

经济海藻红毛菜原位光合作用日变化

夏建荣^{1,*}, 田其然^{2,3}, 高坤山³

(1. 广州大学环境科学与工程学院, 广州 510006; 2. 南开大学科学技术处, 天津 300071; 3. 汕头大学海洋生物研究所, 汕头 515063)

摘要: 利用光合气体交换和叶绿素 a 荧光技术测定了原位沉水和干出条件下红毛菜光合作用的日变化。结果显示与沉水藻体相比, 中午干出藻体光合速率、光系统 II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、实际光化学效率 (Φ_{PSII})、光化学淬灭系数 (qP)、光响应曲线初始斜率 ($aETR$) 和相对电子传递速率 ($rETR$) 值下降更明显。干出藻体重新入水后, 其叶绿素 a 荧光参数在两个小时内可以完全恢复到沉水藻体的水平。红毛菜叶绿素 a、类胡萝卜素、藻红蛋白的含量在一天中并没有出现明显变化。以上结果表明红毛菜日生长在中午要经历光抑制过程, 干出状态下光抑制更严重; 干出和沉水藻体光合速率都可以在傍晚得以恢复; 红毛菜光系统 II 反应中心可以通过增加热耗散和降低光合电子传递速率等策略来应对光抑制。

关键词: 红毛菜; 干出; 叶绿素 a 荧光; 日变化

The daily course of photosynthesis *in situ* in the economic macroalgae *Bangia fusco-purpurea*

XIA Jianrong^{1,*}, TIAN Qiran^{2,3}, GAO Kunshan³

1 School of Environmental Science and Engineering, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China

2 Science and Technology Department, Nankai University, Tianjin 300071, China

3 Marine Biology Institute, Shantou University, Shantou 515063, China

Abstract: The daily course of photosynthesis of *Bangia fusco-purpurea* *in situ* was determined by using photosynthetic gas exchange and chlorophyll a fluorescence. The results showed that its photosynthetic rate and chlorophyll a fluorescence parameters in the emersed algae decreased quicker than that in the submersed algae in noon. When the emersed algae was resubmersed, all chlorophyll a fluorescence parameters could recover to the levels of the submersed algae in two hours, respectively. Insignificant fluctuation of chlorophyll a, carotenoid or phycoerythrin contents was observed in daytime. All above results suggested that the photoinhibition of *Bangia fusco-purpurea* *in situ* existed at noon, and the emersed algae exhibited photoinhibition more severe than the submersed algae. The photosynthesis in both submersed and emersed algae could be recovered in evening. The reaction centers of PS II in *Bangia fusco-purpurea* could developed some strategies which contained the increase of thermal dissipation and the reduction of electron transport rate to resist photoinhibition.

Key Words: *Bangia fusco-purpurea*; emersed condition; chlorophyll a fluorescence; daily course

潮间带大型海藻是一种特殊的生态类群, 随着潮起潮落, 经历着两种连续变化的环境: 海水和空气。在高潮时它们淹没在海水中, 其光合作用不但利用海水中游离的 CO_2 作为光合碳源, 而且还可以利用海水中大量存在的 HCO_3^- 作为光合碳源, 即: ①通过质膜主动转运 HCO_3^- 进入胞液, 在胞内通过碳酸酐酶的作用将 HCO_3^- 转变为 CO_2 , 或②直接通过胞外碳酸酐酶催化细胞表面的 HCO_3^- 转变为 CO_2 , CO_2 通过扩散作用进入胞内, 以满足光合作用的需要^[1]。在低潮时, 潮间带海藻暴露于空气中 (处于干出状态), 这时大量存在于海

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (40676079, 40976078); 广东省科技计划资助项目 (2007B020708014)

收稿日期: 2009-01-20; 修订日期: 2009-04-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jrxia@gzhu.edu.cn

水中的 HCO_3^- 不再存在,海藻表面水膜的 HCO_3^- 浓度可以降低至沉水状态下的 0.5%^[2],空气中 CO_2 为其唯一的碳源,其利用方式主要是依靠大气 CO_2 向藻体的扩散作用。在干出条件下潮间带海藻还经历许多如脱水、高光强、高温、营养限制以及渗透胁迫等胁迫性环境^[3-5],这些环境因子对光合作用的影响也不可低估。潮间带海藻光合活性尽管要耐受干出时的各种胁迫条件,但在干出条件下碳的固定也是其净固碳的重要组成部分,因此研究干出和沉水条件下其光合作用特点对了解潮间带海藻生物学特性是非常重要的。红毛菜 (*Bangia fusco-purpurea*) 属红藻门(Rodophycophyta) 原红藻纲(Protofloridaeophyceae) 红毛菜目(Bangiiales) 红毛菜科(Bangiaceae) 红毛菜属(*Bangia*),是一种具有较高经济价值的潮间带大型海藻。国内外学者对红毛菜基础生物学^[6]、生活史与栽培技术^[7-8]、开发利用^[9]和遗传学特性^[10]等方面进行了初步的研究,但对红毛菜的栽培生理学研究较少,红毛菜与其它潮间带海藻一样在栽培过程中需要一定时间的干出期,对干出和沉水期间的光合作用特性研究还未见报道。叶绿素 a 荧光分析技术是一种以光合作用理论为基础、利用体内叶绿素作为天然探针,研究和探测植物光合生理状况及各种外界因子对其细微影响的新型植物活体测定和诊断技术。大量研究表明,植物体内发出的叶绿素荧光信号包含了十分丰富的光合作用信息,其特性又极易随外界环境条件而变化,可以作为快速、灵敏和无损伤地研究和探测环境胁迫对藻类光合作用影响的理想方法^[11]。本文通过在栽培海区原位利用叶绿素 a 荧光和光合气体交换技术对红毛菜光合作用日变化特性进行了研究,有利于进一步认识其生物学特征,促进栽培技术的改进。

1 材料与方 法

1.1 红毛菜的栽培

2005 年 10 月中旬从福建省莆田县平海镇石井村海域引入红毛菜苗种(壳孢子附着在栽培网帘上,称为“种帘”)至广东省汕头市南澳岛深澳镇汕头大学海洋生物研究所临海实验站外海域。选定挂养位点,采用潮间带插杆式网帘吊养的方式进行栽培。在栽培地点原位截取附着有红毛菜成熟藻体的网帘绳子数段,在养殖海域的岸边挂养在存有流动海水的水槽中,选取典型的一个晴天,开展光合作用日变化的实验。在 10:00 开始将沉水网帘绳子提起进行干出,14:00 将干出藻体重新放入海水中。

1.2 干出过程中失水测定

于 10:00 从海水中取出藻体,甩掉可见水珠,称重后挂在塑料网上在原位进行干出,每隔 1h 测定藻体重量。失水率计算公式如下:

$$WL\% = (W_0 - W_t) / (W_0 - W_d) \times 100$$

式中, W_0 是初始重量; W_t 是干出 t 小时后的重量; W_d 为 80℃ 烘干 24h 得到的干重。

1.3 叶绿素 a 荧光参数的测定

利用叶绿素荧光仪(Water-PAM)测定叶绿素 a 荧光参数,在测定前将红毛菜暗适应 10min,测得 F_0 和 F_m 。将材料进行充分光化学启动达到稳态,测得 F_s ,然后启动饱和脉冲光测得 F_m' ,接着启动远红光测得 F_o' ,各参数按以下公式计算^[12-13]:

光适应下可变荧光

$$F_v' = F_m' - F_o'$$

光适应下 PS II 最大光化学效率

$$F_v' / F_m'$$

PS II 实际光化学效率

$$\Phi_{PS II} = (F_m' - F_s) / F_m'$$

式中, F_o' 为光适应下初始荧光; F_m' 为光适应下最大荧光。

光化学淬灭系数

$$qP = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o')$$

非光化学淬灭系数

$$NPQ = F_m / F_m' - 1$$

相对电子传递速率

$$rETR = PFD \times \Delta F / F_m' \times 0.5 \quad [14]$$

快速光响应曲线,即 ETR-光强的响应曲线,主要用来描述暗适应状态和探究光合系统对外界光强变化的响应,RLC 的非线性拟合方程^[15]:

$$ETR = ETR_{\max} \times \tanh(\alpha_{ETR} \times I / ETR_{\max})$$

式中 ETR_{max} 为最大电子传递速率; α_{ETR} 是 RLC 的初始斜率; I 为光强。

1.4 光合作用气体交换的测定

沉水藻体的光合作用放氧速率用 Clark 氧电极在自然光下测定, 循环水控温系统使温度维持在外界海水相似温度; 干出藻体的光合作用固碳速率用 LCA4 型光合作用分析仪开放气路法在自然光及原位的大气温度下测定:

$$P = \Delta C \times F \times 60 \times 273 / [(273 + T) \times 22.4 \times FW]$$

式中 P 为光合固碳速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) ΔC 为气路经过叶室时 CO_2 浓度差, F 为气体流速 ($\text{L} \cdot \text{min}^{-1}$) T 为摄氏温度, FW 为鲜重。由于光合作用过程中利用 1mol CO_2 将放出 1mol O_2 , 所以将光合放氧速率估算成光合固碳速率。

1.5 色素含量的测定

将一定量藻体用甲醇在 4°C 提取 24h, 于 8000 r/min 下离心 10 min 后, 用 DU530 核酸蛋白质分析仪测定上清液的 A_{470} 、 A_{653} 、 A_{666} 、 A_{750} 值, 根据以下公式计算叶绿素 a (Chl a) 及类胡萝卜素 (Car) 含量 ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$) [16]:

$$\text{Chl a} = 15.65 \times A_{666} - 7.34 \times A_{653}$$

$$\text{Car} = (1000 \times A_{470} - 3473.8 \times A_{653} + 1403.6 \times A_{666}) / 221$$

将适量藻体称重后用 $0.1\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ pH6.8 磷酸缓冲液研磨提取定容 8000 r/min 离心 10min, 测定上清液的 A_{455} 、 A_{564} 、 A_{592} 、 A_{750} 值, 根据下列公式计算藻红蛋白 (PE) 的含量 ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$) [17]:

$$\text{PE} = [(A_{564} - A_{592}) - 0.2 \times (A_{455} - A_{592})] \times 120$$

1.6 光辐射的测定

使用美国产 LI-1400 测光仪 (LI-COR, USA) 测定可见光辐射强度的日变化

1.7 数据分析

所列数据均是以平均值 \pm 标准偏差表示, 且每个数据至少 3 次重复测定。数据结果进行 t -检验或方差分析 (ANOVA), 以 $P < 0.05$ 为差异的显著水平。

2 结果

2.1 干出状态下失水与时间的关系

红毛菜干出失水率随时间的变化如图 1 所示, 干出 1h 以后失水率达到 70% 左右, 2h 后失水接近 95%, 此后直到干出期结束 (14:00), 失水率没有明显变化 ($P < 0.05$)。

2.2 叶绿素 a 荧光参数日变化

沉水状态下红毛菜 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 和实际光化学效率 ($\Phi\text{PS II}$) 与光强呈现明显的负相关关系 (图 2A、2B), 至 14:00 时分别降低至 0.53 和 0.15, 与早上 (6:30) 相比, 分别下降 15% 和 52%。而从 10:00 开始进入干出期的藻体随干出时间的延长 F_v/F_m 和 $\Phi\text{PS II}$ 大幅下降, 2h 后 (12:00) 分别下降至 0.28 和 0.10, 到 14:00 时均接近零。沉水和干出藻体的 NPQ 和 qP 值日变化见图 2C 和 2D, 沉水藻体的 NPQ 在 12:00 和 14:00 时分别比 06:30 的值升高了约 44% 和 55% (图 2C、2D), 但同期的 qP 值却分别降低了 22% 和 31%。在干出藻体中 NPQ 值在 12:00 有所升高, 但随后迅速下降; 而 qP 值随干出过程延长 (10:00—14:00) 明显下降。干出藻体重新入水后, 其 NPQ 、 qP 、 F_v/F_m 和 $\Phi\text{PS II}$ 值在 2h 内均可以恢复到与同期沉水藻体相似的水平。

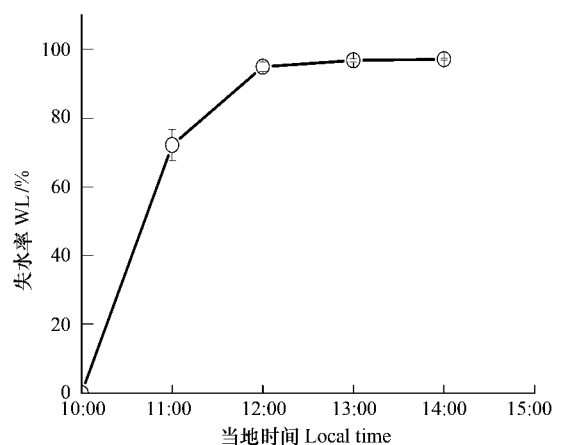
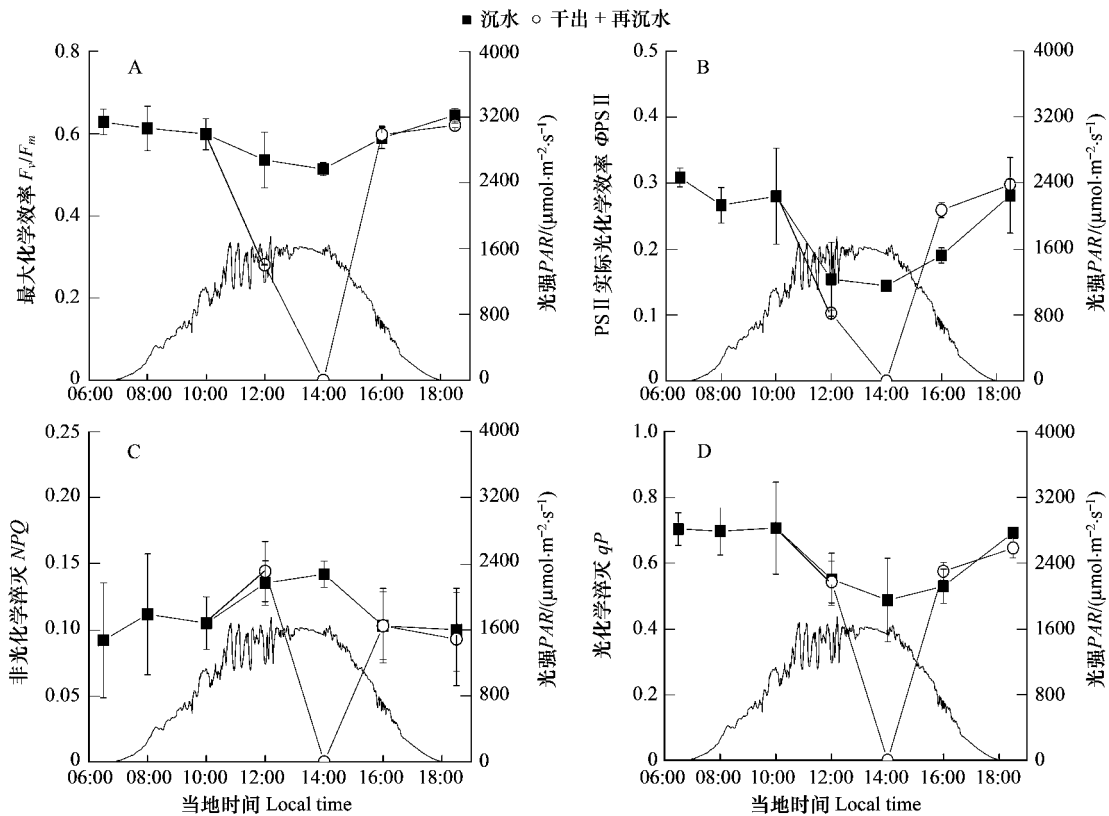


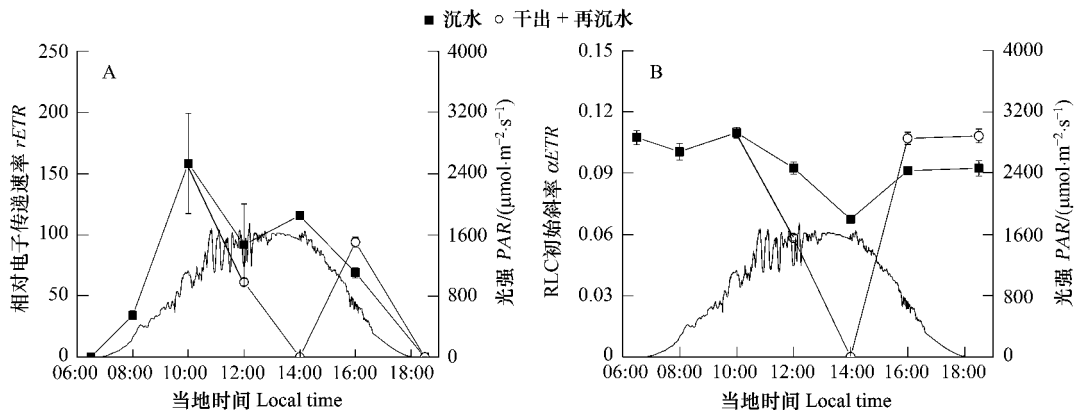
图 1 干出期间失水率与时间的关系

Fig. 1 Relationship between water loss and time during emersed course

图2 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 、 NPQ 和 qP 的日变化Fig. 2 Daily course of F_v/F_m , $\Phi PS II$, NPQ and qP

沉水藻体的相对电子传递速率 ($rETR$) 在上午随着光强升高也升高, 10:00 时达到最大值 (图 3A), 随后明显下降, 12:00 和 14:00 时与 10:00 时相比, 分别下降了 47% 和 25%。干出导致相对电子传递速率急剧下降, 干出 2h 后藻体的 $rETR$ 值接近零 (图 3A)。干出再重新入水后其值快速恢复至沉水藻体水平。

沉水藻体 RLC 的初始斜率 (αETR) 在上午都维持了较高的水平, 而 12:00 和 14:00 时分别比 06:30 时下降了 10% 和 37%。当藻体从 10:00 开始干出后 αETR 值比沉水藻体下降更明显, 到 14:00 时 αETR 接近零。经历了干出期的藻体重新入水后 αETR 在 2h 内即可以完全恢复 (图 3B)。

图3 $rETR$ 和 αETR 的日变化Fig. 3 Daily course of $rETR$ and αETR

2.3 光合作用气体交换的日变化

在原位自然光条件下, 6:30—10:00 的时段内, 随着光强的升高, 沉水藻体的光合固碳速率不断升高, 到 10:00 达到最大值 $548 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$; 在 12:00 和 14:00 的时候比 10:00 时分别降低了 12% 和 25%。藻体从 10:00 开始干出后, 光合速率迅速下降, 在 12:00 和 14:00 时光合作用速率近乎为零。干出的藻体重新入水 2h 内, 其光合速率即可完全恢复到与沉水状态藻体相似的水平(图 4)。

2.4 色素含量的日变化

叶绿素 a、类胡萝卜素和藻红蛋白含量的日变化见图 5, 3 种色素含量在一天中波动并不明显 ($P > 0.05$)。叶绿素 a 含量在 $1.3—1.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间, 藻红蛋白和类胡萝卜素含量分别维持在 $6 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $0.4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 左右。与沉水藻体相比, 经历干出过程的藻体色素含量并无明显差异 ($P > 0.05$)。

3 讨论

目前的研究采用了两种不同手段(光合气体交换和叶绿素 a 荧光)对红毛菜光合特性的日变化模式进行了测定, 两种方法得到的结果基本相同, 这也与 Hanelt 等^[17]的研究结果相一致。在自然条件下中午高光强时, 不论沉水状态和干出状态的红毛菜均会发生光抑制, 而且在干出时光抑制更严重。在沉水状态下, 红毛菜既可以利用 CO_2 的扩散作用获得 CO_2 , 同时也可以利用海水中的 HCO_3^- 作为碳源, 而在干出状态下 CO_2 是其光合作用唯一的碳源; 同时干出失水也可能导致: ①细胞内盐浓度增加, ②许多大分子物质构象发生改变, 使之活性下降, ③活性氧清除能力减弱而造成膜结构的伤害, 从而使得光合活性下降^[3, 18-19], 因此干出期藻体的光抑制应当被视为是失水、高光强等诸多因素协同作用的结果。不管是沉水还是干出藻体 F_v/F_m 和 $\Phi\text{PS II}$ 在高光强下均明显下降, 但在干出藻体中下降更快, 同时相对电子传递速率和 RLC 初始斜率也具有相似的变化趋势, 说明干出能更迅速改变藻体光能利用效率和电子传递速率, 导致光合速率更快速地下降。从 10:00 到 12:00, 不管是沉水藻体和还是失水率较低的藻体 NPQ 值均有所上升, 表明 PS II 所捕获的光能并未完全有效地用于光合作用^[13], 高光强下红毛菜可以利用热耗散来清除已吸收的过剩光能, 即通过非光化学淬灭机制被动适应高光强的环境, 但在干出失水达到 95% 并持续 2h (14:00) 后, 非光化学淬灭消失, 表明干出过度失水时, 红毛菜已无法通过热耗散机制来缓解光合作用的光抑制。

有关潮间带大型海藻光合作用研究表明, 潮间带上游海藻结束干出后重新浸入海水后, 光合能力的迅速恢复对于其生存是很重要的^[20-21], 如 *Porphyra* 在连续暴露于空气几天后, 其光合作用能力仍然能够很快得以恢复; 在一些褐藻和绿藻 *Ulva rotundata* 原位实验中, 强光下导致的光抑制在下午开始恢复, 至傍晚时分也几乎完全恢复^[22]。不同种属的藻类对强光的敏感性存在差异, 而且光抑制的程度还与藻类的生态分布位点相关^[23]。Hanelt 和 Nultsch 甚至发现, 即使是同一种藻, 在经历了不同光强条件的适应后, 所表现出的耐受光抑制能力也有所差异, 强光下适应的藻体比弱光下适应的藻体对光抑制的应对能力强^[24]。红毛菜属于潮间带上游藻类, 这与它具有光抑制后的快速恢复特点相吻合, 这也与 Hanelt 等的研究结果一致。弱光对于受到强烈光抑制后的海洋红藻光合作用恢复过程是必需的, 而且不同的光质有不同的效果^[17]。本研究有关光合作用日变化的研究结果显示经历光抑制的红毛菜能在 2h 内得以完全恢复, 表明这种光抑制是可逆的, 并未对红毛菜造成持续的伤害, 这可能与光抑制作用的靶位点有关。Cleland 等和 Theg 等认为光抑制的靶位点是 PS II 的反应中心, 其 D1 蛋白迅速被损伤发生降解^[25-27]; 而另一种观点认为光抑制的靶位点是 PS II 本身或 Q_A 组分而不是 D1 蛋白^[28]。本研究表明, 红毛菜经历光抑制后的恢复是非常迅速的, 因此推测红毛菜的原位光抑制

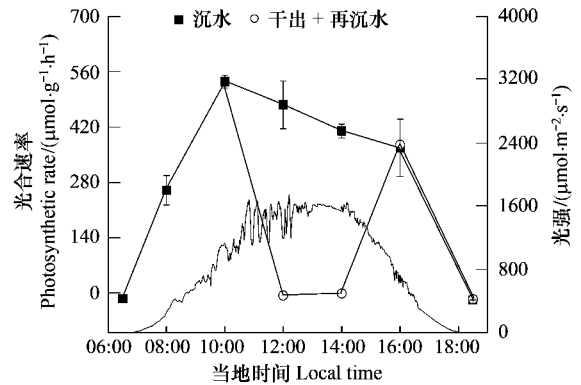


图 4 光合速率的日变化

Fig. 4 Daily course of photosynthetic rate

过程中,可能伴随着 PS II 反应中心 D1 蛋白的降解,但 D1 蛋白的周转速度很快,能及时修复失活的反应中心,以防止 PS II 反应中心损伤造成对光合机构的伤害^[29-31],或者根本不涉及 D1 蛋白的净降解过程,仅仅与 D1 蛋白的构像变化有关^[32],至于红毛菜在栽培过程中发生的光抑制涉及的是前面的哪一种机制还有待于进一步的研究。植物 PS II 不可避免地每吸收 10^6 — 10^7 光子便失活一个反应中心,这部分丧失功能的 PS II 反应中心在基粒垛叠区积累并起能量耗散通道的作用,从而保护有功能的 PS II 反应中心,当胁迫条件解除后这一部分失活的反应中心可以迅速转化为活性反应中心^[29, 32-33]。大多数潮间带大型海藻在自然条件下,某天或者某季节都会接收到超过光合作用最大需求能力的过量光照,为了避免因此产生的机体损伤,需要对捕光效率进行调节来平衡光能的吸收和利用过程。一些藻类可以调节自身色素的含量来调节捕光能力,如在大型海藻 *Saccorhiza dermatodea* 和 *Devaleraea ramentacea* 中,藻体细胞可以增加叶绿素 a 含量来适应低光强的环境,对于高光强环境可以转移其色素体来有效地减少其光能的吸收,从而保护光合作用相关色素免受光损伤^[34-36]。但在红藻中,尚未发现这种色素体转移机制的存在^[34]。红毛菜经历干出过程与沉水状态下色素含量并没有明显变化,表明其并没有通过色素含量变化来调节光能的吸收和利用,而是通过增加热耗散和降低光合电子传递速率等策略来应对强光可能造成的损伤。

藻类在对干出和高光强等多种胁迫因子的适应过程中,必须保持较高的光化学猝灭和 PS II 电子传递效率,同时还要维持一定的耗散过多光能的能力,这样才能有效地抵御强光和干出等因子的胁迫,同时兼顾自身生长所需,这是一种主动适应方式。如果以降低光化学猝灭而增加非光化学猝灭光来适应逆境,虽然能维持生存,但对生长相对不利,从这个意义上讲,尽管干出过程中红毛菜的光抑制是一种并未造成持续光损伤的可逆过程,但其光抑制的应对策略可被认为是一种内损耗的被动适应方式,因此,在光辐射比较强的中午,采取某些措施如通过遮光来降低红毛菜接受的光照,可能有利于其生物量的快速增加。红毛菜在栽培过程中需要适时干出,可能是出于两方面的考虑:其一是为了增强藻体的抗病害能力以减少病害;其二是为了去除附生藻类以减少杂藻的影响。红毛菜在干出期要耐受高温、干旱、营养缺乏以及高光强协同胁迫下的光抑制,尽管这种光抑制在重新入水后很快可以完全恢复,但光抑制严重影响碳的固定,所以在红毛菜藻体附满帘后,要减少干出时间以延长藻体在水中的生长时间,促进其快速生长。到生长的中后期抗病能力减弱,才相应增加干出时间或适时采收。

总之,红毛菜在栽培过程中经历中午强阳光辐射,会发生明显的光抑制现象,其中干出藻体更明显。随光

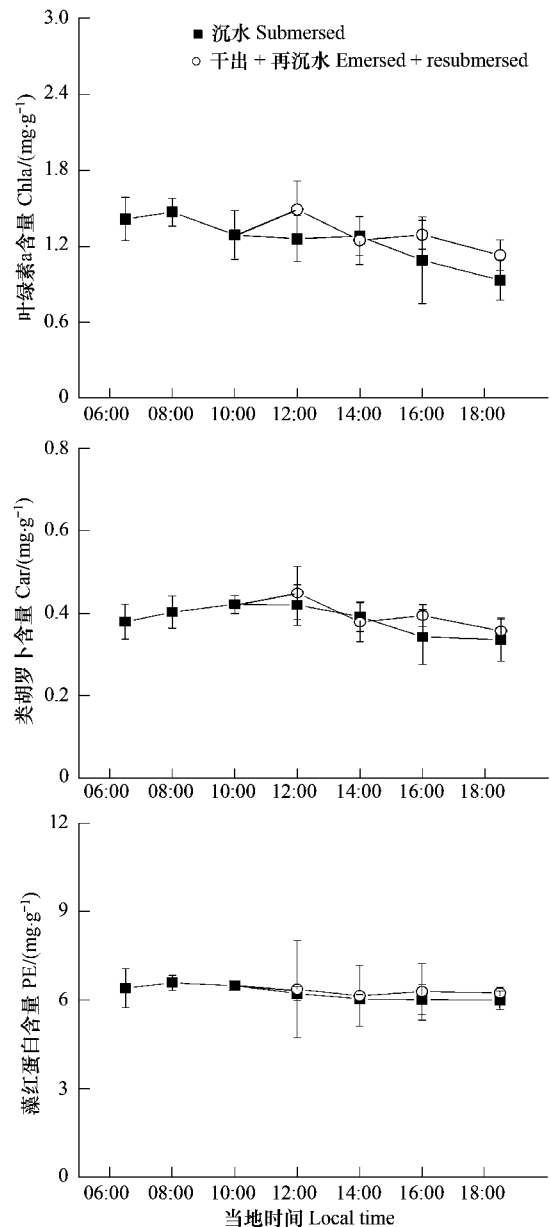


图5 叶绿素 a、类胡萝卜素和藻红蛋白含量的日变化
Fig. 5 Daily course of chlorophyll a, carotenoid and phycoerythrin contents

辐射减弱,经历和不经干出期的藻体光合速率和叶绿素 a 荧光参数都可以在短时间内快速恢复。红毛菜光系统 II 反应中心可以通过增加热耗散和降低光合电子传递速率等策略来应对光抑制。

References:

- [1] Larsson C , Axelsson L. Biocarbonate uptake and utilization in marine macroalgae. *Europe Journal of Phycology* ,1999 ,34: 79–86.
- [2] Reiskind J B , Beer S , Bowes G. Photosynthesis , photorespiration and ecophysiological interaction in marine macroalgae. *Aquatic Botany* ,1989 , 34: 131–152.
- [3] Davison I R , Pearson G A. Stress tolerance in intertidal seaweeds. *Journal of Phycology* ,1996 ,32: 197–211.
- [4] Dromgool F I. Desiccation resistance of intertidal and subtidal algae. *Botanica Marina* ,1980 ,23: 149–159.
- [5] Smith C M , Satoh K , Fork D C. The effect of osmotic tissue dehydration and air drying on morphology and energy transfer in the species of *Porphyra*. *Plant Physiology* ,1986 ,80: 8438–8447.
- [6] Zhu J Y , Lu Q Q , Chen J M , Wang W J , Xu P , Wang S J. Ultrastructure characteristics of *Bangia* sp. (Bangiales , Rhodophyta). *Journal of Fisheries of China* ,2008 ,32(1) : 138–144.
- [7] Wang W J , Zhu J Y , Xu P , Xu J R , Lin X Z , Huang C K , Song W L , Peng G , Wang G C. Characterization of the life history of *Bangia fuscopurpurea* (Bangiaceae , Rhodophyta) in connection with its cultivation in China. *Aquaculture* ,2008 ,278: 101–109.
- [8] Xia J R , Tian Q R , Gao K S. Transplant and main physiological and biochemical characteristics of *Bangia fusco-purpurea* (Rhodophyta). *Journal of Fisheries of China* ,2009 ,33(1) : 171–176.
- [9] Zheng J , Gao Y H , Wang W X , Huang S Y. Studies on crude extraction methods of phycoerythrin from *Bangia fusco-purpurea* and denaturalization mechanism of phycobiliprotein in different irradiation conditions. *Journal of Xiamen University* ,2003 ,42 (1) : 117–122.
- [10] Sun A S , Zheng C K. Studies on reproductive modes of the macroscopic phase and chromosome of *Bangia* sp. from China. *Oceanologia et Limnologia Sinica* ,1998 ,29: 269–273.
- [11] Lazár D. Chlorophyll a fluorescence induction. *Biochimica et Biophysica Acta* ,1999 ,1412: 1–28.
- [12] Van Kooten O , Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* ,1990 ,42: 313–349.
- [13] Genty B E , Briantais J M , Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* ,1989 ,990: 87–92.
- [14] Kromkamp J , Barranguet C , Peene J. Determination of microphytobenthos PS II quantum efficiency and photosynthetic activity by means of variable chlorophyll fluorescence. *Marine Ecology Progress Series* ,1998 ,162: 45–55.
- [15] Jassby A D , Platt T. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography* ,1976 ,21: 540–547.
- [16] Allen R , Wellburn. The spectral determination of chlorophylls a and b , as well as total carotenoids , using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* ,1994 ,44: 307–313.
- [17] Hanelt D , Huppertz K , Nultsch W. Photoinhibition of photosynthesis and its recovery in red algae. *Botanica Acta* ,1992 ,105: 278–284.
- [18] Kawamitsu Y , Driscoll T , Boyer J S. Photosynthesis during desiccation in an intertidal alga and a land plant. *Plant Cell Physiology* ,2000 ,41(3) : 344–353.
- [19] Burritt D J , Larkindale J , Hurd C L. Antioxidant metabolism in the intertidal red seaweed *Stictosiphonia arbuscula* following desiccation. *Planta* , 2002 ,215: 829–838.
- [20] Brown M T. Effects of desiccation on photosynthesis of intertidal algae from a southern New Zealand shore. *Botanica Marina* ,1987 ,30: 121–127.
- [21] Madsen T V , Maberly S C. A comparison of air and water as environments for photosynthesis by the intertidal alga *Fucus spiralis* (Phaeophyta). *Journal of Phycology* ,1990 ,26: 24–30.
- [22] Lipkin Y , Beer S , Eshel A. The ability of *Porphyra linearis* (Rhodophyta) to tolerate prolonged periods of desiccation. *Botanica Marina* ,1993 , 36: 517–523.
- [23] Hanelt D , Huppertz K , Nultsch W. Daily course of photosynthesis and photoinhibition in marine macroalgae investigated in the laboratory and field. *Marine Ecology Progress Series* ,1993 ,97: 31–37.
- [24] Hanelt D , Nultsch W. The role of chromatophore arrangement in protecting the chromatophores of the brown alga *Dictyota dichotoma* against photodamage. *Journal of Plant Physiology* ,1991 ,138: 470–475.
- [25] Cleland R E , Meils A , Neadle P J. Mechanism of photoinhibition: photochemical interaction in system of chloroplasts. *Photosynthesis Research* , 1986 ,9: 79–88.

- [26] Theg S M, Filar L J, Dilley R A. Photoinactivation of chloroplasts already inhibited on the oxidizing side of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1986, 849: 104-111.
- [27] Kyle D J, Ohad I, Arntzen C J. Membrane Protein damage and repair. I. Selective loss of quione protein function in chloroplast membranes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1984, 81: 4070-4074.
- [28] Critchley C. Studies on the mechanism of photoinhibition in higher plants. *Plant Physiology*, 1981, 67: 1161-1165.
- [29] Anderson J M, Park Y I, Chow W S. Photoinactivation and photoprotection of photosystem II in nature. *Physiologia Plantarum*, 1997, 100: 214-223.
- [30] Aro E M, McCaffery S, Anderson J M. Recovery from photoinhibition in peas (*Pisum sativum* L.) acclimated to varying growth irradiances. Role of D1 protein turnover. *Plant Physiology*, 1993, 104: 1033-1041.
- [31] Chow W S. Photoprotection and photoinhibitory damage // Barber J. ed. *Molecular Processes of Photosynthesis*. Stamford: JAI Press, 1994: 151-196.
- [32] Hong S S, Xu D Q. Light-induced increase in initial chlorophyll fluorescence F_0 level and the reversible inactivation of PS II reaction centers in soybean leaves. *Photosynthesis Research*, 1999, 61: 269-280.
- [33] Anderson J M, Aro E M. Grana stacking and protection of photosystem II in thylakoid membranes of higher plant leaves under sustained high irradiance: a hypothesis. *Photosynthesis Research*, 1994, 41: 315-323.
- [34] Nultsch W, Pfau J. Occurrence and biological role of light-induced chromatophore displacement in seaweeds. *Marine Biology*, 1979, 51: 77-82.
- [35] Hanelt D, Nultsch W. Daily changes of the phaeoplast arrangement in the brown alga *Dictyota dichotoma* as studied in field experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 1990, 61: 273-279.
- [36] Hanelt D, Nultsch W. The role of chromatophore arrangement in protecting the chromatophores of the brown alga *Dictyota dichotoma* against photodamage. *Journal of Plant Physiology*, 1991, 138: 470-475.

参考文献:

- [6] 朱建一, 陆勤勤, 陈继梅, 汪文俊, 许璞, 王素娟. 红毛菜的超微结构. *水产学报*, 2008, 32(1): 138-144.
- [8] 夏建荣, 田其然, 高坤山. 红毛菜的移栽与部分生理生化特性分析. *水产学报*, 2009, 33(1): 171-176.
- [9] 郑江, 高亚辉, 王文星, 黄水英. 红毛藻藻红蛋白的粗提方法比较及不同光照条件下藻胆蛋白变性机制的初步探讨. *厦门大学学报(自然科学版)*, 2003, 42(1): 117-122.
- [10] 孙爱淑, 曾呈奎. 中国红毛菜繁殖方式和染色体的研究. *海洋与湖沼*, 1998, 29(3): 269-273.