

DOI: 10.7524/AJE.1673-5897.20230926003

刘雅静, 席天乐, 梁成伟, 等. 海洋酸化对藻类生态学效应及作用机制的研究进展[J]. 生态毒理学报, 2024, 19(1): 1-16

Liu Y J, Xi T L, Liang C W, et al. Research progress on ecological effects and mechanism of ocean acidification on algae [J]. Asian Journal of Ecotoxicology, 2024, 19(1): 1-16 (in Chinese)

海洋酸化对藻类生态学效应及作用机制的研究进展

刘雅静¹, 席天乐¹, 梁成伟^{1,*}, 叶乃好^{2,3}

1. 青岛科技大学海洋科学与生物工程学院, 青岛 266044

2. 中国水产科学院黄海水产研究所, 青岛 266071

3. 青岛海洋科学与技术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

收稿日期: 2023-09-26 录用日期: 2023-11-23

摘要: 目前全球海洋酸化(ocean acidification, OA)问题正在以前所未有的速度快速恶化,使海洋生物以及海洋生态环境面临着巨大的威胁。藻类作为海洋中最主要的初级生产者,贡献了约95%的初级生产力,是物质循环和能量流动的重要环节。海洋酸化能够改变藻类的初级生产力,从而影响海洋食物网中物质和能量从初级到次级生产者及更高营养级的传递,引发食物链效应,进而对整个海洋生态系统带来不可逆转的影响,因此评估海洋酸化对藻类的影响具有重要的生态学研究意义。本文总结了近年来海洋酸化对藻类的光合作用、碳固定、生长、钙化、繁殖等生理生化过程以及对代谢组分和显微结构的影响,归纳了海洋酸化对藻类的分子调控机制,同时围绕海洋酸化与环境因子以及海洋污染物对藻类的复合胁迫展开综述,并基于当前海洋酸化对藻类影响研究中存在的不足做出展望,以期为人们解决海洋酸化问题提供思路和方法。

关键词: 海洋酸化;藻类;生态学效应;作用机制

文章编号: 1673-5897(2024)1-001-16 中图分类号: X171.5 文献标识码: A

Research Progress on Ecological Effects and Mechanism of Ocean Acidification on Algae

Liu Yajing¹, Xi Tianle¹, Liang Chengwei^{1,*}, Ye Naihao^{2,3}

1. Marine Science and Biological Engineering College, Qingdao University of Science and Technology, Qingdao 266044, China

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

3. Function Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China

Received 26 September 2023 accepted 23 November 2023

Abstract: Presently, ocean acidification (OA) is escalating at an unprecedented pace, posing a considerable threat to the chemical equilibrium of seawater. This acceleration has the potential to disrupt the marine ecological environment significantly, affecting various organisms. Among these, algae, the primary producers in the ocean, contribute 95% of productivity and play a vital role in material and energy cycling. The increasing acidity in the ocean could alter algae productivity, subsequently impacting material and energy transfer through the marine food web. Such changes may initiate a cascade effect in the food chain, leading to irreversible damage to the entire marine ecosys-

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31770393)

第一作者: 刘雅静(1999—),女,硕士研究生,研究方向为藻类生物学, E-mail: 13370820946@163.com

* 通信作者 (Corresponding author), E-mail: liangchw117@126.com

tem. Additionally, algae's heightened sensitivity to environmental changes makes them valuable as "indicator organisms" for monitoring water quality. Therefore, assessing the ecological impact of ocean acidification on algae is crucial for ecological research. This review aims to outline the effects of ocean acidification on the physiological and biochemical processes of algae over recent years. This includes aspects such as photosynthesis, inorganic carbon fixation, growth, calcification, reproduction, as well as metabolic components and microstructure. The review also explores how ocean acidification influences the molecular regulation mechanisms of algae, considering its combined effects with environmental factors and marine pollutants. Furthermore, the article analyzes the limitations of current algae research on ocean acidification and proposes solutions and strategies to address this pressing issue.

Keywords: ocean acidification; algae; ecological effects; mechanism of action

在过去的150多年里,由于化石燃料燃烧、森林滥砍滥伐以及土地使用类型改变等人类活动的影响,大气中的CO₂浓度一直在稳步上升。国际能源署(International Energy Agency, IEA)发布的Global Energy Review 2021^[1]中的数据显示,自1990年以来,全球CO₂排放量持续增长,2021年CO₂排放量达到363亿t,创历史新高。政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)声明目前人为排放的CO₂使全球二氧化碳分压(*p*CO₂)从工业化前的280 mg·kg⁻¹上升到目前的400 mg·kg⁻¹左右,预估到2100年将达到1 000 mg·kg⁻¹。以上数据表明,当前大气中CO₂浓度比历史上任何时候都要高。海洋通过与大气之间物理和生物的相互作用,吸收大气中约30%的CO₂^[2],因此随着大气中*p*CO₂升高,大量的CO₂被海洋吸收,引起H⁺和HCO₃⁻浓度增加,使海水pH值、碳酸根离子的浓度以及碳酸盐饱和度降低,改变了海洋的碳酸盐平衡,导致海洋酸化(ocean acidification, OA)^[3]。海洋酸化会驱动海洋生态系统发生变化,直接或间接对包括藻类、珊瑚、棘皮动物、贝类、甲壳动物、鱼类在内的众多海洋生物造成影响。

藻类作为海洋生态系统中重要的初级生产者,通过光合作用将无机碳固定为有机碳,贡献了全球一半以上的初级生产力,是海洋中重要的生物碳泵,在维持海洋生态系统的稳定中扮演重要角色,常被用作评估CO₂对海洋生态系统影响的生物模型^[4],因此深入探究海洋酸化对藻类的影响具有重要意义。现有研究表明,海洋酸化会引起海水的化学平衡发生改变,导致藻类的生存环境发生显著变化,直接影响藻类光合与固碳、生长、钙化、繁殖等关键生理过程,还会影响藻类的显微结构以及营养成分等方面。海洋作为地球上物质循环和能量流动的大本营,实际环境中藻类不单一受到海洋酸化的影

响,往往还受到海洋生态系统中环境因子(例如温度、UVA)和海洋污染物(例如重金属、微塑料)的联合影响,并且近年来,研究学者开始通过组学分析来探究藻类对海洋酸化胁迫响应时差异基因的变化以及发挥的功能,从分子层面揭示海洋酸化对藻类的影响机制。海洋酸化对藻类影响的相关研究在过去十几年受到科学界高度重视,尤其是针对浮游植物以及大型藻类进行了大量研究。因此本文总结了近些年的研究,重点围绕浮游植物和大型藻类,综述了海洋酸化对藻类生态学效应及调控机制,为全面了解藻类如何响应海洋酸化提供理论参考。

1 海洋酸化对藻类生理生化过程的影响 (Effects of OA on algal physiological and biochemical processes)

1.1 光合作用

光合作用是藻类与外界环境进行物质和能量交换的关键生理过程,其核心为2个光能转化系统,即光系统I(PS I)和光系统II(PS II)。光合作用具体过程如图1(a)所示。自由电子经过复杂的传递后结合NADP⁺形成NADPH,每对经过电子传递的电子可以形成ATP分子,合成的NADPH和ATP为后续固碳过程提供还原力以及能量,在碳同化阶段将这些活跃的化学能转变为稳定的化学能,实现从无机碳到有机碳的转化^[5]。

研究表明,CO₂浓度增加引起的酸胁迫影响着藻类的光合系统(表1),一方面会导致PS II反应中心活性下降,抑制光合电子传递,降低光能转化效率,从而对藻类的光合作用产生负面影响。可以通过测量一系列光合参数来跟踪藻类对海洋酸化胁迫的光合响应,其中叶绿素荧光参数作为反映藻类光合活性的重要指标,其变化可以反映荧光能量和电子转移以及光合作用的结构和功能活性。Trimborn等^[6]在不同*p*CO₂水平下测定了克氏拟脆杆藻生长

表 1 海洋酸化对藻类光合作用的影响
Table 1 Effects of ocean acidification on algal photosynthesis

影响效应 Effect	藻种类 Algae species	$p\text{CO}_2$ 水平/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) $p\text{CO}_2$ level/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	暴露时间 Exposure time	文献 Literature
抑制 Inhibition	克氏拟脆杆藻 <i>Fragilariopsis kerguelensis</i>	800	14 d	[6]
	条浒苔 <i>Enteromorpha clathrata</i>	700	8 ~ 10 d	[7]
无显著影响 No significant effect	米氏凯伦藻 <i>Karenia mikimotoi</i>	1 000	28 ~ 42 d	[8]
促进 Promotion	中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i>	1 000	72 h	[9]
	坛紫菜 <i>Pyropia haitanensis</i>	1 000	2 h	[10]

期间的最大光能转换效率(F_v/F_m),结果显示,随着 $p\text{CO}_2$ 水平的升高,叶绿素荧光参数整体呈下降趋势,表明酸化显著降低克氏拟脆杆藻的光合作用。除此之外,光合色素的含量的变化也能够直观地反映海洋酸化对藻类光合作用的影响。Trimbom 等^[6]还研究了海洋酸化对微藻光合色素含量的变化,研究结果表明叶绿素 *a* 含量随 $p\text{CO}_2$ 水平的升高而降低,出现上述现象的原因可能是酸化环境抑制了藻类的生长,藻类通过减少自身光合色素的产生以保存能量,减少无机碳的过度积累,并维持细胞内 pH 的稳定。酸化胁迫对光合作用的负效应同样发现于大型藻类,邹定辉和陈雄文^[7]发现高浓度 CO_2 使条浒苔光合能力下降了 25%。

但是还有研究表明,海洋酸化对藻类光合作用的影响不只是单一负面效应,也有可能影响并不显著或者促进藻类的光合作用。比如 Hu 等^[8]研究米氏凯伦藻应对海洋酸化胁迫时其光合活性的变化,与对照组相比, $p\text{CO}_2$ 水平升高的处理组其最大相对电子传输速率($r\text{ETR}_{\text{max}}$)均高出约 10%,但是差异并不显著($P>0.05$),结果表明升高的 $p\text{CO}_2$ 水平对米氏凯伦藻的光合作用没有显著影响。而随着 $p\text{CO}_2$ 水平的升高,中肋骨条藻^[9]、大型海藻坛紫菜^[10]的光合响应均表现为促进。以上研究结果表明,海洋酸化对藻类光合作用的影响具有种间异质性,对藻类的光合作用的影响既有可能表现为抑制,也有可能没有显著影响甚至表现为促进。

1.2 碳固定

藻类作为光合自养生物,以溶解性无机碳(dissolved inorganic carbon, DIC)作为碳源,主要有

CO_2 、 HCO_3^- 、 CO_3^{2-} 等形式。实际海洋环境中 95% 的无机碳以 HCO_3^- 形式存在, CO_2 只占不到 1%,并且 CO_2 在空气中的扩散速率约为水中的 8 000 倍^[11],因而 CO_2 在藻类生活的水生系统中是一种限制性底物。而藻类进行光合固碳的关键的酶——核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, Rubisco)只能以 CO_2 作为底物,且对 CO_2 的亲合力比较低^[12],因此光合固碳的效率会受到严重的碳限制。藻类在长期进化过程中为了应对这种碳限制形成了一种高效固碳的机制—— CO_2 浓缩机制(CO_2 -concentrating mechanism, CCM)^[13](图 1(b))。通过 CCM 机制,藻细胞能够利用碳酸酐酶(carbonic anhydrase, CA)将高浓度的 HCO_3^- 向 CO_2 转化,进而提高了 Rubisco 周围的 CO_2 浓度,即使在低浓度 CO_2 下也能实现高效固碳,这个过程是藻类利用 DIC 最普遍的策略,也是将无机碳转化为有机碳的关键,而酸化通过影响藻类的 CCM 进而影响藻类光合固碳的效率。

由于酸化条件下不同藻种对 CO_2 的亲合力有所区别,对 HCO_3^- 的转运以及催化有所不同或者光合固碳的关键酶(如 Rubisco、CA 等)活性存在差异,因此海洋酸化对藻类的光合固碳过程影响不同(表 2)。一方面,研究表明升高的 $p\text{CO}_2$ 能够下调藻类 CCM 相关基因的表达,导致藻细胞对 HCO_3^- 利用能力下降,用于 HCO_3^- 转移和利用的能量减少,从而节省的能量可刺激藻细胞的光合固碳。Shi 等^[14]选取了 3 种不同类型的硅藻——威氏海链藻、三角褐指藻以及牟氏角毛藻在正常、海洋酸化、高 CO_2 环境条件下长期驯化,研究结果表明 $p\text{CO}_2$ 的增加均导致

表 2 海洋酸化对藻类碳固定的影响

Table 2 Effects of ocean acidification on algal carbon fixation

影响效应 Effect	藻种类 Algae species	$p\text{CO}_2$ 水平/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) $p\text{CO}_2$ level/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	暴露时间 Exposure time	文献 Literature
促进 Promotion	假微型海链藻 <i>Thalassiosira pseudonana</i>	800	40 generations	[14]
	三角褐指藻 <i>Phaeodactylum tricornutum</i>			
	牟氏角毛藻 <i>Chaetoceros muelleri</i>			
无显著影响 No significant effect	中肋骨条藻 <i>S. costatum</i>	1 000	3 ~ 4 d	[15]
抑制 Inhibition	边花昆布 <i>Ecklonia radiata</i>	850	21 d	[18]

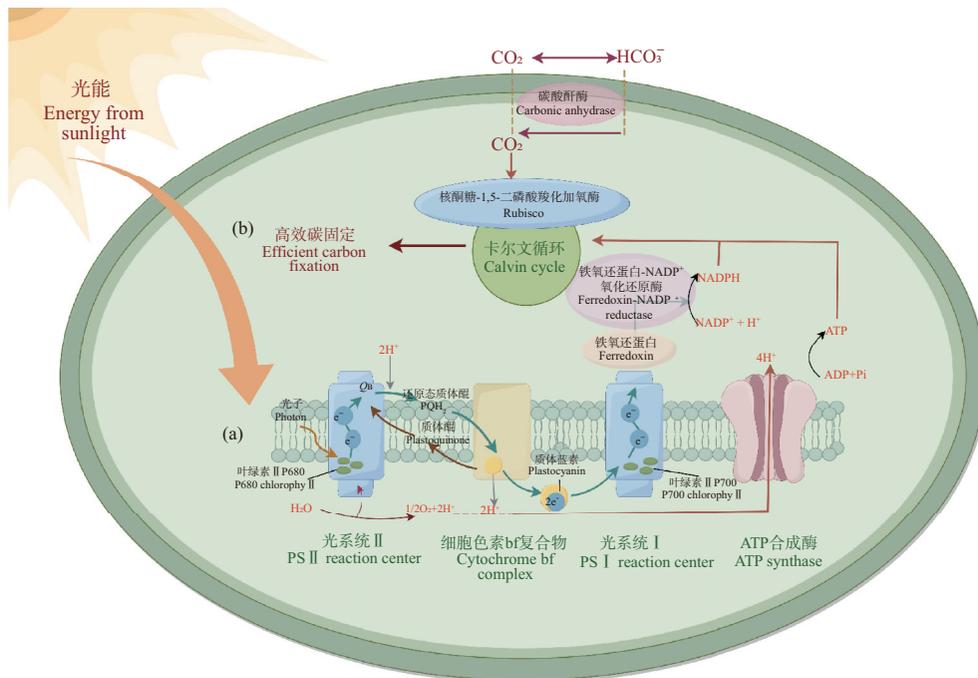


图 1 藻类光合作用过程 (a) 和藻类的固碳机制 (b)

注: Q_B 表示双电子传递体, 从周围介质中接受电子以及 2 个 H^+ 而还原成质体氢醌(PQH_2); 细胞色素 bf 复合物催化电子 PQH_2 到质体蓝素(PC)。

Fig. 1 Algae photosynthetic electron transport chain (a) and carbon sequestration mechanism of algae (b)

Note: Q_B stands for double electron transporter, which can accept electrons from the surrounding medium and $2H^+$ to reduce to plastid hydroquinone (PQH_2); cytochrome bf complex catalyzes electron PQH_2 to plastocyanin (PC).

3 株硅藻 CCM 相关基因表达的下调以及固碳速率的增加, 并且牟氏角毛藻的固碳速率表现出更明显的促进作用, 其原因可能是由于牟氏角毛藻的 Rubisco 对 CO_2 的亲和力更低。另一方面, 有研究表明酸化能否对藻类的光合固碳造成响应与藻类光合作用在当前 $p\text{CO}_2$ 水平下是否已经饱和有关。即

使 CCM 相关基因表达的下调能够节省一部分能量用于固碳, 但是一些藻类对 $p\text{CO}_2$ 水平的升高并无明显响应。例如 Chen 和 Gao^[15] 研究发现 $p\text{CO}_2$ 水平的升高对中肋骨条藻光合固碳的影响并不显著 ($P > 0.05$), 其原因可能是其对无机碳的吸收在当前 CO_2 浓度下已经达到饱和。

此外,不同于以上的研究结论,还有研究表明 $p\text{CO}_2$ 升高也会对藻类光合固碳造成负面影响, 研究学者从生化、能量方面对这种负面效应分别做出了解释。一是从生化角度分析,酸化可能会抑制 CCM 相关生物酶的活性,降低藻类的固碳效率^[16]。二是从能量角度推测,当藻类处于光能充足甚至过剩的环境中,节省的光能反而会导致额外的光照压力引起光抑制^[17],导致固碳量的减少。综上所述,CCM 作为藻类进行高效固碳的一个重要机制, CO_2 的加富可能会导致藻类 CCM 相关基因表达的下调以及对 HCO_3^- 和 CO_2 的亲合力降低从而使得藻细胞的光合碳固定率提高,也有可能使 PS II 的电子传递速率受到更大程度的光抑制,非光化学猝灭降低,因此藻类的光合固碳过程对酸化是何种响应取决于积极影响和消极影响之间的平衡。

1.3 生长

生长可以直观地反映藻体受到酸化影响的程度,因此探究海洋酸化对藻类生长的影响不可或缺。对于藻类生长而言,由 $p\text{CO}_2$ 升高引起的海洋酸化呈现正负效应,对于部分藻类也可能没有显著影响。藻种不同,对于 $p\text{CO}_2$ 升高所作出的响应也不同(表 3)。

一般而言,对于能够直接利用 CO_2 的藻种来说,海水中 CO_2 浓度的增加缓解了藻类生长的碳限制,使得藻类可以直接通过 CO_2 被动扩散满足光合作用所需,降低了藻类对 CCM 的依赖,从而节省的物质和能量用于藻体生长。并且 CO_2 的增加使海水中 CO_2/O_2 比值增大,抑制藻体的光呼吸作用^[19],降低藻体的代谢水平,从而减少了能量消耗,促进了藻体生长。例如亚历山大藻是一类严格利用 CO_2 的藻种,郝爽^[20]研究发现,相对于正常 CO_2 浓度的环境,该藻在高浓度 CO_2 下平均相对生长速率更

高。但是也有一些只能利用 CO_2 的硅藻,如斑点海链藻,其生长速率不增反降。范佳乐等^[21]测定 7 个不同 $p\text{CO}_2$ 水平对微藻生长的影响,与正常 $p\text{CO}_2$ 水平相比, $p\text{CO}_2$ 水平为 $800 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 及 $1\,600 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时微藻的生长速率分别下降了 17% 和 32%,结果表明酸化抑制了生长。上述差异性的结果表明,酸化对于藻类生长的影响不仅与藻体无机碳利用机制有关,也与水体的 pH 值相关。 CO_2 的加富使水体中 pH 值下降,导致细胞内 pH 降低,而这种环境不利于斑点海链藻这种不耐受低 pH 藻类的生长。

而对于能够积极利用 HCO_3^- 藻种一般不会随着 $p\text{CO}_2$ 升高而表现出对生长的刺激甚至会有负面影响。例如红藻龙须菜既能利用 CO_2 也能利用 HCO_3^- ,研究表明 $p\text{CO}_2$ 水平的升高对该藻的生长无明显差异。郑伟等^[22]为了探究 CO_2 浓度升高对大型海藻的影响,以红藻龙须菜为实验对象,实验设置了 2 个 CO_2 浓度,即正常水平 CO_2 浓度和高 CO_2 浓度,结果显示 CO_2 浓度升高并没有显著影响该藻的生长速率。这是因为 CO_2 浓度的增加只会导致 HCO_3^- 小比例的变化。束毛藻同样具有多条无机碳吸收途径,但是研究显示海水酸化对其生长呈现负面效应^[23],这种负面影响可以归结为 pH 下降影响了束毛藻的细胞稳态,从而抑制了其生长。综上所述,藻类生长对海洋酸化响应的不同归结为无机碳吸收机制及低 pH 的耐受程度不同。

1.4 钙化作用

钙化藻类以 HCO_3^- 作为无机碳源进行钙化作用^[24],将 HCO_3^- 转化为 CO_3^{2-} 形成包裹在细胞表面的钙质外壳(主要成分为 CaCO_3)。钙质外壳有利于细胞的沉降,从而将无机碳从海面运送到海底沉积物中,因此藻类的钙化过程在全球碳循环中发挥了

表 3 海洋酸化对藻类生长的影响
Table 3 Effects of ocean acidification on algal growth

影响效应 Effect	藻种类 Algae species	$p\text{CO}_2$ 水平/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) $p\text{CO}_2$ level/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	暴露时间 Exposure time	文献 Literature
促进 Promotion	亚历山大藻 <i>Alexandrium minutum</i>	800, 1 200	37 d	[20]
无显著影响 No significant effect	红藻龙须菜 <i>Gracilaria lemaneiformis</i>	1 000	14 d	[22]
抑制 Inhibition	斑点海链藻 <i>Thalassiosira punctigera</i>	800, 1 600	48 h	[21]
	红海束毛藻 <i>Trichodesmium rythraeum</i>	4 800	8 generations	[23]

重要作用。而随着海水 CO_2 浓度升高,表层海水碳酸盐系统的组成发生改变, CaCO_3 的饱和度也随之下降,影响钙质外壳的形成,从而影响钙化速率,因此海洋酸化逐渐成为钙化藻类的潜在威胁。

许多研究均证明了酸化对藻类钙化的负效应,并且相较于钙化藻类的光合作用,酸化胁迫对其钙化作用影响更加明显^[25]。研究学者多以钙化率作为评估钙化藻类对酸化响应的一项重要指标。Riebesell 等^[26]研究了海洋酸化对赫氏颗石藻和大洋球石藻钙化率的影响,结果显示二者的钙化率对 $p\text{CO}_2$ 水平升高均表现出负面反应,并且与颗石藻相比,大洋球石藻的钙化受到未来海洋酸化的负面影响更大,这表明大洋球石藻对 $p\text{CO}_2$ 的变化更敏感。因此,钙化藻类对酸化的响应如何与藻类对 $p\text{CO}_2$ 变化的适应程度息息相关。对于大型藻类同样如此,韦章良等^[27]发现 CO_2 浓度升高而引起的海水酸化对仙掌藻的钙化速率有明显抑制作用,且这种抑制作用随着酸化程度的加深而增加。除钙化率外,还可以从形态学变化来探究酸化对藻类的负面影响。酸化对于钙化作用的负面调控表现在钙质外壳变薄或者畸形。Diner 等^[28]通过观察发现,高浓度 CO_2 下四孔钙盘藻、细孔钙盘藻的严重畸形率分别达 96% 和 93%,究其原因可能是由于 H^+ 会导致钙质外壳溶解以及破坏参与形成钙质外壳聚合物在细胞膜表面的形成。由此可见,海洋酸化主要是通过降低钙化率、加速 CaCO_3 结构的溶解、削弱钙骨架的形成以及提高钙骨架的畸形率进而对藻类的钙化作用进行负面调控。直到 Iglesias-Rodriguez 等^[29]提出与上述相悖的研究结果后,不断有研究学者发现酸化对于钙化作用的影响具有多样性。为了验证 Iglesias-Rodriguez 等^[29]的实验结果,Shi 等^[30]采用了 $\text{pH}/p\text{CO}_2$ 控制的方法,结果发现在较低的 pH 以及较高的 $p\text{CO}_2$ 下,赫氏颗石藻的钙化速率的确有所增加。但是在实际酸化环境中是否仍然出现上述的结果,还需要进一步实验探究。此外,钙化藻类在海洋中实际处于长期酸化的环境,因此一些研究人员针对上述问题进行了探究,发现钙化藻类对于长期酸化环境能够进行适应性调整。例如 Benner 等^[31]探究了不同梯度的 $p\text{CO}_2$ 对赫氏颗石藻长期驯化 700 多代的影响,结果与 Riebesell 等^[26]的实验结果相反,研究发现酸化条件下钙化速率增加,此研究结果表明长期的适应可能会减弱甚至逆转藻类的负钙化效应。同样,Lohbeck 等^[32]得出了一致的结论,通

过即时生理反应和 500 代高 $p\text{CO}_2$ 适应性反应对比发现,即时生理反应显示钙化的减少,而高 $p\text{CO}_2$ 适应群体中显示出钙化的恢复。因此得出结论,钙化藻类对海洋酸化的即时生理反应可能会通过进化适应得到部分补偿,从而减轻海洋酸化的不利影响。

综上所述,钙化藻类对于酸化胁迫通常表现出负面响应,但是由于细胞所受胁迫程度不同因而响应也有所差异(表 4),并且近年来研究发现钙化作用在长期酸化环境中出现了适应性调整,但是具体的分子机制还需要进一步探究。

1.5 繁殖

大型藻类的生命周期特征是宏观孢子体和微观配子体之间的世代交替^[34]。目前对海洋酸化和大型藻类的研究侧重于成体阶段,而往往忽略藻类生命周期的微观阶段。但是与宏观阶段相比,微观阶段实际上更容易受到环境压力的影响,会干扰其生命周期的完成,因此研究海洋酸化对大型藻类早期微观繁殖阶段的影响具有重要意义。

我们通过查阅文献总结发现,海洋酸化对于大型藻类繁殖的影响的研究多集中于海带目。海洋酸化通过调节孢子体和配子体的生存、生长以及海带细胞的受精率来影响海带的微观繁殖阶段。Roleda 等^[35]通过模拟未来海洋酸化环境,探究酸化对巨藻减数分裂阶段浮游孢子萌发的影响,结果表明高 $p\text{CO}_2$ (低 pH)显著降低其游动孢子萌发率,并且高 $p\text{CO}_2$ 处理($\text{pH}=7.5$)与低处理($\text{pH}=8$)相比,萌发率减少了约 13%。同样 Gaitán-Espitia 等^[36]一项研究中,发现 $p\text{CO}_2$ 水平升高显著降低巨藻浮游孢子的发芽率以及增加浮游孢子的死亡率。Xu 等^[37]也证明了海洋酸化对海带微观发育有显著的负面影响,在 CO_2 浓度升高的情况下,海带的浮游孢子萌发率、雌配子的排卵数以及受精率均降低。综合上述研究,酸化胁迫对藻类繁殖的负面影响主要表现为抑制浮游孢子的萌发,其原因可能是由于 H^+ 离子的增加抑制了藻细胞的活性,从而抑制了细胞分裂而影响细胞代谢^[38]。但是海带物种对于 $p\text{CO}_2$ 水平升高的响应与所研究的物种和观察到的生命周期有关。例如,González 等^[39]研究发现 $p\text{CO}_2$ 水平升高对巨藻 LF 对大多数早期发育性状没有显著影响。再比如还有研究发现,在高 $p\text{CO}_2$ 水平的条件下,糖海带配子体的生长增加^[40]。总之,不同的大型藻类其早期发育和繁殖的微观阶段对于酸胁迫的响应不同,同一大型藻类在不同的繁殖发育阶段响应也不同(表 5)。

表 4 海洋酸化对藻类钙化作用的影响

Table 4 Effects of ocean acidification on algal calcification

影响效应 Effect	藻种类 Algae species	$p\text{CO}_2$ 水平/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) $p\text{CO}_2$ level/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	暴露时间 Exposure time	文献 Literature
促进 Promotion	赫氏颗石藻	900	703 generations	[31]
	<i>Emiliana huxleyi</i>	1 100	500 generations	[32]
无显著影响 No significant effect	美丽条结藻	740	12 d	[33]
	<i>Syracosphaera pulchra</i>			
抑制 Inhibition	赫氏颗石藻 <i>E. huxleyi</i>	750	9 d	[26]
	大洋球石藻 <i>Gephyrocapsa oceanica</i>			
	仙人掌藻 <i>Halimeda opuntia</i>	1 164 ~ 1 208, 2 415 ~ 2 523	28 d	[27]
	细孔钙盘藻 <i>Calcidiscus leptoporus</i>	1 380	7 generations	[28]
	四孔钙盘藻 <i>Calcidiscus quadriperforatus</i>			

表 5 海洋酸化对藻类繁殖的影响

Table 5 Effects of ocean acidification on algal reproduction

影响效应 Effect	藻种类 Algae species	$p\text{CO}_2$ 水平/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) $p\text{CO}_2$ level/($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	暴露时间/d Exposure time/d	文献 Literature
促进 Promotion	糖海带 <i>Saccharina latissima</i>	1 300	28	[40]
无显著影响 No significant effect	巨藻 LF <i>Lessonia flavicans</i>	1 300	35	[39]
	巨藻 MP <i>Macrocystis pyrifera</i>	820, 1 200	42	[35]
抑制 Inhibition	海带 <i>Saccharina japonica</i>	1 800	13	[36]
	珊瑚藻 <i>Lithothamnion glaciale</i>	1 000 ~ 2 000	14 ~ 32	[37]
		1 120	30	[38]

2 海洋酸化对藻类代谢组分的影响 (Effects of OA on algal metabolic components)

藻类代谢产物(脂质、蛋白质、碳水化合物等)的合成会受到海洋酸化环境的影响。藻类在适应 $p\text{CO}_2$ 水平升高的同时会伴随着相关生理代谢反应的适应性调节,例如酶活性等各种生理参数的改变,这些生理调节会直接影响藻类的代谢组分的含量和组成。由于藻种不同,适应海洋酸化的机制不同,因此藻类代谢组分对酸化的响应模式不同。

脂质和蛋白质在所有生物体中都具有重要的结构和生理作用,它们分别由亚单位的脂肪酸(FA)和氨基酸(AA)构成,而海洋酸化会影响藻类的 FA 和

AA 含量及组成,其中多不饱和脂肪酸(PUFA)和必需氨基酸(EA)由于只能由初级生产者从头合成^[41],因而具有更高的生态学检测价值。研究表明藻类的 FA 组成高度依赖于 CO_2 浓度,升高 CO_2 浓度通常会导致 FA 含量的增加以及组成的改变。Moghimi-fam 等^[42]研究发现高浓度 CO_2 有利于 2 种杜氏藻分离株 FA 的积累以及 PUFA 的生成。Tang 等^[43]也发现高浓度 CO_2 可促进斜生栅藻和蛋白核小球藻 PUFA 的生成。综上所述, $p\text{CO}_2$ 水平升高有利于多不饱和脂肪酸的积累,其中的机制可能是由于 CO_2 浓度的增加会导致 O_2 浓度的相对降低,从而影响酶的去饱和作用,增加多不饱和脂肪酸的含量。

但是 CO_2 浓度对 FA 的影响是有限的,例如, Wang 等^[44]的研究结果显示 CO_2 浓度升高并没有显著增加牟氏角毛藻的 PUFA 的含量。同样,研究发现蛋白质含量与组成与 CO_2 浓度及海水 pH 的变化密切相关, Liang 等^[45]研究发现,与对照组相比,牟氏角毛藻在长期高 CO_2 驯化下其蛋白质含量显著增加。pH 对蛋白质含量的影响在牡蛎海氏藻中也得到证实。Adjout 等^[46]研究发现,与 pH 9.0 相比,牡蛎海氏藻在 pH 7.0 和 pH 8.0 时蛋白质含量更高,即酸化促进了蛋白质的合成。在研究 pH 对索罗金小球藻蛋白质含量的影响的实验中同样有此结论^[47]。与上述研究不同, pH 的降低反而抑制了螺旋藻蛋白质和 AA 的含量^[48],即海洋酸化对于蛋白质以及氨基酸含量的影响呈现负面效应。以上研究结果的不同可归因于藻类最适 pH 值具有种间异质性,不同 pH 值对藻类蛋白质结构或酶的敏感性影响不同,从而导致了上述不同的研究结果。例如 Khalil 等^[49]通过实验发现,巴氏杜氏藻和椭圆小球藻在最适 pH 值时蛋白质积累最高,在其他 pH 值时 2 种微藻的蛋白含量均降低。进一步地,AA 的组成同样受到酸化影响。例如 Bermúdez 等^[41]研究发现,高 CO_2 水平下,筒柱藻 6 个 EA 中有 5 个 EA 含量显著降低,他们推测这种变化可能是由于 CCM 相关的蛋白质下调。因此,海洋 $p\text{CO}_2$ 水平升高引起的 pH 值的变化对藻类的蛋白质及 AA 的含量及组成的影响同样复杂,其影响程度的大小与最适 pH 有关。EA 由于其生态特殊性,因此近年来也逐渐被研究学者纳入研究范围内,但是目前关于海洋酸化对于 EA 影响的信息较少,未来需要进一步研究。

3 海洋酸化对藻类显微结构的影响 (Effects of OA on algal microstructure)

当海洋环境发生改变时,藻体为了维持体内稳态,自身结构会随着环境作出适应性变化,因此可以通过探究显微结构的变化进一步揭示藻类对酸化生理生化的响应,目前大多数研究集中探究叶绿体的变化。例如藻类对于酸化的响应可能表现出光合作用的增强,这种正面效应反映在显微结构上则可能表现为叶绿体数目的增多。研究证明了高浓度 CO_2 培养的蛋白核小球藻具有较高的光合速率^[50],为了进一步探究 CO_2 浓度升高时蛋白核小球藻细胞内部结构变化的情况,夏建荣和高坤山^[51]通过显微观察进行了相关研究,结果显示不同 CO_2 浓度培养下

细胞内叶绿体的数量和分布有明显的不同,高浓度 CO_2 培养的细胞叶绿体的数量明显增多,出现这种显微结构变化的原因可能是藻类为了吸收更多的光能,增加其光合速率来应对酸化胁迫,这与生理指标测定结果相吻合。同样可以通过叶绿体显微结构的变化来了解酸化的负面调控。Miyachi 等^[52]的研究表明在高浓度 CO_2 培养的小球藻叶绿体片层结构具有较高的电子密度,这种结构变化会阻碍 CO_2 在叶绿体内的扩散,从而导致光合速率的下降。此外,类囊体是叶绿体上的重要组成部分,类囊体膜上含有光合色素和电子传递链的相关组分,光能向化学能的转化在此进行。有研究表明,类囊体作为环境胁迫的敏感位点^[53],在显微结构上的改变较为明显。例如酸化条件下,杜氏盐藻会出现类囊体片层结构缺失^[54]。并且与 CCM 机制密切相关的 Rubisco 和 CA 位于类囊体上的蛋白核,这种结构有利于增加细胞对无机碳的亲合力。而在海水酸化的条件下,藻类为了维持自身的生长,通过下调 CCM 相关基因的表达,降低对无机碳的亲合力来满足自身能量需求,因此其显微结构会出现 Rubisco 和 CA 减少的现象,正如夏建荣和高坤山^[51]的研究发现,高浓度 CO_2 培养的蛋白核小球藻细胞内蛋白核不明显或者几乎消失,并且 Rubisco 的数目减少 40%,这种显微结构的变化与高浓度 CO_2 下藻体对无机碳亲和力的减少相一致。综上所述,显微结构的观察有助于验证生理生化实验的结果,从形态学进一步了解藻类对酸化胁迫的响应,解析海洋酸化条件下藻细胞结构及生理生化的变化。而通过查阅大量的文献发现当前的研究多集中于高浓度 CO_2 对生理学特性的影响,而细胞显微和亚显微结构的变化鲜见报道,因此未来可以针对藻类显微结构的变化做进一步的探究。

4 海洋酸化对藻类影响的分子调控机制 (Molecular regulatory mechanisms of OA effects on algae)

现有研究已经证明海洋酸化对藻类的生长以及光合作用等生理生化过程具有一定程度的影响,为阐明这些生理生化变化背后的调控机制,少部分针对性研究也有所开展,这些研究为阐明藻细胞应对胁迫时其代谢网络变化的调控机制提供了直接证据。

在一些研究中证实了高 $p\text{CO}_2$ 水平下某些关键代谢通路发生改变,例如 Kumar 等^[55]通过转录组学研究大型藻类马尾藻应对长期酸化胁迫的分子机制,结果显示其编码碳水化合物代谢酶的基因表达

大部分上调,与碳储存和代谢有关的基因,如编码甘露醇生物合成酶的基因显著上调以及编码线粒体电子传递链和氧化代谢基因上调,表明马尾藻可能通过调控能量代谢相关转录本的表达,形成特定的适应机制。同样地, Ye 等^[56]研究发现与三羧酸循环、糖酵解、戊糖磷酸途径和氮代谢相关的基因在高 $p\text{CO}_2$ 水平下大部分上调,并综合实验藻种在酸化环境中生长迅速的结果,概括出藻类在未来酸化环境中生长所采用的分子策略,即通过促进碳利用,包括三羧酸循环和糖酵解途径,同时刺激氮代谢、蛋白质合成等代谢途径来促进生长。然而,小球藻^[57]应对酸化胁迫的策略截然不同。小球藻通过下调代谢途径以减少能量消耗,以此节省的能量被用于促进氨基酸的合成,进而积累足够的氨基酸满足蛋白质周转的需求。综上所述,代谢相关基因表达的增加表明藻类可能通过储备能量来防止细胞损伤,而代谢基因表达的减少同样也是藻类生存的一种机制,通过该机制,节省的能量被用于藻类其他应激反应。

在光合系统调控方面, Kumar 等^[55]发现与光收集复合物和光反应电子链相关的转录本表达增加,表明马尾藻可能通过增加能量的捕获以及增强抗氧化功能来应对酸化胁迫,这与 Tan 等^[57]的研究结果一致。但酸化对藻类在光合作用生理上的促进效应,在光合作用通路的调控方面不全表现为上调,例如 Liang 等^[58]研究发现长期酸化条件对微拟球藻具有显著的促进效应,但是转录组学分析结果显示,仅发现编码 PS II 组装修复蛋白以及光反应电子链末端氧化酶的基因差异表达,并且均显著下调。因此,藻类光合系统应对酸化胁迫的普遍分子规律还需要进一步探究。另外, Kumar 等^[55]还发现与碳获取和碳固定途径相关的转录本几乎没有表达,仅发现 $\alpha\text{-CA}$ 的一个转录本上调,而 Rubisco 以及碳酸氢盐离子转运蛋白没有差异基因表达。类似地, Lohbeck 等^[52]的研究同样发现编码 $\alpha\text{-CA}$ 的基因仅在高 $p\text{CO}_2$ 环境下差异表达,因此诱导 $\alpha\text{-CA}$ 基因表达也可能是藻类在高 $p\text{CO}_2$ 压力下的一种应答策略。

再者,酸化胁迫会打破藻类氧化还原平衡,进而导致藻细胞氧化应激,因此藻类通过调控抗氧化信号通路来维持胞内稳态。例如,编码热休克蛋白基因的高表达表明了酸化引发了藻类的氧化应激,同时编码超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶的基因在高 CO_2 浓度处理组中表达水平的显著上调被认为是藻类为保护自己免受氧化损伤

的一种防御机制^[59]。

此外, V-ATP 酶作为 H^+ 转运体,能够将 H^+ 从细胞质泵到胞外,调节细胞内外 pH,在维持细胞 pH 稳态发挥极其重要的作用。在耐受高 CO_2 的藻类中发现了编码该酶相关基因表达量的增加,如酸化条件下马尾藻^[55]以及海滩绿球藻 V-ATP 酶^[60]的表达上调,相比之下,暴露于类似条件下杆裂丝藻^[61] V-ATP 酶没有差异表达,甚至在赫氏颗石藻^[62]这类不耐受高 CO_2 的藻中表达显著下调,以上结果说明, V-ATP 酶的表达水平与藻类对酸化的耐受程度息息相关。另外,酸化也能够调控其他与离子转运和 pH 调节相关蛋白的表达,如 $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ 反向转运蛋白^[32],但是目前鲜有关于该方面的研究,未来随着研究技术的发展,我们可以深入探究酸化对藻类离子平衡通路方面的调控,帮助我们更进一步了解藻类响应酸化的分子调控机制。

不仅如此,藻类还可以通过调控信息存储和加工以及信号转导等通路应对海洋酸化胁迫^[63]。综合以上研究可以得出结论,藻类可能主要通过调控代谢、光合系统、抗氧化系统、离子平衡、信号转导及信息存储和加工等通路来应对酸化胁迫(图 2)。但是由于当前针对性研究较少,因此更深入地理解藻类应对酸化胁迫的分子响应机制还需要开展更多的研究。

5 海洋酸化与环境因子及海洋污染物对藻类的联合影响 (The combined effects of OA and environmental factors and marine pollutants on algae)

5.1 环境因子

实际海洋环境中,酸化对藻类并不是单一胁迫,而是与环境理化因子(如温度、UVR 等)联合对藻类产生影响。多因素影响不是单因素之间的简单组合,换句话说,海洋酸化与多重环境因子的耦合作用往往并不等于两者效应的简单叠加,而是以协同或拮抗的方式对藻类起作用。

海水温度是影响海洋初级生产力的重要因子之一。海洋酸化与海水温度的升高被认为是海洋生物 2 个重要的非生物威胁,因此二者的联合作用对藻类的生命活动产生的影响究竟如何值得进一步探究。一种研究结果是海洋升温会加剧海洋酸化对藻类的影响,即海水温度的升高与海洋酸化的相互作用表现为协同作用。例如 Liu 等^[64]研究发现 CO_2 和温度同时升高时,大型藻类龙须菜的生长速率以及光合作用相较于对照组显著提高,证实了海水升

表明 UV 辐射和酸化会协同抑制藻类的生长^[72]。但二者之间的协同作用能否表现为协同促进也有研究人员进行了针对性的探究。Chen 和 Gao^[73]分别在晴天和阴天下对球形棕囊藻进行 CO₂ 扰动实验,结果发现酸化导致生长速率下降,UVR 的增加进一步恶化了这一影响,即二者协同抑制球形棕囊藻的生长。然而在太阳辐射水平降低的阴天,CO₂ 加富和 UVR 协同促进了其生长。因此酸化与 UVR 之间的协同作用是促进还是抑制可能与辐射水平有关,辐射强弱的不同可能会导致不同的耦合作用效果,在低水平辐射下,UVR 与酸化的交互作用有可能会表现为协同促进。与上述研究结论相反,还有研究者证明了 UV 辐射与酸化表现为相互拮抗。他们的实验数据显示,在酸化胁迫下,UV 辐射对藻细胞的损伤得到了一定程度的缓解。García-Gómez 等^[74]评估了当前 CO₂ 以及未来 CO₂ 水平与 UVR 对杜氏藻的联合作用,结果发现酸化能够减弱 UVR 对该藻的负面抑制作用。另外,UVR 的增加也会抵消或部分抵消高 CO₂ 引起的正面效应而产生负面效应,这可能是由于 CCM 相关基因表达的下调导致光能过剩,多余的光能与 UVR 协同加剧了光抑制程度,即藻细胞的 PS II 受到损伤。

5.2 环境污染物

海洋作为地球上最大的碳库,活跃地进行物质生产和能量流动,因此各种环境污染物,如重金属等这类常见污染物以及微塑料等一些新兴污染物皆在海洋中汇聚。有研究显示,由海水 pH 降低引起的海洋酸化会改变这些污染物的化学平衡,从而改变它们对藻类的毒性作用,因此有必要探究藻类如何响应酸化与环境污染物的共同胁迫。

重金属(如铁、铜、锌、铅、镍等)通常作为辅助因子参与藻类的光合作用、PS II 中 D1 蛋白的合成等环节^[75],是进行各种生物化学过程必不可少的元素。目前重金属是海洋中最常见的污染物,一般来说在金属离子浓度升高的情况下,对生物有机体都具有毒性作用。研究显示,海水 pH 的降低会影响金属离子在海水中的溶解度、吸附、毒性以及氧化还原速率^[76],海洋中这些重金属的形态及行为过程发生的这一系列改变将直接影响重金属对藻类的生态毒理效应,因此使得海洋酸化成为调控重金属毒性效应的间接诱因。大量文献表明,藻类对重金属的反应具有 pCO₂ 依赖性,具体来说,适度增加的 pCO₂ 可以减轻金属离子的毒性,这是因为海洋酸化一定程

度上可以减轻重金属对藻类造成的氧化损伤。以 Cd 为例,Dong 等^[77]研究发现当中肋骨条藻单独暴露于 Cd,其超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性以及脂质过氧化的重要产物丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量显著提高,而与单 Cd 处理组相比,海洋酸化与 Cd 处理显著降低了 SOD 活性与 MDA 含量。这些结果表明,海洋酸化对 Cd 诱导的氧化毒性有一定的缓解作用。进一步地,Xu 等^[78]通过转录组学分析揭示在 pCO₂ 升高的条件下假微型海链藻的铜解毒机制,结果表明微藻通过下调细胞膜上 Cu²⁺还原为 Cu⁺的反应以减少 Cu 的摄取,通过上调植物螯合素的生物合成将游离有毒的 Cu⁺转化为毒性较小的有机形式,并且上调 Cu⁺转运体以增强 Cu⁺从细胞外排,从而降低藻细胞中 Cu 的自由离子浓度,这些过程都可以减轻细胞中的氧化损伤。但进一步增加 pCO₂ 会导致海水 pH 值逐步降低,从而促进金属从沉积物^[79]和有机配体^[80]中解吸,导致有毒重金属离子浓度增多,因此海洋酸化可能会加剧重金属对藻类的毒害作用。例如有研究发现海洋酸化条件下会放大 Cu 对大型藻缘管浒苔光合生理的毒性^[81]。为了证实不同程度的海洋酸化与重金属对藻类的交互作用是否如上文总结所述,Gao 等^[82]进行了实验验证,研究发现中高浓度 pCO₂ (1 000 mg·kg⁻¹)可以减轻 Cu 对浒苔的毒性,而进一步升高 pCO₂(1 400 mg·kg⁻¹)的确会加剧 Cu 的毒性。

微塑料作为一种新兴污染物,可以通过不同的方式对藻类产生毒性,其毒性效应主要概括为氧化损伤、遮蔽效应、机械损伤^[83]。目前关于海洋酸化与微塑料对藻类协同交互作用的研究鲜有报道,但有研究证明微塑料的环境行为与海水环境介质参数息息相关,因此综合现有研究结论,总结了海洋酸化与微塑料耦合作用对藻类可能造成的影响。一方面,海洋酸化可以加速微塑料老化降解为次级微塑料,次级微塑料由于更小的粒径以及更大的比表面积,因此会对藻类产生更强的毒性^[84]。加之藻细胞的细胞膜呈现负电荷,而海洋酸化导致海水中 H⁺ 浓度升高,使得微塑料表面正电荷增多,带正电的微塑料更易被藻细胞吸附。另一方面,海洋酸化可能会缓解微塑料对藻类的抑制作用。实际环境中的微塑料由于受到风化等多种作用使其容易获得表面电荷修饰^[85],比如氨基(—NH₂)修饰,海洋酸化导致大量的 H⁺ 离子与修饰基团竞争作用位点^[86],从而可能降低微塑料对藻类的毒性作用。还有一种可能是酸化会

增强微塑料与藻细胞之间的异质聚集^[87],形成的聚集体在重力作用下沉降到底部,从而降低上层微塑料的浓度,因此上层的藻细胞的生长会慢慢趋于恢复。但是以上只是基于已有研究所作出的几种猜测,未来我们需要通过实验探究海洋酸化与微塑料对藻类的交互作用以及藻类应对该双重胁迫的应答机制,帮助我们更加全面的了解未来海洋环境对海洋初级生产者产生的影响如何。

6 总结与展望 (Conclusion and prospect)

海洋酸化是目前备受关注的全球环境问题,藻类作为海洋生态系统中的初级生产者,研究探明了海洋酸化能够对其光合作用、固碳、生长等关键生理过程产生影响,并且在探究其响应酸化胁迫的分子机制的研究也取得了一定的进展。但是当前已有的研究方向尚存在一定的局限性,还有很多问题亟待阐明,未来的研究可针对以下几方面问题进行深入与拓展。

(1)进一步贴合实际海洋环境。藻类的酸化响应实验大多在实验室模拟条件下进行,极少部分进行原位实验,而实际海洋酸化对藻类的影响绝不是孤立发生的,会受到各种环境因子以及环境污染物的影响,所以在探究藻类响应酸化胁迫实验时可能会导致出现截然不同的实验结果,基于此实验结果预测海洋酸化产生的生态学效应具有一定的片面性。因此未来我们需要尽可能贴合实际海洋环境,系统地研究海洋酸化与多种环境因子之间的联系和反馈机制,以此来更准确以及全面地预测未来酸化环境对藻类乃至海洋生态系统的影响趋势。

(2)进一步深入营养水平传递的研究。目前大多数研究仍然停留在藻类这单一营养级上后续的研究中我们需要注重对生态系统的整体影响,从食物链和多营养级等方面来研究海洋酸化产生的宏观影响,而不是仅仅停留在个体水平。

(3)进一步探究分子层面的响应规律。藻类的形态、生理、繁殖等都是受基因和蛋白表达所调控的,而基因和蛋白表达容易受到环境变化的影响,因此要进一步明确藻类响应酸化的机制,需要结合基因和蛋白质表达等微观方面的研究,但目前鲜有在分子水平上研究藻类响应酸化所产生的生理生化变化的分子调控机制。

通信作者简介:梁成伟(1979—),女,博士,教授,主要研究方向为藻类生物学、植物基因工程。

参考文献 (References):

- [1] International Energy Agency. Global Energy Review 2021 [R]. Paris: International Energy Agency, 2021
- [2] Landschützer P, Gruber N, Bakker D C E, et al. Recent variability of the global ocean carbon sink [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2014, 28(9): 927-949
- [3] Orr J C, Fabry V J, Aumont O, et al. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms [J]. Nature, 2005, 437(7059): 681-686
- [4] Xu H T, Li L A, Wang Y J, et al. Differential physiological response of marine and freshwater microalgae to polystyrene microplastics [J]. Journal of Hazardous Materials, 2023, 448: 130814
- [5] Li S N, Li X, Ho S H. How to enhance carbon capture by evolution of microalgal photosynthesis? [J]. Separation and Purification Technology, 2022, 291: 120951
- [6] Trimbom S, Thoms S, Brenneis T, et al. Two Southern Ocean diatoms are more sensitive to ocean acidification and changes in irradiance than the prymnesiophyte *Phaeocystis antarctica* [J]. Physiologia Plantarum, 2017, 160(2): 155-170
- [7] 邹定辉, 陈雄文. 高浓度 CO₂ 对条浒苔 (*Enteromorpha clathrata*) 生长和一些生理生化特征的影响 [J]. 海洋通报, 2002, 21(5): 38-45
Zou D H, Chen X W. Effects of elevated CO₂ concentration on growth and some physiological and biochemical traits in *Enteromorpha clathrata* (Chlorophyta) [J]. Marine Science Bulletin, 2002, 21(5): 38-45 (in Chinese)
- [8] Hu S X, Zhou B, Wang Y, et al. Effect of CO₂-induced seawater acidification on growth, photosynthesis and inorganic carbon acquisition of the harmful bloom-forming marine microalga, *Karenia mikimotoi* [J]. PLoS One, 2017, 12(8): e0183289
- [9] Li H X, Xu T P, Ma J, et al. Physiological responses of *Skeletonema costatum* to the interactions of seawater acidification and the combination of photoperiod and temperature [J]. Biogeosciences, 2021, 18(4): 1439-1449
- [10] 陈斌斌. 海洋酸化背景下经济海藻龙须菜与坛紫菜的生物学特性 [D]. 广州: 华南理工大学, 2015: 47-54
Chen B B. Biological adaptation of *Gracilaria lemaneiformis* and *Pyropia haitanensis* affected by ocean acidification [D]. Guangzhou: South China University of Technology, 2015: 47-54 (in Chinese)
- [11] Raven J A. Limits on growth rates [J]. Nature, 1993, 361: 209-210
- [12] Heureux A M C, Young J N, Whitney S M, et al. The role of Rubisco kinetics and pyrenoid morphology in sha-

- ping the CCM of haptophyte microalgae [J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(14): 3959-3969
- [13] Raven J A, Beardall J, Sánchez-Baracaldo P. The possible evolution and future of CO₂-concentrating mechanisms [J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(14): 3701-3716
- [14] Shi D L, Hong H Z, Su X, et al. The physiological response of marine diatoms to ocean acidification: Differential roles of seawater pCO₂ and pH [J]. Journal of Phycology, 2019, 55(3): 521-533
- [15] Chen X W, Gao K S. Effect of CO₂ concentrations on the activity of photosynthetic CO₂ fixation and extracellular carbonic anhydrase in the marine diatom *Skeletonema costatum* [J]. Chinese Science Bulletin, 2003, 48 (23): 2616-2620
- [16] Zoccola D, Innocenti A, Bertucci A, et al. Coral carbonic anhydrases: Regulation by ocean acidification [J]. Marine Drugs, 2016, 14(6): 109
- [17] Qiu B S, Liu J Y. Utilization of inorganic carbon in the edible cyanobacterium Ge-Xian-Mi (Nostoc) and its role in alleviating photo-inhibition [J]. Plant, Cell & Environment, 2004, 27(12): 1447-1458
- [18] Paine E R, Britton D, Schmid M, et al. No effect of ocean acidification on growth, photosynthesis, or dissolved organic carbon release by three temperate seaweeds with different dissolved inorganic carbon uptake strategies [J]. ICES Journal of Marine Science, 2023, 80(2): 272-281
- [19] Hennon G M, Quay P, Morales R L, et al. Acclimation conditions modify physiological response of the diatom *Thalassiosira pseudonana* to elevated CO₂ concentrations in a nitrate-limited chemostat [J]. Journal of Phycology, 2014, 50(2): 243-253
- [20] 郝爽. 海洋酸化对微小亚历山大藻产毒的影响和调控机制初探[D]. 济南: 山东大学, 2021: 27-41
Hao S. Study on the effect of ocean acidification on the toxin production of *Alexandrium parvum* and its regulation mechanism [D]. Jinan: Shandong University, 2021: 27-41 (in Chinese)
- [21] 范佳乐, 李富田, 徐军田. 海水酸化和碱化对斑点海链藻光合生理特性的影响[J]. 海洋学报, 2020, 42(12): 62-71
Fan J L, Li F T, Xu J T. Effect of seawater acidification and alkalization on photosynthetic physiology of *Thalassiosira punctigera* [J]. Haiyang Xuebao, 2020, 42(12): 62-71 (in Chinese)
- [22] 郑伟, 钟志海, 杨梓, 等. 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[J]. 生态学报, 2014, 34(24): 7293-7299
Zheng W, Zhong Z H, Yang Z, et al. Effects of elevated CO₂ concentration on the photosynthetic physiological characteristics of *Gracilaria lemaneiformis* grown under different light levels [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34 (24): 7293-7299 (in Chinese)
- [23] 常思伟. 区分海洋酸化过程中二氧化碳分压上升和 pH 下降对束毛藻的影响及机理初探[D]. 厦门: 厦门大学, 2017: 41-42
Chang S W. Dissecting the effect of pCO₂ and pH on *Trichodesmium* IMS 101 and its mechanisms [D]. Xiamen: Xiamen University, 2017: 41-42 (in Chinese)
- [24] Kottmeier D M, Rokitta S D, Rost B. H⁺-driven increase in CO₂ uptake and decrease in HCO₃⁻ uptake explain coccolithophores' acclimation responses to ocean acidification [J]. Limnology and Oceanography, 2016, 61 (6): 2045-2057
- [25] Feng Y Y, Roleda M Y, Armstrong E, et al. Effects of multiple drivers of ocean global change on the physiology and functional gene expression of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* [J]. Global Change Biology, 2020, 26 (10): 5630-5645
- [26] Riebesell U, Zondervan I, Rost B, et al. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂ [J]. Nature, 2000, 407(6802): 364-367
- [27] 韦章良, 莫嘉豪, 胡群菊, 等. 不同光照强度下仙掌藻 (*Halimeda opuntia*) 对海洋酸化的生理响应[J]. 海洋通报, 2019, 38(5): 574-584
Wei Z L, Mo J H, Hu Q J, et al. The physiological performance of the calcifying green macroalga *Halimeda opuntia* in response to ocean acidification with irradiance variability [J]. Marine Science Bulletin, 2019, 38(5): 574-584 (in Chinese)
- [28] Diner R E, Benner I, Passow U, et al. Negative effects of ocean acidification on calcification vary within the coccolithophore genus *Calcidiscus* [J]. Marine Biology, 2015, 162(6): 1287-1305
- [29] Iglesias-Rodriguez M D, Halloran P R, Rickaby R E, et al. Phytoplankton calcification in a high-CO₂ world [J]. Science, 2008, 320(5874): 336-340
- [30] Shi D L, Xu Y K, Morel F M M. Effects of the pH/pCO₂ control method on medium chemistry and phytoplankton growth [J]. Biogeosciences, 2009, 6(7): 1199-1207
- [31] Benner I, Diner R E, Lefebvre S C, et al. *Emiliania huxleyi* increases calcification but not expression of calcification-related genes in long-term exposure to elevated temperature and pCO₂ [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2013, 368(1627): 20130049

- [32] Lohbeck K T, Riebesell U, Reusch T B H. Gene expression changes in the coccolithophore *Emiliania huxleyi* after 500 generations of selection to ocean acidification [J]. Proceedings Biological Sciences, 2014, 281 (1786): 20140003
- [33] Fiorini S, Middelburg J J, Gattuso J P. Effects of elevated CO₂ partial pressure and temperature on the coccolithophore *Syracosphaera pulchra* [J]. Aquatic Microbial Ecology, 2011, 64(3): 221-232
- [34] González C P, Edding M, Tala F, et al. Exposure time modulates the effects of climate change-related stressors on fertile sporophytes and early-life stage performance of a habitat-forming kelp species [J]. Environmental Pollution, 2021, 286: 117224
- [35] Roleda M Y, Morris J N, McGraw C M, et al. Ocean acidification and seaweed reproduction: Increased CO₂ ameliorates the negative effect of lowered pH on meiospore germination in the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae) [J]. Global Change Biology, 2012, 18(3): 854-864
- [36] Gaitán-Espitia J D, Hancock J R, Padilla-Gamiño J L, et al. Interactive effects of elevated temperature and pCO₂ on early-life-history stages of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2014, 457: 51-58
- [37] Xu D, Wang D S, Li B, et al. Effects of CO₂ and seawater acidification on the early stages of *Saccharina japonica* development [J]. Environmental Science & Technology, 2015, 49(6): 3548-3556
- [38] Ragazzola F, Foster L C, Form A, et al. Ocean acidification weakens the structural integrity of coralline algae [J]. Global Change Biology, 2012, 18(9): 2804-2812
- [39] González C P, Edding M, Torres R, et al. Increased temperature but not pCO₂ levels affect early developmental and reproductive traits of the economically important habitat-forming kelp *Lessonia trabeculata* [J]. Marine Pollution Bulletin, 2018, 135: 694-703
- [40] Redmond S. Effects of increasing temperature and ocean acidification on the microstages of two populations of *Saccharina latissima* in the northwest Atlantic [D]. New Britain: University of Connecticut, 2013: 1-51
- [41] Bermúdez R, Feng Y Y, Roleda M Y, et al. Long-term conditioning to elevated pCO₂ and warming influences the fatty and amino acid composition of the diatom *Cylindrotheca fusiformis* [J]. PLoS One, 2015, 10(5): e0123945
- [42] Moghimifam R, Niknam V, Ebrahimzadeh H, et al. The influence of different CO₂ concentrations on the biochemical and molecular response of two isolates of *Dunaliella* sp. (ABRIINW-CH2 and ABRIINW-SH33) [J]. Journal of Applied Phycology, 2020, 32(1): 175-187
- [43] Tang D H, Han W, Li P L, et al. CO₂ biofixation and fatty acid composition of *Scenedesmus obliquus* and *Chlorella pyrenoidosa* in response to different CO₂ levels [J]. Bioresource Technology, 2011, 102(3): 3071-3076
- [44] Wang X W, Liang J R, Luo C S, et al. Biomass, total lipid production, and fatty acid composition of the marine diatom *Chaetoceros muelleri* in response to different CO₂ levels [J]. Bioresource Technology, 2014, 161: 124-130
- [45] Liang C W, Zhang Y F, Wang L, et al. Features of metabolic regulation revealed by transcriptomic adaptations driven by long-term elevated pCO₂ in *Chaetoceros muelleri* [J]. Phycological Research, 2020, 68(3): 236-248
- [46] Adjout R, Mouget J L, Pruvost J, et al. Effects of temperature, irradiance, and pH on the growth and biochemical composition of *Haslea ostrearia* batch-cultured in an airlift plan-photobioreactor [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2022, 106(13-16): 5233-5247
- [47] Qiu R H, Gao S, Lopez P A, et al. Effects of pH on cell growth, lipid production and CO₂ addition of microalgae *Chlorella sorokiniana* [J]. Algal Research, 2017, 28: 192-199
- [48] Ogbonda K H, Aminigo R E, Abu G O. Influence of temperature and pH on biomass production and protein biosynthesis in a putative *Spirulina* sp. [J]. Bioresource Technology, 2007, 98(11): 2207-2211
- [49] Khalil Z I, Asker M M, El-Sayed S, et al. Effect of pH on growth and biochemical responses of *Dunaliella bardawil* and *Chlorella ellipsoidea* [J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2010, 26(7): 1225-1231
- [50] 杨英. CO₂ 浓度升高对微藻类生长和光合作用影响的研究[D]. 汕头: 汕头大学, 2000: 41-45
Yang Y. Effects of elevated CO₂ concentration on growth and photosynthesis of microalgae [D]. Shantou: Shantou University, 2000: 41-45 (in Chinese)
- [51] 夏建荣, 高坤山. 不同 CO₂ 浓度下培养的蛋白核小球藻细胞结构的变化[J]. 武汉植物学研究, 2002, 20(5): 403-404
Xia J R, Gao K S. Change of cell structure of *Chlorella pyrenoidosa* grown under different CO₂ concentration [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2002, 20(5): 403-404 (in Chinese)
- [52] Miyachi S, Tsuzuki M, Maruyama I, et al. Effects of CO₂ concentration during growth on the intracellular structure of *Chlorella* and *Scenedesmus* (Chlorophyta) [J]. Journal of Phycology, 1986, 22(3): 313-319
- [53] Stefanov M A, Rashkov G D, Yotsova E K, et al. Impact

- of salinity on the energy transfer between pigment-protein complexes in photosynthetic apparatus, functions of the oxygen-evolving complex and photochemical activities of photosystem II and photosystem I in two *Paulownia* lines [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(4): 3108
- [54] 王璐. 水体酸化对几种微藻显微结构和营养成分的影响[D]. 青岛: 青岛科技大学, 2020: 21-22
- Wang L. Effects of water acidification on microstructure and nutritional components of several microalgae [D]. Qingdao: Qingdao University of Science & Technology, 2020: 21-22 (in Chinese)
- [55] Kumar A, Castellano I, Patti F P, et al. Molecular response of *Sargassum vulgare* to acidification at volcanic CO₂ vents: Insights from *de novo* transcriptomic analysis [J]. *Molecular Ecology*, 2017, 26(8): 2276-2290
- [56] Ye X, Chen J N, Hu C Y, et al. Promotion of the rapid growth in *Haematococcus pluvialis* under 0.16% CO₂ condition revealed by transcriptome and metabolomic analysis [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39(3): 1177-1190
- [57] Tan Y H, Poong S W, Yang C H, et al. Transcriptomic analysis reveals distinct mechanisms of adaptation of a polar picophytoplankter under ocean acidification conditions [J]. *Marine Environmental Research*, 2022, 182: 105782
- [58] Liang C W, Zhang Y F, Gu Z P, et al. Elevated pCO₂ induced physiological, molecular and metabolic changes in *Nannochloropsis oceanica* and its effects on trophic transfer [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 9: 863262
- [59] Huang B, Qu G P, He Y L, et al. Study on high-CO₂ tolerant *Dunaliella salina* and its mechanism *via* transcriptomic analysis [J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2022, 10: 1086357
- [60] Sasaki T, Pronina N, Maeshima M, et al. Development of vacuoles and vacuolar H⁺-ATPase activity under extremely high CO₂ conditions in *Chlorococcum littorale* cells [J]. *Plant Biology*, 1999, 1(1): 68-75
- [61] Dietz K J, Tavakoli N, Kluge C, et al. Significance of the V-type ATPase for the adaptation to stressful growth conditions and its regulation on the molecular and biochemical level [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(363): 1969-1980
- [62] Rokitta S D, John U, Rost B. Ocean acidification affects redox-balance and ion-homeostasis in the life-cycle stages of *Emiliana huxleyi* [J]. *PLoS One*, 2012, 7(12): e52212
- [63] Thangaraj S, Sun J. Ocean warming and acidification affect the transitional C : N : P ratio and macromolecular accumulation in the harmful raphidophyte *Heterosigma akashiwo* [J]. *Communications Biology*, 2023, 6(1): 151
- [64] Liu L, Zou D H, Jiang H, et al. Effects of increased CO₂ and temperature on the growth and photosynthesis in the marine macroalga *Gracilaria lemaneiformis* from the coastal waters of South China [J]. *Journal of Applied Phycology*, 2018, 30(2): 1271-1280
- [65] Nagao R, Ueno Y, Akimoto S, et al. Effects of CO₂ and temperature on photosynthetic performance in the diatom *Chaetoceros gracilis* [J]. *Photosynthesis Research*, 2020, 146(1-3): 189-195
- [66] Thangaraj S, Sun J. The biotechnological potential of the marine diatom *Skeletonema dohrnii* to the elevated temperature and pCO₂ concentration [J]. *Marine Drugs*, 2020, 18(5): 259
- [67] Fu F X, Warner M E, Zhang Y H, et al. Effects of increased temperature and CO₂ on photosynthesis, growth, and elemental ratios in marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* (Cyanobacteria) [J]. *Journal of Phycology*, 2007, 43(3): 485-496
- [68] 黄征征, 黄旭雄, 严佳琦, 等. 生长阶段及温度对微藻细胞总 ATP 酶活性的影响[J]. *海洋渔业*, 2011, 33(2): 181-186
- Huang Z Z, Huang X X, Yan J Q, et al. Effects of growth phase and temperature on the total ATPase activity of microalgae [J]. *Marine Fisheries*, 2011, 33(2): 181-186 (in Chinese)
- [69] Passow U, Laws E A. Ocean acidification as one of multiple stressors: Growth response of *Thalassiosira weissflogii* (diatom) under temperature and light stress [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, 541: 75-90
- [70] Rastogi R P, Singh S P, Häder D P, et al. Ultraviolet-B-induced DNA damage and photorepair in the Cyanobacterium *Anabaena variabilis* PCC 7937 [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 74: 280-288
- [71] Gao K S, Ruan Z X, Villafañe V E, et al. Ocean acidification exacerbates the effect of UV radiation on the calcifying phytoplankter *Emiliana huxleyi* [J]. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(6): 1855-1862
- [72] Li F T, Li H X, Xu T P, et al. Seawater acidification exacerbates the negative effects of UVR on the growth of the bloom-forming diatom *Skeletonema costatum* [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 9: 905255
- [73] Chen S W, Gao K S. Solar ultraviolet radiation and CO₂-induced ocean acidification interacts to influence the photosynthetic performance of the red tide alga *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) [J]. *Hydrobiologia*, 2011, 675(1): 105-117
- [74] García-Gómez C, Mata M T, Van Breusegem F, et al.

- Low-steady-state metabolism induced by elevated CO₂ increases resilience to UV radiation in the unicellular green-algae *Dunaliella tertiolecta* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 132: 163-174
- [75] Ma J, Wang W, Liu X Y, et al. Zinc toxicity alters the photosynthetic response of red alga *Pyropia yezoensis* to ocean acidification [J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2020, 27(3): 3202-3212
- [76] de Orte M R, Sarmiento A M, Basallote M D, et al. Effects on the mobility of metals from acidification caused by possible CO₂ leakage from sub-seabed geological formations [J]. *The Science of the Total Environment*, 2014, 470-471: 356-363
- [77] Dong F, Wang P, Qian W, et al. Mitigation effects of CO₂-driven ocean acidification on Cd toxicity to the marine diatom *Skeletonema costatum* [J]. *Environmental Pollution*, 2020, 259: 113850
- [78] Xu D, Huang S J, Fan X, et al. Elevated CO₂ reduces copper accumulation and toxicity in the diatom *Thalassiosira pseudonana* [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 1113388
- [79] Payán M C, Verbinnen B, Galan B, et al. Potential influence of CO₂ release from a carbon capture storage site on release of trace metals from marine sediment [J]. *Environmental Pollution*, 2012, 162: 29-39
- [80] Millero F, Woosley R, DiTrollo B, et al. Effect of ocean acidification on the speciation of metals in seawater [J]. *Oceanography*, 2009, 22(4): 72-85
- [81] Xu T P, Cao J Y, Qian R, et al. Ocean acidification exacerbates copper toxicity in both juvenile and adult stages of the green tide alga *Ulva linza* [J]. *Marine Environmental Research*, 2021, 170: 105447
- [82] Gao G, Liu Y M, Li X S, et al. Expected CO₂-induced ocean acidification modulates copper toxicity in the green tide alga *Ulva prolifera* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 135: 63-72
- [83] 陈灿, 杨黎彬, 周雪飞. 纳米材料对水环境中微藻毒性的效应及机理研究进展[J]. *净水技术*, 2022, 41(5): 5-13
- Chen C, Yang L B, Zhou X F. Research progress of effect and mechanism of nanomaterials on microalgae toxicity in water environment [J]. *Water Purification Technology*, 2022, 41(5): 5-13 (in Chinese)
- [84] Sjollem S B, Redondo-Hasselerharm P, Leslie H A, et al. Do plastic particles affect microalgal photosynthesis and growth? [J]. *Aquatic Toxicology*, 2016, 170: 259-261
- [85] Fotopoulou K N, Karapanagioti H K. Surface properties of beached plastic pellets [J]. *Marine Environmental Research*, 2012, 81: 70-77
- [86] Ren Y D, Jia Z H, Liu Y J, et al. Elevated pCO₂ alleviates the toxic effects of polystyrene nanoparticles on the marine microalga *Nannochloropsis oceanica* [J]. *The Science of the Total Environment*, 2023, 895: 164985
- [87] Lagarde F, Olivier O, Zanella M, et al. Microplastic interactions with freshwater microalgae: Hetero-aggregation and changes in plastic density appear strongly dependent on polymer type [J]. *Environmental Pollution*, 2016, 215: 331-339
- ◆