

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20171219003

http://www.yykxjz.cn/

马莎, 张继红, 刘毅, 吴文广, 孙科, 王巍, 隋娟娟, 赵云霞, 杨艳云. 不同种类浮游植物对CO₂浓度升高的响应. 渔业科学进展, 2019, 40(1): 27-35

Ma S, Zhang JH, Liu Y, Wu WG, Sun K, Wang W, Sui JJ, Zhao YX, Yang YY. The response of different types of phytoplankton to the elevated CO₂ concentration. Progress in Fishery Sciences, 2019, 40(1): 27-35

不同种类浮游植物对 CO₂ 浓度升高的响应*

马莎^{1,2} 张继红^{2,3①} 刘毅² 吴文广² 孙科²
王巍² 隋娟娟² 赵云霞² 杨艳云²

(1. 上海海洋大学水产与生命学院 上海 201306; 2. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 青岛 266071;
3. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 青岛 266071)

摘要 本研究采用实验生态学的方法,以金藻、硅藻、绿藻3个门中的4种常见饵料藻叉鞭金藻(*Dicrateria* sp.)、三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)、小球藻(*Chlorella vulgaris*)和亚心形扁藻(*Platymonas subcordiformis*)为研究对象,分析比较不同浮游植物的细胞数量和质量对CO₂浓度升高引起的海水酸化的响应情况。结果显示,与对照组相比,(1)CO₂浓度升高显著提高了这4种藻的生长速率($P < 0.05$);其中,亚心形扁藻平均比生长速率最高,比对照组高出13.5%;小球藻次之,为5.9%;叉鞭金藻和三角褐指藻均为2.2%。(2)CO₂浓度升高使浮游植物细胞内的碳(C)含量增加、氮(N)含量降低,C/N提高;种间差异较大,其中,亚心形扁藻的C/N、C/P值、小球藻的C/P值和三角褐指藻的C/N值显著提高,叉鞭金藻不显著。(3)CO₂浓度升高使小球藻单位细胞叶绿素a含量显著提高,小球藻通过提高光合作用能力促进生长,而另外3种藻叶绿素a含量与对照组无显著差异;三角褐指藻最大光化学量子产量(F_v/F_m)在实验初期显著升高;叉鞭金藻非光化学淬灭(NPQ)显著降低,快速光曲线初始斜率(α)显著增加;三角褐指藻和亚心形扁藻潜在的最大光合作用能力($rETR_{max}$)显著升高($P < 0.05$),但CO₂浓度升高对4种藻的光化学淬灭(qP)均没有显著影响($P > 0.05$)。可见,亚心形扁藻、小球藻和三角褐指藻在高CO₂浓度下虽然生长速率加快,但营养质量降低。不同种类的浮游植物对CO₂浓度升高的响应不同,这种差异可能会使未来海洋浮游植物群落结构发生变化;浮游植物C/N、C/P值的改变可能通过食物链对次级生产者,诸如浮游动物、滤食性贝类等产生影响。

关键词 海水酸化; 浮游植物; 生长速率; 叶绿素荧光参数

中图分类号 S917.3 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2019)01-0027-09

海水酸化是由全球气候变化导致的一种海洋环境变化,已成为一个世界性的环境问题和当今的研究

热点(Riebesell *et al.*, 2007)。关于海水酸化对浮游植物的生长、光合作用、叶绿素荧光动力学参数的影响已

* 中国水产科学研究院基本科研业务费(2014A01YY01)、青岛海洋科学与技术试点国家实验室鳌山科技创新计划项目(2016ASKJ02-3)和国家自然科学基金(41276172)共同资助 [This work was supported by the Fundamental Research Funds for the Chinese Academy of Fishery Sciences(2014A01YY01), the Aoshan S&T Innovation Project from Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), and the National Natural Science Foundation of China (41276172)]. 马莎, E-mail: 1446640990@qq.com

① 通讯作者: 张继红, 研究员, E-mail: zhangjh@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2017-12-19, 收修改稿日期: 2018-01-18

有报道(高坤山, 2011; 毛雪微等, 2016; 徐金涛等, 2016; Hong *et al*, 2017), 但由于海洋藻类对大气 CO₂ 浓度升高的响应存在明显的种间异质性, 不同种类浮游植物, 甚至同一种类在不同培养条件下对酸化的响应均不同。同时, 浮游植物作为滤食性贝类的主要饵料, 其营养价值取决于被摄食的难易程度(粒径的大小)和生化组成等(陈自强等, 2013), 而生物体发育过程中大分子的组成及其化学计量的变化都会反映到元素比率上(Laspoumaderes *et al*, 2010; 陈蕾等, 2014), 浮游植物的元素组成会影响其营养物质(如蛋白质、脂肪酸等)的含量(Sterner *et al*, 2002), 进而影响其作为食物的营养价值。关于海水酸化对不同种类浮游植物生物组成的研究较少(Rossoll *et al*, 2012; Schoo *et al*, 2013), 因此, 开展 CO₂ 浓度升高对不同类别饵料藻细胞数量(生长、光合)和质量(营养元素含量比值)影响的比较研究是非常必要的。本研究采用室内可控实验方法, 以不同粒径、不同种类的 4 种饵料藻: 叉鞭金藻(*Dicrateria* sp.)、三角褐指藻(*Phaeodactylum tricorneratum*)、小球藻(*Chlorella vulgaris*)和亚心形扁藻(*Platymonas subcordiformis*)为研究对象, 测定了 CO₂ 浓度升高对其生长、单位细胞叶绿素 *a* 含量、叶绿素荧光动力学参数及营养质量的影响, 以期为进一步从食物链角度研究海水酸化对滤食性贝类及海洋生态系统的影响提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 藻种培养

实验所用藻种叉鞭金藻、三角褐指藻、小球藻和亚心形扁藻, 均由中国水产科学研究院黄海水产研究所海水养殖生态与技术研究室提供。

实验设定低 CO₂ 浓度组(403×10⁻⁶)和高 CO₂ 浓度组(1600×10⁻⁶), 相当于当前和 2300 年大气平均 CO₂ 浓度预测水平(Caldeira *et al*, 2003; Stocker *et al*, 2013; Dlugokencky *et al*, 2017)。CO₂ 浓度采用植物培养箱(HP1000G-D, 武汉瑞华仪器设备有限责任公司)来控制(毛雪微等, 2016)。实验所用容器为 3 L 锥形瓶, 加入 2 L f/2 培养液, 接入指数生长期的微藻, 初始浓度为 5~10×10⁴ cells/ml。每个实验组分别设置 3 个平行, 初始 pH 为 8.2 和 7.6。光暗比(L/D)为 12 h : 12 h, 温度为(20.0±0.5)℃, 光照为 80 μmol/(m²·s), 每天定时摇动 4~6 次。实验持续 13 d, 每隔 1 d 测定藻细胞浓度和藻体的叶绿素荧光参数, 培养 7 d 后测定藻体的 C、N 和 P 含量。叶绿素 *a* 含量按照海洋监测规范 GB 17378.7-2007 进行。

1.2 藻细胞浓度计数及比生长速率计算

取样 10 ml, 用 Beckman Coulter Multisizer III 颗粒计数器测定藻细胞浓度。根据以下公式计算比生长速率(μ):

$$\mu = \ln(N_2 / N_1) / (t_2 - t_1)$$

式中, N_1 为第 t_1 天藻细胞密度(cell/ml); N_2 为第 t_2 天藻细胞密度。

1.3 叶绿素荧光参数测定

利用 Imaging-PAM 调制叶绿素荧光成像系统对藻进行叶绿素荧光动力学参数的测定。测量前将浮游植物样品暗适应 20 min, 每个平行重复 2 次。采用 Platt 等(1980)提出的双指数衰减函数对快速光曲线(RLC)进行拟合:

$$P = P_m \times [1 - \exp(-\alpha \times \text{PAR} / P_m)] \times \exp(-\beta \times \text{PAR} / P_m)$$

其中, P 为相对电子传递速率, P_m 为无光抑制时的最大潜在相对电子传递速率 $r\text{ETR}_{\text{max}}$, PAR 为光照强度, α 为快速光曲线的初始斜率, β 为光抑制参数。

1.4 C、N 和 P 含量测定

取一定体积的藻液, 离心收集(3000 r/min 10 min), 烘干至恒重。将样品研磨成粉状混合均匀, 取 2 mg 用元素分析仪(Elemental Analyzer Vario EL cube, 德国 Elementar)测定藻体 C、N 含量; 按照周毅等(2003)方法测定藻体 P 含量。

1.5 数据分析

采用 SPSS 21.0 进行单因素方差分析(One-way ANOVA), 检验组间组内差异, $P < 0.05$ 视为差异显著, $P < 0.01$ 视为差异极显著。

2 结果

2.1 4 种浮游植物细胞生长及比生长速率

不同 CO₂ 浓度下亚心形扁藻、小球藻、叉鞭金藻和三角褐指藻的生长曲线以及比生长速率如图 1 所示。总体来讲, CO₂ 浓度升高可显著提高 4 种藻的生长及比生长速率($P < 0.05$), 但不同种类的变化幅度不同。从比生长速率来看, 亚心形扁藻的反应最为迅速, 与对照组相比, 差异达到极显著($P < 0.01$), 其最大比生长速率为 0.590/d, 整个实验期间平均比生长速率(0.233/d)比对照组(0.205/d)高出 13.5%; 同时, 高 CO₂ 浓度组的藻体细胞浓度显著高于低 CO₂ 浓度组(图 1a)($P < 0.05$)。其次是小球藻, 在培养的第 3 天, 藻细胞浓度显著高于对照组($P < 0.05$), 平均比生长速

率相比低 CO₂ 浓度组提高了 5.9%(图 1b)。叉鞭金藻和三角褐指藻在培养的第 9 天, 高 CO₂ 浓度组的藻细胞浓度显著高于低 CO₂ 浓度组($P<0.05$, 图 1c、图 1d)。从藻体细胞浓度来看, 亚心形扁藻和三角褐指藻分别在第 11 天和第 9 天达到峰值, 之后增长减缓; 小球藻和叉鞭金藻在实验结束的第 13 天尚处于指数增长期。

2.2 藻体 C、N 和 P 元素含量及其比值

不同 CO₂ 浓度下 4 种藻体的 C、N、P 含量及其比

值见表 1。总体趋势是, CO₂ 浓度升高提高了 4 种藻藻体的 C 含量, 其中小球藻达到了显著水平($P<0.05$); 高 CO₂ 浓度下, 4 种藻藻细胞 N 含量均出现降低趋势, 其中, 仅亚心形扁藻的 N 含量显著降低($P<0.05$), 其他 3 种藻 N 含量变化不显著($P>0.05$); 不同藻藻体的 P 含量变化趋势不同, 亚心形扁藻和小球藻高 CO₂ 浓度组显著低于低 CO₂ 浓度组($P<0.05$), 但叉鞭金藻和三角褐指藻 P 含量变化不显著($P>0.05$)。

CO₂ 浓度升高使藻体的 C/N 升高, 其中, 亚心形扁藻和三角褐指藻 C/N 值显著提高($P<0.05$), 分别从

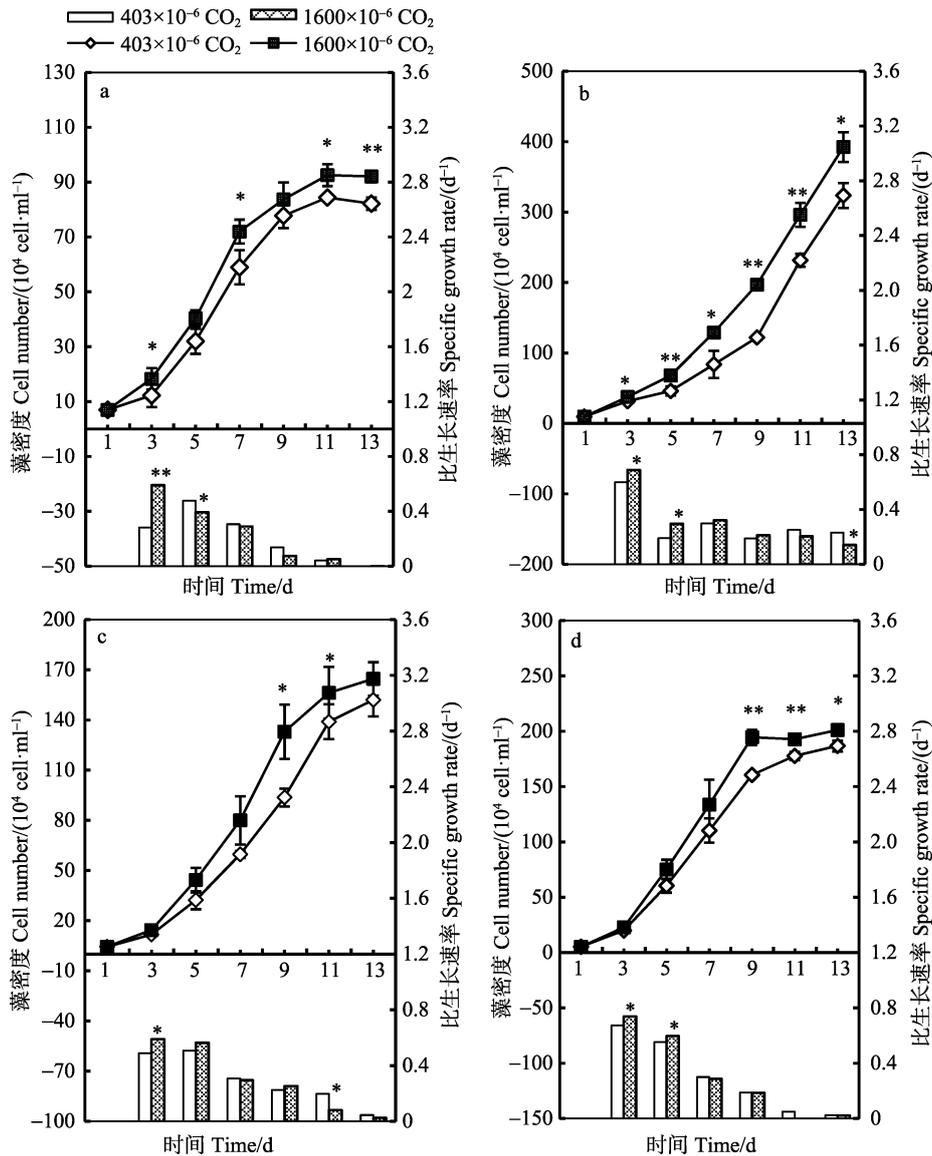


图 1 不同 CO₂ 浓度下 4 种藻的生长曲线和比生长速率

Fig.1 Growth curves and the specific growth rate of four microalgae cultured in different CO₂ concentrations

a: 亚心形扁藻; b: 小球藻; c: 叉鞭金藻; d: 三角褐指藻

*: 差异显著 $P<0.05$; **: 差异极显著 $P<0.01$ 。下同

a: *Platymonas subcordiformis*; b: *Chlorella vulgaris*; c: *Dicteria* sp.; d: *Phaeodactylum tricornerum*

*: Significant difference, $P<0.05$; **: Highly Significant difference, $P<0.01$. The same as below

表1 4种藻在不同CO₂浓度下培养7d后藻体C、N、P含量及其比值Tab.1 C, N and P contents and mole ratios in microalgae cultured with different CO₂ concentrations in 7 days

种类 Species	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration (ppm)	碳含量 C(%)	氮含量 N(%)	磷含量 P(%)	碳氮比 C/N	碳磷比 C/P
亚心形扁藻 <i>P. subcordiformis</i>	1600	40.69±1.33	4.82*±0.40	0.35*±0.03	9.89*±0.65	108.22*±4.45
	403	38.05±3.16	5.85±0.70	0.40±0.01	8.16±0.77	89.09±6.84
小球藻 <i>C. vulgaris</i>	1600	46.20*±1.45	6.16±0.30	0.48**±0.01	8.23±0.80	79.06*±5.89
	403	36.69±4.22	6.22±1.05	0.63±0.04	7.31±0.14	61.81±5.20
叉鞭金藻 <i>Dicrateria sp.</i>	1600	46.30±1.25	6.17±0.38	0.51±0.08	8.79±0.78	71.36±6.60
	403	45.12±0.77	6.56±0.09	0.60±0.02	8.02±0.24	75.46±1.62
三角褐指藻 <i>P. tricornutum</i>	1600	43.00±0.33	3.89±0.50	0.38±0.06	13.83*±1.30	115.84±8.92
	403	39.67±3.75	4.14±0.24	0.34±0.02	10.29±0.52	118.71±8.20

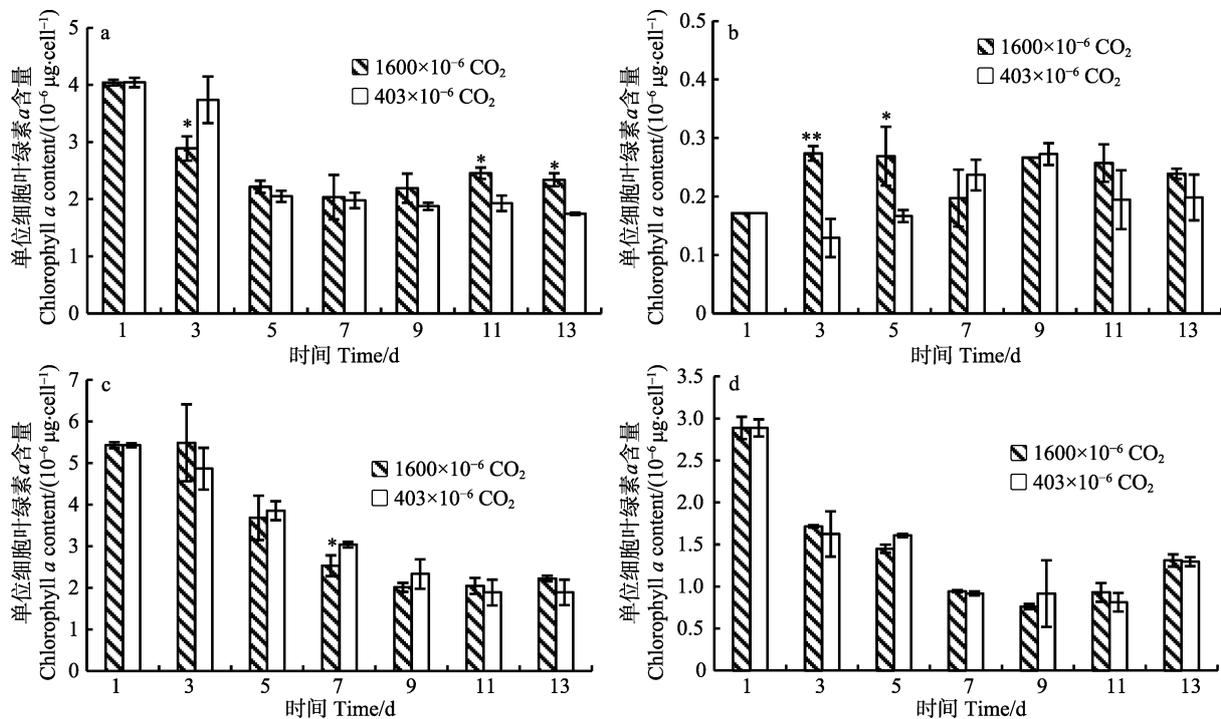
8.16 增加至 9.89, 从 10.29 增加至 13.83; C/P 的种间差异较大, 亚心形扁藻和小球藻高 CO₂ 浓度组显著高于低 CO₂ 浓度组 ($P < 0.05$), 叉鞭金藻和三角褐指藻与低 CO₂ 浓度组无显著差异 ($P > 0.05$)。

2.3 CO₂ 浓度升高对 4 种藻类光合作用参数的影响

2.3.1 单位细胞叶绿素 a 含量的变化 4 种藻的单位细胞叶绿素 a 含量随时间变化情况见图 2。在整个培养期间(13 d), 除小球藻外, 其他 3 种藻高 CO₂ 浓度组的单位细胞叶绿素 a 含量均呈现降低趋势。亚心

形扁藻和叉鞭金藻分别在培养的第 3 天和第 7 天显著低于低 CO₂ 浓度组, 其中, 亚心形扁藻在实验后期又逐渐升高, 与低 CO₂ 浓度组相比差异达到显著程度 ($P < 0.05$); 小球藻单位细胞叶绿素 a 含量在第 3 天显著提高; 而 CO₂ 浓度升高对三角褐指藻无显著影响 ($P > 0.05$)。

2.3.2 叶绿素荧光参数 4 种藻叶绿素荧光参数随时间变化情况见图 3。亚心形扁藻 F_v/F_m 的变化范围为 0.581~0.703(图 3a), 前 11 d 高 CO₂ 浓度组与低 CO₂ 浓度组无显著差异, 之后显著下降 ($P < 0.05$);

图2 不同CO₂浓度下4种藻单位细胞叶绿素a含量Fig.2 The chlorophyll a contents of four microalgae cultured in different CO₂ concentrations

a: 亚心形扁藻; b: 小球藻; c: 叉鞭金藻; d: 三角褐指藻

a: *Platymonas subcordiformis*; b: *Chlorella vulgaris*; c: *Dicrateria sp.*; d: *Phaeodactylum tricornutum*

非光化学淬灭系数(NPQ)在第 11 天, 高 CO₂ 浓度组显著低于低 CO₂ 浓度组($P < 0.05$); 光化学淬灭(qP)无显著变化($P > 0.05$)。CO₂ 浓度升高对小球藻 NPQ 和 qP 均无显著影响(图 3b); F_v/F_m 在第 7 天显著高于对照组($P < 0.05$), 其变化范围在 0.552~0.656 之间。对于叉鞭金藻, 高 CO₂ 浓度条件下的 F_v/F_m 和 qP 与低 CO₂ 浓度组无显著差异; NPQ 显著低于低 CO₂ 浓度组 ($P < 0.05$)(图 3c)。三角褐指藻 F_v/F_m 变化趋势与叉鞭金藻一致, 数值变化范围在 0.482~0.662 之间, 高 CO₂ 浓度组在第 3、5、13 天显著高于低 CO₂ 浓度组 ($P < 0.05$); 高 CO₂ 浓度组 NPQ 在第 11 天显著升高

($P < 0.05$); qP 先缓慢降低后趋于平稳, 在第 7 天和第 13 天高 CO₂ 浓度组 qP 显著高于低 CO₂ 浓度组($P < 0.05$) (图 3d)。

2.3.3 指数生长期快速光曲线拟合参数 4 种藻的潜在最大相对电子传递效率($rETR_{max}$)、快速光曲线初始斜率(α)见图 4。高 CO₂ 浓度条件下, 亚心形扁藻和三角褐指藻的 $rETR_{max}$ 显著提高($P < 0.05$), 小球藻、叉鞭金藻无显著差异($P > 0.05$); CO₂ 浓度升高对亚心形扁藻、小球藻、三角褐指藻的快速光曲线初始斜率 (α)无显著影响($P > 0.05$), 叉鞭金藻的 α 显著高于低 CO₂ 浓度组($P < 0.05$)。

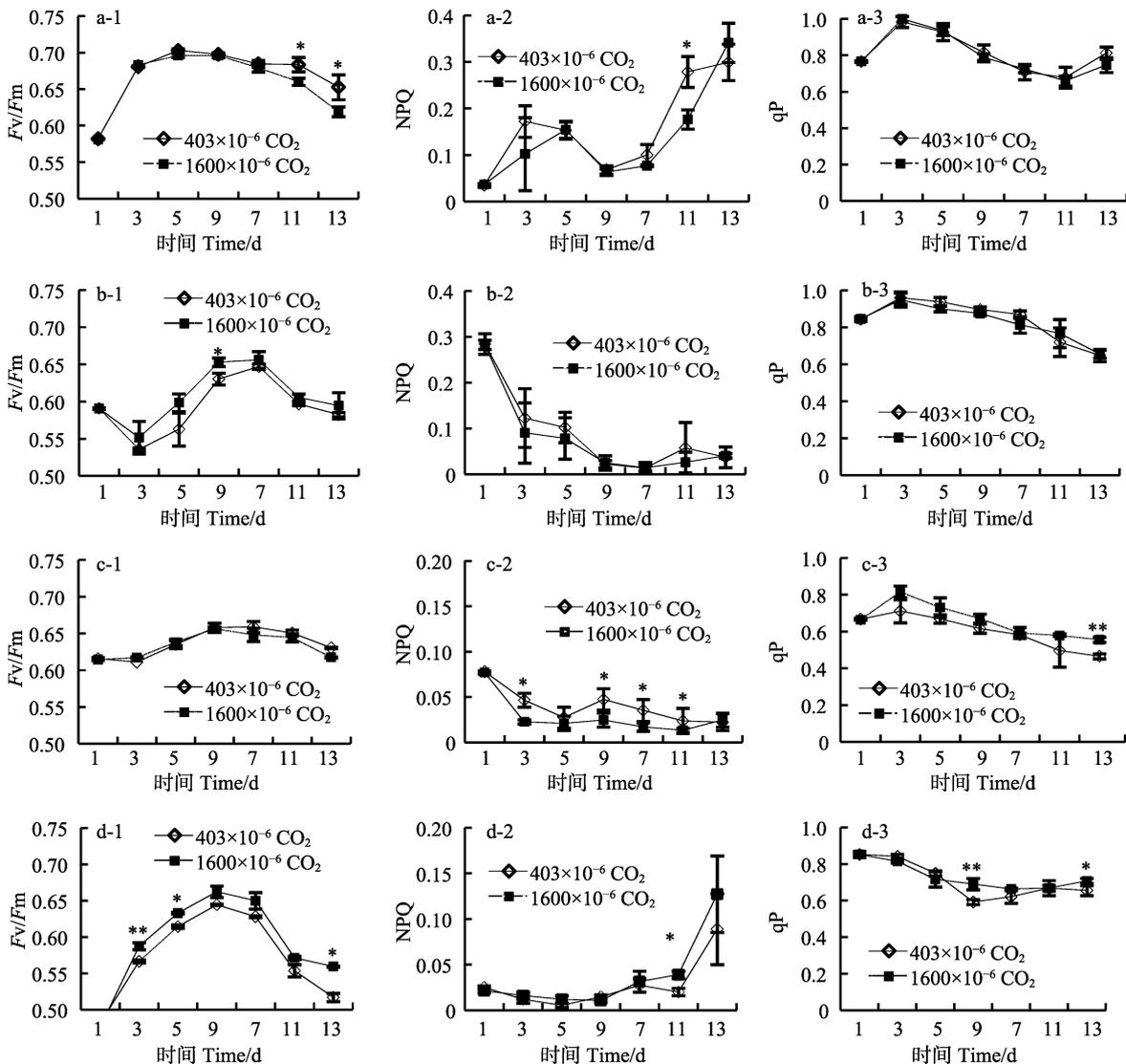


图 3 不同 CO₂ 浓度下 4 种微藻不同荧光参数的变化

Fig.3 Changes of different fluorescence parameters of four microalgae cultured in different CO₂ concentrations

F_v/F_m : 最大光量子产量; NPQ: 非光化学淬灭; qP: 光化学淬灭

a: 亚心形扁藻; b: 小球藻; c: 叉鞭金藻; d: 三角褐指藻

a: *Platymonas subcordiformis*; b: *Chlorella vulgaris*; c: *Dicrateria* sp.; d: *Phaeodactylum tricornutum*

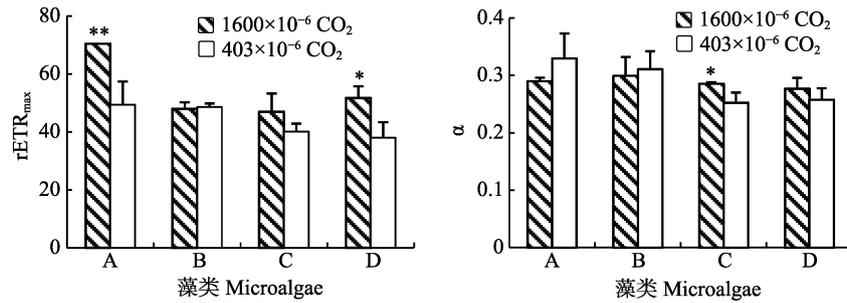


图4 4种藻快速光曲线拟合参数 $rETR_{max}$ 和 α 随培养时间的变化
Fig.4 Variations of $rETR_{max}$ and α of the four microalgae with culturing time

A: 亚心形扁藻; B: 小球藻; C: 叉鞭金藻; D: 三角褐指藻

A: *Platymonas subcordiformis*; B: *Chlorella vulgaris*; C: *Dicrateria* sp.; D: *Phaeodactylum tricornutum*

3 讨论

3.1 不同藻类细胞数量对海水酸化的响应

不同种类浮游植物对 CO_2 浓度升高的响应存在较大差异。本研究中, CO_2 浓度升高显著促进了叉鞭金藻、三角褐指藻、亚心形扁藻和小球藻种群的生长。毛雪微等(2016)的研究显示, 酸化会促进浮游植物的生长, CO_2 浓度升高($1000 \mu atm CO_2$)使三角褐指藻实验组的平均比生长速率比对照组高出 33.1%, 高于本研究的结果。导致这种差异的原因可能是酸化程度和光照等实验条件不同。已有的研究结果显示, 三角褐指藻的最适光照强度为 $144 \mu mol/(m^2 \cdot s)$, 在一定范围内, 藻体的生长速率随光照强度的增加而增加(臧正蓉等, 2015), 而毛雪微等(2016)的报道中光照强度为 $(139 \pm 20) \mu mol/(m^2 \cdot s)$, 本研究光照强度为 $80 \mu mol/m^2 \cdot s$ 。可见不同浮游植物对 CO_2 浓度升高的响应程度不同。哪种浮游植物会在高 CO_2 浓度下成为竞争优势种, 还与自然海域的其他环境条件有关。因此, 仅凭室内的单种培养结果, 不足以预测自然海域浮游植物种群及群落结构对 CO_2 浓度升高的响应。

叶绿素荧光技术是一种研究和探测植物光合生理状况及各种外界因子对其细微影响的新型植物活体测定技术, 是快速、无损伤地研究植物光合作用的理想方法。叶绿素荧光参数与光合作用中光系统对光能的吸收、传递、耗散和分配等反应紧密相连(姜恒等, 2012)。 F_v/F_m 是藻类生理状态的重要指标, 当浮游植物受到光照、温度、盐度、营养盐等环境因子胁迫时, F_v/F_m 通常会显著降低(梁英等, 2007; 高坤山, 2014)。本研究中, 4种藻的 F_v/F_m 值在 CO_2 浓度升高条件下(培养的前 7 d 内)并未显著降低, 且小球藻和三角褐指藻分别第 7 天和第 3 天、第 5 天显著增加, 说明高 CO_2 浓度并未造成胁迫, 同时提高了小球藻和三角褐指藻的最大光合效率。NPQ 为非光化学淬灭

系数, 反映 PS II 天线色素吸收的光能以热的形式耗散的那部分能量, 目的是缓解过剩的激发能对 PS II 反应中心的破坏, 是一种自我保护机制(梁英等, 2007)。本研究中, 亚心形扁藻高 CO_2 浓度组的 NPQ 在第 3 天显著降低, 叉鞭金藻高 CO_2 浓度组 NPQ 除第 5 天外均显著低于低 CO_2 浓度组, 类似情况在其他研究也有发现: 在高 pCO_2 水平(101.3 Pa)下, 三角褐指藻 NPQ 与对照(39.3 Pa)相比显著降低(Wu *et al.*, 2010), 这可能是由于当前海洋环境下存在叉鞭金藻的碳源供应限制(王东升, 2015)。qP 是光化学淬灭, 反映 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额。三角褐指藻高 CO_2 浓度组 qP 在第 7 天、第 13 天显著增加, PS II 的电子传递活性增强, 光合活性升高。 α 表示藻类对光能的利用效率, CO_2 浓度升高显著提高了指数生长期叉鞭金藻 α 值, 与徐金涛等(2016)研究的塔玛亚历山大藻的结果不一致。分析原因, 可能与藻体的种间差异、实验条件不同等有关。徐金涛等(2016)实验培养温度为 $(20 \pm 1)^\circ C$, 光照强度为 $120 \mu mol/(m^2 \cdot s)$, pH 为 8.0 ± 0.1 , 与本实验条件略有差异。可见, 不同藻的叶绿素荧光参数对 CO_2 浓度升高的响应不同, 其中除了小球藻叶绿素荧光参数没有显著差异外, CO_2 浓度升高引起的酸化环境对其他 3 种藻的叶绿素荧光参数均有不同程度的影响, 敏感程度各不一致。

浮游植物光合作用的强弱是影响其种群生长速率的主要因素。色素含量高低与藻细胞光合作用强弱有直接的关系, 也间接影响细胞的生长繁殖(梁英等, 2007), 其中叶绿素 *a* 是海洋浮游植物中除蓝藻以外均含有的特征色素(徐金涛等, 2016), 因此, CO_2 浓度升高对藻体叶绿素荧光参数及叶绿素 *a* 含量产生的影响, 最终表现为对浮游植物细胞生长的影响。高 CO_2 浓度条件下, 亚心形扁藻和小球藻分别通过增强 $rETR_{max}$ 和升高单位细胞叶绿素 *a* 含量来促进细胞数

量的增加。同时, CO₂ 浓度升高加快了叉鞭金藻的电子传递速率, 增强了对光能的吸收能力, 并提高了三角褐指藻的潜在最大光合作用能力, 促进了细胞生长。浮游植物的光合作用是一系列复杂代谢反应的总和, CO₂ 浓度升高对其光合作用过程及生长的具体影响机制还有待今后进一步研究。

3.2 CO₂ 浓度升高引起的海水酸化对不同藻类质量的影响

自然环境中海洋浮游植物 C、N、P 比值趋近于 106 : 16 : 1 (Redfield, 1934), 但由于浮游植物可有效利用的 N、P 浓度存在很大差异, 加之光强、温度和 CO₂ 浓度等变化, 导致很多藻类的 C、N、P 比不同于 Redfield 比值 (Fu *et al.*, 2007; Finkel *et al.*, 2010)。本研究结果显示, CO₂ 浓度的增加提高了亚心形扁藻的 C/N、C/P 值、小球藻的 C/P 值和三角褐指藻的 C/N 值, 藻体中 N、P 含量相对减少, 偏离了 Redfield 比值, 使其作为食物的营养价值降低。蓝细菌聚球藻 (*Synechococcus*) 是海洋浮游植物群落的优势组分, 是全球碳循环的主要参与者和初级生产力的主要贡献者, 在海洋生态系统的光合作用、碳循环及食物链中扮演着举足轻重的角色 (马英等, 2004)。Fu 等 (2007) 对蓝细菌聚球藻的研究显示, 在 CO₂ 浓度升高 (750 × 10⁻⁶) 的条件下, C、N 含量、C/P 值均升高, 与本研究结果一致。Urabe 等 (2003) 研究发现, CO₂ 浓度增加提高了浮游植物 C/P 值, 使其作为食物的质量下降, 进而对水蚤的生长产生抑制作用。在 N、P 限制条件下培养的饵料微藻 C/N、C/P 比值升高, 营养价值发生了变化, 使安氏伪镖水蚤 (*Pseudodiaptomus annandalei*) 各时期个体的 N、P 含量显著降低, 对其生长发育和摄食均产生了抑制作用 (石琛等, 2011; 何学佳等, 2012)。CO₂ 浓度升高对浮游植物 C、N、P 比值的影响会沿食物链向上传递, 使得植食性动物, 如浮游动物、滤食性贝类等食物的品质下降, 对浮游动物、滤食性贝类等次级生产者的生长发育、生殖等产生一系列影响, 进而影响整个食物网 (Rossoll *et al.*, 2012; 陈蕾等, 2014)。由于种间异质性, 不同藻类对 CO₂ 浓度升高的响应不同, 今后应该加强对不同种类的研究, 并结合现场实验等 (高坤山, 2011; 陈蕾等, 2014), 综合探讨气候变化对食物链及海洋生态系统的影响。

参 考 文 献

Caldeira K, Wickett ME. Oceanography: Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 2003, 425(6956): 365

- Chen L, Li CL. Research advances in ecological stoichiometry of marine plankton. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(10): 3047–3055 [陈蕾, 李超伦. 海洋浮游生物的生态化学计量学研究进展. *应用生态学报*, 2014, 25(10): 3047–3055]
- Chen ZQ, Shou L, Liao YB, *et al.* Advance in the effect of microalgal diets and nutritional value on the growth of early life stages of bivalves. *Bulletin of Science and Technology*, 2013, 29(7): 46–55 [陈自强, 寿鹿, 廖一波, 等. 微藻饵料对双壳类贝类幼体生长影响的研究进展. *科技通报*, 2013, 29(7): 46–55]
- Dlugokencky E, Tans P. NOAA/ESRL (www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/)
- Finkel ZV, Beardall J, Flynn KJ, *et al.* Phytoplankton in a changing world: Cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 2010, 32(1): 119–137
- Fu FX, Marke W, Zhang Y, *et al.* Effects of increased temperature and CO₂ on photosynthesis, growth, and elemental ratios in marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* (Cyanobacteria). *Journal of Phycology*, 2007, 43(3): 485–496
- Gao KS. Positive and negative effects of ocean acidification: Physiological responses of algae. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 2011, 50(2): 411–417 [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]
- Gao KS. Algal carbon fixation-basis, advances and methods. Beijing: Science Press, 2014 [高坤山. 藻类固碳—理论, 进展与方法. 北京: 科学出版社, 2014]
- He XJ, Zhang JG, Shi C, *et al.* Growth and ingestion of *Pseudodiaptomus annandalei* under different nitrogen conditions. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2012, 43(3): 609–614 [何学佳, 张君纲, 石琛, 等. 不同氮条件下安氏伪镖水蚤 (*Pseudodiaptomus annandalei*) 的生长及摄食. *海洋与湖沼*, 2012, 43(3): 609–614]
- Hong H, Shen R, Zhang F, *et al.* The complex effects of ocean acidification on the prominent N₂-fixing cyanobacterium *Trichodesmium*. *Science*, 2017, 356(6337): 527–531
- Jiang H, Wu B, Yan B, *et al.* Application of microalgae chlorophyll fluorescence technique in environment monitoring. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2012, 2(2): 172–178 [姜恒, 吴斌, 阎冰, 等. 微藻叶绿素荧光技术在环境监测中的应用. *环境工程技术学报*, 2012, 2(2): 172–178]
- Laspoumaderes C, Modenutti B, Balseiro E. Herbivory versus omnivory: Linking homeostasis and elemental imbalance in copepod development. *Journal of Plankton Research*, 2010, 32(32): 1573–1582
- Liang Y, Feng LX, Yin CL, *et al.* Current status and prospect of chlorophyll fluorescence technique in the study of responses

- of microalgae to environmental stress. *Marine Sciences*, 2007, 31(1): 71–76 [梁英, 冯力霞, 尹翠玲, 等. 叶绿素荧光技术在微藻环境胁迫研究中的应用现状及前景. *海洋科学*, 2007, 31(1): 71–76]
- Ma Y, Jiao NZ. Advances in molecular ecology of *Synechococcus*. *Progress in Natural Science*, 2004, 14(9): 967–972 [马英, 焦念志. 聚球藻(*Synechococcus*)分子生态学研究进展. *自然科学进展*, 2004, 14(9): 967–972]
- Mao XW, Liu GX, Wang WM, *et al.* Effects of elevated CO₂ on the population growth of *Phaeodactylum tricornutum* and *Chaetoceros curvisetus*. *Periodical of Ocean University of China (Natural Science)*, 2016, 46(3): 60–66 [毛雪微, 刘光兴, 王为民, 等. CO₂ 浓度升高对三角褐指藻和旋链角毛藻种群生长的影响. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2016, 46(3): 60–66]
- Redfield AC. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. *James Johnstone Memorial Volume*. 1934: 177–192
- Riebesell U, Schulz KG, Bellerby RG, *et al.* Enhanced biological carbon consumption in a high CO₂ ocean. *Nature*, 2007, 450(7169): 545–548
- Rossoll D, Bermúdez R, Hauss H, *et al.* Ocean acidification-induced food quality deterioration constrains trophic transfer. *PLoS One*, 2012, 7(4): e34737
- Schoo KL, Malzahn AM, Krause E, *et al.* Increased carbon dioxide availability alters phytoplankton stoichiometry and affects carbon cycling and growth of a marine planktonic herbivore. *Marine Biology*, 2013, 160(8): 2145–2155
- Shi C, Lü SH, He XJ. Effect of phosphorus condition on growth and ingestion in *Pseudodiaptomus annandalei*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2011, 35(3): 460–466 [石琛, 吕颂辉, 何学佳. 不同磷条件对安氏伪镖水蚤(*Pseudodiaptomus annandalei*)的生长及摄食的影响. *水生生物学报*, 2011, 35(3): 460–466]
- Sterner RW, Elser JJ. *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002
- Stocker TF, Qin D, Plattner GK, *et al.* IPCC, 2013: Climate Change 2013: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Computational Geometry*, 2013, 18(2): 95–123
- Urabe J, Togari J, Elser JJ. Stoichiometric impacts of increased carbon dioxide on a planktonic herbivore. *Global Change Biology*, 2003, 9(6): 818–825
- Wang D. Inter- and intra-specific responses of coccolithophores to CO₂-induced ocean acidification and preliminary study on photoprotection mechanisms. Master's Thesis of Qingdao Agricultural University, 2015 [王东升. 海洋酸化条件下颗石藻种内及种间的特异性生理响应及其NPQ机制的初步探究. 青岛农业大学硕士研究生学位论文, 2015]
- Wu Y, Gao K, Riebesell U. CO₂-induced seawater acidification affects physiological performance of the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Biogeosciences Discussions*, 2010, 7(9): 2915–2923
- Xu JT, Pang M, Ma X, *et al.* Carbon dioxide enrichment affects chlorophyll fluorescence and toxin production of *Alexandrium tamarense*. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2016, 47(3): 557–563 [徐金涛, 庞敏, 马新, 等. CO₂ 加富对塔玛亚历山大藻叶绿素荧光参数及产毒的影响. *海洋与湖沼*, 2016, 47(3): 557–563]
- Zang ZR, Xie XJ, Zhao PP, *et al.* Effect of different temperatures and light conditions on the growth and fucoxanthin content of *Phaeodactylum tricornutum*. *Marine Sciences*, 2015, 39(7): 1–6 [臧正蓉, 解修俊, 赵佩佩, 等. 温度和光照对三角褐指藻的生长及岩藻黄素含量的影响. *海洋科学*, 2015, 39(7): 1–6]
- Zhou Y, Zhang FS, Yang HS, *et al.* Comparison of effectiveness of different ashing auxiliaries for determination of phosphorus in natural waters, aquatic organisms and sediments by ignition method. *Water Research*, 2003, 37(16): 3875–3882

(编辑 江润林)

The Response of Different Types of Phytoplankton to the Elevated CO₂ Concentration

MA Sha^{1,2}, ZHANG Jihong^{2,3}①, LIU Yi², WU Wenguang², SUN Ke², WANG Wei²,
SUI Juanjuan², ZHAO Yunxia², YANG Yanyun²

(1. College of Fishery and Life Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;

2. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071;

3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266071)

Abstract Ocean acidification caused by the rising atmospheric CO₂ concentration has been paid attention worldwide, the response process and mechanism of marine phytoplankton to ocean acidification are still not very clear. In this paper, we studied four kinds of microalgae Chrysophyta: *Dicrateria* sp., Bacillariophyta: *Phaeodactylum tricorutum*, Chlorophyta: *Chlorella vulgaris* and *Platymonas subcordiformis* to assess the response of microalgae to CO₂-driven ocean acidification (the future level of the year 2300), and by the variation of quality and quantity of phytoplankton, to predict the potential influence of future global climate change on secondary consumers. The results indicated that compared with the control group, the average growth rates (μ) of the four kinds of microalgae were promoted by elevated CO₂ concentration ($P < 0.05$); for the value of μ , *P. subcordiformis* was the highest, 13.5% higher than the control group, followed by *C. vulgaris* ($\mu = 5.9\%$), and then *Dicrateria* sp. and *P. tricorutum* ($\mu = 2.2\%$). High CO₂ concentration could increase carbon content and/or decrease nitrogen or phosphorus content, and then increase C/N or C/P ratio of phytoplankton. However, there were species different, both of the C/N, C/P ratio for *P. subcordiformis* were significantly increased ($P < 0.05$), and C/P ratio of *C. vulgaris* and C/N ratio of *P. tricorutum* were significantly increased ($P < 0.05$). The cellular chlorophyll *a* contents of *C. vulgaris* was increased significantly by elevated CO₂ concentration. However, there were decreasing trends of the others. The maximal efficiency of PS II in a dark-adapted state (F_v/F_m) of *P. tricorutum* elevated remarkably in the beginning of the experiment, the initial slope of rapid light curves (α) of *Dicrateria* sp. improved, non-photochemical quenching (NPQ) decreased significantly, and the maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$) of *P. tricorutum* and *P. subcordiformis* increased significantly ($P < 0.05$). But high CO₂ concentration has no remarkable effect on photochemical quenching (qP) of the four phytoplankton ($P > 0.05$). Therefore, the growth rate of *P. subcordiformis*, *C. vulgaris* and *P. tricorutum* accelerated under the high CO₂ concentration, whereas nutrition quality declined. Different kinds of phytoplankton have different responses to ocean acidification, which may change oceanic phytoplankton community structure in the future. In addition, the change of C/N and C/P ratio of phytoplankton could influence the primary consumer, such as zooplankton and filtering shellfish, through the food chain.

Key words Ocean acidification; Phytoplankton; Growth rate; Chlorophyll fluorescence parameters

① Corresponding author: ZHANG Jihong, E-mail: zhangjh@ysfri.ac.cn