

# 中沙大环礁四种大型海藻的光生理特征比较及其对升温的响应\*

李刚<sup>1,2,3,4</sup>, 万明月<sup>1,2,3,4</sup>, 史晓寒<sup>5</sup>, 秦耿<sup>1,2,4</sup>, 麦广铭<sup>1,2,3,4</sup>, 黄良民<sup>1,4</sup>, 谭烨辉<sup>1,2,4</sup>, 邹定辉<sup>5</sup>

1. 热带海洋生物资源与生态重点实验室(中国科学院南海海洋研究所), 广东 广州 510301;

2. 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 广东 广州 511458;

3. 应用海洋学重点实验室(中国科学院南海海洋研究所), 广东 广州 510301;

4. 中国科学院大学, 北京 100049;

5. 华南理工大学环境与能源学院, 广东 广州 510006

**摘要:** 生活于珊瑚礁区的大型海藻可以与珊瑚一起为礁栖生物提供食物和栖息地, 它们在维护珊瑚礁生态系统生物多样性中起着极为重要的作用。本文比较研究了生活于我国南海中沙大环礁区 4 种优势海藻的生化组分、光合特征及其对海水升温的生理响应, 其中厚膜藻(*Grateloupia elliptica*)和粉枝藻(*Liagora samaensis*)为红藻, 钙扇藻(*Udotea flabellum*)和仙掌藻(*Halimeda discoidea*)为绿藻。结果显示, 与绿藻相比, 红藻藻体叶绿素(Chl *a*)和类胡萝卜素含量更低且含有藻胆素, 红藻的光补偿点( $E_C$ )和呼吸速率( $R_d$ )均显著低于绿藻。海水升温提高了 4 种海藻的光能利用效率( $\alpha$ )、 $E_C$ 、 $R_d$  和日净光合固碳量; 同时, 升温还降低红藻的饱和光强( $E_K$ )、提高绿藻的最大光合放氧速率( $P_{max}$ )。结果还显示, 海水升温在光强较低时提高红藻的光合放氧速率, 光强较高时则降低其放氧速率; 升温也提高绿藻的光合放氧速率, 但光强变化对升温效应的影响不显著。基于 4 种海藻的光生理特征以及升温效应的种间差异性可见, 短时间升温( $\sim 4^\circ\text{C}$ )有利于中沙大环礁区海藻的光合作用; 与绿藻相比, 该升温效应更有利于红藻。

**关键词:** 光合特征, 升温, 大型海藻, 中沙大环礁

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 1009-5470(2022)03-0101-10

## Comparative study on photophysiology of four macroalgae from the Zhongsha Atoll, with special reference to the effects of temperature rise\*

LI Gang<sup>1,2,3,4</sup>, WAN Mingyue<sup>1,2,3,4</sup>, SHI Xiaohan<sup>5</sup>, QIN Geng<sup>1,2,4</sup>, MAI Guangming<sup>1,2,3,4</sup>, HUANG Liangmin<sup>1,4</sup>, TAN Yehui<sup>1,2,4</sup>, ZOU Dinghui<sup>5</sup>

1. Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510530, China

2. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458, China

3. Key Laboratory of Science and Technology on Operational Oceanography, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China

收稿日期: 2021-08-18; 修订日期: 2021-10-08。林强编辑

基金项目: 科技部基础资源调查项目资助(2018FY100104); 国家自然科学基金项目(41890853); 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0407); 广东省自然科学基金项目(2022A1515011461); 广东省科技计划项目(2017B020217002)

作者简介: 李刚(1978—), 男, 山东省临沂市, 副研究员, 从事海洋藻类生理生态及应用研究

通信作者: 李刚。email: ligang@scsio.ac.cn

\*感谢“粤霞渔指 20027”科学调查船全体船员在样品采集过程中给予帮助; 感谢翼鬃麒科技有限公司在光合仪使用过程中给予指导。

**Received date:** 2021-08-18; **Revised date:** 2021-10-08. Editor: LIN Qiang

**Foundation item:** National Science & Technology Fundamental Resources Investigation Program (2018FY100104); National Natural Science Foundation (41890853); Special Project for Introduced Talents Team of Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou) (GML2019ZD0407); Natural Science Foundation of Guangdong Province (2022A1515011461); Science and Technology Planning Project of Guangdong Province (2017B020217002).

**Corresponding author:** LI Gang. email: ligang@scsio.ac.cn

4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

5. School of Environment and Energy, South China University of Technology, Guangzhou 510006, China

**Abstract:** Macroalgae, together with corals, provide faunal foods and habitats in clear tropical waters, maintaining the rich biological diversity in coral reefs. In this paper, we compared biochemical compositions and photosynthetic features, as well as photophysiological responses to temperature rise of two red algae (*i.e.*, *Grateloupia elliptica* and *Liagora samaensis*) and two green algae (*i.e.*, *Udotea flabellum* and *Halimeda discoidea*), the dominating macroalgae species in the Zhongsha Atoll of the South China Sea. Results showed that the red algae contain less chlorophyll *a* and carotenoids than the green ones, but contain the unique phycoerythrin and phycocyanin. Both the light compensation point ( $E_C$ ) and dark respiration ( $R_d$ ) of the red algae are lower than the green algae. The temperature rise enhances  $E_C$ ,  $R_d$  and light utilization efficiency ( $\alpha$ ), as well as the daily carbon fixation of both red and green algae; and it lowers the saturation irradiance ( $E_K$ ) of the former algae species but enhances the maximum photosynthetic oxygen evolution rate ( $P_{max}$ ) of the later species. Moreover, the temperature rise enhances the photosynthetic rate of the red algae under lower light, but reduces it under higher light, while such temperature-induced enhancement on the photosynthetic rate of the green algae occurs throughout the measured light range. Considering the inter-specific photophysiological characteristics of the four macroalgae as well as the effects of temperature, the temperature rise would benefit the photosynthesis of macroalgae in the Zhongsha Atoll and benefit the red algae better than the green algae.

**Key words:** photosynthetic characteristic; temperature rise; macroalgae; Zhongsha atoll

大型海藻包括绿藻、红藻和褐藻等, 主要分布于近岸及珊瑚礁海域的潮间带及潮上和潮下带, 是一类最重要的海洋生物和可再生资源(钱树本, 2014)。在近岸以及珊瑚礁生态系统中, 大型海藻可以通过光合作用将无机碳转化为有机碳, 为上层食物网提供食物和氧气(钱树本, 2014; 杨宇峰, 2016)。大型海藻在生长过程中对无机碳( $\text{CO}_2$ 、 $\text{HCO}_3^-$ )的吸收, 还可以加速大气  $\text{CO}_2$  向海水溶入、缓解  $\text{CO}_2$  升高的生态效应(高坤山, 2014); 其对营养盐(N、P等)的吸收, 也可以缓解水体富营养化(黄道建等, 2005; Yang et al, 2015; Cai et al, 2021)。此外, 大型海藻还可以为人类提供食物、医药、工业原料等(杨宇峰, 2016)。因此, 大型海藻在维持海洋生态系统健康和为人类提供生产生活原料中起着不可替代的作用。

在自然环境中, 影响大型海藻生长、生存和分布的理化因子有很多, 其中温度是最重要的环境因子之一(高坤山, 2014; Li et al, 2020)。温度的改变可以改变海藻胞内各种酶类的活性, 影响生理代谢, 最终改变其光合作用及生长。研究发现, 温度升高可以提高红藻门(Rhodophyta)、绿藻门(Chlorophyta)和褐藻门(Phaeophyceae)中 12 种大型海藻的光合固碳关键酶—核酮糖 1-5 二磷酸羧化加氧酶(RubisCO)的活性, 进而提高其光合作用能力(Iñiguez et al, 2019); 也有研究证实, 升温可以缓解其他环境因子如高光、低营养盐等对海藻的胁迫效应(吴超元等,

1996; 程丽巍等, 2010)。因此, 前期的多数研究结果显示, 适度升温可以促进海藻的生长, 提高初级生产力(Zou et al, 2005, 2014; Koch et al, 2013; Li et al, 2020), 也有关于升温与酸化耦合提高红藻龙须菜(*Gracilaria lemaneiformis*)对阳光紫外辐射敏感性的报道(杨雨玲等, 2013)。

近年来, 受人类活动向大气中释放过多温室气体的影响, 全球变暖正进一步加剧。海洋吸收了全球 90%以上的过剩热能(von Schuckmann et al, 2020), 据估测本世纪末表层海水温度将升高 2~4℃ (IPCC, 2014)。海水升温不可避免地会影响海藻的生理、生长和分布(Koch et al, 2013; 高坤山, 2014; 杨宇峰, 2016)。与上述缓慢升温相比较, 极端事件如海洋热浪引起的局部升温更为剧烈、幅度更大, 甚至可以超过 6℃ (Thomsen et al, 2019), 对海藻等生物的影响也更明显(Smale et al, 2019)。如 2017—2018 年间, 受夏季热浪侵袭引起温度骤升的影响, 新西兰南岛利特尔顿港的大型海藻巨藻(*Durvillaea poha*)几乎全部死亡, 致使该海域海藻的多样性急剧下降(Thomsen et al, 2019)。同样地, 2011 年夏季期间, 海洋热浪事件使澳大利亚西部海域岩藻(*Scytothalia dorycarpa*)和昆布(*Ecklonia radiata*)的生长范围向南部海域大幅缩减(Wernberg et al, 2016); 而类似的生长范围缩减现象也发生于西班牙海域的墨角藻(*Fucus serratus*)和海条藻(*Himanthalia elongata*) (Duarte et al, 2013), 这一生态现象背后的直接生理

机制值得深入研究。

我国南海珊瑚礁海域的大型海藻资源丰富, 拥有隶属于红藻、绿藻、褐藻等门类的 300 余种海藻 (Titlyanov et al, 2017)。这些大型海藻在与珊瑚一起为礁栖鱼类、虾蟹类等生物提供丰富食物和良好栖息环境的同时, 也与珊瑚竞争包括光照、营养盐等生长所必需的环境资源 (Vergés et al, 2012; 高坤山, 2014)。在全球变暖的背景下, 珊瑚白化和死亡事件发生的频率和程度日益增加, 珊瑚礁“藻席化”也愈发严重 (Wernberg et al, 2016)。前期已有大量关于升温与南海珊瑚生理生态变化关系的研究 (Hughes et al, 2013; Tong et al, 2017; Jiang et al, 2018; Yuan et al, 2019; 龙超等 2021), 但有关南海珊瑚礁区海藻的生理生态学的研究相对较少 (Lei et al, 2018; Wei et al, 2020), 特别是有关升温对中沙大环礁海藻生理生态学影响的研究还未见报道, 尚不能全面认识升温对该区域珊瑚礁生态系统的影响。中沙大环礁位于我国西沙群岛东南侧, 距离永兴岛约 200km, 地理位置极为重要。中沙大环礁长 140km, 宽 60km, 礁坪水深 10~60m, 是中沙群岛的主体, 也是南海诸岛中最大的环礁 (沈乃澂, 2013)。本文在比较中沙大环礁区 4 种优势海藻生理生态学特征的基础上, 研究了升温对其光合生理的影响, 结果有助于认识该珊瑚礁海藻的生理生态现状, 同时也加深升温对该区域海藻生理生态及珊瑚礁生态系统健康影响的认识。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验区域与样品采集

于 2021 年 6 月 4 日至 10 日期间, 搭载“粤霞渔指 20027”科学调查船, 在中沙大环礁区 (16°02' N, 114° 55' E) 开展实验。本研究对象是共同生长于中沙大环礁珊瑚礁区的 4 种大型海藻, 包括红藻门的厚膜藻 (*Grateloupia elliptica*) 和粉枝藻 (*Liagora samaensis*), 以及绿藻门的钙扇藻 (*Udotea flabellum*) 和仙掌藻 (*Halimeda discoidea*)。这 4 种海藻均与珊瑚共同生长, 也是我国热带珊瑚礁区的优势种类 (Titlyanov et al, 2017)。实验期间, 在现场测定水体温度、盐度等环境因子的同时, 潜水采集共同生长于水深约 20m 的 4 种海藻, 其中 6 月 4 日采集了厚膜藻和钙扇藻, 6 月 8 日采集了粉枝藻, 6 月 10 日采集了仙掌藻。将现场采集的海藻置于黑色塑料袋中 (避光), 迅速转移至船舱实验室内取样、处理, 采用下述方法测定藻体色素、蛋白含量和光响应 (P-E) 曲线。

### 1.2 环境参数测定

采样区域的海水温度和盐度用多参数水质分析仪 (YSI 6600, Yellow Springs Instruments, 美国) 测定, 光照用光合有效辐射仪 (US-SQS/L, ULM-500, Walz, Germany) 测定; 同时, 采集不同水深的水样、冷冻保存于 -20°C 冰箱, 直至实验室内用营养盐自动分析仪 (AA3, Seal Instruments, Germany) 测定氮 ( $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ )、活性磷 ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) 以及硅 ( $\text{SiO}_3^{2-}$ ) 的浓度 (Song et al, 2019)。此外, 采样区域空气中的光合有效辐射 (photosynthetically active radiation, PAR) 用光合有效辐射仪 (US-SQS/L, ULM-500, Walz, 德国) 测定, 根据 PAR 在该水域消光系数 (李刚, 2009) 估测海藻在原位接受的光照强度。

### 1.3 色素和蛋白测定

准确称量 0.10g 新鲜藻体, 转移至盛有 10mL 甲醇的离心管中并加入少许石英砂研磨至匀浆, 随后转移至于 4°C 黑暗条件下过夜提取。提取结束后将匀浆取出, 离心 10min ( $5000\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ , 4°C) 后取上清液用紫外可见分光光度计 (UV-1800, Shimadzu, Japan) 扫描 280~750nm 间的吸收光谱。最后, 根据 Wellburn (1994) 的公式计算叶绿素 (Chl *a*) 和类胡萝卜素 (Car) 含量。

为了测定红藻厚膜藻和粉枝藻的藻红蛋白 (PE) 和藻蓝蛋白 (PC) 含量, 准确称取 0.20g 新鲜藻体, 转移至 10mL  $0.10\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  磷酸缓冲液 (pH 6.8) 中研磨提取。随后, 将提取液在 4°C 条件下离心 10min, 取上清液用分光光度计扫描吸收光谱, 根据 Beer 等 (1985) 计算藻体的 PE 和 PC 含量。

为了测定藻体可溶性蛋白含量, 准确称取 0.10g 新鲜藻体, 转移至 2mL  $0.10\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  磷酸缓冲液 (pH 6.8) 中研磨提取。随后, 将提取液在 4°C 条件下离心 10min, 取上清液用蛋白分析试剂盒 (A045-2-1, 南京建成生物工程有限公司) 并根据其使用说明测定蛋白含量。

### 1.4 光响应 (P-E) 曲线测定

将原位采集的藻体迅速转移至实验室后, 利用灭菌的医用刀片将藻体切割成 2~3cm 藻体段 (粉枝藻、钙扇藻和仙掌藻) 或藻片 (厚膜藻), 并将这些藻体段或藻片置于原位温度、弱光 ( $\sim 10\mu\text{mol}\cdot\text{photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 下修复培养 30min, 以减轻机械损伤对其生理的影响 (Li et al, 2021)。随后, 将 0.10~0.20g 藻体段或藻片转入体积 15mL、温度恒定 (环境温度 29.5°C 和升高温度 33.5°C) 的反应槽中适应 20min 后, 分别在 8 个光强梯度 (0、50、100、200、400、800、1200、1800 和

2400  $\mu\text{mol} \cdot \text{photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 下测定反应槽内溶解氧浓度变化, 研究即时升温 ( $4^\circ\text{C}$ ) 对海藻光合放氧速率的影响。反应槽内溶解氧浓度变化用藻类光合仪 (YZQ-201A, 翼鬃麒科技有限公司, 北京) 测定, 该仪器测定溶解氧浓度的精度为  $\pm 0.01 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。同时, 该仪器的反应槽底部装有 4 个光强可调的 LED 灯, 可提供强度为  $0 \sim 2500 \mu\text{mol} \cdot \text{photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  的光照; 该仪器还装有冷却装置, 可以精确控制反应槽内温度 (精度  $\pm 0.1^\circ\text{C}$ )。测定过程中, 为消除溶解氧浓度过高对藻体光合放氧的影响, 调节加入反应槽内海藻的生物量以调节反应槽内溶解氧的初始浓度为  $\sim 6.5 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。用光照和黑暗条件下反应槽中溶解氧浓度随时间的变化率 (单位:  $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{mL}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) 除以加入藻体的鲜重 (单位:  $\text{g FW} \cdot \text{mL}^{-1}$ ), 计算获得光合放氧速率 ( $P_n$ , 单位:  $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{h}^{-1}$ ) 和呼吸速率 ( $R_d$ , 单位:  $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{h}^{-1}$ )。

### 1.5 数据分析

根据测得的光响应 (P-E) 曲线, 用以下公式拟合获得光合参数, 包括光能利用率  $\alpha$  [单位:  $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{h}^{-1} \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$ ], 饱和光强  $E_K$  (单位:  $\mu\text{mol} \cdot \text{photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 和最大光合放氧速率  $P_{\max}$  (单位:  $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{h}^{-1}$ ) (Henley, 1993):

$$P_n = P_{\max} \times \tanh(\alpha \times E / P_{\max}) + R_d \quad (1)$$

$$E_K = (P_{\max} + R_d) / \alpha \quad (2)$$

其中,  $E$  为藻体获得的光照强度。

为了模拟海水升温对海藻日生产力的影响, 利用转化因子 ( $PQ=1.5$ ) 将光合放氧转化为净光合固碳 (Williams et al, 1979); 然后, 利用以下公式对海藻一天内即日出 (sun rise) 至日落 (sun set) 期间光合固碳量随其在原位环境下接受光照  $E$  (单位:  $\mu\text{mol} \cdot \text{photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 变化进行积分, 获得单位鲜重海藻的日净光合固碳量 PP (单位:  $\text{mg C} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{d}^{-1}$ ):

$$PP = \int_{t=\text{sun rise}}^{\text{sun set}} \left[ P_{\max} \times \tanh \left( \alpha \times \frac{E(t)}{P_{\max}} \right) + R_d \right] dt \quad (3)$$

用以下公式估测升温对海藻生理参数  $I(\%)$  的影响:

$$I(\%) = \frac{A_T - A_{T0}}{A_{T0}} \times 100\% \quad (4)$$

其中,  $A_T$  和  $A_{T0}$  分别指代升温和环境温度下测得的生理参数。

利用 Prism 5 软件 (Graphpad Software) 作图; 同时, 利用单因素重复测量方差分析 (one-way repeated measures ANOVA) 对不同光强下的放氧速

率进行比较; 利用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和双因素方差分析 (two-way ANOVA) 对不同物种和/或不同温度处理的生理参数进行比较, 并进行置后检验 (Tukey's multiple comparison test), 显著水平设为 0.05。

## 2 结果

### 2.1 理化环境

采样期间, 海水的平均温度为  $30.02 \pm 0.50^\circ\text{C}$ , 变化范围为  $29.62 \sim 31.03^\circ\text{C}$ ; 平均盐度为  $34.10\text{‰} \pm 0.12\text{‰}$ , 变化范围为  $33.95\text{‰} \sim 34.42\text{‰}$ ; 温度、盐度随水深的变化不明显。同时, 海水营养盐氮、磷和硅的平均浓度 (变化范围) 分别为  $0.26 \pm 0.03 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  ( $0.20 \sim 0.33 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )、 $0.36 \pm 0.03 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  ( $0.21 \sim 0.39 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 和  $5.00 \pm 0.08 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  ( $4.23 \sim 5.16 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ), 营养盐随水深的变化也不明显。海藻在原位珊瑚礁区生长时所接受的光照强度最高 (正午时分) 可达  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (图 1)。

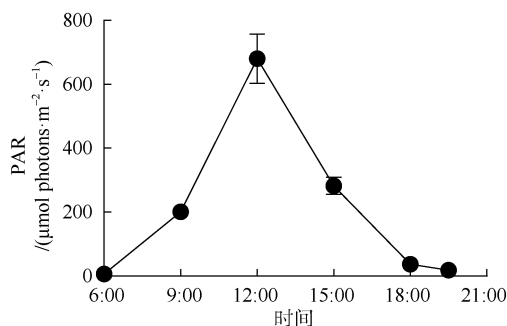


图 1 海藻在原位生长环境中所接受的光照强度的日变化

Fig. 1 Daily variation of photosynthetically active radiation (PAR,  $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) received by macroalgae in field condition.

### 2.2 生化组分

不同种类的海藻, 其光合色素和可溶性蛋白含量的差异较大 (表 1)。绿藻钙扇藻和仙掌藻的叶绿素  $a$  (Chl  $a$ ) 含量分别为  $0.36 \pm 0.068$  和  $0.16 \pm 0.034 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ , 显著高于红藻厚膜藻和粉枝藻 ( $P < 0.01$ ); 同时, 绿藻的类胡萝卜素含量也显著高于红藻 ( $P < 0.01$ )。在两种红藻中, 厚膜藻的藻红蛋白含量 ( $0.65 \pm 0.021 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ) 显著高于粉枝藻 ( $P < 0.01$ ), 而藻蓝蛋白含量 ( $0.004 \pm 0.003 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ) 则显著低于粉枝藻 ( $P < 0.05$ )。就蛋白含量而言, 钙扇藻的最高, 为  $5.17 \pm 0.53 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ; 厚膜藻、粉枝藻和仙掌藻蛋白含量的种间差异不明显, 为  $1.22 \pm 0.085 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 。

表 1 4 种大型海藻藻体色素与蛋白含量

Tab. 1 Pigments of chlorophyll *a* (Chl *a*), carotenoids (Car), phycoerythrin (PE), phycocyanin (PC), and soluble proteins (SP) contents (mg·g<sup>-1</sup> FW) in *G. elliptica*, *L. samaensis*, *U. flabellum*, and *H. discoidea*. Shown are the mean and standard deviation of three or four independent measurements (*n*=3 or 4)

色素	蛋白含量/(mg·g <sup>-1</sup> FW)			
	厚膜藻 <i>G. elliptica</i>	粉枝藻 <i>L. samaensis</i>	钙扇藻 <i>U. flabellum</i>	仙人掌藻 <i>H. discoidea</i>
叶绿素 <i>a</i> (Chl <i>a</i> )	0.03±0.006 <sup>a</sup>	0.08±0.005 <sup>a</sup>	0.36±0.068 <sup>b</sup>	0.16±0.034 <sup>c</sup>
类胡萝卜素 (Car)	0.004±0.001 <sup>a</sup>	0.034±0.005 <sup>b</sup>	0.26±0.056 <sup>c</sup>	0.14±0.029 <sup>d</sup>
藻红蛋白 (PE)	0.65±0.021 <sup>a</sup>	0.010±0.008 <sup>b</sup>	—	—
藻蓝蛋白 (PC)	0.004±0.003 <sup>a</sup>	0.009±0.001 <sup>b</sup>	—	—
可溶性蛋白 (SP)	1.12±0.087 <sup>a</sup>	1.25±0.383 <sup>a</sup>	5.17±0.533 <sup>b</sup>	1.28±0.197 <sup>a</sup>

注：上标不同字母表示差异性显著 (*P*<0.05)

2.3 生理特征及升温效应

不同海藻的光合放氧速率随光照强度的变化也不同(图 2)。总体上,粉枝藻的光合放氧速率最高(图 2b),仙人掌藻的最低(图 2d);在光强<2000μmol·photons·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时,4 种海藻的光合速率均未呈现出明显的光抑制。海水升温,在光强较低

时(<1000μmol·photons·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)显著提高两种红藻的光合放氧速率 (*P*<0.05),在光强较高时(>1000μmol·photons·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)则显著降低其光合放氧速率(*P*<0.05)(图 2a、b);对两种绿藻而言,温度升高显著提高它们的光合放氧速率(*P*<0.05),光强变化对该效应的影响不显著(图 2c、d)。

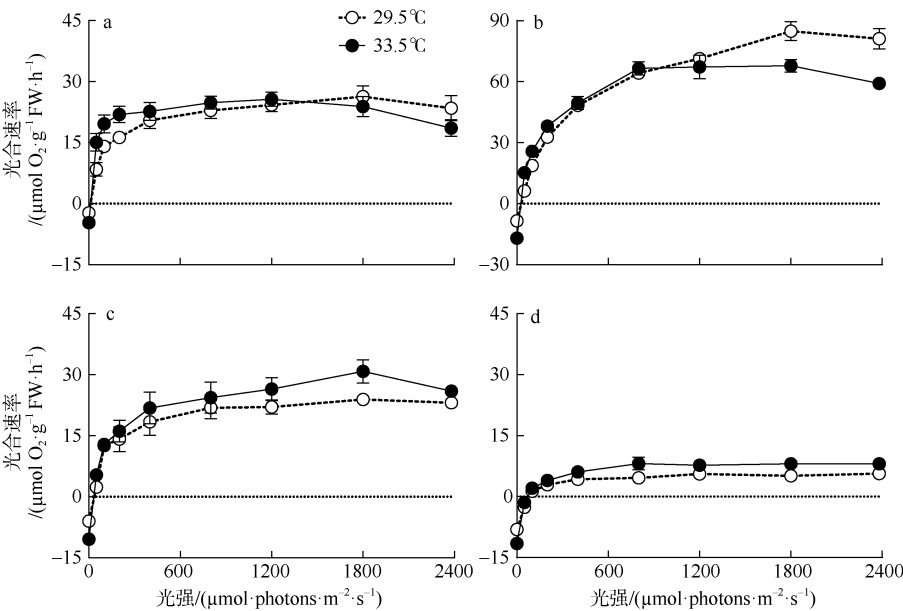


图 2 原位温度和升温条件下 4 种大型海藻的光响应(P-E)曲线

a. 厚膜藻; b. 粉枝藻; c. 钙扇藻; d. 仙人掌藻

Fig. 2 Photosynthetic oxygen evolution rate (μmol O<sub>2</sub>·g<sup>-1</sup> FW·h<sup>-1</sup>) versus irradiance (μmol·photons·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>) (*P* vs. *E*) curves under ambient (29.5°C) and elevated temperatures (33.5°C) for (a) *G. elliptica*, (b) *L. samaensis*, (c) *U. flabellum*, and (d) *H. discoidea*. Symbols show the averaged values of three or four independent measurements; vertical bars indicate standard deviation (*n*=3 or 4), often fall within the symbols

在原位温度下,4 种海藻的光能利用效率( $\alpha$ )的种间差异不明显,平均为 0.14±0.02μmol O<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> FW h<sup>-1</sup>·(μmol·photons·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup> (图 3);温度升高分别使厚膜藻、粉枝藻、钙扇藻和仙人掌藻的  $\alpha$  提高了 226%、111%、34%和 58%。然而,在原位温度下,4 种海藻饱和光强( $E_K$ )的种间差异显著( $F_{(3,8)}=142$ ,  $P<0.001$ ),其中粉枝藻的  $E_K$  最高(529±41μmol·photons·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>),

仙人掌藻的最低(119±13μmol·photons·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>);升温分别使红藻粉枝藻和厚膜藻的  $E_K$  降低 57%和 65%,但对绿藻钙扇藻和仙人掌藻的影响不显著(图 3)。同样地,4 种海藻的最大光合放氧速率( $P_{max}$ )也存在极为显著的种间差异( $F_{(3,8)}=550$ ,  $P<0.001$ ),粉枝藻的  $P_{max}$  最高(80±3.2μmol O<sub>2</sub>·g<sup>-1</sup> FW·h<sup>-1</sup>)、仙人掌藻的最低(12±0.8μmol O<sub>2</sub>·g<sup>-1</sup> FW·h<sup>-1</sup>);升温对粉枝藻和厚膜

藻的  $P_{\max}$  影响不显著, 但分别使钙扇藻和仙掌藻的  $P_{\max}$  提高了 25% 和 41%。

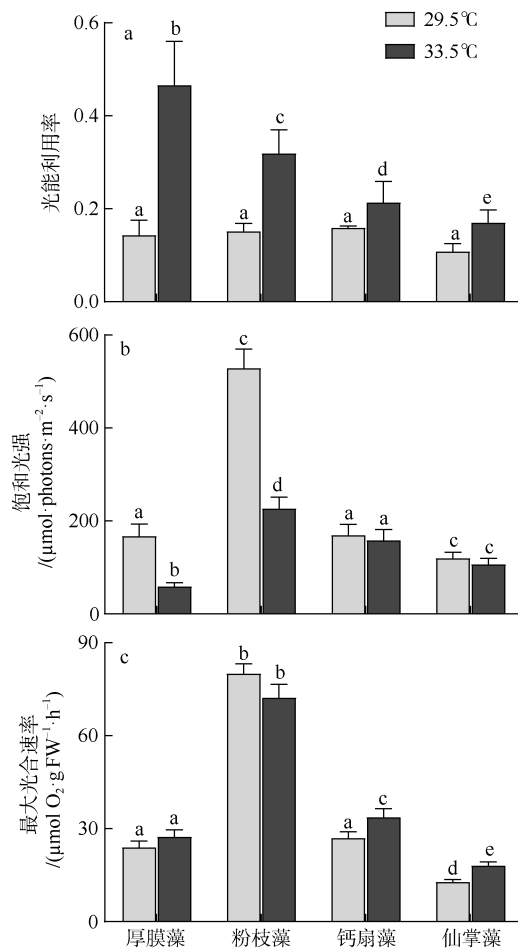


图 3 原位温度(29.5°C)和升温(33.5°C)条件下 4 种大型海藻的光合生理参数

不同字母表示差异性显著( $P < 0.05$ )

Fig. 3  $P$  vs.  $E$  curve-derived photosynthetic parameters under ambient (29.5°C) and elevated (33.5°C) temperatures for *G. elliptica*, *L. samaensis*, *U. flabellum*, and *H. discoidea*. The letter above each bar indicates significant difference ( $P < 0.05$ )

与  $E_K$  和  $P_{\max}$  类似, 4 种海藻的补偿光强  $E_C$  的种间差异也极为显著( $F_{(3,8)}=132$ ,  $P < 0.001$ ), 其中厚膜藻的  $E_C$  最低( $4.0 \pm 0.60 \mu\text{mol} \cdot \text{photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、仙掌藻的最高( $65 \pm 7.1 \mu\text{mol} \cdot \text{photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); 温度升高分别使厚膜藻和粉枝藻的  $E_C$  提高了 143% 和 185%, 但对钙扇藻和仙掌藻的影响不显著(图 4)。

原位温度下, 4 种海藻的呼吸速率( $R_d$ )也存在显著种间差异( $F_{(3,8)}=11.3$ ,  $P < 0.005$ ), 其中厚膜藻的  $R_d$  最低( $0.56 \pm 1.91 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{h}^{-1}$ )、仙掌藻的最高( $7.89 \pm 0.76 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{h}^{-1}$ ); 升温分别使厚膜藻、粉枝藻、钙扇藻和仙掌藻的  $R_d$  提高 720%、487%、34% 和 58% (图 5)。

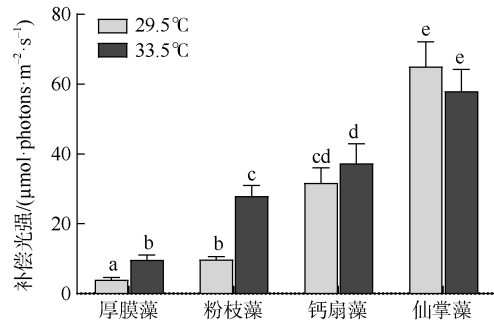


图 4 原位温度(29.5°C)和升温(33.5°C)条件下 4 种大型海藻光补偿点变化

不同字母表示差异性显著( $P < 0.05$ )

Fig. 4 Light compensation point ( $E_C$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) under ambient (29.5°C) and elevated temperatures (33.5°C) for *G. elliptica*, *L. samaensis*, *U. flabellum* and *H. discoidea*. Vertical bar indicates a standard deviation ( $n=3$  or 4); the letter on top of each bar indicates the significant difference ( $P < 0.05$ )

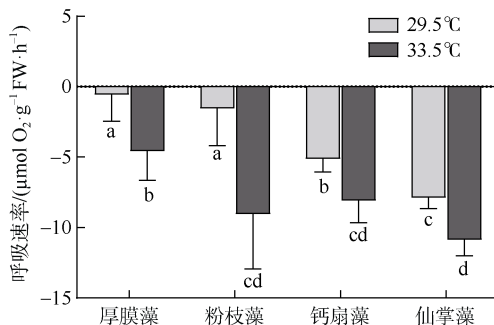


图 5 原位温度(29.5°C)和升温(33.5°C)条件下 4 种大型海藻暗呼吸速率变化

不同字母表示差异性显著( $P < 0.05$ )

Fig. 5 Dark respiration ( $R_d$ ;  $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{h}^{-1}$ ) of *G. elliptica*, *L. samaensis*, *U. flabellum*, and *H. discoidea* under ambient (29.5°C) and elevated (33.5°C) temperatures. Vertical bar indicates standard deviation ( $n=3$  or 4), and the letter indicates significant difference ( $P < 0.05$ )

在原位温度下, 4 种海藻每天的净光合固碳量 PP 也存在显著的种间差异( $F_{(3,8)}=33.2$ ,  $P < 0.005$ ), 其中粉枝藻的 PP 最高( $6.44 \pm 0.50 \text{mg C} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{d}^{-1}$ ), 仙掌藻的最低( $3.31 \pm 0.37 \text{mg C} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{d}^{-1}$ ); 升温分别使厚膜藻、粉枝藻、钙扇藻和仙掌藻的 PP 提高 59%、58%、34% 和 41% (图 6)。

### 3 讨论

#### 3.1 四种海藻的生化组分比较

不同门类的大型海藻, 即使是生活在同一生境中其生化组分的差异也较大, 如绿藻(钙扇藻和仙掌藻)的 Chl *a* 含量是红藻(厚膜藻和粉枝藻)的 2~12 倍, 类胡萝卜素含量是红藻的 4~60 倍; 同属于绿藻门的

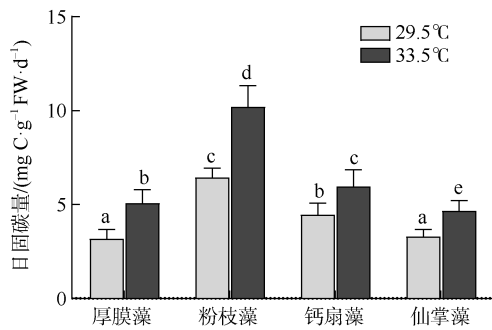


图 6 原位温度和升温条件下四种大型海藻的日净光合固碳量变化

不同字母表示差异性显著( $P<0.05$ )

Fig. 6 Daily carbon fixation ( $\text{mg C}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}\cdot\text{d}^{-1}$ ) of *G. elliptica*, *L. samaensis*, *U. flabellum*, and *H. discoidea* under ambient ( $29.5^{\circ}\text{C}$ ) and elevated ( $33.5^{\circ}\text{C}$ ) temperatures. Vertical bar indicates standard deviation ( $n=3$  or  $4$ ), and the letter indicates significant difference ( $P<0.05$ )

钙扇藻和仙人掌藻之间, 它们的色素及蛋白含量也存在较大差异(表 1), 这种生化组分的差异通常被认为与不同海藻对光照、温度和营养盐等环境因子变化的适应性不同有关(周百成 等, 1974; 黄道建 等, 2005; 丁兰平 等, 2011)。与高等植物一样, 位于海藻叶绿体类囊体膜上的光合色素(如 Chl *a*)的主要功能是捕获光能, 并将光能传递给光反应中心, 以驱动 ATP 和 NADPH 等的合成和  $\text{CO}_2$  的固定(高坤山, 2014); 而类胡萝卜素除了具有捕获和传递光能的功能之外, 还具有清除累积于海藻胞内活性氧自由基(如  $^1\text{O}_2$ 、 $\text{O}_2^-$  和  $\text{H}_2\text{O}_2$ )、保护细胞器免受氧化损伤的功能(高坤山, 2014)。因此, 类胡萝卜素含量较高的红藻, 如长珊瑚藻(*Corallina elongata*)对环境胁迫的耐受性通常会更强(Esteban et al, 2009)。此外, 红藻藻体不仅含有叶绿素和类胡萝卜素, 还含有藻胆素(表 1)(周百成 等, 1974)。藻胆素包括藻红蛋白和藻蓝蛋白, 是红藻光系统捕光色素复合体的重要组成部分之一, 可以辅助光系统捕获、传递光能, 驱动光合过程(高坤山, 2014); 因此, 与绿藻相比, 尽管红藻的叶绿素和类胡萝卜素含量均较低, 但其光合能力却接近甚至高于绿藻(图 2)。除了色素含量的差异以外, 不同种类海藻的蛋白含量也存在较大差异, 如钙扇藻的可溶性蛋白含量是其余 3 种藻的 4~5 倍(图 2)。蛋白是藻体内酶类的主要组成部分, 在参与胞内各种生理代谢及抵抗环境胁迫中起着重要作用(高坤山, 2014; Cai et al, 2021); 同时, 一些蛋白还可以作为储存于藻体的氮源, 在氮匮乏时以补充藻体对氮源需求, 维持其正常的生命活动(McGlathery et al, 1996)。因此, 与另外 3 种海藻相比, 蛋白含量

较高的钙扇藻更适应在营养盐(包括氮)浓度较低的中沙大环礁珊瑚礁区生存和生长。

### 3.2 4 种海藻生理特征比较及升温效应

不同海藻的生化组分不同, 其生理特征也存在较大差异, 如红藻的补偿光强显著低于绿藻(图 4), 这可能与同时含有叶绿素、类胡萝卜素等光合色素及藻胆素等特征色素有关(周百成 等, 1974; 高坤山, 2014)。藻胆素是红藻的特有色素, 可以辅助光系统更有效地捕获光能, 使红藻的光补偿点更低, 适于低光环境中生存、生长(Lei et al, 2018), 这与自然环境中红藻多分布于水深更深的潮下带相一致(丁兰平 等, 2011)。前期, 章守宇 等(2018)在比较我国浙江枸杞岛海域 6 种大型海藻的光合特性时发现, 绿藻的光合能力显著高于红藻, 但该结论是基于海藻活体叶绿素荧光, 与本研究结果中红藻光合放氧速率接近甚至高于绿藻相悖(图 2)。在环境胁迫如高光、营养盐缺乏、失水等条件下, 基于叶绿素荧光得出的结论往往不能真实反映藻类的光合能力(Hughes et al, 2018; 蔡逸洵 等, 2021), 这可能是造成这种结论差异的原因之一。另外, 红藻的呼吸速率仅为绿藻的 7%~30% (图 4), 可能与红藻固碳关键酶 RubisCO 对  $\text{CO}_2$  的选择性远高于对  $\text{O}_2$  的选择性有关(Badger et al, 1998), 高  $\text{CO}_2$  选择性维持了高  $\text{CO}_2$  保留率和低呼吸率。因此, 尽管多数红藻不像绿藻那样拥有  $\text{CO}_2$  浓缩机制( $\text{CO}_2$ -concentrating mechanism, CCM) (Koch et al, 2013; 高坤山, 2014), 但 RubisCO 对  $\text{CO}_2$  的高亲和力反过来也会降低其对光合产物的呼吸消耗, 从而维持更高的净光合能力。

温度升高可以通过改变胞内酶活性来影响生理代谢, 最终改变海藻的光合能力、生长及分布(高坤山, 2014)。同时, 不同种类的海藻因胞内生化组分和含量等不同而对升温的生理响应存在较大差异(周百成 等, 1974; 杨雨玲 等, 2013), 如升温会降低绿藻的饱和光强, 却提高了红藻的最大光合放氧速率, 同时升温对前者的最大光合放氧速率和后者的饱和光强的影响均不显著; 尽管升温对红藻和绿藻的光能利用率均有促进效应, 但对前者的影响更大(图 4)。升温对光合作用的促进效应也在多种大型海藻中得以证实, 包括绿藻砾菜(*Ulva conglobata*) (Li et al, 2020)、蕨藻(*Caulerpa lentillifera*) (Cai et al, 2021)、红藻龙须菜(*Gracilariopsis lemaneiformis*) (Zou et al, 2014)和褐藻羊栖菜(*Hizikia fusiforme*) (Zou et al, 2005)等。

前期研究显示,一定范围的海水升温(4~10℃)会提高海藻的呼吸速率(Koch et al, 2013),同时也提高光合作用相关酶类如 RubisCO 的活性(Iníguez et al, 2019),进而提高藻体内光合作用产物的积累(图 6)。当升温对光合固碳的促进效应超过其对呼吸消耗的促进效应时,会加速藻体内碳的净累积,促进海藻生长(Zou et al, 2005, 2014)。通常,维持热带海域的大型海藻光合作用的最适温度范围为 27~33℃,接近其生长所需的最适温度(Koch et al, 2013)。尽管本研究所设置的升温幅度为 4℃(29.5→33.5℃),但升温后的温度仍在维持海藻光合作用与生长的最适温度范围之内(Koch et al, 2013),因此这一升温幅度仍有利于海藻在原位环境中光合产物的净累积(图 6)。另外,考虑原位升温实验的可操作性以及室内长期培养实验对原位环境的改变,即时升温效应研究(Li et al, 2020),包括本研究所探讨的升温效应在某种程度上可以反映藻类在原位环境中对升温的生理响应与适应。鉴于不同海藻对升温的生理响应与适应性不同,极端

环境事件如海洋热浪引起的短期海水升温可能会改变大型海藻的种群结构,影响其生物地理分布格局(Wernberg et al, 2016)。

#### 4 结论

本研究发现,中沙大环礁的 4 种大型海藻的色素及蛋白含量差异较大,绿藻钙扇藻和仙掌藻的叶绿素和类胡萝卜素含量高于红藻厚膜藻和粉枝藻;钙扇藻的蛋白含量最高,其余 3 种藻的蛋白含量差异不显著。粉枝藻的光合放氧速率最高,仙掌藻的最低,但二者呼吸速率的差异不显著。温度升高会抑制或促进红藻的光合放氧,该抑制或促进效应取决于光强的高低;升温促进绿藻的光合放氧,该效应与光强变化无关。我们还发现,升温提高 4 种海藻的光能利用率、呼吸速率和光补偿点,以及其在原位环境中的日净光合固碳量;升温降低红藻的饱和光强,提高绿藻的光合放氧速率。综上所述,即时升温(~4℃)有利于中沙大环礁海藻的光合作用,与绿藻相比更有利于红藻。

#### 参考文献 References

- 蔡逸洵, 温嘉怡, 邹定辉, 2021. 干出状态下坛紫菜叶状体表面水膜与失水对光合作用光化学特性的影响[J]. 热带海洋学报, 40(1): 82–90. CAI YIXUN, WEN JIAYI, ZOU DINGHUI, 2021. Effects of surface water film and desiccation on chlorophyll fluorescence characteristics of emerged *Pyropia haitanensis* thalli[J]. Journal of Tropical Oceanography, 40(1): 82–90 (in Chinese with English abstract).
- 程丽巍, 邹定辉, 郑青松, 等, 2010. 光照和温度对氮饥饿及饱和营养条件下石莼(*Ulva lactuca*)的硝态氮吸收动力学影响[J]. 生态学杂志, 29(5): 939–944. CHENG LIWEI, ZOU DINGHUI, ZHENG QINGSONG, et al, 2010. Effects of temperature and light intensity on the nitrate uptake kinetics of nitrogen starved and replete *Ulva lactuca*[J]. Chinese Journal of Ecology, 29(5): 939–944 (in Chinese with English abstract).
- 丁兰平, 黄冰心, 谢艳齐, 2011. 中国大型海藻的研究现状及其存在的问题[J]. 生物多样性, 19(6): 798–804. DING LANPING, HUANG BINGXIN, XIE YANQI, 2011. Advances and problems with the study of marine macroalgae of China Seas[J]. Biodiversity Science 19(6): 798–804 (in Chinese with English abstract).
- 高坤山, 2014. 藻类固碳——理论、进展与方法[M]. 北京: 科学出版社: 1–491. GAO KUNSHAN, 2014. Algal carbon fixation-basis, advances and methods[M]. Beijing: Science Press: 1–491 (in Chinese).
- 黄道建, 黄小平, 岳维忠, 2005. 大型海藻体内 TN 和 TP 含量及其对近海环境修复的意义[J]. 台湾海峡, 24(3): 316–321. HUANG DAOJIAN, HUANG XIAOPING, YUE
- WEIZHONG, 2005. Contents of TN, TP in macroalgae and its significance for remediation of coastal environment[J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 24(3): 316–321 (in Chinese with English abstract).
- 李刚, 2009. 中国南海浮游植物光合固碳与阳光紫外辐射关系的研究[D]. 汕头: 汕头大学: 1–171. LI GANG, 2009. Studies on the relationships of solar ultraviolet radiation (UVR) and photosynthetic carbon fixation by phytoplankton assemblages from the South China Sea[D]. Shantou: Shantou University: 1–171 (in Chinese with English abstract).
- 龙超, 罗肇河, 韦章良, 等, 2021. 海南三亚鹿回头虫黄藻(*Effrenium voratum*)的形态学和系统发育学研究[J]. 热带海洋学报, 40(4): 35–43. LONG CHAO, LUO ZHAOHE, WEI ZHANGLIANG, et al, 2021. Morphology and phylogeny of zooxanthellae *Effrenium voratum* from Luhuitou reef in Sanya, Hainan province[J]. Journal of Tropical Oceanography, 40(4): 35–43 (in Chinese with English abstract).
- 钱树本, 2014. 海藻学[M]. 青岛: 中国海洋大学出版社: 1–822. QIAN SHUBEN, 2014. Marine phycology[M]. Qingdao: China Ocean University Press: 1–822 (in Chinese).
- 沈乃澂, 2013. 南海诸岛的面积测量(续)[J]. 中国计量, (11): 62–64. SHEN NAICHENG, 2013. Area survey of the South China Sea Islands[J]. China Metrology, (11): 62–64 (in Chinese).
- 吴超元, 张京浦, 温宗存, 等, 1996. 青岛三种海产红藻的光合和呼吸特性的初步研究[J]. 海洋与湖沼, 27(2): 207–212. WU CHAOYUAN, ZHANG JINGPU, WEN ZONGCUN, et al, 1996. A study on the photosynthetic and respiratory



- properties of three red seaweeds in Qingdao[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 27(2): 207–212 (in Chinese with English abstract).
- 杨宇峰, 2016. 近海环境生态修复与大型海藻资源利用[M]. 北京: 科学出版社: 1–364. YANG YUFENG, 2016. Coastal environment bioremediation and seaweed resource utilization[M]. Beijing: Science Press: 1–364 (in Chinese).
- 杨雨玲, 李伟, 陈伟洲, 等, 2013. 不同温度及二氧化碳浓度下培养的龙须菜光合生理特性对阳光紫外辐射的响应[J]. *生态学报*, 33(18): 5538–5545. YANG YULING, LI WEI, CHEN WEIZHOU, et al, 2013. Photosynthetic responses to solar UV radiation of *Gracilaria lemaneiformis* cultured under different temperatures and CO<sub>2</sub> concentrations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 33(18): 5538–5545 (in Chinese with English abstract).
- 章守宇, 向晨, 周曦杰, 等, 2018. 枸杞岛海藻场 6 种大型海藻光合荧光特性比较[J]. *应用生态学报*, 29(10): 3441–3448. ZHANG SHOUYU, XIANG CHEN, ZHOU XIJIE, et al, 2018. Photosynthetic fluorescence characteristics of six macroalgae species in seaweed beds of Gouqi Island, Zhejiang, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29(10): 3441–3448 (in Chinese with English abstract).
- 周百成, 郑舜琴, 曾呈奎, 1974. 几种绿藻、褐藻和红藻的吸收光谱的比较研究[J]. *植物学报*, 16(2): 146–155. ZHOU BAICHENG, ZHENG SHUNQIN, ZENG CHENGKUEI, 1974. Comparative studies on the absorption spectra of some green, brown and red algae[J]. *Acta Botanica Sinica*, 16(2): 146–155 (in Chinese with English abstract).
- BADGER M R, ANDREWS T J, WHITNEY S M, et al, 1998. The diversity and coevolution of Rubisco, plastids, pyrenoids, and chloroplast-based CO<sub>2</sub>-concentrating mechanisms in algae[J]. *Canadian Journal of Botany*, 76: 1052–1071.
- BEER S, ESHEL A, 1985. Determining phycoerythrin and phycocyanin concentrations in aqueous crude extracts of red algae[J]. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 36(6): 785–792.
- CAI YIXUN, LI GANG, ZOU DINGHUI, et al, 2021. Rising nutrient nitrogen reverses the impact of temperature on photosynthesis and respiration of a macroalga *Caulerpa lentillifera* (Ulvophyceae, Caulerpacae)[J]. *Journal of Applied Phycology*, 33(2): 1115–1123.
- DUARTE L, VIEJO R M, MARTÍNEZ B, et al, 2013. Recent and historical range shifts of two canopy-forming seaweeds in North Spain and the link with trends in sea surface temperature[J]. *Acta Oecologica*, 51: 1–10.
- ESTEBAN R, MARTÍNEZ B, FERNÁNDEZ-MARÍN B, et al, 2009. Carotenoid composition in Rhodophyta: insights into xanthophyll regulation in *Corallina elongata*[J]. *European Journal of Phycology*, 44(2): 221–230.
- HENLEY W J, 1993. Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes[J]. *Journal of Phycology* 29(5): 729–739.
- HUGHES D J, CAMPBELL D A, DOBLIN M A, et al, 2018. Roadmaps and detours: active Chlorophyll-*a* assessments of primary productivity across marine and freshwater systems[J]. *Environmental Science & Technology*, 52(21): 12039–12054.
- HUGHES T P, HUANG HUI, YOUNG M A L, 2013. The wicked problem of China's disappearing coral reefs[J]. *Conservation Biology*, 27(2): 261–269.
- INIGUEZ C, GARMÉS J, GORDILLO F J L, 2019. Rubisco carboxylation kinetics and inorganic carbon utilization in polar versus cold-temperate seaweeds[J]. *Journal of Experimental Botany*, 70(4): 1283–1297.
- IPCC, 2014. Summary for policymakers[M]/IPCC. Climate Change 2013 - The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press: 1–30.
- JIANG LEI, ZHANG FANG, GUO MINGLAN, et al, 2018. Increased temperature mitigates the effects of ocean acidification on the calcification of juvenile *Pocillopora damicornis*, but at a cost[J]. *Coral Reefs*, 37(1): 71–79.
- KOCH M, BOWES G, ROSS C, et al, 2013. Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae[J]. *Global Change Biology*, 19(1): 103–132.
- LEI XINMING, HUANG HUI, LIAN JIANGSHENG, et al, 2018. Community structure of coralline algae and its relationship with environment in Sanya reefs, China[J]. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 21(1): 19–29.
- LI GANG, QIN ZHEN, ZHANG JIEJUN, et al, 2020. Algal density mediates the photosynthetic responses of a marine macroalga *Ulva conglobata* (Chlorophyta) to temperature and pH changes[J]. *Algal Research*, 46: 101797.
- LI GANG, MAI GUANGMING, ZHANG JIEJUN, et al, 2021. Rising pCO<sub>2</sub> interacts with algal density to reversely alter photosynthetic responses of *Gracilaria lemaneiformis* and *Ulva conglobata*[J]. *Algal Research*, 54: 102231.
- MCGLATHERY K J, PEDERSEN M F, BORUM J, 1996. Changes in intracellular nitrogen pools and feedback controls on nitrogen uptake in *Chaetomorpha linum* (Chlorophyta)[J]. *Journal of Phycology*, 32(3): 393–401.
- SMALE D A, WERNBERG T, OLIVER E C J, et al, 2019. Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services[J]. *Nature Climate Change*, 9(4): 306–312.
- SONG XINGYU, TAN MEITING, XU GE, et al, 2019. Is phosphorus a limiting factor to regulate growth of phytoplankton in Daya Bay, northern South China Sea: A mesocosm experiment[J]. *Ecotoxicology* 28: 559–568.
- THOMSEN M S, MONDARDINI L, ALESTRA T, et al, 2019. Local extinction of bull kelp (*Durvillaea* spp.) due to a marine heatwave[J]. *Frontiers in Marine Science*, 6: 84.
- TITLYANOV E A, TITLYANOVA T V, LI XIUBAO, et al, 2017. Coral reef marine plants of Hainan Island[M]. Boston: Academic Press: 41–74.
- TONG HAOYA, CAI LIN, ZHOU GUOWEI, et al, 2017. Temperature shapes coral-algal symbiosis in the South China Sea[J]. *Scientific Reports*, 7: 40118.

- VERGÉS A, BENNETT S, BELLWOOD D R, 2012. Diversity among macroalgae-consuming fishes on coral reefs: a transcontinental comparison[J]. PLoS One, 7(9): e45543.
- VON SCHUCKMANN K, CHENG LIJING, PALMER M D, et al, 2020. Heat stored in the Earth system: Where does the energy go?[J]. Earth System Science Data, 12(3): 2013–2041.
- WEI ZHANGLIANG, MO JIAHAO, HUANG RUIPING, et al, 2020. Physiological performance of three calcifying green macroalgae *Halimeda* species in response to altered seawater temperatures[J]. Acta Oceanologica Sinica, 39(2): 89–100.
- WELLBURN A R, 1994. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution[J]. Journal of Plant Physiology, 144(3): 307–313.
- WILLIAMS P J L, RAINEA R C T, BRYAN J R, 1979. Agreement between the  $^{14}\text{C}$  and oxygen methods of measuring phytoplankton production: reassessment of the photosynthetic quotient[J]. Oceanologica Acta 2(4): 411–416.
- WERNBERG T, BENNETT S, BABCOCK R C, et al, 2016. Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem[J]. Science, 353(6295): 169–172.
- YANG YUFENG, CHAI ZHAOYANG, WANG QING, et al, 2015. Cultivation of seaweed *Gracilaria* in Chinese coastal waters and its contribution to environmental improvements[J]. Algal Research, 9: 236–244.
- YUAN XIANGCHENG, GUO YAJUAN, CAI WEIJUN, et al, 2019. Coral responses to ocean warming and acidification: implications for future distribution of coral reefs in the South China Sea[J]. Marine Pollution Bulletin, 138: 241–248.
- ZOU DINGHUI, GAO KUNSHAN, 2005. Photosynthetic characteristics of the economic brown seaweed *Hizikia fusiforme* (Sargassaceae, Phaeophyta), with special reference to its “leaf” and receptacle[J]. Journal of Applied Phycology, 17(3): 255–259.
- ZOU DINGHUI, GAO KUNSHAN, 2014. Temperature response of photosynthetic light- and carbon-use characteristics in the red seaweed *Gracilariopsis lemaneiformis* (Gracilariales, Rhodophyta)[J]. Journal of Phycology, 50(2): 366–375.