坛紫菜光合作用对重碳酸盐的利用

邹定辉① 高坤山①②*

(①汕头大学科技中心海洋生物研究所广东省重点实验室, 汕头 515063; ②中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072.
* 联系人, E-mail: ksgao@stu.edu.cn)

摘要 为了探讨坛紫菜(*Porphyra haitanensis*)在海水中进行光合作用时的无机碳源, 对其叶状体的碳酸酐酶(CA)和光合放氧特性进行了测定. CA 在坛紫菜的细胞外和细胞内都有酶活性. 在 pH 8.2 或 10.0 的海水中, CA 抑制剂乙酰唑磺胺(acetazolamide, AZ)或已氧苯并噻唑磺胺(6-ethoxyzolamide, EZ)对坛紫菜光合放氧速率有强烈的抑制作用, 且 EZ 比 AZ 抑制作用更大. 在 pH 8.2 海水中观测的光合放氧速率远大于海水中 HCO_3^-离子的理论脱水速率. 另外, 坛紫菜具有很高的 pH 补偿点(9.9). 这些结果表明, 坛紫菜利用 HCO_3^-作为光合作用时的碳源, 其机制主要是胞外 CA 催化的 HCO_3^-脱水作用. 海水中的无机碳组成能充分地满足坛紫菜的光合作用, 其低的 K_m 值及低的无机碳补偿点表明坛紫菜具有浓缩碳的作用.

关键词 坛紫菜 光合作用 重碳酸盐 无机碳利用 碳酸酐酶

陆生植物通常利用大气中 CO_2 作为其光合作用的碳源, 而生活在海洋环境中的海藻有两种形态的潜在碳源可供利用, 即溶解在海水中的 CO_2 (分子 CO_2 和碳酸(H_2CO_3))与离子态的溶解性无机碳(重碳酸盐(HCO_3^-)和碳酸盐(CO_3^{2-})). CO_2 能轻易地穿透生物膜, 但离子态的无机碳则很难穿透生物膜, 除非有特殊的载体存在[1]. 下列反应链描述了海水中不同形态无机碳的相互转化: $CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^- \rightleftharpoons CO_3^{2-} + 2H^+$. 可以看出, 海水中的 pH 是影响这些无机碳形态之间相互转化的最重要因素[2].

在 pH 8.2, 各无机碳形态之间转化到达平衡状态的自然海水中, 分子 CO_2 的浓度(约 0.014 mmol/L)比 HCO_3^-和 CO_3^{2-}的浓度(分别约为 2 和 0.2 mmol/L)低得多[1,2], 而且海藻强烈的光合作用使藻体表面 pH 升高, 导致 CO_2 浓度进一步下降. 同时, CO_2 在海水中的扩散阻力比在空气中约大 10000 倍, 因此, 海藻往往会处于 CO_2 限制状态. 当海藻处于无机碳限制条件下时, 可能会发生光抑制, 甚至导致光合器的永久性破坏[3], 但是海藻在长期的进化过程中形成了利用海水中 HCO_3^- 作为其光合碳源的能力[1,4,5]. 一种通常利用 HCO_3^-的方式涉及碳酸酐酶(CA, EC4.2.1.1)活性, 即胞外 CA 催化 HCO_3^-脱水形成 CO_2, 然后 CO_2 经被动扩散或主动运输进入细胞[6~8]. 由这种方式所支撑的光合速率能被胞外 CA 的专一性抑制剂乙酰唑磺胺(acetazolamide, AZ) 所抑制[5]. 某些大型绿藻具有直接吸收海水中 HCO_3^-的能力[9~11], 但另一些海藻(主要是红藻)则只能利用海水中的分子 CO_2 作为光合作用的外在碳源[8,12]. 因此, 对海水中无机碳利用机制的了解是认识海藻光合作用及其他各种生理功能的基础.

坛紫菜(*Porphyra haitanensis*)是我国南方海域海水养殖的主要经济海藻. 光合无机碳供应及利用是其规模化养殖的基本理论问题之一. 目前, 对坛紫菜光合无机碳利用机制的研究尚未见报道. 本文对坛紫菜叶状体的 CA 及其与光合放氧特性的关系进行了研究, 以探讨海水中分子 CO_2 能否满足这种海藻光合作用的需求, 或者它不需要利用海水中的 HCO_3^-作为其光合作用的碳源.

1 材料与方法

(ⅰ) 材料. 筏式吊养殖的坛紫菜(成菜期)采自汕头南澳岛. 采集时选择健康一致的叶状体, 放于盛有少量海水的塑料袋中, 用低温箱在 4 h 内运至实验室. 藻体在室温(18~22℃)及光照约为 100 μmol·m^{-2}·s^{-1} (PAR)条件下培养(光照周期为 L∶D = 12 h∶12 h). 培养液为过滤的自然海水. 每天 24 h 通空气. 实验在培养期的第 2 ~ 4 天之内进行, 这期间藻体能保持稳定的光合活性. 超过 4 d, 则丢掉藻体, 采用新鲜的材料.

(ⅱ) 光合放氧反应介质的配制. 先用蒸馏水配制人工海水 (450 mmol/L NaCl, 10 mmol/L KCl, 10 mmol/L $CaCl_2$, 30 mmol/L $MgSO_4$)[10], 再用 100 mmol/L HCl 调 pH 至 4.0, 通纯 N_2 气 1 h, 驱去人工

海水中可能存在的溶解性CO_2. 然后加入一定量的生物缓冲剂(Sigma 公司), 使之最终浓度为 25 mmol/L. 再用 100 mmol/L NaOH 和 100 mmol/L HCl 调 pH 至所需值(MES 调 pH 6.0, Tris 调 pH 8.2, CAPS 调 pH 10.0).

(ⅲ) 碳酸酐酶活性测定. 参考 Giordano 和 Maberly [13]的方法, 采用电位法测定碳酸酐酶活性. 测定装置为氧电极的反应槽, 反应槽中周围水浴温度为 5℃. 测定胞外 CA 活性时, 称取 0.1 ~ 0.15 g (鲜重)藻体, 剪成约 0.3 cm × 0.3 cm 的小片块, 放入反应槽中, 反应槽预先盛有 6 mL 温度为 5℃, pH 8.2 的无CO_2 人工海水, 然后注入同样温度的 1 mL CO_2 饱和蒸馏水, 记录混合液中 pH 值从 8.2 下降到 7.8 所需的时间(T_c), 对照不加藻样(T_b). pH 的测定用数显 pH 计(420 A, Orion 公司). 测定藻体胞内和胞外总 CA 活性时, 取 0.02 ~ 0.04 g (鲜重)藻体的匀浆, 并按上述同样的方法进行测定. 一个酶活性单位计为 $10 \times T_b/(T_c-1) \cdot g^{-1}$(鲜重).

(ⅳ) 光合放氧测定及 pH 和碳酸酐酶抑制剂对光合放氧的影响. 分别用上述配置的反应介质, 在温度为 20℃, 光照强度为 500 μmol · m^{-2} · s^{-1}(PAR, 在光饱和点以上)的条件下, 根据高坤山的方法[14], 用氧电极(YSI Model 5300, 美国) 测定坛紫菜叶状体小片块的光合放氧速率. 测定之前, 用小刀片把藻体切成约 0.3 cm × 0.3 cm 大小的小块. 在反应介质中于 100 μmol · m^{-2} · s^{-1} 的光照下放置至少 1 h (室温), 以减小藻体损伤对光合作用测定所造成的影响. 然后称取大约 100 mg(鲜重)的藻片放入装有 8 mL 反应介质的反应槽中, 测定时不断搅拌反应介质. 用循环水浴控制反应槽内的温度. 每次测定在 5~10 min 之内完成.

用不同 pH 的反应介质测定 pH 对光合放氧的影响, 介质中无机碳浓度为 2.2 mmol/L(向反应槽中注入一定量的$NaHCO_3$溶液). 为了测定 CA 抑制剂对光合放氧的影响, 向反应槽中注入一定体积的 AZ 或已氧苯并噻唑磺胺(6-ethoxyzolamide, EZ, Sigma 公司)原液(用 40 mmol/L NaOH 配制), 使反应槽中 AZ 或 EZ 的最终浓度为 100 μmol/L, 然后观测其放氧速率. AZ 不能渗透细胞而只抑制胞外 CA 的活性[6,15], 而 EZ 能渗透细胞从而抑制胞内和胞外 CA 两者的活性[16].

(ⅴ) 光合放氧速率对无机碳浓度的依赖性. 在 pH 8.2 及 pH 6.0 的两种海水介质中测定光合放氧速率对无机碳浓度响应, 测定的光温条件同上. 当反应槽中藻样的净氧交换为 0 时, 注入不同体积的$NaHCO_3$溶液(11, 44 和 176 mmol/L), 以获得不同浓度的无机碳浓度. 记录各种无机碳浓度下的光合放氧速率.

(ⅵ) pH 补偿点及无机碳补偿点测定. 称取 0.3 g (鲜重)藻样放置于含有 20 mL 过滤海水(pH 8.2)的封闭玻璃小瓶中, 然后把小瓶放置于温度为 16℃, 光照强度为 145 μmol · m^{-2} · s^{-1} 的光照培养箱中; 同时, 在另外一些小瓶中含 100 μmol/L 的 AZ. 每隔一定时间检测小瓶内 pH 的变化, 直至 pH 不再升高, 这时的 pH 即为坛紫菜的 pH 补偿点. 在氧电极的反应槽中, 当藻样的净氧交换为 0 时, 用 Shimadzu 总有机碳分析仪 (TOC-5000A 型, 日本) 测定介质中溶解无机碳浓度, 即得到坛紫菜的无机碳补偿点.

(ⅶ) 海水中平衡 CO_2 浓度及 HCO_3^-非催化理论脱水速率的计算. 根据文献[17]中有关碳酸的表观离解常数计算海水中平衡 CO_2 浓度. 根据文献[18]计算海水中 HCO_3^-非催化理论脱水速率.

(ⅷ) 统计分析. 所有测定结果表示为平均数 ± 标准差($n \geq 3$), 用 t 检验或方差分析(ANOVA)检测平均数之间的差异, 以 $P<0.05$ 作为差异的显著性水平.

2 结果

2.1 碳酸酐酶活性

坛紫菜完整叶状体及叶状体匀浆中均检测到了碳酸酐酶活性, 它们分别为 3.1 ± 1.4 及 22.7 ± 1.3 酶活力单位, 这表明坛紫菜存在胞内和胞外 CA 活性, 并且胞外 CA 活性约占总 CA 活性的 13.4%.

2.2 pH 及 CA 抑制剂对光合放氧的影响

pH 影响着海水中溶解性无机碳(DIC)的形态, CO_2 /HCO_3^-比例随 pH 升高而急剧下降, 其比例在 pH 6.0, 8.2 及 10.0 时分别为 0.992, 0.006 及 0. 从图 1 可知, 海水中 pH 显著地影响坛紫菜光合放氧速率, 光合放氧速率在 pH 8.2 时最大, 而在 pH 6.0 及 pH 10.0 时的光合放氧速率分别只占 pH 8.2 时的 40%和 4%. 胞外 CA 抑制剂 AZ 强烈地抑制坛紫菜在 pH 8.2 及 pH 10.0 时的光合放氧速率, 其抑制率分别为 81%和 93%, 但在 pH 6.0 时则没有抑制作用. EZ 对光合放氧速率的抑制率为 30% (pH 6.0)、89% (pH 8.2)和 99% (pH 10.0) (图 1), 比 AZ 的抑制作用更大. 另外, 根据

文献[18]的理论计算，在 8 mL DIC 浓度为 2.2 mmol/L, pH 为 8.2 的海水介质中，HCO_3^-的非催化最大脱水速率为 2.3 nmol/s，而在此介质中观测到的坛紫菜(120 mg(鲜重))光合放氧速率为(9.8 ± 1.5)nmol/s，添加 AZ 后光合放氧速率为(1.6 ± 0.1)nmol/s，它们分别是理论光合速率的 4.3 和 0.7 倍.

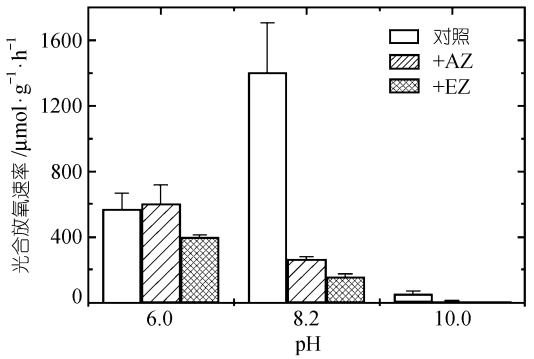


图 1 pH 及 CA 抑制剂 AZ, EZ 对坛紫菜光合放氧速率的影响

2.3 光合放氧对无机碳浓度的响应

从图 2 可见，海水中溶解性无机碳浓度为 1.1 mmol/L (pH 8.2)或 0.22 mmol/L (pH 6.0)时，坛紫菜的光合放氧速率达最大值，表明海水无机碳浓度(2.2 mmol/L)能充分饱和坛紫菜的光合作用. 从表 1 中可看出，坛紫菜的表观半饱和常数(K_m 值，即光合速率为最大光合速率一半时的无机碳浓度)及无机碳补偿点是很低的. pH 6.0 时的 K_m(DIC)值及无机碳补偿点(DIC)是其在 pH 8.2 时的 40%及 30%，但当它们以分子 CO_2 浓度表示时，则 pH 6.0 时的 K_m(CO_2)值及无机碳补偿点(CO_2)比它们在 pH 8.2 时要高 36 及 28 倍.

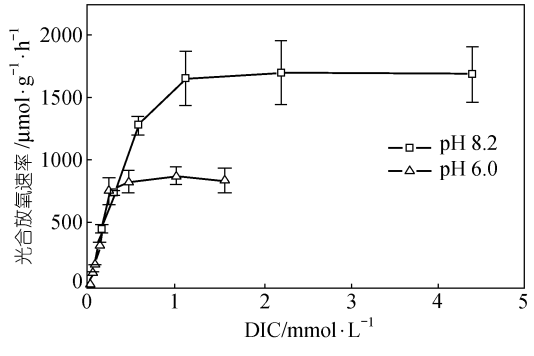


图 2 pH 8.2 及 pH 6.0 时无机碳浓度对坛紫菜光合放氧速率的影响

2.4 pH 补偿点

在封闭系统中，海藻通过主动吸收或被动扩散的方式从周围海水中清除有关离子(如 HCO_3^-)，同时释放出代谢产物(如 OH^-)，导致周围海水中不同离子的消耗与积累，从而影响海水的化学性质，其中 pH 的变化是衡量海藻生命活动(主要是光合作用)的一个最简单可靠的指标. 从图 3 可以看出，在加有坛紫菜叶状体的封闭系统海水中，其 pH 随着培育时间延长而不断升高，最后达到最高值(pH 9.9)，即 pH 补偿点；而在添加 AZ 的封闭系统海水中，其 pH 最高值为 9.1.

表 1 坛紫菜在 pH 为 8.2 及 6.0 时的表观半饱和常数(K_m)及无机碳补偿点

	K_m/μmol · L^{-1}		无机碳补偿点/μmol · L^{-1}	
	DIC	CO_2	DIC	CO_2
pH 8.2	335 ± 72	1.8 ± 0.4	40.7 ± 11.8	0.2 ± 0.1
pH 6.0	137 ± 9	67 ± 4	12.5 ± 3.1	6.1 ± 1.5

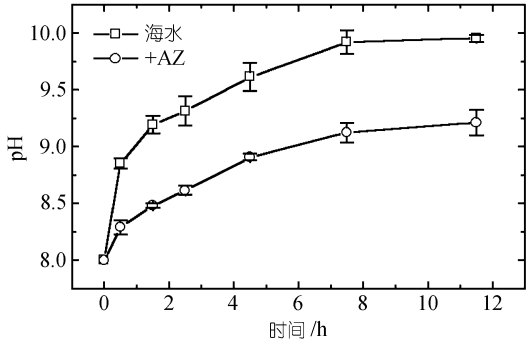


图 3 坛紫菜的光合作用及 AZ 对封闭系统中海水 pH 的影响

3 讨论

大多数海产红藻仅具有很弱的 HCO_3^-利用能力[8,12]，而且，红藻对 HCO_3^-的利用效率一般远不如褐藻和绿藻高[8,19,20]. 然而，本研究结果表明，红藻坛紫菜能利用海水中的 HCO_3^-进行光合作用.

首先，坛紫菜中存在 CA 活性，并且 CA 抑制剂对坛紫菜光合作用有强烈的抑制作用. 用电位法可检测到坛紫菜中同时存在胞内及胞外 CA 活性，胞外 CA 活性占总 CA 活性相当大的比例(达 10%以上). 这种比例远大于紫菜属中另一种藻 *Porphyra umbilicalis*[13]中的比例. 已普遍发现 CA 活性与藻类的 HCO_3^-利用能力密切相关[6~8,21,22]. 胞外 CA 的主要作

用是催化 HCO_3^-向 CO_2的转化, 然后 CO_2扩散进入细胞. 在本实验中, 坛紫菜胞外 CA 在无机碳利用中的作用也可从其抑制剂对光合放氧的抑制作用中清楚地看出来. 在通常 pH(约 8.2)的海水中, 由胞外 CA 催化的无机碳利用占坛紫菜全部无机碳利用的 81%. 胞内 CA 可能分布在胞质及叶绿体中, 它们的功能是协助无机碳在胞内向 Rubisco 的运转, 最终使无机碳以 CO_2 的形态在 Rubisco 的羧化位点上被固定[8,16]. 关于胞内 CA 在海藻无机碳运转中的作用, 目前还是一个值得进一步研究的问题. 由于 EZ 能同时抑制胞内及胞外 CA 的活性[16], 因此, EZ 对坛紫菜光合速率的抑制作用比 AZ 更大.

其次, 在海藻中, pH 补偿点值高于 9.2 (相当于在海水中 CO_2 浓度为 0.6 μmol/L), 可以作为其具有 HCO_3^- 利用能力的证据, 并且 pH 补偿点越高, 表明海藻利用无机碳的能力就越强[19,23]. Maberly 和 Raven[20]进一步表明了 pH 补偿点值与海藻 $\delta^{13}C$ 值之间的密切关系, 高的 pH 补偿点值(大于 9.2)对应于 –8.81‰ ~ –22.55‰之间的 $\delta^{13}C$ 值, 而低的 pH 补偿点值(小于 9.2)对应于–29.90‰ ~ –34.51‰之间的 $\delta^{13}C$ 值. 因此, 坛紫菜具有很高的 pH 补偿点值(9.9), 这是其具有 HCO_3^-利用能力的又一个证据. 但 AZ 存在时, 坛紫菜的 pH 补偿点值显著降低, 表明这时的 HCO_3^-利用能力很弱, 因为 AZ 抑制了坛紫菜胞外 CA 的活性.

第三, 通常情况下, 缔合与解离反应($H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$与 $HCO_3^- \rightleftharpoons H^+ + CO_3^{2-}$)的转化速率比海藻光合作用对无机碳吸收利用的速率要快得多: 而水化与脱水反应($H_2O + CO_2 \rightleftharpoons H_2CO_3$与 $OH^- + CO_2 \rightleftharpoons HCO_3^-$)的转化速率则比海藻光合作用对无机碳的吸收利用速率慢得多[2]. 本研究结果表明, 在海水中实际观测到的坛紫菜光合放氧速率远大于理论 HCO_3^-脱水速率. 这种现象只能以坛紫菜用海水中的 HCO_3^-进行光合作用来解释. 通过这种比较方法说明大型海藻具有 HCO_3^-利用能力, 这已被许多研究人员所接受[6,12,24].

因此, 我们的结果表明, 海水中的 HCO_3^-是坛紫菜光合作用的主要无机碳源, 其无机碳利用的机制主要是胞外 CA 催化 HCO_3^-脱水作用. 由于 CA 的高效性, 这种 HCO_3^-利用方式在通常 pH(约 8.2)海水下具有很高的效率. 但是, 由于胞外 CA 的作用仅仅是加速 HCO_3^-与 CO_2之间的相互转化, 而不能影响 CO_2 的平衡浓度, 并且形成的 CO_2 主要是通过扩散作用被动地进入细胞. 这就意味着, 这种方式的 HCO_3^-利用, 在高 pH 时就不能很好地起作用[8~10], 同时, 高 pH 也极大地降低了海水中无机碳的可利用性[25]. 因此, 坛紫菜在 pH 10.0 的海水中光合速率显著下降. 另外, 在 pH 6.0 的海水中光合速率也显著下降, 这可能是由于低 pH 本身所造成的影响, 如需要更多的能量以维持细胞内的正常 pH(约 7.5), 从而降低了还原力: 低 pH 也可能使质膜中有关蛋白如离子泵的活性受到抑制.

海藻中 Rubisco 的 $K_m(CO_2)$值在 30~70 mmol/L 范围[26], 坛紫菜光合作用的 $K_m(CO_2)$值(表 1)远小于这一范围, 这表明在 Rubisco 的羧化位点周围存在 CO_2的浓缩机制, 而坛紫菜具备的由胞外 CA 催化的 HCO_3^-利用能力正是它的碳浓缩机制的基础[16,21,22]. 这种机制使 Rubisco 周围的 CO_2浓度增加, 从而抑制光呼吸. 同时, 坛紫菜具有很低的 CO_2 补偿点(约为 4.5 μL/L), 比陆生 C_3 植物的 CO_2 补偿点(40 ~ 100 μL/L)要低得多, 而与微藻(0.1~10 μL/L)[22]及其他海藻如 *Ascophyllum nodosum* (5 μL/L)[27]、石莼(*Ulva lactuca*) (5~10 μL/L)[28]等相似, 它们均表明具有 C_4 植物的光合生理特性. 另外两种红藻 *Chondrus crispus* (35 μL/L)[29]及 *Palmaria palmata* (10~35 μL/L)[12] (它们的碳浓缩机制很弱)的 CO_2 补偿点则远大于坛紫菜. 对坛紫菜的有关光合生理学特性, 如光呼吸作用、O_2对光合放氧的抑制作用等, 有待于更直接的研究.

致谢 本工作为国家自然科学基金重点项目(批准号: 39830060)和广东省自然科学基金资助项目.

参 考 文 献

1 Raven J A. Inorganic carbon acquisition by marine autotrophs. Adv Bot Res, 1997, 27: 85~209
2 Falkowski P G, Raven J A. Aquatic Photosynthesis. MA: Capital City Press, 1997
3 Hanelt D, Huppertz K, Nultsch W. Daily course of photosynthesis and photoinhibition in marine macroalgae investigated in the laboratory and field. Mar Ecol Prog Ser, 1993, 97: 31~37
4 Gao K, McKinley K R. Use of macroalgae for marine biomass production and CO_2 remediation: A review. J Appl Phycol, 1994, 6: 45~60
5 Larsson C, Axelsson L. Bicarbonate uptake and utilization in marine macroalgae. Eur J Phycol, 1999, 34: 79~86
6 Haglund K, Bjork M, Ramazanov Z, et al. Role of external carbonic anhydrase in light-dependent alkalization by *Fucus*

serratus L and *Laminaria saccharina* (L) Lamour (Phaeophyta). Planta, 1992, 188: 1~6

7 岳国锋, 王金霞, 王建飞, 等. 海带幼孢子体的光合碳利用. 海洋与湖沼, 2001, 32(6): 647~652

8 邹定辉, 高坤山. 大型海藻类光合无机碳利用研究进展. 海洋通报, 2001, 20(5): 83~90

9 Axelsson L, Ryberg H, Beer S. Two modes of bicarbonate utilization in the marine green macroalga *Ulva lacturca*. Plant Cell Environ, 1995, 18: 439~445

10 Larsson C, Axelsson L, Ryberg H, et al. Photosynthetic carbon utilization by *Enteromorpha intestinalis* (Chorophyta) form a Swedish rockpool. Eur J Phycol, 1997, 32: 49~54

11 Axelsson L, Larsson C, Ryberg H. Affinity, capacity and oxygen sensitivity of the two different mechanisms for bicarbonate utilization in *Ulva lactuca* L (Chlorophyta). Plant Cell Environ, 1999, 22: 969~978

12 Johnston A M, Maberly S C, Raven J A. The acquisition of inorganic carbon by four red macroalgae. Oecologia, 1992, 92: 317~326

13 Giordano M, Maberly S C. Distribution of carbonic anhydrase in British marine macroalgae. Oecologia, 1989, 81: 534~539

14 高坤山. 藻类光合固碳的研究技术与解析方法. 海洋科学, 1999(6): 37~41

15 Axelsson L, Mercado J, Figueroa F. Utilization of HCO_3^- at high pH by the brown macroalga *Laminaria saccharina*. Eur J Phycol, 2000, 35: 53~59

16 Moroney J V, Bartlett S G, Samuelsson G. Carbonic anhydrases in plants and algae. Plant Cell Environ, 2001, 24: 141~153

17 Stumm W, Morgan J J. Aquatic Chemistry. 3rd ed. New York: John Wiley and Sons, 1996. 171~185

18 Johnson K S. Carbon dioxide hydration and dehydration kinetics in seawater. Limol Oceanogr, 1982, 27: 849~855

19 Axelsson, L, Uusitalo J. Carbon acquisition strategies for marine macroalgae. Ⅰ. Utilization of proton exchanges visualized during photosynthesis in a closed system. Mar Biol, 1988, 97: 295~300

20 Maberly S C, Raven J A, Johnston A M. Discriminiation between ^{12}C and ^{13}C by marine plants. Oecologia, 1992, 91: 481~492

21 Mercado J M, Figuroa F L, Niell F X, et al. A new method for estimating external carbonic anhydrase activity in marcoalgae. J Phycol, 1997, 33: 999~1006

22 Kaplan A, Reinhold A. CO_2 concentrating mechanism in photosynthetic microorganisms. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1999, 50: 539~570

23 Maberly S C. Exogenous sources of inorganic carbon for photosynthesis by marine macroalgae. J Phyco, 1990, 26: 439~449

24 Cook C M, Lanaras T, Colman B. Evidence for bicarbonate transport in species of red and brown macrophytic marine algae. J Exp Bot, 1986, 37: 977~984

25 Maberly S C. Carbonate ions appear to neither inhibit nor stimulate use of bicarbonate ions in photosynthesis by *Ulva lactuca*. Plant Cell Environ, 1992, 15: 255~260

26 Kerby N W, Raven J A. Transport and fixation of inorganic carbon by marine algae. Adv Bot Res, 1985, 11: 71~123

27 Johnston A M, Raven J A. The utilization of bicarbonate ions by the macroalgae *Ascophyllum nodosum* (L) Le Jolis. Plant Cell Environ, 1986, 9: 175~184

28 Colman B. The effect of temperature and oxygen on the CO_2 compensation point of the marine alga *Ulva lactuca*. Plant Cell Environ, 1984, 7: 619~621

29 Smith R G, Bidwell R G S. Mechanism of photosynthetic carbon dioxide uptake by the red macroalga *Chondrus crispus*. Plant Physiol, 1989, 89: 93~99

(2002-01-15 收稿, 2002-04-16 收修改稿)