

紫外辐射下蓝藻的适应与进化机理

周楚源, 宋晓华, 王晨宇, 葛小通, 何堤, 杨柳燕, 王梦梦*

南京大学 环境学院 污染控制与资源化研究国家重点实验室 国家环境保护长江中下游水生生态健康重点实验室, 江苏 南京 210023

周楚源, 宋晓华, 王晨宇, 葛小通, 何堤, 杨柳燕, 王梦梦. 紫外辐射下蓝藻的适应与进化机理[J]. 微生物学通报, 2024, 51(12): 4967-4983.

ZHOU Chuyuan, SONG Xiaohua, WANG Chenyu, GE Xiaotong, HE Di, YANG Liuyan, WANG Mengmeng. Mechanisms of adaptation and evolution of cyanobacteria under ultraviolet radiation[J]. Microbiology China, 2024, 51(12): 4967-4983.

摘要: 蓝藻是地球上最古老的生物之一, 存在于从湖泊到沙漠几乎所有的生境中。作为太阳光谱中的重要组成部分, 紫外光通过辐射作用对蓝藻的生长及进化产生重要而深远的影响。本文综述了紫外辐射对蓝藻生长的影响及其机制、对蓝藻生长的调控及蓝藻对紫外辐射的适应性策略。此外, 本文探讨了紫外辐射与蓝藻进化之间的关系, 阐述了蓝藻与紫外辐射交互作用在生物进化研究中的科学价值, 分析了影响蓝藻抗紫外辐射的环境因素, 并展望了紫外辐射下蓝藻适应与进化的未来研究方向。

关键词: 蓝藻; 紫外辐射; 胁迫; 进化; 适应

Mechanisms of adaptation and evolution of cyanobacteria under ultraviolet radiation

ZHOU Chuyuan, SONG Xiaohua, WANG Chenyu, GE Xiaotong, HE Di, YANG Liuyan, WANG Mengmeng*

State Key Laboratory of Pollution Control and Resource Reuse, State Environmental Protection Key Laboratory of Aquatic Ecosystem Health in the Middle and Lower Reaches of the Yangtze River, School of Environment, Nanjing University, Nanjing 210023, Jiangsu, China

Abstract: Cyanobacteria, among the oldest life forms on Earth, are discovered in nearly all habitats ranging from lakes to deserts. As an integral component of the solar spectrum, ultraviolet (UV) is known to exert profound effects on the growth and evolution of

资助项目: 国家自然科学基金青年基金(42307172); 水利部太湖流域水治理重点实验室开放基金(Yk922001-C2)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42307172) and the Open Foundation of Key Laboratory of Taihu Basin Water Resources Management of Ministry of Water Resources (Yk922001-C2).

*Corresponding author. E-mail: wangmm@nju.edu.cn

Received: 2024-06-30; Accepted: 2024-11-18; Published online: 2024-11-26

cyanobacteria through its radiative impact. This paper reviews the mechanisms by which UV radiation affects cyanobacterial growth, the regulatory role of UV in the growth of cyanobacteria, and the adaptive strategies of cyanobacteria to UV. Additionally, this paper explores the relationship between UV radiation and cyanobacterial evolution and discusses the scientific value of the interactions between cyanobacteria and UV radiation in the research on biological evolution. Furthermore, this paper expounds the environmental factors affecting cyanobacterial resistance to UV and envisions the future research directions concerning the adaptation and evolution of cyanobacteria exposed to UV radiation.

Keywords: cyanobacteria; ultraviolet radiation; stress; evolution; adaptation

紫外线 (ultraviolet, UV) 是波长范围在 100–400 nm 之间的电磁波, 介于可见光 (photosynthetically active radiation, PAR) 和 X 射线之间^[1]。根据波长长短, UV 分为 UVA (320–400 nm)、UVB (290–320 nm) 和 UVC (100–290 nm) 3 个波段^[1]。太阳产生的 UVA 和 UVB 均能穿透大气层到达地球表面, 是地球自然环境中最强的 UV 辐射源^[1]。UVA 能促进陆生植物的塑形和生理活动过程, 并能刺激水生植物产生活性氧 (reactive oxygen species, ROS), 影响其生存和繁殖。然而, 高强度 UVA 不仅会损伤植物的 DNA 并降低其光合作用效率, 还会导致动物皮肤晒伤和眼部伤害, 甚至引发皮肤癌和免疫抑制^[1]。尽管 UVB 到达地球表面时能量占比不到太阳辐照总能量的 1%, 但它是太阳光中高度活跃的组分, 能够直接或间接破坏陆生及水生植物的 DNA、蛋白质和膜结构, 并抑制其光合作用和固氮作用^[2]。太阳光中 UVC 如今被平流层臭氧有效吸收, 但在地球早期可到达地表, 对几乎所有生物都具有极强的破坏力, 低剂量 UVC 即可造成细胞死亡^[3]。随着全球工业化的推进, 氯氟烃、氯代烃、有机溴化物和活性氮的大量排放破坏了臭氧层, 使地表 UV 辐射显著增强^[4]。自 1987 年《蒙特利尔议定书》实施以来, 平流层臭氧浓度逐渐恢复, 地表部分区域 UVB 辐射强度有所下降^[5]。然而, 空气

污染物、气溶胶浓度的变化及云层增厚等增加了地表 UV 强度变化的不确定性^[6], 因此, 仍须持续关注 UV 辐射对地球生态系统的影响。

蓝藻为革兰氏阴性原核生物, 起源于约 35 亿年前, 是地球上最古老的生物之一^[7]。在漫长的进化过程中, 蓝藻保留了部分适应地球早期强 UV 辐射环境的生存机制, 并进化出多重生物学适应策略^[8], 使其能够在淡水、海洋、稻田、温泉、岩石裂缝、树皮、盐碱地、沙漠和极地等多样化的生境中栖息^[9]。近年来, 蓝藻在河流、湖泊及海洋等环境中快速繁殖并形成大规模水华或赤潮^[10], 充分体现其强大的适应性。面对 UV 辐射, 蓝藻采用 2 种应对策略: 一是形成保护机制以避免 UV 辐射引起损伤; 二是进化出 DNA 修复等机制, 以减轻 UV 辐射造成的损伤, 这 2 种机制单独或协同作用在生物体内抵御 UV 胁迫^[11]。在工业生产中, 基于强 UV 辐射强大的抑藻或杀藻作用, 已经开发出 UV 灭藻设备用于除藻, 例如, 采用 UVC 和臭氧联合处理叶绿素 a 浓度为 300 mg/m³ 的藻液, 叶绿素 a 的去除率可超过 99%^[12]。在基因工程中, 通过 UVC 诱变产生的蓝藻异形胞已被用于遗传分析、化学抗性和抗生素抗性的研究中^[13]。此外, 从蓝藻中提取出的类真菌素氨基酸 (mycosporine-like amino acid, MAA) 具有防晒功能, 可以将 UVA 诱导的 DNA 损伤降低 73%,

具有抗衰老和抗光老化的功能，其防晒效果明显优于合成防晒剂^[14]。因此，深入研究 UV 辐射与蓝藻的相互关系具有重要的现实意义。

本文综述不同强度/剂量的 UV 辐射对蓝藻生长的影响及其机制，分析蓝藻对 UV 辐射适应和进化的生物学机理，还探讨影响蓝藻适应 UV 辐射的环境因素，以期深入理解 UV 辐射下蓝藻的适应和进化机理，为蓝藻抗 UV 物质的应用以及蓝藻水华或赤潮的防治提供理论依据。

1 UV 辐射对蓝藻的损伤

与所有光合生物一样，在较强太阳光下生长的蓝藻无法避免 UV 照射。强烈的太阳 UV 辐射会破坏蓝藻细胞内的 DNA 和蛋白质结构，

进而影响其新陈代谢，包括光合作用、磷代谢和 N₂ 固定等过程(图 1)^[15]。

1.1 改变蓝藻细胞内大分子物质组成和结构

UVB 辐射影响蓝藻细胞内蛋白质、RNA、DNA 及脂质等生物大分子的结构和数量。Gao 等^[16]研究发现，UVB 辐照导致蓝藻中至少 112 种蛋白质数量发生显著变化，其中 66 种上调，46 种下调，涉及光合作用、能量代谢和细胞防御等过程。UVB 辐照直接或诱导蓝藻胞内形成 ROS 等间接使 DNA 或 RNA 链断裂，并造成多种有害突变，如形成环丁烷嘧啶二聚体(cyclobutane pyrimidine dimer, CPD)和嘧啶-嘧啶酮(6-4)光产物(6-4 photoproduct, 6-4PP)^[17]，ROS 还会氧化细胞脂质和不饱和脂肪酸，损害细胞^[18]。太阳 UVA 辐射能量较低，通常不会直

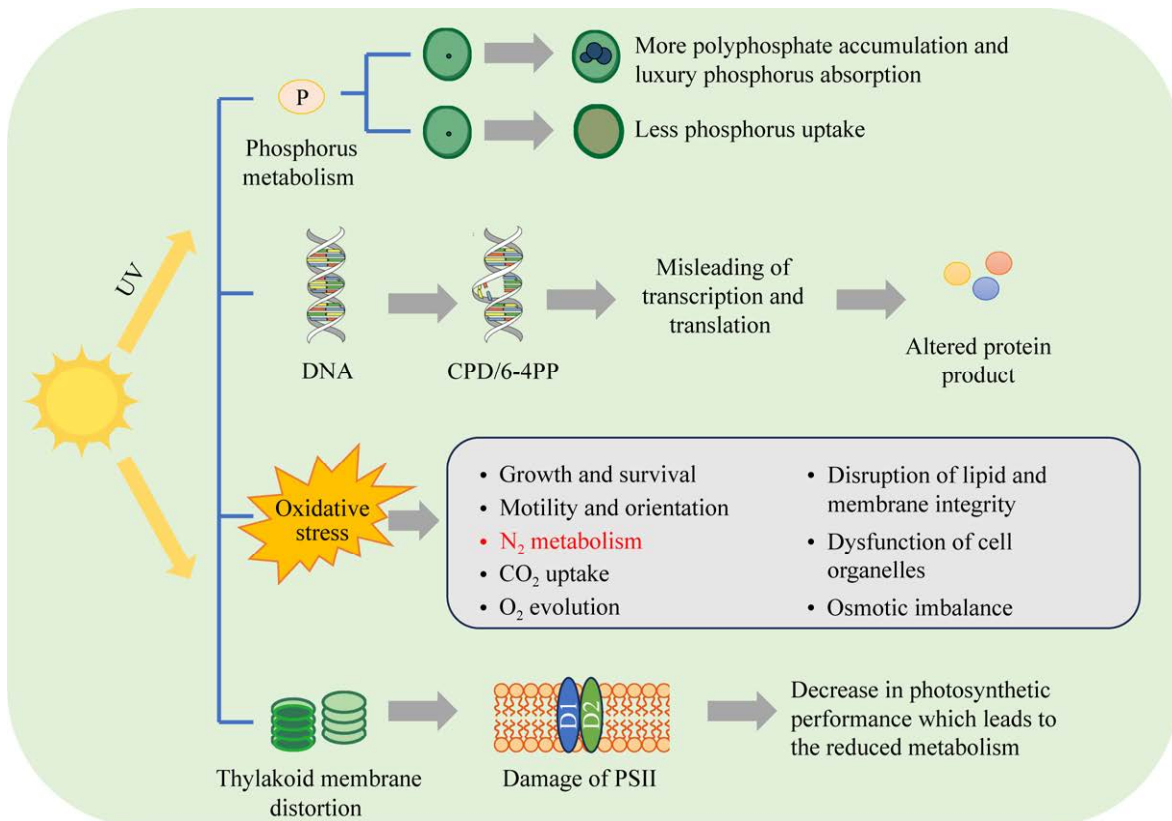


图 1 紫外线对蓝藻细胞代谢的损伤^[15]

Figure 1 Damages of ultraviolet on cell metabolism of cyanobacteria^[15].

接损伤生物 DNA, 而是通过改变细胞内发色基团(如叶绿素)的能量传递过程产生 ROS, 引起氧化损伤^[19]。

1.2 抑制蓝藻的光合作用及生长

核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(RuBisCo)是蓝藻光合作用中影响 CO₂ 同化速率的关键酶, UVB 辐射会引发其光降解、多肽链断裂、变性、活性位点修饰^[20]。UVB 辐射还会破坏蓝藻细胞内酪氨酸电子供体、奎宁电子受体及光系统 II (photosystem II, PSII)的 D1 和 D2 蛋白的合成^[20], 并且损伤 PSII 反应中心中的水氧化锰簇, 从而降低相对电子传输速率^[21]。UV 辐射也会降低蓝藻细胞 ATP 和 NADPH₂ 的可用性, 阻碍其对 CO₂ 的固定^[20]。因此, UV 辐射影响蓝藻细胞内多个光合作用过程。Noyma 等^[22]采用不同波长组合的 UV 处理丝状固氮蓝藻, 发现 UV 辐射显著降低固氮蓝藻细胞密度、存活率和类囊体数量。另一项关于丝状蓝藻的研究也发现, UVB 使螺旋藻的类囊体膜发生扭曲, 导致叶绿素 a 含量下降^[23]。Sun 等^[24]发现不同强度 UVB 处理均显著抑制铜绿微囊藻的生长、光合作用和竞争力。因此, UV 辐射通过影响蓝藻光合作用进而抑制其生长。

1.3 影响蓝藻氮磷代谢

固氮作用对地球早期蓝藻进化以及现代寡营养地区蓝藻的生存都具有重要的意义, 其中起关键作用的固氮酶对 UV 辐射高度敏感, UV 辐射会直接或间接地抑制蓝藻固氮过程^[25]。已有研究表明, 念珠藻(*Nostoc spongiaeforme*)中固氮酶在 UVB 辐射 45 min 后失活^[26], UV 辐射下蓝藻产生的 ROS 氧化固氮酶的巯基是导致其失活的原因^[15]。

磷酸盐(phosphate, Pi)是唯一能被蓝藻直接吸收和利用的磷形态^[27], 也是蓝藻细胞内许多功能物质(包括核酸、磷脂、磷蛋白和与大多数

代谢途径及信号分子相关的代谢物)的重要组成部分^[28]。Sereda 等^[29]的研究表明, UV 辐射显著减少了蓝藻对磷的获取, 进而加剧了贫营养系统中蓝藻生长的磷限制。然而, Shelly 等^[30]研究发现, UV 照射显著增强某些蓝藻对磷的摄取, 并用于细胞修复。Wang 等^[6]的研究显示, 在富营养化水体中, 蓝藻细胞为减缓 UV 辐射损伤而大量合成多聚磷酸盐 (polyphosphate, polyP), 导致蓝藻细胞内磷酸盐浓度降低, 细胞为了维持磷平衡而“奢侈吸磷”。因此, UV 通过促进或抑制蓝藻磷代谢进而影响其生长。

2 蓝藻对 UV 辐射的适应

2.1 蓝藻应对 UV 辐射的策略

为了减轻 UV 辐射对蓝藻的损伤, 蓝藻进化出各种应对策略, 除了通过信号传导途径调节其避光性外, 从生态系统到分子水平形成四道防线, 分别为规避迁移与形成藻垫、启动抗氧化系统、合成 UV 屏蔽与吸收物质、修复与再合成和细胞凋亡(图 2)。

2.1.1 增强 UV 信号传导

为了适应多变的环境, 蓝藻首先识别环境状态, 这些状态信号传递给相应的受体后, 使蓝藻对环境作出响应。蓝藻生物色素(cyanobacteriochromes, CBCR)作为一种线性的四吡咯结合植物色素相关的光感受器, 能感受 UVA 和蓝光, 从而调节蓝藻的色度适应性和趋光性^[31-32]。在集胞藻(*Synechocystis* sp.) PCC6803 细胞中, 包括光传感器 PixJ1 和 Cph2 在内的 CBCR^[19]、与隐染色体色素相关的靛蝶呤 Cry-DASH Sll1629^[33]及与乙烯受体相关的 UV 强度传感器(UirS-UirR)^[19]共同调节 UVA 诱导的蓝藻细胞趋光性(图 3)。此外, 研究表明 UVB 暴露会增加长孢藻(*Dolichospermum* sp.)胞内钙离子浓度, 该过程受钙离子结合蛋白调节^[34], 表明蓝藻中

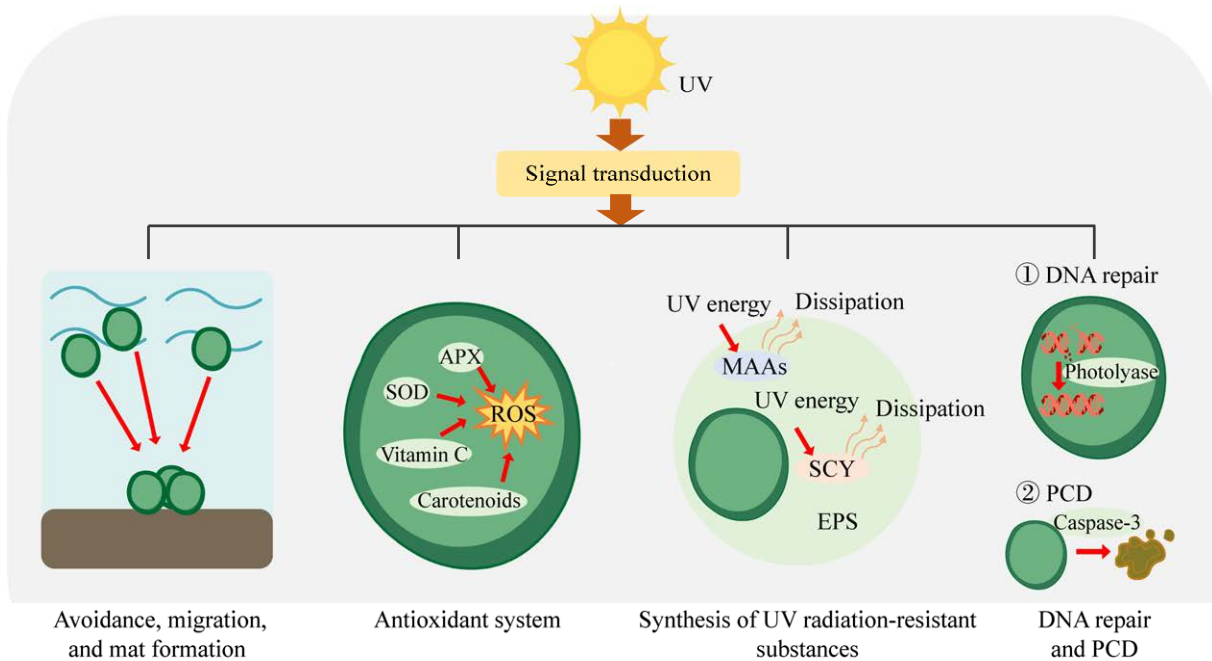


图 2 蓝藻应对紫外线辐射的策略 APX: 抗坏血酸过氧化物酶; SCY: 伪枝藻素; PCD: 程序性细胞死亡

Figure 2 Strategies of cyanobacteria in response to ultraviolet radiation. APX: Ascorbate peroxidase; SCY: Scytonemin; PCD: Programmed cell death.

UVB 信号传导可能由钙离子介导。蓝藻中其他信号分子如 cAMP 也可诱导蓝藻的避光运动^[35]。

2.1.2 规避迁移及形成藻垫

蓝藻应对 UV 胁迫的第一道防线是通过垂直迁移或形成藻垫避开强 UV 辐射。在 UV 辐射下,海洋蓝藻(*Moorea producens*)会发生规避,向弱 UV 区域迁移^[36]。此外,研究表明,UVB 刺激蓝藻合成胞外聚合物(extracellular polymeric substances, EPS),使松散的蓝藻形成群体、大型菌落或藻垫,不仅有助于保持群体的水分,而且可通过沉降到 UV 辐射弱的区域或利用外层藻的遮蔽作用抵御强 UV^[37]。

2.1.3 提升抗氧化系统活性

蓝藻的抗氧化系统分为非酶和酶抗氧化剂两类,作为第二道防线避免 UV 引发的氧化损伤。非酶抗氧化剂包括类胡萝卜素、 α -生育酚(维

生素 E)、抗坏血酸(维生素 C)和还原型谷胱甘肽,它们能够直接熄灭 ROS,以保护蓝藻细胞免受氧化损伤^[38]。酶抗氧化剂包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶、谷胱甘肽过氧化物酶、抗坏血酸过氧化物酶、脱氢抗坏血酸还原酶、谷胱甘肽还原酶和单脱氢抗坏血酸还原酶^[38],催化消除蓝藻胞内 ROS,减轻其对胞内生物大分子产生的氧化损伤。此外,外源 EPS 可明显减少 UV 辐射下具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)胞内 ROS 和丙二醛的合成及 DNA 链的断裂,表明 EPS 在抵抗 UV 诱导的氧化中具有显著作用^[39]。

2.1.4 合成抗 UV 辐射物质

合成抗 UV 辐射物质是蓝藻抗 UV 胁迫的另一重要途径。MAA 和伪枝藻素(scytonemin, SCY)是蓝藻细胞主要的 UV 屏蔽和吸收物质。其中,

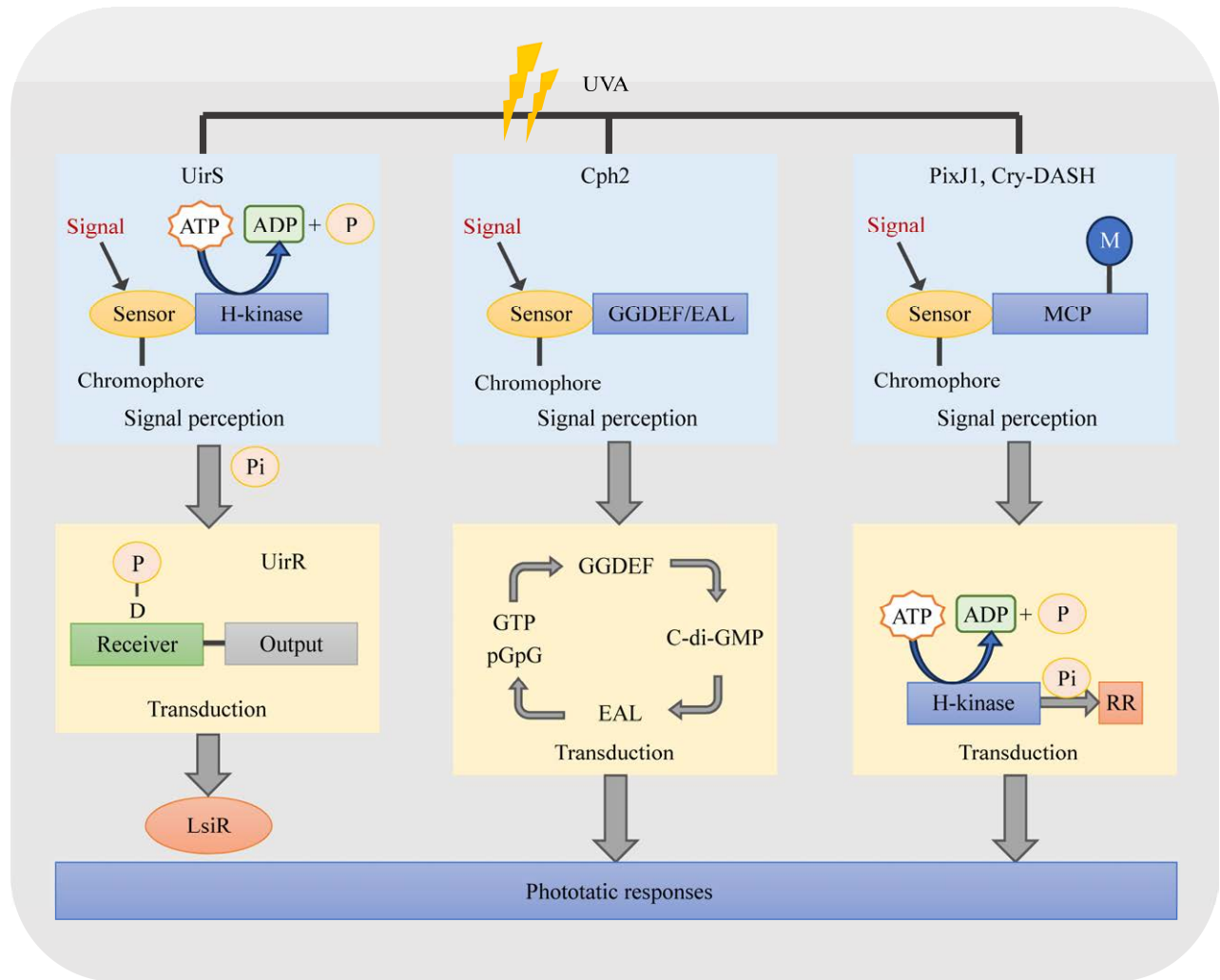


图3 蓝藻中紫外线介导的信号传导示意图^[19] 其中 GGDEF 和 EAL 为输出结构域, MCP 为甲基接受趋光蛋白信号结构域, RR 为反应调节器

Figure 3 Schematic diagram of ultraviolet-mediated signal transduction in cyanobacteria^[19]. GGDEF and EAL are output domains, MCP is the methyl-accepting chemotaxis protein signaling domain, and RR is the response regulator.

MAA 是小分子(<400 Da)、无色和水溶性化合物,由环己烯酮或环己烯醇胺色团与氨基酸或其亚胺醇的氮取代物结合而成,其吸收 UV 的波长范围为 309–362 nm,涵盖了太阳光到达地球的所有 UV 波段,且该物质具有很高的摩尔消光系数 [$\epsilon=28\ 100\text{--}50\ 000\ \text{L}/(\text{mol}\cdot\text{cm})$],可在高温、强 UV、高 pH 条件下及各种溶剂中稳定存在^[40]。MAA 不仅能吸收和散发 UV 辐射产生的热量,

而且具有抗氧化、抑制脂质过氧化和清除自由基等能力^[40]。SCY 仅由蓝藻合成,存在于蓝藻的 EPS 中,是吡咯亚基和酚亚基的二聚体,分子质量为 544 Da^[41]。蓝藻胞外 SCY 能够吸收所有波长的 UV,并能减少 90%的 UVA 辐射,还具有很强的抗氧化活性和缓慢的自由基清除活性^[41]。

2.1.5 促进修复和再合成及诱导细胞凋亡

当 UV 穿透蓝藻抗 UV 的前三道防线时,

蓝藻细胞启动第四道防线,即大分子物质的修复和细胞凋亡。蓝藻中存在多种 DNA 修复机制^[42],包括直接或切除修复、重组修复以及基于光解酶的光活化修复。光活化过程主要是 CPD 光解酶和 6-4PP 光解酶等利用 UV 的能量使 CPD 或 6-4PP 等二聚体解聚,从而清除这些二聚体^[43]。当细胞损伤不可修复时,蓝藻还会启动程序性细胞死亡(programmed cell death, PCD),即细胞凋亡,为剩下的细胞提供营养物,该进程由类似真核生物 Caspase (参与真核生物 PCD 的酶)的 Caspase-3 蛋白介导^[44-45]。此外,热休克蛋白(heat shock protein, HSP)可通过影响 DNA 修复机制或诱导细胞凋亡来增强蓝藻细胞对 UV 胁迫的抵抗力^[46]。

2.2 弱 UV 辐射调控蓝藻生长繁殖

关于 UV 辐射对蓝藻生长的影响,人们通常关注 UV 辐射对蓝藻的胁迫效应,UV 一直以来也被认为是限制蓝藻水华扩张的重要因子,但在 UV 剂量较低或处于波动状态时,UV 能够调节甚至促进蓝藻的生长,并且在局部地区,蓝藻已形成了适应 UV 辐射的稳定群落。

2.2.1 促进蓝藻生长

多项研究表明,低剂量 UV 辐射有利于蓝藻的生长。例如,拟球状念珠藻(*Nostoc sphaeroides*)在暴露于 0.08 W/m² 的 UVB 和 PAR 14 d 后,其生物量比仅暴露于 PAR 高出 30%,光合作用效率比仅暴露于 PAR 高出约 50%^[47]。Singh 等^[48]发现,低强度 UVB 可刺激坑形席藻(*Phormidium foveolarum*)和灰色念珠藻(*Nostoc muscorum*)降低 ROS 水平,缓解重金属毒性。此外,低剂量的 UVB 辐射还可迅速诱导蓝藻中类胡萝卜素和 MAA 的合成,并提高光系统 I (photosystem I, PSI)成分含量,以增强蓝藻光能吸收能力,从而抵消 UVB 带来的负面影响^[49]。当 UVC 强度较低时,蓝藻甚至可利用部分 UVC 作为额外能

源,增加其光合活性和固氮能力^[50]。Wang 等^[6]研究发现,低剂量 UV 刺激蓝藻合成藻胆蛋白和叶绿素 a,并促进 ATP 合成,ATP 可进一步合成 polyP,导致蓝藻“奢侈吸磷”。当环境适宜时,蓝藻利用过量吸收的磷繁殖。在富营养水体中,UV 促进蓝藻积累 polyP,然后利用细胞内积累的磷增殖,这一过程随着蓝藻在水面和下水的垂直迁移不断放大,并在富营养水体中形成“UV 胁迫-polyP 和 Pi 累积-胁迫解除-蓝藻快速生长”的自放大循环^[6](图 4),导致蓝藻水华暴发规模不断扩大。对全球范围内 573 个不同营养水平湖泊的研究发现,在长时间尺度上,UV 辐射强度与湖泊蓝藻水华暴发面积和频率周期呈现高度的相关性^[51]。由此可知,低剂量 UV 辐射可引发蓝藻产生应激反应、polyP 积累和“奢侈吸磷”,促进蓝藻生长。

2.2.2 调节蓝藻群落结构组成

在一些特定生境下,UV 的存在有利于蓝藻群落结构的稳定,有时甚至需要利用 UV 维持其正常生长。例如,法国西印度群岛红树林中树干和树枝上的固氮蓝藻垫群落在仅 PAR 照射时,藻垫中群落结构因缺氮迅速变得无序,乙炔还原活性显著下降,而暴露于 PAR+UVA+UVB 的蓝藻垫则保持稳定的群落结构和高水平乙炔还原活性^[52]。这是因为最耐受 UV 的普通念珠藻(*Nostoc commune* Vaucher)覆盖于蓝藻垫表面,同时厌氧微环境中非产异形胞蓝藻促进藻垫中固氮蓝藻的氮固定^[52]。澳大利亚悉尼托拉角潮间带红树林沉积物中蓝藻垫主要由丝状蓝藻河口鞘丝藻(*Lyngbya aestuarii*)和原型微鞘藻(*Microcoleus chthonoplastes*)组成,前者存在于蓝藻垫上部,生成大量 SCY,但几乎不生长,是抗 UV 胁迫的主力军,而后者在藻垫下部生长繁殖^[53]。同样,对加拿大高北极淡水生态系统中多种蓝藻垫研究结果表明,色素和蛋白分

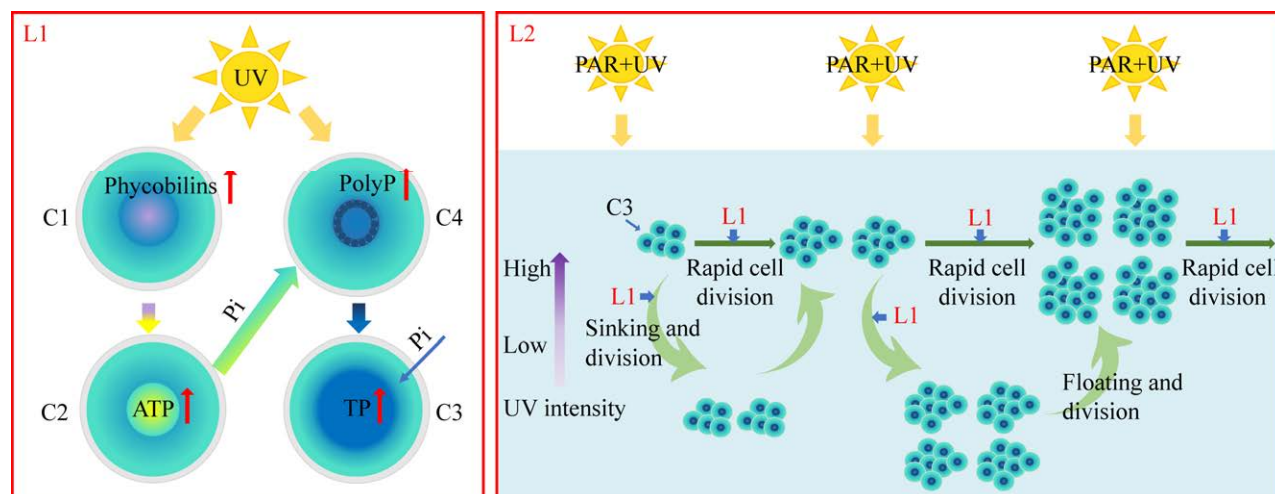


图4 富营养化水体中UV辐射下蓝藻与磷的自放大循环^[6] L1是UV辐射刺激蓝藻胞内藻胆蛋白上调(C1),促进ATP合成(C2),进而为胞内polyP合成(C4)提供磷(Pi)的过程. polyP在细胞内的积累导致细胞内Pi含量降低,从而诱导细胞过量吸收胞外磷(C3). L2为UV促进表面蓝藻积累polyP,增加细胞内磷含量,促进蓝藻在水面下繁殖的正反馈过程

Figure 4 The self-amplified feedback loop of cyanobacteria and phosphorus under UV radiation in eutrophic waters^[6]. L1 describes the process where UV radiation stimulates the upregulation of phycobiliproteins (C1) in cyanobacteria, promoting ATP synthesis (C2), which in turn provides Pi for the synthesis of intracellular polyP (C4). The accumulation of polyP within the cells leads to a decrease in intracellular Pi levels, thereby inducing excessive uptake of extracellular phosphorus by the cells (C3). L2 illustrates the positive feedback process where UV radiation enhances polyP accumulation of cyanobacteria at the surface of lake water, increases intracellular phosphorus content in cyanobacteria, and promotes the proliferation of cyanobacteria below the surface of lake water.

布呈现出光屏蔽和光捕获的高度空间特异性,藻垫表层含有MAA和SCY,能吸收大部分UV和蓝光辐射,抵御UV辐射,里层则含有大量的叶绿素a、藻胆蛋白和类胡萝卜素,实现对光辐射的最大利用^[54]。可见UV辐射对蓝藻群落结构组成和稳定性具有重要作用。

3 UV辐射下蓝藻的进化

UV通过多个途径影响蓝藻的生长,而蓝藻也形成多种相应的适应UV辐射的策略,表明UV在蓝藻漫长进化过程中发挥重要的作用。蓝藻的出现最早可追溯至太古宙时期,当时地表的UV强度可达 1.2 W/m^2 ^[55],因此,地球早期

蓝藻生长和其光合相关代谢功能必然受到强UV辐射的影响。根据地球早期UV辐射强度以及环境氧化程度的不同,可分为UVB和UVC导致蓝藻产氧、UVA与活性氧诱导蓝藻抗氧化,以及UV提升蓝藻多样性这3个阶段(图5)。

3.1 UVB和UVC导致蓝藻产氧

在地球太古宙早期,大陆面积积极小^[56],由于UV辐射在水中衰减率比在当时地球大气中衰减率大,蓝藻主要以水体中浮游和底栖藻垫的形式存在。

在这个时期,蓝藻受到的UV辐射主要为UVB和UVC,UVA介导的损伤可忽略。研究表明风引起的水体扰动必然会增加地球早期浮

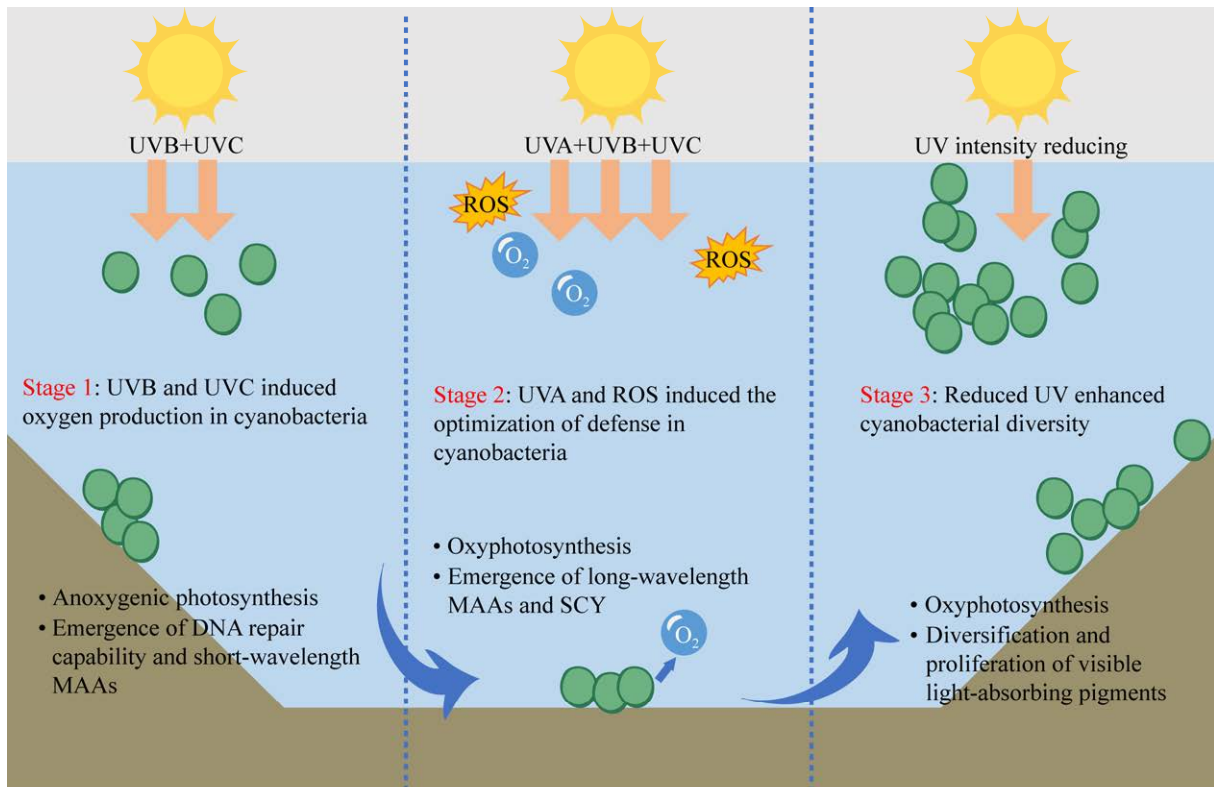


图 5 UV 辐射与蓝藻进化的关系

Figure 5 The relationship between UV radiation and the evolution of cyanobacteria.

游蓝藻 UV 暴露的几率，因此，在蓝藻多样性出现之前就已存在 DNA 修复机制^[57]，现今某些蓝藻的 DNA 修复能力明显强于其他微生物，可能就是地球早期浮游蓝藻遗传下来的特征^[58]。但是通过试验推测地球早期浮游蓝藻还不能抵抗当时高强度 UV 的胁迫，因此，当时海洋中可能存在吸收或屏蔽 UV 的有机物，或者浮游蓝藻存在于深层海洋中^[59]。由于海洋沉积物中 Fe(III)化合物的 UV 吸收系数很高，使在浅水区沉积物上生长的底栖蓝藻能避免 UV 辐照^[60]，从而得以生存下来。除了 DNA 修复和规避 UV 辐射以外，早期蓝藻还利用自身合成的 UV 吸收或屏蔽物质(芳香族氨基酸和卟啉等)抵抗 UV 辐射，并在当时的 UV 强度下进化出了光合系统。根据序列比对，Mulkidjanian 等^[61]推测

早期蓝藻抗 UV 主要是通过一种含有祖先卟啉的大型膜蛋白来接收 UV 光子，并将其转移到附近的色素上；某些色素突变导致该蛋白获得氧化还原辅因子，从而其功能从纯粹的抗 UV 转变为光合作用中的电子传递。与此同时，蓝藻中合成芳香族氨基酸的莽草酸途径中间体进化为吸收短波 UV 的 MAA (以下简称“短波 MAA”)，以应对 UVB 辐射^[62]。

蓝藻是唯一进行产氧光合作用的原核生物^[63]，存在 PSI 和 PSII 这 2 个光系统，其中 PSII 包含水分解复合体，以水作为还原剂^[64]，而进行非产氧光合作用的生物则缺乏该复合体，只有一个光合系统，以氢气、硫化氢、亚铁离子和亚硝酸盐等为电子供体^[65]。Mulkidjanian 等^[61]比较了细菌中光合作用相关基因后认为，光合

作用最有可能起源于蓝藻的直接祖先原蓝藻,这是一种厌氧的光养生物,可能以氢气为还原剂,从早期 UV 保护膜蛋白的突变中获得了其光合能力。太古宙中期,锰原子被波长小于 240 nm 的 UV 激发,之后被蓝藻 PSII 捕获,形成水分解复合体,开始进行产氧光合作用,产生氧气,标志着真正的蓝藻出现^[66]。

3.2 UVA 与活性氧诱导蓝藻优化防御策略

在太古宙中期,地球存在产氧光合作用生物的生存区域^[67],UV、氧气和其他细胞代谢物在各生态系统内进行着一系列产 ROS 的光化学反应,加上此时 UVA 辐射强,蓝藻受到强 UV 暴露和 ROS 增多的双重胁迫^[68]。由于任何浮游蓝藻的光合和固氮系统都无法完全适应这种胁迫,其生长受到了强烈抑制。为了躲避 UVA 辐射,蓝藻可能会迁徙到更深的水体。此时的蓝藻在低光照的“UV 避难所”中可能经历了长期“蛰伏”,以优化其 UV 防御机制^[69]。期间,蓝藻进化出多种吸收 UV 的化合物,如 SCY 和吸收长波 UV 的 MAA (以下简称“长波 MAA”)^[70]。SCY 来源于色氨酸^[71],而长波 MAA 则是由短波 MAA 加以氨基酸基团修饰而来^[72],二者均提高了太古宙中期蓝藻对 UVA 和 ROS 的耐受能力。

3.3 低强度 UV 辐射提升蓝藻多样性

元古宙末期,蓝藻的产氧光合作用为地球大气层提供了大量氧气,同时多细胞真核生物在海洋中大暴发,随着大气和海洋氧气数量的增加,大气平流层中形成了臭氧层,到达地球表面的 UVB 和 UVC 强度逐渐下降,其中短波辐射减弱的速率远大于长波辐射^[73]。由于上个阶段进化获得的生存适应性及 UV 强度大大减弱,蓝藻能够在以前几乎无法生存的地方扎根,如岩石和土壤表面等,同时蓝藻的种类变得多样化,并在所有环境中具有更高的生长速率和

生产力^[72-73]。

大气层中 UVC 强度的降低改变生物界代谢和生物体色素组成,导致蓝藻和藻类叶绿体中 PAR 吸收色素在种类和数量上逐渐增加。在光合体内部,初级光子接收器的功能可能由蓝藻光收集天线蛋白的芳香族氨基酸残基(吸收 UV)转向由叶绿素(吸收 PAR 和近红外线)承担。现今的类胡萝卜素和藻胆蛋白色素(吸收未被叶绿素吸收的 PAR)很可能在这一地质时期形成并变得普遍^[74]。因此,蓝藻产氧过程降低了地球地表的 UV 强度,反过来提升了蓝藻及其光合物质的多样性。

4 影响蓝藻抗 UV 辐射的环境因素

在蓝藻适应 UV 胁迫和 UV 影响蓝藻进化的过程中,蓝藻的调节和代谢还受到各种环境因素的影响,其中对蓝藻适应 UV 能力影响较显著的是营养水平、温度及其他生物等因素。

4.1 氮磷浓度影响蓝藻抗 UV 辐射

氮是蓝藻生长重要的营养元素,其水体中浓度高低会影响蓝藻抗 UV 胁迫的能力。UV 与氮限制对大洋桥石藻(*Gephyrocapsa oceanica*)的协同抑制效应比单独 UV 或氮限制分别高出 58%和 22%^[75],这是由于硝酸盐供给不足会限制蓝藻 UV 吸收化合物和 PSII 重要修复蛋白的合成,且会减少颗粒无机碳配额,降低涉及 HCO₃⁻转运、Ca²⁺/H⁺交换和 ATP 酶的钙化相关离子转运蛋白活性^[76]。然而,过量硝酸盐也会抑制蓝藻生长,铵离子的存在同样会使蓝藻失去有氧固氮活性^[76]。由于高氮处理下高等植物净光合作用的下降是由羧化效率、RuBisCo 数量和活性的降低引起^[77],因此推测在高硝态氮和氨氮条件下蓝藻生长受限可能也存在类似的机制。

蓝藻在适应 UV 辐射时会消耗能量,而磷是蓝藻代谢所需 ATP 的底物,在蓝藻抵抗 UV 胁迫中发挥重要作用。Ren 等^[78]研究发现在高浓度溶解性无机磷环境中,UV 对蓝藻光合活性的抑制较弱;高磷条件下蓝藻可生成较多 ATP,保证其能量供应,有助于 PSII 的电子传递,并增加 UV 胁迫下类胡萝卜素和藻蓝蛋白的数量以及 SOD 活性,提高蓝藻适应 UV 的能力^[79]。此外,高磷条件下,蓝藻一方面会提高核苷酸含量,以促进 DNA 修复,另一方面会促进胞内累积 polyP,有利于其在弱光和低氧化还原环境中生存^[6]。磷水平和 UV 对蓝藻生长的影响也可能是间接造成的,例如在贫磷淡水系统中,细菌抗 UV 能力更弱,竞争性较差,间接提高蓝藻繁殖能力^[80]。UVB 还可以通过光解有机物质,增加水体中浮游植物可利用性磷的含量,促进蓝藻生长^[80]。

磷营养盐水平影响蓝藻抗 UV 的能力因蓝藻种类和生境的差异而有所不同。Mohlin 等^[81]发现,UV 辐射和磷限制对泡沫节球藻(*Nodularia spumigena*)生长速率的影响不存在交互作用,在磷限制处理下观察到藻团体积较大;Zhu 等^[82]对海洋固氮蓝藻 *Trichodesmium* IMS 101 的研究发现,在磷充足条件下 UV 胁迫效应更大,可能是由于在寡营养海洋中大部分固氮藻在长期缺磷状态下形成了丝状结构,而富磷状态下丝状结构解体,蓝藻难以有效屏蔽 UV,导致抗性下降。Carrillo 等^[83]观察到富磷与 UV 辐射共同作用降低了海洋浮游植物生物量,推测是因为磷脉冲诱导的过量电子流加重了光损伤^[83]。此外,富磷造成的 UV 胁迫加重也可能归因于过量磷酸根造成的离子平衡破坏及磷代谢的紊乱(如破坏蛋白质磷酸化)^[84]。因此,适宜的氮磷浓度有利于蓝藻适应 UV 环境,而过低或过高的氮磷浓度可能会加剧 UV 对蓝藻的胁迫。

4.2 升温促进蓝藻抗 UV 辐射

随着全球气候变暖,温度升高对湖泊和海洋生态系统中藻华或赤潮暴发的影响不容小觑,温度和 UV 辐射的交互作用对蓝藻生长的影响也逐渐受到关注。对麦克默多冰架的垫状蓝藻的研究结果表明,UV 对蓝藻生长的抑制随温度升高而减弱,推测其原因可能是高温增加了蓝藻温度依赖性修复率^[85]。DNA 修复的途径之一是通过光解酶进行光活化,该酶在 UV 下发挥作用,同时其合成和活性也依赖于温度,因此,温度升高可提高蓝藻光解酶的活性,增强 DNA 修复能力^[86]。Giordanino 等^[87]在长孢藻和念珠藻中也观察到了类似现象,这是由于 UV 会破坏这 2 种藻的丝状结构,而温度升高有利于藻丝的形成和增加,抵消 UV 的不利影响。由此推测升温有利于蓝藻耐 UV 辐射。

4.3 共存生物协助蓝藻抗 UV 辐射

与蓝藻处于同一环境的其他生物可以通过形成共生体、生物群落、生物结皮或生物矿化等方式提升蓝藻适应 UV 能力。例如,海鞘是一种滤食性被囊动物,栖息于 UV 较强的海洋表层,常与蓝藻门原绿藻属(*Prochloron*)的蓝藻共生^[88]。蓝藻合成 UV 吸收化合物 MAA,以减少 UV 损伤;海鞘将自身含氮代谢产物供给蓝藻,为其提供氮源,有利于 MAA 的合成^[88]。在陆地生境中,地衣产生的次级代谢产物如酚类、萜酮和莽草酸衍生物等可以吸收 UV 并转化为荧光或热,形成蓝藻抗 UV 胁迫的第一道防线^[89]。与蓝藻处于同一聚集体的其他生物还可以通过生物矿化形成铁硅生物矿物质,为蓝藻提供有效的抗 UV 屏障^[90]。

5 结论与展望

5.1 结论

本文综述了蓝藻在 UV 辐射下的适应与进

化机理,探讨了 UV 对蓝藻的复杂影响。为适应 UV 辐射,蓝藻产生了相应的信号传导系统,并形成抗 UV 胁迫的四道防线:规避迁移与形成藻垫、形成抗氧化系统、合成 UV 屏蔽与吸收物质、修复与再合成和细胞凋亡。低剂量 UV 辐射不仅可促进蓝藻合成保护性物质和光合系统组分,从而提高蓝藻的生物活性,并且部分生境中蓝藻可形成特定的群落结构形态,适应 UV 辐射。纵观蓝藻的进化历程,UV 辐射下蓝藻孕育出光合系统和抗 UV 能力,并产生大量氧气,降低了地表 UV 辐射强度,导致蓝藻多样性增加。适宜的氮磷浓度、温度升高以及同生境中某些共存生物的相互作用均有利于蓝藻在 UV 辐射下生存。这些发现为理解 UV 辐射对蓝藻的双重作用机制提供了新视角,并为蓝藻水华和赤潮的控制提供重要的启示。

5.2 展望

目前,研究者们从多方面探索蓝藻抗 UV 胁迫的机理,但 UVB 暴露下蓝藻信号传导通路以及 EPS 屏蔽和吸收 UV 的具体机制仍不明确,仍需进一步探索。EPS 作为多种化合物的聚集体,不仅可以在物理上增加 UV 辐射吸收的有效距离,而且能有效消除 UV 暴露下产生的 ROS^[15]。因此,除了已商业化的 MAA 等色素外,蓝藻 EPS 的抗 UV 特性也具有很高的应用价值,研究 EPS 及其与其他分子联合抗 UV 的机制,将为多成分藻源抗 UV 产品的开发提供技术支撑。

除了应对多种胁迫的通用策略外,蓝藻形成了多种应对 UV 胁迫的特异性策略,如 UV 信号传导引起的负趋光行为,以及合成屏蔽和吸收 UV 的化合物等;相较于其他环境因子,低剂量 UV 能调控和促进蓝藻的生长。因此,更多关注蓝藻抗 UV 与抗其他环境因子的差异性以及 UV 对蓝藻影响的复杂性,将增强我们

对蓝藻极强适应能力的认识,有助于阐明藻华与赤潮暴发的机理,加快从蓝藻中提取抗 UV 组分的应用。此外,在蓝藻漫长的进化历程中,其光合作用和抗 UV 胁迫能力的出现离不开 UV 的作用,而蓝藻的生长又反过来促成臭氧层形成并削弱地表 UV 辐射强度,这样的交互作用可能对地球多种生物进化都有重要影响,为生物进化研究提供了独特视角。

无论是 UV 对蓝藻的胁迫,还是蓝藻对 UV 的适应,磷的供给和代谢都是特别重要的影响因素,不仅涉及 ATP 合成、PSII 电子传递、DNA 修复和 polyP 积累等多个重要的基础代谢和抗胁迫途径,而且会影响蓝藻群落的形态。UV 和磷供给对上述许多磷代谢过程均有影响,因此 UV 对磷代谢的作用,以及 UV 与磷供给对蓝藻生长的综合影响复杂多变,胞内和胞外 polyP 协助蓝藻抗 UV 胁迫的作用也不容忽视。UV 胁迫下蓝藻生成的胞内 polyP 可以作为磷库,直接为其生长提供原料和能量;而在高温胁迫下,蓝藻胞内 polyP 可能结合 HSP,参与蛋白质在应激下的折叠,防止蛋白质损伤,或者直接与生物大分子结合以保持其活性^[9],UV 胁迫下也可能存在类似机制,但这些作用还有待深入研究。蓝藻胞外 polyP 在 UV 胁迫下可能作为黏性分子和信号分子,促进蓝藻聚集为藻垫或藻华颗粒,并利用其亲水性提高藻垫的持水性^[9]。可见,polyP 与蓝藻抗 UV 的关系是未来研究重点。此外,UV 胁迫促进蓝藻 polyP 合成可应用于 polyP 药物、肥料和饲料的开发,具有广阔的应用前景。

深入挖掘 UV 暴露下蓝藻的生理、生化和生态学特征及响应机理,可以更好地阐明全球气候变化和环境污染对我们生存环境可能的影响,深入探究 UV 对蓝藻的生态学功能,有助于推进蓝藻资源的可持续利用。

REFERENCES

- [1] DIFFEY BL. Sources and measurement of ultraviolet radiation[J]. *Methods*, 2002, 28(1): 4-13.
- [2] QUESADA A, VINCENT W. Strategies of adaptation by Antarctic cyanobacteria to ultraviolet radiation[J]. *European Journal of Phycology*, 1997, 32(4): 335-342.
- [3] EHLING-SCHULZ M, SCHERER S. UV protection in cyanobacteria[J]. *European Journal of Phycology*, 1999, 34(4): 329-338.
- [4] PATHAK J, RAJNEESH, AHMED H, SINGH DK, SINGH PR, KUMAR D, KANNAUJIYA VK, SINGH SP, SINHA RP. Oxidative stress and antioxidant defense in plants exposed to ultraviolet radiation[M]// HASANUZZAMAN M, FOTOPOULOS V, NAHAR K, FUJITA M. *Reactive Oxygen, Nitrogen and Sulfur Species in Plants*. 1. Hoboken, State of New Jersey, USA: Wiley Blackwell, 2019: 371-420.
- [5] MCKENZIE RL, AUCAMP PJ, BA IS AF, BJÖRN LO, ILYAS M, MADRONICH S. Ozone depletion and climate change: impacts on UV radiation[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2011, 10(2): 182-198.
- [6] WANG M, ZHAN Y, CHEN C, CHEN M, ZHU J, JIANG X, YANG Y, LV X, YIN P, ZHANG W, YANG L. Amplified cyanobacterial bloom is derived by polyphosphate accumulation triggered by ultraviolet light[J]. *Water Research*, 2022, 222: 118837.
- [7] YADAV P, SINGH RP, RANA S, JOSHI D, KUMAR D, BHARDWAJ N, GUPTA RK, KUMAR A. Mechanisms of stress tolerance in cyanobacteria under extreme conditions[J]. *Stresses*, 2022, 2(4): 531-549.
- [8] PLANAVSKY N, ASael D, HOFMANN A, REINHARD C, LALONDE S, KNUDSEN A, WANG, OSSA F, PECOITS E, SMITH A, BEUKES N, BEKKER A, JOHNSON T, KONHAUSER K, LYONS T, ROUXEL O. Evidence for oxygenic photosynthesis half a billion years before the Great Oxidation Event[J]. *Nature Geoscience*, 2014, 7: 283-286.
- [9] WHITTON BA, POTTS M. The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space (reviewed by T. Bailey Watts)[J]. *Diversity and Distributions*, 2001, 7(4): 203-204.
- [10] SOMMARUGA R, CHEN Y, LIU Z. Multiple strategies of bloom-forming *Microcystis* to minimize damage by solar ultraviolet radiation in surface waters[J]. *Microbial Ecology*, 2009, 57(4): 667-674.
- [11] WHITTON B, POTTS M. The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space[M]. Dordrecht, South Holland, Holland: Springer Dordrecht, 2002: 11.
- [12] CHO YH. Effect of UV on algae removal in ozone oxidation process[J]. *Journal of Korean Society of Water Science and Technology*, 2019, 27(6): 107-113.
- [13] JOHNSON TJ, GIBBONS JL, GU L, ZHOU R, GIBBONS WR. Molecular genetic improvements of cyanobacteria to enhance the industrial potential of the microbe: a review[J]. *Biotechnology Progress*, 2016, 32(6): 1357-1371.
- [14] SINGH A, CÍZKOVÁ M, BISOVÁ K, VÍTOVÁ M. Exploring mycosporine-like amino acids (MAA) as safe and natural protective agents against UV-induced skin damage[J]. *Antioxidants*, 2021, 10(5): 683.
- [15] RASTOGI RP, SINHA RP, MOH SH, LEE TK, KOTTUPARAMBIL S, KIM YJ, RHEE JS, CHOI EM, BROWN MT, HÄDER DP, HAN T. Ultraviolet radiation and cyanobacteria[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2014, 141: 154-169.
- [16] GAO Y, XIONG W, LI X, GAO CF, ZHANG Y, LI H, WU Q. Identification of the proteomic changes in *Synechocystis* sp. PCC 6803 following prolonged UV-B irradiation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(4): 1141-1154.
- [17] RASTOGI RP, SINGH SP, HÄDER DP, SINHA RP. Ultraviolet-B-induced DNA damage and photorepair in the cyanobacterium *Anabaena variabilis* PCC 7937[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 74: 280-288.
- [18] ZEESHAN M, PRASAD SM. Differential response of growth, photosynthesis, antioxidant enzymes and lipid peroxidation to UV-B radiation in three cyanobacteria[J]. *South African Journal of Botany*, 2009, 75(3): 466-474.
- [19] MOON YJ, KIM SI, CHUNG YH. Sensing and responding to UV-A in cyanobacteria[J]. *International Journal Molecular Sciences*, 2012, 13(12): 16303-16332.
- [20] CAMPBELL D, ERIKSSON MJ, ÖQUIST G, GUSTAFSSON P, CLARKE AK. The cyanobacterium *Synechococcus* resists UV-B by exchanging photosystem II reaction-center D1 proteins[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(1): 364-369.
- [21] BHANDARI R, SHARMA PK. High-light-induced changes on photosynthesis, pigments, sugars, lipids and

- antioxidant enzymes in freshwater (*Nostoc spongiaeforme*) and marine (*Phormidium corium*) cyanobacteria[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2006, 82(3): 702-710.
- [22] NOYMA NP, SILVA TP, CHIARINI-GARCIA H, AMADO AM, ROLAND F, MELO RCN. Potential effects of UV radiation on photosynthetic structures of the bloom-forming cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* CYRF-01[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 1202.
- [23] GUPTA R, BHADAURIYA P, CHAUHAN VS, BISEN PS. Impact of UV-B radiation on thylakoid membrane and fatty acid profile of *Spirulina platensis*[J]. *Current Microbiology*, 2008, 56(2): 156-161.
- [24] SUN Y, CHEN Y, WEI J, ZHANG X, ZHANG L, YANG Z, HUANG Y. Ultraviolet-B radiation stress alters the competitive outcome of algae: based on analyzing population dynamics and photosynthesis[J]. *Chemosphere*, 2021, 272: 129645.
- [25] FUJITA Y, UESAKA K. Chapter 3: nitrogen fixation in cyanobacteria[M]//KAGEYAMA H, WADITEE-SIRISATTHA R. *Cyanobacterial Physiology*. Salt Lake City, State of Utah, USA: Academic Press, 2022: 29-45.
- [26] TYAGI R, SRINIVAS G, VYAS D, KUMAR A, KUMAR HD. Differential effect of ultraviolet-B radiation on certain metabolic processes in a chromatically adapting *Nostoc*[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1992, 55(3): 401-407.
- [27] MARTIN KA. Kinetics of enhanced phosphorus removal in the activated sludge process[D]. Cape Town: University of Cape Town, 1975.
- [28] SANZ-LUQUE E, BHAYA D, GROSSMAN AR. Polyphosphate: a multifunctional metabolite in cyanobacteria and algae[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 557161.
- [29] SEREDA JM, VANDERGUCHT DM, HUDSON JJ. Disruption of planktonic phosphorus cycling by ultraviolet radiation[J]. *Hydrobiologia*, 2011, 665: 205-217.
- [30] SHELLY K, HERAUD P, BEARDALL J. Interactive effects of par and UV-B radiation on PSII electron transport in the marine alga *Dunaliella tertiolecta* (*Chlorophyceae*)[J]. *Journal of Phycology*, 2003, 39(3): 509-512.
- [31] NG WO, GROSSMAN AR, BHAYA D. Multiple light inputs control phototaxis in *Synechocystis* sp. strain PCC6803[J]. *Journal of Bacteriology*, 2003, 185(5): 1599-1607.
- [32] HIROSE Y, NARIKAWA R, KATAYAMA M, IKEUCHI M. Cyanobacteriochrome CcaS regulates phycoerythrin accumulation in *Nostoc punctiforme*, a group II chromatic adapter[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(19): 8854-8859.
- [33] MOON YJ, LEE EM, PARK YM, PARK YS, CHUNG WI, CHUNG YH. The role of cyanopterin in UV/blue light signal transduction of cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 phototaxis[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(6): 969-980.
- [34] CONDE FR, CHURIO MS, PREVITALI CM. The photoprotector mechanism of mycosporine-like amino acids. Excited-state properties and photostability of porphyrin-334 in aqueous solution[J]. *Journal Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2000, 56(2/3): 139-144.
- [35] SINGH SP, HÄDER DP, SINHA RP. Cyanobacteria and ultraviolet radiation (UVR) stress: mitigation strategies[J]. *Ageing Research Reviews*, 2010, 9(2): 79-90.
- [36] DZEHA T, NYIRO C, KARDASOPOULOS D, MBURU D, MWAFADA J, HALL MJ, BURGESS JG. UV resistance of bacteria from the Kenyan Marine cyanobacterium *Moorea producens*[J]. *Microbiology Open*, 2019, 8(4): e00697.
- [37] VAARA T. The outermost surface structures in chroococcacean cyanobacteria[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 1982, 28(8): 929-941.
- [38] HE YY, HÄDER DP. Reactive oxygen species and UV-B: effect on cyanobacteria[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2002, 1(10): 729-736.
- [39] CHEN LZ, WANG GH, HONG S, LIU A, LI C, LIU YD. UV-B-induced oxidative damage and protective role of exopolysaccharides in desert cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2009, 51(2): 194-200.
- [40] KAGEYAMA H, WADITEE-SIRISATTHA R. Antioxidative, anti-inflammatory, and anti-aging properties of mycosporine-like amino acids: molecular and cellular mechanisms in the protection of skin-aging[J]. *Marine Drugs*, 2019, 17(4): 222.
- [41] GAO X, JING X, LIU X, LINDBLAD P. Biotechnological production of the sunscreen pigment scytonemin in cyanobacteria: progress and strategy[J]. *Marine Drugs*, 2021, 19(3): 129.
- [42] SINHA RP, HÄDER DP. UV-induced DNA damage

- and repair: a review[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2002, 1(4): 225-236.
- [43] SINGH VK, JHA S, RANA P, MISHRA S, KUMARI N, SINGH SC, ANAND S, UPADHYE V, SINHA RP. Resilience and mitigation strategies of cyanobacteria under ultraviolet radiation stress[J]. *International Journal Molecular Sciences*, 2023, 24(15): 12381.
- [44] FRANKLIN DJ, BRUSSAARD CPD, BERGES JA. What is the role and nature of programmed cell death in phytoplankton ecology[J]. *European Journal of Phycology*, 2006, 41(1): 1-14.
- [45] ZHAO Y, TANG X, QU F, LV M, LIU Q, LI J, LI L, ZHANG B, ZHAO Y. ROS-mediated programmed cell death (PCD) of *Thalassiosira pseudonana* under the stress of BDE-47[J]. *Environmental Pollution*, 2020, 262: 114342.
- [46] TÖRÖK Z, GOLOUBINOFF P, HORVÁTH I, TSVETKOVA NM, GLATZ A, BALOGH G, VARVASOVSZKI V, LOS DA, VIERLING E, CROWE JH. *Synechocystis* HSP17 is an amphitropic protein that stabilizes heat-stressed membranes and binds denatured proteins for subsequent chaperone-mediated refolding[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(6): 3098-3103.
- [47] CHEN Z, JIANG HB, GAO K, QIU BS. Acclimation to low ultraviolet-B radiation increases photosystem I abundance and cyclic electron transfer with enhanced photosynthesis and growth in the cyanobacterium *Nostoc sphaeroides*[J]. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(1): 183-197.
- [48] SINGH VP, SRIVASTAVA PK, PRASAD SM. Differential effects of UV-B radiation fluence rates on growth, photosynthesis, and phosphate metabolism in two cyanobacteria under copper toxicity[J]. *Toxicological & Environmental Chemistry*, 2012, 94(8): 1511-1535.
- [49] JIANG H, QIU B. Inhibition of photosynthesis by UV-B exposure and its repair in the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2011, 23: 691-696.
- [50] PHUKAN T, RAI AN, SYIEM MB. Unstandardized UV-C dose used for killing harmful cyanobacteria may instead initiate accelerated growth in the target organisms[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 181: 274-283.
- [51] WANG M, BIAN W, QI X, HE D, LU H, YANG L. Cycles of solar ultraviolet radiation favor periodic expansions of cyanobacterial blooms in global lakes[J]. *Water Research*, 2024, 255: 121471.
- [52] SHERIDAN RP. Role of ultraviolet radiation in maintaining the three-dimensional structure of a cyanobacterial mat community and facilitating nitrogen fixation[J]. *Journal of Phycology*, 2001, 37(5): 731-737.
- [53] ULF K, JOSEF M, FERRAN GP. Seasonality in UV-absorbing compounds of cyanobacterial mat communities from an intertidal mangrove flat[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1998, 16(1): 37-44.
- [54] QUESADA A, VINCENT WF, LEAN DRS. Community and pigment structure of Arctic cyanobacterial assemblages: the occurrence and distribution of UV-absorbing compounds[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 1999, 28(4): 315-323.
- [55] CNOSSEN I, SANZ-FORCADA J, FAVATA F, WITASSE O, ZEGERS T, ARNOLD NF. Habitat of early life: solar X-ray and UV radiation at earth's surface 4–3.5 billion years ago[J]. *Journal of Geophysical Research: Planets*, 2007, 112(E2): E02008.
- [56] LOWE D. Early environments: constraints and opportunities for early evolution[J]. *Early life on Earth*, 1994: 25-35.
- [57] HADER DP. *General Photobiology*[M]. Alpharetta, State of Atlanta, USA: Elsevier, 2013: 22.
- [58] van BAALEN C. Mutants of blue-green algae[M]//SAN PIETRO A. *Methods in Enzymology*. Alpharetta, State of Atlanta, USA: Elsevier, 1980: 38-47.
- [59] PIERSON BK, MITCHELL HK, RUFF-ROBERTS AL. *Chloroflexus aurantiacus* and ultraviolet radiation: implications for archean shallow-water stromatolites[J]. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 1993, 23: 243-260.
- [60] SCHOPF JW, KLEIN C. *The Proterozoic biosphere: a multidisciplinary study*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1992: 5.
- [61] MULKIDJANIAN AY, GALPERIN MY. A time to scatter genes and a time to gather them: evolution of photosynthesis genes in bacteria[M]//JACQUOT JP. *Advances in Botanical Research*. Salt Lake City, State of Utah, USA: Academic Press, 2013: 1-35.
- [62] CASTENHOLZ RW, GARCIA-PICHEL F. Cyanobacterial responses to UV radiation[M]//WHITTON BA. *Ecology of cyanobacteria II: their diversity in space and time*. Dordrecht, South Holland, Holland: Springer Dordrecht, 2012: 481-499.

- [63] BEKKER A, HOLLAND H, WANG PL, RUMBLE III D, STEIN H, HANNAH J, COETZEE L, BEUKES N. Dating the rise of atmospheric oxygen[J]. *Nature*, 2004, 427(6970): 117-120.
- [64] ALLEN JF, MARTIN W. Out of thin air[J]. *Nature*, 2007, 445(7128): 610-612.
- [65] KIANG NY, SIEFERT J, GOVINDJEE, BLANKENSHIP RE. Spectral signatures of photosynthesis. I. review of earth organisms[J]. *Astrobiology*, 2007, 7(1): 222-251.
- [66] JOHNSON JE, WEBB SM, THOMAS K, ONO S, KIRSCHVINK JL, FISCHER WW. Manganese-oxidizing photosynthesis before the rise of cyanobacteria[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(28): 11238-11243.
- [67] RAO MV, PALIYATH G, ORMROD D. Differential response of photosynthetic pigments, RuBisCo activity and RuBisCo protein of *Arabidopsis thaliana* exposed to UVB and ozone[J]. *Photochemistry and photobiology*, 1995, 62(4): 727-735.
- [68] BENOUEFELLA F, LAPLANCHE A, BOISDON V, BOURBIGOT M. Elimination of *Microcystis* cyanobacteria (blue-green algae) by an ozoflotation process: a pilot plant study[J]. *Water Science and Technology*, 1994, 30(8): 245.
- [69] KASTING JF, HOLLAND HD, PINTO JP. Oxidant abundances in rainwater and the evolution of atmospheric oxygen[J]. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 1985, 90(D6): 10497-10510.
- [70] BALSUS EP, CASE RJ, WALSH CT. The biosynthesis of cyanobacterial sunscreen scytonemin in intertidal microbial mat communities[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 77(2): 322-332.
- [71] GARCIA-PICHEL F, BEBOUT BM. Penetration of ultraviolet radiation into shallow water sediments: high exposure for photosynthetic communities[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 131: 257-262.
- [72] GARCIA-PICHEL F. Solar ultraviolet and the evolutionary history of cyanobacteria[J]. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 1998, 28(3): 321-347.
- [73] MICHAELIAN K, SIMEONOV A. Fundamental molecules of life are pigments which arose and co-evolved as a response to the thermodynamic imperative of dissipating the prevailing solar spectrum[J]. *Biogeosciences*, 2015, 12(16): 4913-4937.
- [74] van MEETEREN U, ALINIAEIFARD S. Stomata and postharvest physiology[M]/PAREEK S. Postharvest ripening physiology of crops. Boca Raton, State of Florida, USA: CRC Press, 2016: 157-216.
- [75] JIANG X, ZHANG Y, HUTCHINS DA, GAO K. Nitrogen-limitation exacerbates the impact of ultraviolet radiation on the coccolithophore *Gephyrocapsa oceanica*[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2022, 226: 112368.
- [76] e RAMOS JB, SCHULZ KG, FEBIRI S, RIEBESELL U. Photoacclimation to abrupt changes in light intensity by *Phaeodactylum tricorutum* and *Emiliania huxleyi*: the role of calcification[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 452: 11-26.
- [77] MANTER DK, KAVANAGH KL, ROSE CL. Growth response of Douglas-fir seedlings to nitrogen fertilization: importance of RuBisCo activation state and respiration rates[J]. *Tree Physiology*, 2005, 25(8): 1015-1021.
- [78] REN L, WANG P, WANG C, PAERL HW, WANG H. Effects of phosphorus availability and phosphorus utilization behavior of *Microcystis aeruginosa* on its adaptation capability to ultraviolet radiation[J]. *Environmental Pollution*, 2020, 256: 113441.
- [79] ZHANG Y, JIANG HB, QIU BS. Effects of UVB radiation on competition between the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and the Chlorophyceae *Chlamydomonas microspiraera*[J]. *Journal of Phycology*, 2013, 49(2): 318-328.
- [80] XENOPOULOS MA, BIRD DF. Effect of acute exposure to hydrogen peroxide on the production of phytoplankton and bacterioplankton in a mesohumic lake[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1997, 66(4): 471-478.
- [81] MOHLIN M, WULFF A. Interaction effects of ambient UV radiation and nutrient limitation on the toxic cyanobacterium *Nodularia spumigena*[J]. *Microbiology Ecology*, 2009, 57(4): 675-686.
- [82] ZHU Z, FU F, QU P, MAK EWK, JIANG H, ZHANG R, ZHU Z, GAO K, HUTCHINS DA. Interactions between ultraviolet radiation exposure and phosphorus limitation in the marine nitrogen-fixing cyanobacteria *Trichodesmium* and *Crocospiraera*[J]. *Limnology and Oceanography*, 2020, 65(2): 363-376.
- [83] CARRILLO P, MEDINA-SÁNCHEZ JM, HERRERA G, DURÁN C, SEGOVIA M, CORTÉS D, SALLES S, KORBEE N, L. FIGUEROA F, MERCADO JM. Interactive effect of UVR and phosphorus on the coastal phytoplankton community of the western mediterranean sea: unravelling eco-physiological

- mechanisms[J]. Public Library of Science ONE, 2015, 10(11): e0142987.
- [84] 臧成凤, 樊卫国, 潘学军. 供磷水平对铁核桃实生苗生长、形态特征及叶片营养元素含量的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(2): 319-330.
ZANG CF, FAN WG, PAN XJ. Effect of phosphorus levels on growth, morphological characteristics and leaf element contents of *Juglans sigillata* dode seedlings[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(2): 319-330 (in Chinese).
- [85] ROOS JC, VINCENT WF. Temperature dependence of UV radiation effects on Antarctic cyanobacteria[J]. Journal of Phycology, 1998, 34(1): 118-125.
- [86] BUMA AGJ, BOELEN P, JEFFREY WH, WEBB AR, NEALE PJ, KIEBER DJ, WETZEL RG, BLUMTHALER M, HARGREAVES BR, ZEPP RG, OSBURN CL, MORRIS DP, DIAMOND SA, PEAKE BM, SCULLY NM, BUMA AGJ, BOELEN P, JEFFREY WH, VILLAFANE VE, SUNDBACK K. UVR-induced DNA damage in aquatic organisms[M]// HELBLING EW, ZAGARESE H, HELBLING EW, ZAGARESE H, HADER DP, JORI G. UV Effects in Aquatic Organisms and Ecosystems. Cambridge, UK: The Royal Society of Chemistry, 2003: 291-328.
- [87] GIORDANINO MVF, STRAUCH SM, VILLAFANE VE, HELBLING EW. Influence of temperature and UVR on photosynthesis and morphology of four species of cyanobacteria[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2011, 103(1): 68-77.
- [88] MATOS A, ANTUNES A. Symbiotic associations in ascidians: relevance for functional innovation and bioactive potential[J]. Marine Drugs, 2021, 19(7): 370.
- [89] NGUYEN KH, CHOLLET-KRUGLER M, GOUAULT N, TOMASI S. UV-protectant metabolites from lichens and their symbiotic partners[J]. Natural Product Reports, 2013, 30(12): 1490-1508.
- [90] PHOENIX VR, KONHAUSER KO, ADAMS DG, BOTTRELL SH. Role of biomineralization as an ultraviolet shield: implications for archean life[J]. Geology, 2001, 29(9): 823-826.
- [91] 王晨宇, 周楚源, 何堤, 樊梓豪, 王梦梦, 杨柳燕. 多聚磷酸盐在微生物抗环境胁迫中的作用及机制[J]. 生物技术通报, 2023, 39(11): 168-181.
WANG CY, ZHOU CY, HE D, FAN ZH, WANG MM, YANG LY. Role and mechanism of polyphosphate in the microbial response to environmental stresses[J]. Biotechnology Bulletin, 2023, 39(11): 168-181 (in Chinese).