

# 阳光紫外辐射对水生动物的影响及作用机制<sup>\*</sup>

管越强<sup>1,2</sup>, 高坤山<sup>1\*</sup>

(1. 汕头大学 海洋生物研究所, 广东 汕头 515063; 2. 河北大学 生命科学学院, 河北 保定 071002)

**摘要:** 阳光紫外辐射对水生动物个体水平如生长、发育和存活等方面产生不利影响。从 DNA 损伤、蛋白质损伤、呼吸爆发和细胞凋亡等方面较系统地分析了影响机制, 另外, 还从逃避紫外辐射、光保护物质、DNA 修复、体内的抗氧化系统等方面分析了水生动物对阳光紫外辐射的响应机制。最后提出应当重点开展原位实验、长期效应、间接影响、群落及生态系统和响应机制等工作。

**关键词:** 阳光紫外辐射(UVR); 水生动物; DNA 损伤; 抗氧化酶; 光保护物质

中图分类号: Q178.53

文献标识码: A

文章编号: 1671-6647(2008)02-0251-09

人类活动释放的氯氟烃类化合物、氯烃及有机溴化物等污染物使得大气平流层中的臭氧减少, 导致到达地表的阳光紫外辐射(Solar ultraviolet radiation, 简称 UVR) 增加, 这对生物圈产生了深远影响。据报道, 大气臭氧浓度每减少 1%, 照射到地表的 UV-B 就增加 2%<sup>[1]</sup>。UVR 对水域生态系统的影响已引起学者的广泛关注, 国外关于 UVR 对水生动物的影响研究包括 3 方面: 1) 对水生动物种群、个体水平的影响, 2) 对水生动物的损伤机制, 3) 水生动物对 UVR 的响应机制。其中 UVR 对水生动物个体特征的影响研究较多, 而深入研究 UVR 的作用机制以及水生动物的响应机制报道不多, 与藻类、陆生生物等研究水平相比还不太深入。因为国内的相关研究刚刚起步<sup>[2,3]</sup>, 所以诸多问题有待深入地研究探讨。本文试图系统化地分析阳光紫外辐射对水生动物的影响及作用机制, 为开展相关研究提供参考。

## 1 地球表面和海洋中的 UVR

太阳光谱中的紫外线可分为 3 类, 即 UV-A(315 ~ 400 nm)、UV-B(280 ~ 315 nm) 和 UV-C(200 ~ 280 nm)。到达地球表面的 UVR 波长范围为 286 ~ 390 nm(UV-B 和 UV-A 波段各有一部分, 以 UV-B 为主), 而 UV-C 经过大气层时被臭氧层全部吸收, 所以对生物体产生作用的是 UV-A 和 UV-B。到达地球表面的 UV-B 相对于 UV-A 只占很小的比例, 但 UV-B 波长短, 含有能量高, 对生物体的影响更大<sup>[4]</sup>, 因此本文讨论的 UVR 主要指 UV-B, 其次是 UV-A。

在海洋环境中, UVR 能够进入真光层, 穿透能力与溶解有机碳(DOC)浓度、季节、纬度、海洋状态(波浪等)、云层和海水的混浊度等因素密切相关<sup>[5,6]</sup>, 其中 DOC 浓度是决定因素, 若 DOC 浓度低, 水体清澈, 紫外辐射可穿透得更深。在清澈的海水中, 1% 的海水表面光强(波长为 320 nm 和 380 nm)所能达到的深度分别为 50 m 和 280 m<sup>[7]</sup>。

## 2 UVR 对水生动物个体水平的影响

主要分为对生活史早期阶段(如受精卵、胚胎和孵出不久的仔鱼、幼体等)的影响和对成体阶段的影响两

\* 收稿日期: 2007-06-28

资助项目: 国家自然科学基金重点项目——海洋植物对阳光紫外辐射响应机制的研究(90411018); 汕头大学博士后基金项目——阳光紫外辐射对海洋动物的影响及作用机理(210-100010); 汕头大学 211 重点学科建设经费

作者简介: 管越强(1973-), 男, 河北深泽人, 副教授, 博士, 硕士生导师, 主要从事海洋环境生物学方面研究。

\* 通讯作者: 高坤山, 教授, 博士生导师, 主要从事全球变化和藻类生理方面研究。E-mail: ksgao@xmu.edu.cn

个方面。

## 2.1 UVR 对水生动物生活史早期阶段的影响

UVR 对腔肠动物产生不利影响。UVR 可导致珊瑚虫 *Agaricia agaricites* 浮浪幼体死亡率上升。将原生活深度为水下 3 m 和 24 m 的幼体同时放置在 3 m 水深处进行培养,发现原生活深度为 3 m 的死亡率低,这与它长期生存的水层浅和适应较强的 UVR 有关<sup>[8]</sup>。

UVR 对浮游甲壳类产生不利影响。它可引起生活于潮间带的桡足类 *Tigripus californicus* 性别比例发生改变,在无节幼体 I 龄、II 龄期进行 UVR 处理,导致雄体比例增加<sup>[9]</sup>。还能够对纺锤水蚤 *Acartia omorii* 的无节幼体、桡足类幼体等生活史阶段产生不利影响,其损害效应与辐射剂量成正比。在生活史各个阶段中,受精卵最敏感,随着生长发育阶段的推迟对 UVR 敏感程度降低<sup>[10]</sup>。

UVR 使棘皮动物盾形网沟海胆 *Echinarachnius parma* 和绿球海胆 *Strongylocentrotus droebachiensis* 胚胎的死亡率升高。对绿球海胆的进一步实验证明,囊胚期、原肠胚期和幼虫期的死亡率升高,发育迟缓,畸形胚胎和幼体大量出现, DNA 损伤加剧<sup>[11]</sup>。

对于鱼类, UVR 会影响斑马鱼 *Brachydanio rerio*、大西洋鳕 *Gadus morhua*、欧鲽 *Pleuronectes platessa* 卵和仔鱼的存活<sup>[12-14]</sup>,导致泥鳅 *Limanda limanda* 和欧鲽 *P. platessa* 卵浮力的下降<sup>[14, 15]</sup>,影响欧鲽 *P. platessa* 仔鱼和稚鱼的呼吸频率<sup>[14]</sup>,导致梭鱼 *Esox lucius* 仔鱼神经系统受损,出现游动不正常的现象<sup>[16]</sup>。

## 2.2 UVR 对水生动物成体阶段的影响

UVR 可对浮游甲壳类如桡足类、磷虾类、枝角类产生不利影响。飞马哲水蚤 *Calanus finmarchicus* 属于甲壳纲桡足亚纲,是大西洋海洋食物链中起关键作用的浮游动物,它对于环境中 UVR 的变化极其敏感, UVR 增强导致其死亡率上升,波长小于 312 nm 时辐射效果最明显,波长小于 305 nm 时死亡率与辐射剂量成正比,而与辐射强度无关<sup>[17]</sup>; UVR 对纺锤水蚤 *A. omorii* 的成体阶段亦产生不利影响,但与生活史早期阶段相比,对 UVR 不敏感,当辐射剂量低于  $15.0 \text{ k} \cdot \text{Jm}^{-2}$  时,摄食率和产卵量不受影响<sup>[10]</sup>。

UVR 会灼伤。鱼类皮肤。由于鱼类的保护性色素细胞位于真皮层,而不像人类位于表皮层,所以鱼类皮肤更易受到紫外线伤害而引起灼伤。这种现象比较普遍,如虹鳟 *Oncorhynchus mykiss*、欧鲽 *Pleuronectes platessa*、匙吻鲟 *Polyodon spathula*、褐色鳟 *Onchorhynchus clarkii* 等曾被报道<sup>[18]</sup>。灼伤部位主要是背部及头部,首先呈现出白色的斑痕,最后出现乳白色的补丁状溃疡,并可能导致细菌、真菌等从伤口处侵染鱼体。

在海洋较浅水层处还经常出现由于 UVR 引起的鱼类眼球晶状体损伤(即白内障)现象,这一症状可能是 UVR 导致  $\text{H}_2\text{O}_2$  过量形成而产生的。体外实验证明 UVR 导致大西洋星鲨 *Mustelus canis* 眼部  $\text{H}_2\text{O}_2$  大量形成,同时过强的 UVR 还抑制了过氧化氢酶(CAT)活力<sup>[19]</sup>,而 CAT 具有清除  $\text{H}_2\text{O}_2$  的作用,这样  $\text{H}_2\text{O}_2$  大量积累,最终使鱼体眼球受到损伤。

大量事实表明, UVR 对于水生动物生活史早期阶段的损害作用更强烈,原因是生活史早期阶段运动能力差,较难逃离光照过强的水体环境。另外,早期阶段的基因表达活跃, UVR 对 DNA 的损伤更严重。

## 2.3 UVR 对水生动物的间接效应

与上述直接效应相比,关于间接效应的报道虽然较少,但对水生动物的影响更大。主要集中于以下方面:

UVR 会沿水生食物链对水生动物的生长发育产生影响<sup>[7]</sup>。浮游动物和营浮游生活的仔鱼,自身不能合成的一些高度不饱和脂肪酸(HUFA),需从饵料中获得。如果饵料中 HUFA 缺乏,会对生长发育产生不利影响。许多水生动物多以微藻作为饵料,而微藻体内的脂肪酸组成与 UVR 关系密切,据研究,低剂量的 UV-B 辐射即引起体内脂类组成的变化<sup>[20]</sup>。例如,摄食 UV-B 处理的中肋骨条藻 *Skeletonema costatum*, 哲

水蚤 *Calanus helgolandicus* 雌体的产卵率降低 3 倍, 孵出的无节幼体畸形率增加<sup>[21]</sup>。

UVR 影响水生动物的免疫功能方面的报道不多。UVR 影响鱼类非特异性免疫反应和 T-淋巴细胞介导的细胞免疫, 导致鱼类血液中吞噬细胞数升高, 并引起血浆中类固醇激素浓度增加, 而高浓度的类固醇激素会降低鱼类的免疫力<sup>[22-24]</sup>。

对水生动物的直接、间接效应证明 UVR 对水生动物个体水平上产生严重危害, 但是对于群落(如种间相互作用、群落结构等)和生态系统层次上的影响尚不确定, 这是应着重开展的研究。

### 3 UVR 对水生动物的损伤机制

#### 3.1 对 DNA 的损伤

当 UVR 穿透水生动物的细胞后, DNA 本身能够强烈吸收 UV-B, 并导致分子结构的改变, 最重要的反应就是通过共价修饰作用而在同一链的相邻嘧啶之间形成嘧啶二聚体, 包括环丁烷嘧啶二聚体(CPD)和嘧啶(6-4)嘧啶酮光产物(6-4 PPs)两种<sup>[25,26]</sup>。一般认为, CPD 约占所有嘧啶二聚体的 75%, 6-4 PPs 占 25%<sup>[25]</sup>。这 2 种反应产物使 DNA 的双螺旋结构分别扭曲  $7^{\circ} \sim 9^{\circ}$  和  $44^{\circ}$ , 从而改变 DNA 结构<sup>[27]</sup>。DNA 结构的改变进而会干扰 DNA 复制、转录等过程。

近年来已有一些关于 UV-B 导致水生动物 DNA 损伤的报道, 由于 CPD 是 UV-B 造成 DNA 损伤的主要形式之一, 多数学者通过测定 CPD 数量推测 DNA 损伤程度, 主要有 ELISA 方法和 Western blot 方法<sup>[11,13]</sup>。Lesser 等采用 ELISA 方法测定 CPD 的含量, 研究了 UV-B 对绿球海胆 *S. droebachiensis* 胚胎发育、胚后发育过程和大西洋鲑鱼 *Gadus morhua* 仔鱼阶段中 DNA 的损伤程度, 证明 UVR 特别是其中的 UV-B 导致水生动物体内形成更多的 CPD, 从而对机体 DNA 造成损伤<sup>[11,13]</sup>。

UV-A 一般不能被 DNA 直接吸收, 而是通过细胞中的光增敏剂将能量传递给 DNA, 引起 DNA 损伤, 产物为碱基修饰和 DNA 单链断裂。

#### 3.2 对蛋白质的损伤

由于芳香族氨基酸、杂环氨基酸和含硫氨基酸对 UVR 的吸收, 从而使蛋白质成为 UVR 的直接靶位, 对蛋白质造成损伤。UV-B 使芳香环和杂环中的共轭双键转变为活性很强的激发态, 这种激发态易开环或与其他物质直接结合, 造成蛋白质分子的空间构象发生变化, 从而失去生物学活性<sup>[27]</sup>。虽然含硫氨基酸在 UV-B 波段吸收相对较少, 但 UV-B 诱发高效率的光解, 二硫键断开成活性巯基。关于 UVR 对水生动物蛋白质的损伤尚未见到实验报道。

#### 3.3 呼吸爆发与氧化胁迫

生物体内氧分子还原为水时产生的中间产物, 称为活性氧, 包括超氧阴离子  $O_2^{\cdot-}$ 、羟自由基  $OH^{\cdot}$ 、 $H_2O_2$ 、单线态氧  $^1O_2$  和氢过氧化物 ROOH 等。细胞在正常代谢条件下即可产生活性氧, 在 UVR 等因素作用下, 活性氧的产生急剧增加。适量的活性氧有助于杀灭入侵的病原生物, 但过量的活性氧可与生物体内蛋白质、脂类和 DNA 发生作用, 产生广泛的毒性作用, 称为氧化胁迫。活性氧进攻多聚不饱和脂肪酸引起脂质过氧化, 导致生物膜结构和功能的改变; 损伤蛋白质的巯基和氨基, 使蛋白质变性、交联, 酶的活性丧失; 损伤 DNA 并导致细胞突变。在 UVR 中 UV-A 是引发氧化胁迫的主要因素, 另外 UV-B 也可引起氧化胁迫。例如 UV-B 辐射能够导致斑马鱼 *Brachydanio rerio* 体内  $O_2^{\cdot-}$  和  $H_2O_2$  浓度升高, 丙二醛的含量增加, 这证明其脂质过氧化程度增加<sup>[12]</sup>。对长刺溞 *Daphnia longispina* 进行 UV-A、UV-B 辐射, 也加剧了其脂质过氧化程度<sup>[28]</sup>。

### 3.4 引起细胞凋亡

UVR 能够导致细胞凋亡。例如 UVR 导致 NIH 3T3 细胞坏死、碎片和凋亡的比例上升, 而存活的比例下降, 其中细胞凋亡比例与辐射波段密切相关, UV-C 比例最高, UV-B 次之, UV-A 最小<sup>[29]</sup>。关于 UVR 引起细胞凋亡的研究集中于人类和鼠类的细胞系方面, 而对水生动物的研究则刚刚开始, Miguel 等采用电子显微镜和缺口末端标记(TUNEL)技术证明 UV-B 和 UV-C 引起一种蟹 *Ucides cordatus* 视网膜和视神经层的细胞凋亡, 采用 Western blot 方法证明 UVR 增加了介导细胞凋亡的 Bax 和 p53 表达<sup>[30]</sup>。UVR 诱导细胞凋亡的机制是热点问题之一, UVR 能在数分钟内激活神经鞘磷脂通路中的磷脂酶 C, 进而水解鞘磷脂产生神经酰胺, 而神经酰胺是跨膜细胞凋亡的第二信使, 从而诱导细胞的凋亡<sup>[29]</sup>。

## 4 水生动物对紫外辐射的响应机制

水生动物避免 UVR 对机体造成危害的响应机制有逃避(避开 UVR)、屏蔽(体内含有光保护物质)、修复(DNA 修复)和淬灭(体内的抗氧化体系)机制。

### 4.1 避开 UVR

许多水生动物的眼睛具有紫外光感受功能, 当周围环境 UVR 强时, 水生动物可以逃避到 UVR 弱的区域, 以免对身体造成伤害, 这是水生动物为避免 UVR 造成的损伤而采取的首要策略<sup>[31-36]</sup>。许多海洋浮游动物具有昼夜垂直移动现象, 其中最普遍的一种迁移方式称为夜迁移, 即每日升降一次, 日落黄昏时开始上移, 接近日出时由上层往下迁移。解释这一现象的假设有多种, 如避开捕食者等。实验证明, 除了逃避捕食以外, 浮游动物避开白天较强的 UVR 而迁移到较深的水层中也是重要原因之一<sup>[33]</sup>。

### 4.2 光保护物质

光保护物质包括黑色素、类胡萝卜素和类菌孢素氨基酸(Mycosporine-like amino acids, MAAs)等, 能够阻挡 UVR 对机体的穿透。

许多水生脊椎动物的皮肤和一些营浮游生活的甲壳动物体表甲壳中含有黑色素, 能够吸收紫外一可见波段内所有波长的光, 对 UVR 起到屏蔽作用。例如, 含有黑色素的蚤状溞 *Daphnia pulex* 可以分布在 UVR 强度较高的柱形容器表层, 而透明个体全部分布于容器下层, 说明黑色素起到阻止 UVR 穿透机体的作用<sup>[36]</sup>。UV-B 可诱导欧白鲑 *Coregonus lavaretus* 和白鲑 *Coregonus albula* 仔鱼体内黑色素的产生, 从而起到保护机体的作用<sup>[16]</sup>, 降低剑尾鱼 *Xiphophorus* 体内由于 UV-B 引起的 CPD 数量<sup>[37]</sup>, 这样从分子水平证明了黑色素的紫外屏障作用。此外, 黑色素还具有清除活性氧和传递能量的作用<sup>[36]</sup>, 从而减缓 UVR 对机体的伤害。

许多水生动物体内含有类胡萝卜素<sup>[38-40]</sup>, 其吸收峰不在紫外波段, 但具有光保护作用。一方面, 它作为能量传递中的载体, 将含高能的 UVR 耗散, 另一方面, 作为抗氧化剂清除由于 UVR 产生的活性氧, 从而减轻损害。

MAAs 是水生生物体内最重要的一类光保护物质, 吸收峰为 309~360 nm, 对 UVR 具有强烈的吸收。它包括一系列无色、低分子量、具有单一吸收峰的水溶性氨基酸衍生物, 其中 astrina-330, porphyrin-334, shinorine 和 mycosporine-gly 最为常见。MAAs 只能在细菌、真菌和植物体内通过莽草酸途径合成, 水生动物体内不能合成, 然而, 许多水生动物如海绵动物、腔肠动物、软体动物、节肢动物、棘皮动物等无脊椎动物体内和一些鱼类受精卵中发现含有 MAAs<sup>[41-43]</sup>。水生动物体内的 MAAs 是通过与水生植物共生或通过摄食含有 MAAs 的水生植物获得的。研究证明南极大磷虾 *Euphausia superba* 体内 MAAs 含量与摄食微藻的 MAAs 含量直接相关<sup>[41]</sup>。热带珊瑚礁群落内的珊瑚虫和一些蛤类体内有虫黄藻共生<sup>[43-45]</sup>, 检测发现, 上述

动物体内含有 MAA s, 这些物质从虫黄藻体内产生后转移至宿主体内, 用于保护虫黄藻和宿主免受 UV-B 的伤害。

### 4.3 DNA 修复

为了避免 DNA 损伤对机体造成危害, 机体普遍存在 DNA 修复机制, 其修复方式有 3 种: 光修复、切除修复和重组修复。

光修复仅对 UVR 引起的 DNA 损伤进行修复, 是在光复活酶的催化下完成的。光复活酶能专一地识别嘧啶二聚体, 与损伤的 DNA 结合形成一个复合体。当给予光照(蓝光或 UV-A)时光复活酶利用光为能量, 使二聚体拆开恢复原状, 将酶释放出来。它广泛存在于许多生物体内。在甲壳动物中, 泥蟹 *Gecarcinus lateralis*、盐卤虫 *Artemia salina*、宽角长额虾 *Pandalus platyceros*、磷虾 *Thysanoessa raschii*、美洲螯龙虾 *Homarus americanus* 体内存在光修复过程<sup>[46]</sup>。在鱼类中也存在不少光修复的例子, 如鱼卵、成鱼体表和鱼类的细胞系。对鳀鱼 *Engraulis mordax* 的研究证明, 鳀鱼卵和仔鱼体内 CPD 的含量每日下午最高, 而日落后至次日日出前降至最低, 呈现出明显的日变化规律, 推测 DNA 修复发挥了重要作用, 基本能清除体内的 DNA 损伤, 其中光修复占有绝对优势地位, 而暗修复几乎未检测到<sup>[47]</sup>。Malloy 等<sup>[48]</sup>发现在南极生活的几种海洋动物如鱼类、毛颚动物和环节动物体内都存在 DNA 修复, 其中光修复起了主要作用, 这与鳀鱼一致。根据已有文献分析, 对光复活酶的结构与性质、编码光复活酶的基因序列以及光修复过程尚需深入研究。

切除修复是清除 UVR 诱导的 DNA 损伤的重要方式, 当然它不仅仅修复 UVR 引起的 DNA 损伤。其修复过程比较复杂, 需要多种酶参与, 将损伤区域切除, 然后利用互补链为模板, 合成一段正确的 DNA 序列来修补。研究发现黑头软口鲷 *Pimphales promelas* 在清除 CPD 过程中存在切除修复<sup>[49]</sup>。关于水生动物 DNA 切除修复的报道很少, 具体作用过程有待深入研究。

当 2 条链同时受到损伤(如 DNA 双链断裂)或单链损伤尚未完全修复时发生了复制, 造成对应于损伤位置的新链缺乏正确模板时, 细胞常常启动重组修复机制, 以保证遗传物质的稳定性, 这种修复类型在水生动物中尚未见到实验报道。

### 4.4 体内的抗氧化防御体系

需氧生物为了防止活性氧对机体的毒害作用, 体内有一套完整的抗氧化防御体系用于清除活性氧, 对 UVR 具有防护作用。抗氧化防御体系包括抗氧化酶和抗氧化剂。抗氧化酶包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶、谷胱甘肽转硫酶、抗坏血酸过氧化物酶、NADPH 过氧化物酶和维生素 C 过氧化物酶等。抗氧化剂分为脂溶性抗氧化剂和水溶性抗氧化剂。脂溶性抗氧化剂包括维生素 E、类胡萝卜素和泛醌等。水溶性抗氧化剂包括抗坏血酸和谷胱甘肽等。

抗氧化剂为小分子物质, 在清除活性氧的过程中被消耗。例如斑马鱼 *Brachydanio rerio* 接受高强度 UV-B 辐射后, 谷胱甘肽浓度远远低于对照组和低 UV-B 辐射组<sup>[12]</sup>。在培养长刺蚤 *Daphnia longispina* 的水体中加入抗坏血酸, 接受 UV-A、UV-B 辐射后机体的脂质过氧化程度降低<sup>[28]</sup>, 说明外界环境中的抗氧化剂也能减缓由于 UVR 引起的氧化胁迫。

UVR 对许多水生动物体内的抗氧化酶影响显著。由于 UVR 引起活性氧的爆发, 诱导抗氧化酶的表达量增加, 刺激酶活力增强。例如, 对水下 3, 10, 20 和 30 m 等不同深度采集的鹿角珊瑚 *Acropora microphthalma* 的研究表明, UVR 随深度增加而减弱, 氧化胁迫随之减弱, 鹿角珊瑚和体内共生虫黄藻的 CAT 和 SOD 活力相应降低<sup>[44]</sup>; 又如大西洋鳕 *Gadus morhua* 仔鱼在接受增加 UV-B 辐射后 SOD 的表达量和活力都增加<sup>[13]</sup>。斑马鱼 *B. rerio* 接受高强度 UV-B 辐射后, CAT 和 SOD 活力显著升高, 而后又降至原来水平<sup>[12]</sup>。但是也有学者报道 UVR 处理后抗氧化酶活力不变或降低。例如梭鱼 *Esox lucius* 仔鱼面对增强的 UVR, SOD 活力未见明显变化<sup>[19]</sup>, 可能是因为 UVR 过弱, 未引起抗氧化酶的响应。当 UV-B 强度增加时, 淡水蚤 *Daphnia* 体内 CAT 活力随之下降<sup>[50]</sup>, 推测认为 UVR 会造成蛋白质损伤, 当辐射过强时, 抑制抗氧

化酶活力或彻底破坏酶的结构。UVR 对上述动物的抗氧化酶活力产生不同甚至相反的结果,可能主要由于辐射剂量、时间以及水生动物的敏感程度不同。

在 4 类响应机制中,逃避机制是水生动物避免 UVR 损害而采取的首要策略。当遭受辐射的空间范围较大或动物的运动能力较弱而使逃避行为不能完全奏效时,动物体表或体内的光保护物质将发挥屏蔽作用,使进入细胞的 UVR 减弱,细胞内的抗氧化体系和 DNA 修复体系再分别发挥其淬灭和修复作用。这样,水生动物通过从外到内、从宏观到微观、从个体水平到细胞、生化和分子等层次的防御机制,在最大程度上减弱 UVR 的危害。

不同水生动物对 UVR 的响应水平存在差别,导致水生动物对 UVR 的敏感性不同,其中一些种类对 UVR 耐受性较强,例如黑鲷 *Acanthopagrus schlegeli* 对 UVR 的耐受力强于真鲷 *Pagrus major*<sup>[31]</sup>,又如白鲑 *Coregonus lavaretus* 和欧白鲑 *Coregonus albula* 的仔鱼受 UVR 后其生长和存活不受影响,代谢率也不受影响<sup>[32]</sup>,目前水平的 UVR 对这 2 种鱼来说可能不构成威胁。

## 5 展 望

虽然目前许多国家地区已采取或即将采取控制有关污染物的排放等环保措施,但是由于滞后效应,地球上许多地区的 UV-B 辐射还有不断加强的趋势,对水生动物的潜在威胁仍在不断增加,广泛和深入开展相关研究不仅具有理论价值,也有现实意义。今后需在以下 5 个方面开展重点研究:

1) 目前研究者大多利用太阳模拟器或紫外灯开展 UVR 的室内模拟实验,室内的结果不能完全类推到自然条件下,应重视开展原位实验。

2) 迄今开展的多是短期效应研究,将短期效应推断到长期的生态结果需要考虑到其他多种因子的复合影响。

3) 加强 UVR 对水生动物的间接影响研究,例如对免疫水平及对病原体易感性的影响和对生殖性能的影响。

4) 虽然有足够的证据证明 UV-B 增强对水生生物个体水平上的危害,但是对于群落(如种间相互作用、群落结构等)和生态系统层次上的影响尚不确定,应着重开展这些方面的研究,重点是区分 UVR 胁迫与其他胁迫因子的效应。

5) 虽然已知水生动物对 UVR 存在不同层次的响应机制,但仅对少数水生动物开展了相关研究,且许多细节还有待深入探讨,例如 MAA s 在水生动物体内的代谢途径和水生动物体内的切除修复过程等。

## 参考文献(References):

- [1] FREDERICK J E, SLUSSER J R, BIGELOW D S. Annual and interannual behavior of solar ultraviolet irradiance revealed by broadband measurements[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2000, 72(4): 488-496.
- [2] FENG L, XIAO H, WANG R J, et al. Comparison between two species of marine rotifers for the sensitivity to UVB radiation[J]. *Marine Environmental Science*, 2006, 25(3): 25-28. 冯蕾,肖慧,王仁君,等. 2 种海水轮虫对 UVB 辐射敏感性的比较[J]. *海洋环境科学*, 2006, 25(3): 25-28.
- [3] FENG L, XIAO H, MENG X H, et al. Effects of UVB radiation on the experimental population behavior of rotifer *Brachionus plicatilis* [J]. *Journal of Wuhan University: Natural Science Edition*, 2006, 52(2): 225-229. 冯蕾,肖慧,孟祥红,等. UVB 辐射增强对褶皱臂尾轮虫实验种群动态的影响[J]. *武汉大学学报:理工版*, 2006, 52(2): 225-229.
- [4] PAUL N D, GWYNN-JONES D. Ecological roles of solar UV radiation: Towards an integrated approach[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18(1): 48-55.
- [5] WHITEHEAD R F, DE MORA S J, DERMERS S. Enhanced UV radiation—A new problem for the marine environment[M] // DE MORA S, DERMERS S, VERNET M. *The effects of UV radiation in the marine environment*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000: 1-33.

- [6] TEDETTI M, SEMÈRE R. Penetration of ultraviolet radiation in the marine environment—A review[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2006, 82(2): 389-397.
- [7] BROWMAN H I. Assessing the impacts of solar ultraviolet radiation on the early life stages of crustacean zooplankton and ichthyoplankton in marine coastal systems[J]. *Estuaries*, 2003, 26(1): 30-39.
- [8] GLEASON D F, WELLINGTON G M. Variation in UVB sensitivity of planula larvae of the coral *Agaricia agaricites* along a depth gradient[J]. *Marine Biology*, 1995, 123(4): 693-703.
- [9] CHALKER-SCOTT L. Survival and sex ratios of the intertidal copepod, *Tigriopus californicus*, following ultraviolet-B (290~320 nm) radiation exposure[J]. *Marine Biology*, 1995, 123(4): 799-804.
- [10] LACUNA D G, UYE S I. Influence of mid-ultraviolet (UVB) radiation on the physiology of the marine planktonic copepod *Acartia omorii* and the potential role of photoreactivation[J]. *Journal of Plankton Research*, 2001, 23(2): 143-155.
- [11] LESSER M P, BARRY T M. Survivorship, development, and DNA damage in echinoderm embryos and larvae exposed to ultraviolet radiation (290~400 nm)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2001, 292(1): 75-91.
- [12] CHARRON R A, FENWICK J C, LEANDERS, et al. Ultraviolet-B radiation effects on antioxidant status and survival in the zebrafish, *Brachydanio rerio*[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2000, 72(3): 327-333.
- [13] LESSER M P, FARRELL J H, WALKER C W. Oxidative stresses, DNA damage and p53 expression in the larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*) exposed to ultraviolet (290~400 nm) radiation[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2001, 204(1): 157-164.
- [14] STEEGER H U, FREITAG J F, MICHL S, et al. Effects of UV-B radiation on embryonic, larval and juvenile stages of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa*) under simulated ozone-hole conditions[J]. *Helgoland Marine Research*, 2001, 55(1): 56-66.
- [15] DETHLEFSEN V, WESTERNHAGEN H V, TUG H, et al. Influence of solar ultraviolet-B on pelagic fish embryos: Osmolality, mortality and viable hatch[J]. *Helgoland Marine Research*, 2001, 55(1): 45-55.
- [16] HÄKKINEN J, OIKARI A. A field methodology to study effects of UV radiation on fish larvae[J]. *Water Research*, 2004, 38(12): 2891-2897.
- [17] KOUWENBERG J H M, BROWMAN H I, RUNGE J A, et al. Biological weighting of ultraviolet (280~400 nm) induced mortality in marine zooplankton and fish. II. *Calanus finmarchicus* (Copepoda) eggs[J]. *Marine Biology*, 1999, 134(2): 285-293.
- [18] ZAGARESE H E, FELDMAN M, WILLIAMSON C E. The implications of solar UV radiation exposure for fish and fisheries[J]. *Fish and Fisheries*, 2001, 2(3): 250-260.
- [19] ZIGMAN S, RAFFERTY N S. Effects of near UV radiation and antioxidants on the response of dogfish (*Mustelus canis*) lens to elevated H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A—Physiology*, 1994, 109(2): 463-467.
- [20] WANG K S, CHAI T. Reduction in omega-3 fatty acids by UV-B irradiation in macroalgae[J]. *Journal of Applied Phycology*, 1994, 6(4): 415-421.
- [21] KOUWENBERG J H M, LANTIONE F. Effects of ultraviolet-B stressed diatom food on the reproductive output in Mediterranean *Calanus helgolandicus* (Crustacea; Copepoda)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 341(2): 239-253.
- [22] SALO H M, AALTONEN T M, MARKKULA S E, et al. Ultraviolet B irradiation modulates immune systems of fish (*Rutilus rutilus*, Cyprinidae). I. Phagocytes[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1998, 67(4): 433-437.
- [23] SALO H M, AALTONEN T M, MARKKULA S E, et al. Ultraviolet B irradiation modulates immune systems of fish (*Rutilus rutilus*, Cyprinidae). II. Blood[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2000, 71(1): 65-70.
- [24] SALO H M, JOKINEN E I, MARKKULA S E, et al. Comparative effects of UVA and UVB irradiation on the immune system of fish[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2000, 56(2-3): 154-162.
- [25] HÄDER D P, SINHA R P. Solar ultraviolet radiation-induced DNA damage in aquatic organisms: Potential environmental impact[J]. *Mutation Research*, 2005, 571(1-2): 221-233.
- [26] TAYLOR R M, NIKAIKO O, JORDAN B R, et al. Ultraviolet-B induced DNA lesions and their removal in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19(2): 171-181.
- [27] VINCENT W F, NEALE P J. Mechanisms of UV damage to aquatic organisms[C] // DE MORA S, DEMERS S, VERNET M. The effects of UV radiation in the marine environment. Cambridge: Cambridge University Press, 2000: 153-155.
- [28] VEGA M P, PIZARRO R A. Oxidative stress and defense mechanisms of the freshwater cladoceran *Daphnia longispina* exposed to UV radiation[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2000, 54(2-3): 121-125.
- [29] DING J H, FAN J Z. Biology and pathology of ultraviolet radiation[M]. Beijing: People's Military Medical Press, 2000: 101-132. 丁建华, 范建中. 紫外辐射生物学与医学[M]. 北京: 人民军医出版社, 2000: 101-132.
- [30] MIGUEL N C O, WAJSENZON I J R, TAKIYA C M, et al. Catalase, Bax and p53 expression in the visual system of the crab *Ucides cordatus* following exposure to ultraviolet radiation[J]. *Cell and Tissue Research*, 2007, 329(1): 159-168.

- [31] FUKUNISHI Y, MASUDA R, YAMASHITA Y. Ontogeny of tolerance to and avoidance of ultraviolet radiation in red sea bream *Pagrus major* and black sea bream *Acanthopagrus schlegelii*[ J ] . Fisheries Science, 2006, 72( 2 ): 356-363.
- [32] YLÖNEN O, KARJALAINEN J. Growth and survival of European whitefish larvae under enhanced UV-B irradiance[ J ] . Journal of Fish Biology, 2004, 65( 3 ): 869-875.
- [33] FISCHER J M , NICOLAÏ J L , WILLIAMSON C E, et al. Effects of ultraviolet radiation on diel vertical migration of crustacean zooplankton: An *in situ* mesocosm experiment[ J ] . Hydrobiologia, 2006, 563( 1 ): 217-224.
- [34] KELLY D J, BOTHWELL M L. Avoidance of solar ultraviolet radiation by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*)[ J ] . Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2002, 59( 3 ): 474-482.
- [35] GLEASON D F, EDMUNDS P J, GATES R D. Ultraviolet radiation effects on the behavior and recruitment of larvae from the reef coral *Porites astreoides*[ J ] . Marine Biology, 2006, 148( 3 ): 503-512.
- [36] RHODES C, PAWLOWSKI M, TOLLRIAN R. The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*[ J ] . Nature, 2001, 412( 6842 ): 69-72.
- [37] AHMED F E, SETLOW R B. Ultraviolet radiation-induced DNA damage and its photorepair in the skin of the platyfish *Xiphophorus* [ J ] . Cancer Research, 1993, 53( 10 ): 2249-2255.
- [38] BANASZAK A T. Photoprotective physiological and biochemical responses of aquatic organisms[ C ] //HELBLING E W, ZAGARESE H. UV effects in aquatic organisms and ecosystems. Cambridge: The Royal Society of Chemistry, 2003: 331-356.
- [39] LAMARE M D, HOFFMAN J. Natural variation of carotenoids in the eggs and gonads of the echinoid genus, *Strongylocentrotus*: Implications for their role in ultraviolet radiation photoprotection[ J ] . Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2004, 312( 2 ): 215-233.
- [40] HESSEN D O. UVR and pelagic metazoans[ M ] //HELBLING E W, ZAGARESE H. UV effects in aquatic organisms and ecosystems. Cambridge: The Royal Society of Chemistry, 2003: 401-424.
- [41] NEWMAN S J, DUNLAP W C, NICOL S, et al. Antarctic krill (*Euphausia superba*) acquire a UV-absorbing mycosporine-like amino acid from dietary algae[ J ] . Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2000, 255( 1 ): 93-100.
- [42] ADAMS N L, SHICK J M. Mycosporine-like amino acids prevent UVB-induced abnormalities during early development of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*[ J ] . Marine Biology, 2001, 138( 2 ): 267-280.
- [43] ISHIKURA M, KATO C, MARUYAMA T. UV-absorbing substances in zooxanthellate and azooxanthellate clams[ J ] . Marine Biology, 1997, 128( 4 ): 649-655.
- [44] SHICK J M, LESSER M P, DUNLAP W C, et al. Depth-dependent response to solar ultraviolet radiation and oxidation and oxidative stress in the zooxanthellate coral *Acropora microphthalma*[ J ] . Marine Biology, 1995, 122( 1 ): 41-51.
- [45] DUNLAP W C, SHICK J M. Ultraviolet radiation-absorbing mycosporine-like amino acids in coral reef organisms: A biochemical and environmental perspective[ J ] . Journal of Phycology, 1998, 34( 3 ): 418-430.
- [46] CARLINI D B, REGAN J C. Photolyase activities of *Elysia tuca*, *Bursatella leachii*, and *Haminæa antillarum* (Mollusca: Opisthobranchia)[ J ] . Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1995, 189( 1-2 ): 219-232.
- [47] VETTER R D, KURTZMAN A, MORI T. Diel cycles of DNA damage and repair in eggs and larvae of northern anchovy, *Engraulis mordax*, exposed to solar ultraviolet radiation[ J ] . Photochemistry and Photobiology, 1999, 69( 1 ): 27-33.
- [48] MALLOY K D, HOLMAN M A, MITCHELL D, et al. Solar UVB-induced DNA damage and photoenzymatic DNA repair in antarctic zooplankton[ J ] . Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94( 4 ): 1258-1263.
- [49] APPLIGATE L, LEY R. Ultraviolet radiation-induced lethality and repair of pyrimidine dimers in fish embryos[ J ] . Mutation Research, 1988, 198( 1 ): 85-92.
- [50] HESSEN D O, BORGERAAS J, ORBAEK J B. Responses in pigmentation and anti-oxidant expression in Arctic *Daphnia* along gradients of DOC and UV exposure[ J ] . Journal of Plankton Research, 2002, 24( 10 ): 1009-1017.



## Effect and Mechanism of Solar Ultraviolet Radiation on Aquatic Animals

GUAN Yue-qiang<sup>1,2</sup>, GAO Kun-shan<sup>1</sup>

(1. *Institute of Marine Biology, Shantou University, Shantou 515063, China;*

2. *College of Life Science, Hebei University, Baoding 071002, China*)

**Abstract:** In this paper, the effects of solar ultraviolet radiation on growth, development and survival of aquatic animals are discussed, and the affecting mechanisms are analyzed in terms of DNA damage, protein damage, burst of reactive oxygen intermediate and cell apoptosis. Furthermore, the response mechanisms of aquatic animals to solar ultraviolet radiation are also analysed in terms of avoidance of ultraviolet radiation, photoprotective substances, DNA repair and internal antioxidant system. Finally, it is suggested that the studies on in-situ experiment, prolonged effect, indirect impact, effects at levels of community and ecosystem and response mechanisms be emphatically made.

**Key words:** solar ultraviolet radiation (UVR); aquatic animal; DNA damage; antioxidative enzyme; photoprotective substances

**Received:** June 28, 2007