓶放在生长光强下培养 4 h, 黑瓶则在暗处 4 h, 培养温度恒定在 21 $^{\circ}$ C。

不同 pH 的海水的初始氧浓度记为 O_0 ，培养 4 h 后的白瓶和黑瓶的氧浓度记为 O_L 和 O_D 。 O_D 和 O_0 的差值即为呼吸作用消耗的氧气，用于计算呼吸速率。而 O_L 和 O_0 的差值即为净光合作用消耗的氧气，用于计算净光合速率。培养结束后，迅速用试剂固定。溶解氧的固定和测定方法参考国家标准，利用 G20 电位滴定仪（METTLER-TOLEDO）自动检测滴定终点并识别等当点。此外，通过往培养瓶中添加抑制剂，来评估胞外碳酸酐酶、胞内碳酸酐酶和 HCO_3^- 转运蛋白所介导的无机碳吸收机制对光合作用的贡献。CA 酶抑制剂为 AZ（acetazolamide）和 EZ（6-ethoxyzolamide），AZ 不能渗透细胞而只能抑制胞外 CA 酶的活性，而 EZ 能渗透细胞从而抑制胞内和胞外 CA 两者的活性。阴离子交换蛋白阻滞剂 DIDS（4, 4'- diisothiocyanatostilbene-2, 2'-disulfonic acid）可以抑制藻体对 HCO_3^- 的直接吸收。

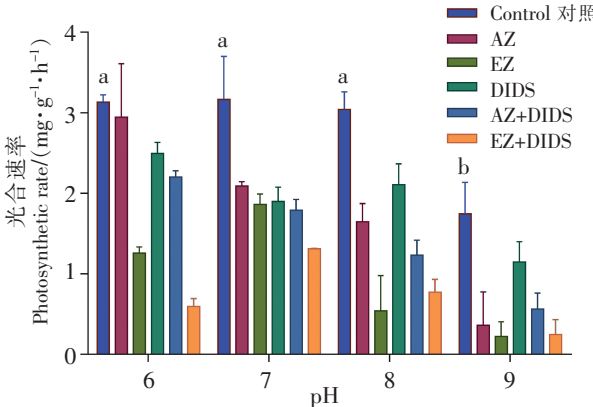
1.5 数据分析

采用单因素方差（one-way ANOVA，LSD）分析采用不同 pH 处理的组间差异， $P > 0.05$ 为差异不显著； $P < 0.05$ 为显著差异。

2 结果

2.1 光合作用和呼吸作用

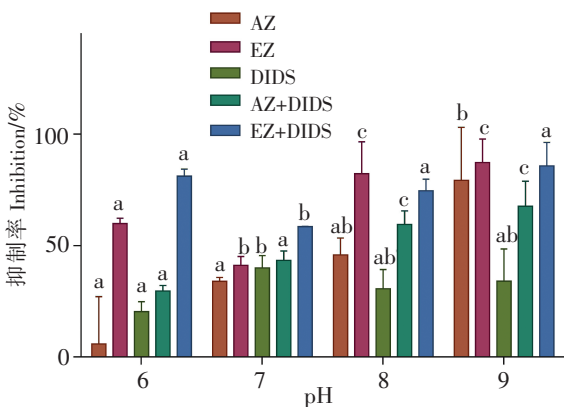
坛紫菜 Z-61 丝状体的净光合速率明显随着 pH 降低而显著增加 ($P < 0.01$)，3 个低 pH 导致净光合速率至少增加了 74%（见图 1）。在不同 pH 下，抑制剂对净光合速率的影响差异较大。在保种条件下（pH=9），AZ 和 EZ 对净光合速率的抑制率达到 80%，远高于 DIDS 的抑制率（见图 2），这说明坛紫菜丝状体在保种条件下主要通过胞外碳酸酐酶来获取无机碳，其次是 HCO_3^- 转运蛋白，而胞内碳酸酐酶的贡献较小。不同 pH 下，DIDS 的抑制率稳定在 40% 以下，并且不同 pH 的影响较小。而 EZ 的抑制率随 pH 降低而显著降低，这说明丝状体直接获取的 CO_2 随 pH 降低/ $[\text{CO}_2]$ 增加而增加。在 pH=6 下，AZ 和 EZ 对净光合速率的抑制率的差异较大，说明胞内碳酸酐酶对光合速率的贡献较大，达到 54%，显著高于 pH=9 时 ($P < 0.001$)。



说明:上标无相同字母表示显著差异。
Notes:Superscripts represent significant difference among treatments.

图 1 不同 pH 下的净光合速率

Fig.1 The net photosynthetic rates at different pH



说明:上标无相同字母表示显著差异。
Notes:Superscripts represent significant difference among treatments.

图 2 CCM 抑制剂对光合速率的抑制率

Fig.2 The inhibition of CCM inhibitors on photosynthetic rates

但是，通过快速光曲线的测定发现，降低 pH 显著影响了 $rETR$ （见图 3）， $rETR_{max}$ （最大相对电子传递速率，maximal $rETR$ ）、 I_k （光饱和点，the light saturation point）和 η （表观光化学效率，the apparent photo chemical offeciency）都随着 pH 降低而显著降低（见表 2）。说明 Z-61 丝状体的光系统 II 受到了短期 pH 处理的负面影响，当 $[\text{CO}_2]$ 增加降低了对光的需求。而坛紫菜丝状体的呼吸作用也随 pH 降低有下降的趋势，其中，pH=6 下的呼吸速率显著低于 pH=9（见图 4）。说明低 pH 影响了呼吸速率的正常进行。

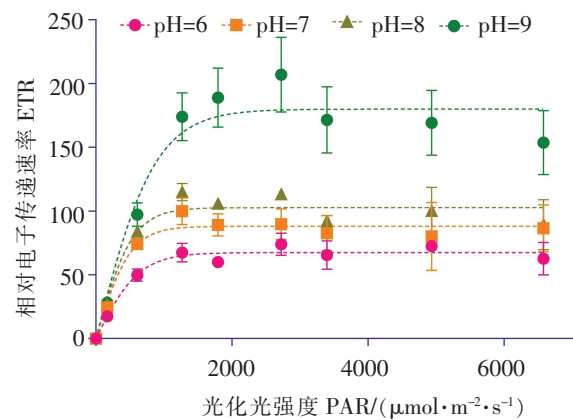
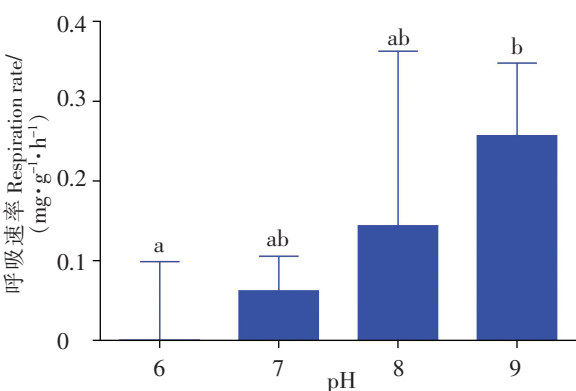


图 3 不同 pH 下的快速光曲线

Fig.3 The rapid light curve of thalli treated with 4 different pH



说明:上标无相同字母表示显著差异。

Note:Superscripts represent significant difference among treatments.

图 4 pH 对丝状体呼吸速率的影响

Fig.4 Effects of pH on respiration rates of thalli

表 2 快速光曲线拟合出的 3 个参数

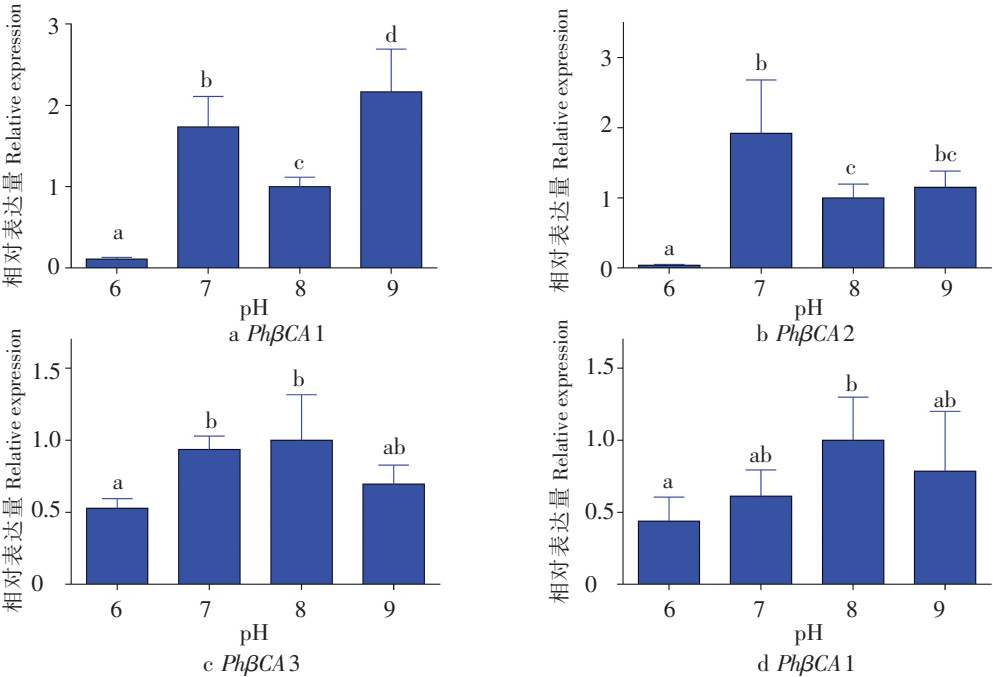
Tab.2 Three parameters fitted from the rapid light curves (Fig.3) of thalli treated different with pH

pH	rETR _{max}	I _k	η
6	67.5 ± 5.9 ^a	632.9 ± 14.8 ^a	0.11 ± 0.00 ^a
7	88.2 ± 11.1 ^{ab}	502.9 ± 91.5 ^a	0.18 ± 0.01 ^b
8	102.8 ± 4.4 ^b	538.0 ± 59.8 ^a	0.19 ± 0.01 ^{bc}
9	180.2 ± 24.3 ^c	872.6 ± 102.6 ^b	0.21 ± 0.02 ^c

说明:上标无相同字母表示显著差异。Note: Superscripts represent significant difference among treatments.

2.2 低 pH 对基因表达的影响

不同的 pH 对 4 条碳酸酐酶基因的作用各不相同（见图 5）。



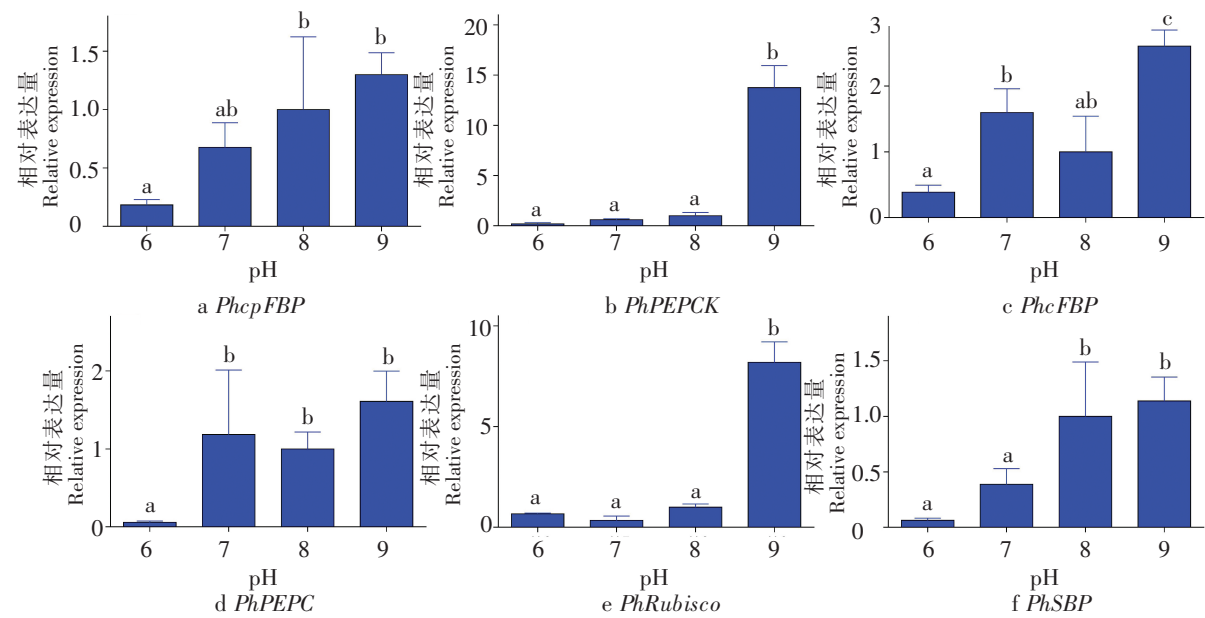
说明:上标无相同字母表示显著差异。Note:Superscripts represent significant difference among treatments.

图 5 pH 对 CCM 基因表达水平的影响

Fig.5 Effects of pH on expression of CCM genes

当 pH 值降到 7 和 8 时仅显著降低 *PhβCA1* 的表达 ($P < 0.05$)。而 pH = 6 则显著降低 *PhβCA1* 和 *PhβCA2* 的表达水平 ($P < 0.05$)，却对 *PhβCA3* 和 *PhγCA1* 的影响不明显 ($P > 0.05$)。

pH 降低显著降低了 6 条光合固碳关键酶基因的表达水平（见图 6），特别是 pH = 6 导致 *PhRubisco*、*PhcpFBP*、*PhcFBP*、*PhSBP*、*PhPEPC* 和 *PhPEPCK* 的表达水平分别降低了 85% 以上（ $P < 0.05$ ）。而 pH = 8 仅降低了 *PhPEPCK*、*PhcFBP* 和 *PhRubisco* 的表达，降低幅度分别达到 93%、61% 和 88%（ $P < 0.05$ ）。



说明：上标无相同字母表示显著差异。Note: Superscripts represent significant difference among treatments.

图 6 pH 对光合固碳基因表达水平的影响

Fig.6 Effects of pH on expression of genes of carbon fixation

3 讨论

海水的 pH 与 $[CO_2]$ 变化趋势相反，当 pH 升高， $[CO_2]$ 则下降；而 pH 降低， $[CO_2]$ 则升高。通过测定不同 pH 海水的碳酸盐化学，Xu 等^[13]证实这一点，并且 pH 降低/ $[CO_2]$ 升高会显著抑制 CCM 基因的表达。当海水 pH 值为 8 和 10 时，坛紫菜叶状体主要依靠胞外碳酸酐酶催化海水中的 HCO_3^- 转变为 CO_2 ，后者通过膜蛋白扩散进入细胞参与光合固碳作用^[8]。而本研究表明，在保种条件（pH = 9）下，坛紫菜丝状体也主要通过同样的方法来获取海水中的无机碳，胞外碳酸酐酶对光合固碳速率的贡献率达到 80%。这是因为 CO_2 浓度极低，丝状体无法有效获取 CO_2 。根据海水碳酸盐系统的变化规律^[2,13]，估测 pH = 9 的海水中 $[HCO_3^-]$ 约为 1.5 mmol/L， $[CO_2]$ 为 0.002 mmol/L（~50 ppmv）。另外，虽然 $[HCO_3^-]$ 远高于 $[CO_2]$ ，但丝状体并没有主要通过 HCO_3^- 转运蛋白来直接从海水中吸收 HCO_3^- 。在 pH = 8 的海水中， $[HCO_3^-]$ 约为 2 mmol/L， $[CO_2]$ 为 0.02 mmol/L（~400 ppmv）。与 pH = 9 的海水相比， $[HCO_3^-]$ 的变化幅度较小，而 $[CO_2]$ 增加了 10 倍。但在 pH = 8 的正常海水中，胞外碳酸酐酶和 HCO_3^- 转运蛋白对光合作用的贡献分别为 46% 和 31%。因此，当 pH 值从 9 降到 8 时，丝状体并没有增加 CO_2 的直接吸收。可能原因是 CO_2 浓度依然远低于 Rubisco 的半饱和常数^[1]。由此可知，坛紫菜丝状体 CCM 的核心组分与模式藻类莱茵衣藻相似^[3]，但二者对环境无机碳的响应模式不同。

pH = 7 的海水中 $[HCO_3^-]$ 约为 2 mmol/L， $[CO_2]$ 为 0.2 mmol/L（~6500 ppmv）；pH = 6 的海水中 $[HCO_3^-]$ 约为 0.8 mmol/L， $[CO_2]$ 为 0.9 mmol/L（~30 000 ppmv）。因此，随着 pH 的降低， $[CO_2]$ 急剧升高，但 3 个低 pH 条件下的光合固碳速率没有显著差异，说明其光合固碳已经在 pH = 8 时饱和。并且，在低 pH 下，CCM 和光合固碳基因受到显著抑制。本研究发现 *PhβCA1* 和 *PhβCA1* 的表达水平都在低 pH/高 $[CO_2]$ 下显著降低，这与 Chen 等^[14]近期的结果一致。Chen 等^[14]克隆了 6 条坛紫菜的碳酸酐酶，其表达有明显的世代差异，丝状体中 *PhβCA1*、*PhβCA1* 和 *PhβCA1* 的表达水平高于叶

状体,而叶状体的碳酸酐酶基因的表达水平在高 $[\text{CO}_2]$ 下显著降低。坛紫菜在不同世代可能有不同的固碳途径,叶状体是C3途径,而丝状体是C4途径^[15]。在本研究中,C4途径的特征酶基因*PhPEPC*和*PhPEPCK*,以及C3途径的特征酶基因*PhRubisco*的表达都受到高 $[\text{CO}_2]$ 的抑制,说明两种途径都受到低pH/高 $[\text{CO}_2]$ 的负面影响。

本研究还发现,经过长达12年的高pH/低 $[\text{CO}_2]$ 处理,坛紫菜Z-61丝状体依然能在生理和分子水平快速响应海水 $[\text{CO}_2]$ 的大幅度升高。一些海洋微藻经过几百代(约2年)的高 $[\text{CO}_2]$ 适应后,其光合作用和生长速率等都受到明显影响,特别是其无机碳吸收利用机制进化成适应高 $[\text{CO}_2]$ 状态^[12]。钙化浮游植物颗石藻(*Emiliania huxleyi*)在高 $[\text{CO}_2]$ (1000~2000 ppmv)下适应500代后,生长速率比未经过适应的明显提高,但钙化速率明显降低^[16]。CCM在物种间和不同品系间的异同反应了各个物种和品系对无机碳的适应,最终表现在无机碳的吸收利用上^[1,3]。而海藻的不同品系对环境 $[\text{CO}_2]$ 变化的适应能力不同,决定了他们在群体中的比例^[11]。坛紫菜丝状体对海水 $[\text{CO}_2]$ 的快速响应能力,以及高 $[\text{CO}_2]$ 对丝状体光合作用的促进作用,说明坛紫菜丝状体将受益于大气 $[\text{CO}_2]$ 升高。同样坛紫菜叶状体的生长和光合作用也受益于 $[\text{CO}_2]$ 升高/pH降低。随大气 $[\text{CO}_2]$ 升高,坛紫菜的育苗和养殖都将受益于高 $[\text{CO}_2]$,野生坛紫菜因而可能在潮间带生态系统中获得更多竞争优势。

[参考文献]

- [1] GIORDANO M, BEARDALL J, RAVEN J A. CO_2 concentrating mechanisms in algae: mechanisms, environmental modulation, and evolution [J]. Annual Review of Plant Biology, 2005, 56(1): 99-131.
- [2] ZEEBE R E, WOLF-GLADROW D A. CO_2 in Seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes [M]. Amsterdam: Elsevier, 2001: 2-22.
- [3] WANG Y, STESSMAN D J, SPALDING M H. The CO_2 concentrating mechanism and photosynthetic carbon assimilation in limiting CO_2 : how *Chlamydomonas* works against the gradient [J]. Plant Journal, 2015, 82(3): 429-48.
- [4] BRATATI M, MORONEY J V. Algal carbon dioxide concentrating mechanisms [M]. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2011: 1-10.
- [5] ENDEWARD V, AL-SAMIR S, ITEL F, et al. How does carbon dioxide permeate cell membranes? a discussion of concepts, results and methods [J]. Front Physiol, 2014, 4: 382.
- [6] BEARDALL J, ROBERTS S. Inorganic carbon acquisition by two species of Antarctic macroalgae: *Porphyra endivifolium* (Rhodophyta: Bangiales) and *Palmaria decipiens* (Rhodophyta: Palmariales) [J]. Polar Biology, 1999, 21(5): 310-315.
- [7] LI X, XU J, HE P. Comparative research on inorganic carbon acquisition by the macroalgae *Ulva prolifera* (Chlorophyta) and *Pyropia yezoensis* (Rhodophyta) [J]. Journal of Applied Phycology, 2016, 28(1): 491-497.
- [8] 邹定辉,高坤山. 坛紫菜光合作用对重碳酸盐的利用 [J]. 科学通报, 2002, 47(12): 926-930.
- [9] 骆其君,裴鲁青,潘双叶,等. 坛紫菜自由丝状体对无机碳的利用 [J]. 水产学报, 2002, 26(5): 477-480.
- [10] 农业部渔业渔政管理局. 中国渔业年鉴 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2017: 34.
- [11] COLLINS S. Marine microbiology: evolution on acid [J]. Nature Geoscience, 2012, 5(5): 310-311.
- [12] COLLINS S, ROST B, RYNEARSON T A. Evolutionary potential of marine phytoplankton under ocean acidification [J]. Evol Appl, 2014, 7(1): 140-1455.
- [13] XU K, CHEN H, WANG W, et al. Responses of photosynthesis and CO_2 concentrating mechanisms of marine crop *Pyropia haitanensis* thalli to large pH variations at different time scales [J]. Algal Research, 2017, 28: 200-210.
- [14] CHEN C, DAI Z, XU Y, et al. Cloning, expression, and characterization of carbonic anhydrase genes from *Pyropia haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) [J]. Journal of Applied Phycology, 2016, 28(2): 1403-17.
- [15] XIE C, BING L, YAN X, et al. Characterization of the global transcriptome for *Pyropia haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) and development of cSSR markers [J]. BMC Genomics, 2013, 14(1): 73-83.
- [16] LOHBECK K T, RIEBESELL U, REUSCH T B H. Adaptive evolution of a key phytoplankton species to ocean acidification [J]. Nature Geoscience, 2012, 5(5): 346-351.

(责任编辑 朱雪莲 英文审校 黄力行)