

水网藻附着对亚洲苦草光合特性的影响*

李强, 王国祥**, 马婷, 王文林, 潘国权

(南京师范大学地理科学学院, 江苏省环境演变及生态建设重点实验室, 南京 210097)

摘要:运用水下饱和脉冲荧光仪(Diving-PAM)测定附着了水网藻的亚洲苦草(*Vallisneria asiatica*)叶片的荧光参数和快速光响应曲线。在水网藻主要附着的苦草叶片上部,15 d后 F_v/F_m 显著下降,光系统(PS)的光化学效率显著降低;附着水网藻的叶片通过热的形式耗散掉的能量极显著增加($P < 0.01$),有效荧光产量、光化学淬灭系数和相对光合电子传递速率($rETR$)、Chl. a、类胡萝卜素(Car)、Chl. a/Chl. b和Car/Chl. a均显著降低;在快速光响应曲线中,当光照强度高于 $104 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后,随光照强度的增加,附着水网藻的苦草叶片的 $rETR$ 显著低于对照,光合作用能力下降;且其饱和光强为 $248 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,显著低于对照叶片的 $685 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,表明水网藻附着苦草叶片后导致叶片光响应能力显著下降。

关键词:水网藻;苦草;光系统II;叶绿素荧光特性

Changes of photosynthetic characters of *Vallisneria asiatica* adhered by *Hydrodictyon reticulatum*

LI Qiang, WANG Guoxiang**, MA Ting, WANG Wenli & PAN Guoquan

(Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, College of Geographical Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, P. R. China)

Abstract: Chlorophyll fluorescence characters and rapid light curves (RLCs) of *Vallisneria asiatica* adhered by *Hydrodictyon reticulatum* were measured by a submersible, pulse-amplitude modulated fluorometer: Diving-PAM. Results indicated that on the top of the leaves, F_v/F_m decreased apparently after 15 days, and Photosystem photochemical efficiency was reduced remarkably. Dissipated heat of the leaves adhered by *H. reticulatum* increased in high significant level ($P < 0.01$) after 15 days. The efficient quantum yield, photochemical quenching, relative Electron-transport rate ($rETR$), chlorophyll a (abbreviation, Chl. a), carotenoid (abbreviation, Car), the ratio of Chl. a and Chl. b, the ratio of Car and Chl. a of these leaves decreased significantly. It was observed from RLCs that when photosynthetically active radiation excess $104 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $rETR$ of *V. asiatica* leaves with *H. reticulatum* in irradiance were less notably than that of the control, and photosynthetic ability of these leaves decreased. Meanwhile, the saturating irradiance ($248 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) of leaves in the experimental pool was significantly less than $685 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ of the control. This indicated that after *H. reticulatum* adhered to *V. asiatica*, light responding capacity of *V. asiatica*'s leaves decreased notably in 15 days.

Keywords: *Hydrodictyon reticulatum*, *Vallisneria asiatica*, Photosystem II, photosynthetic characters

藻类和沉水高等植物同属于湖泊生态系统内的初级生产者,生态位高度重叠,相互竞争水下光照、矿物质营养元素及 CO_2 资源^[1]。藻类附着于沉水植物叶片后增加了其细胞外扩散层厚度而降低溶解无机碳的供应,并通过竞争光以及溶解无机碳削弱叶片的光合作用^[2]。目前,关于浮游藻类与沉水植物间的关系研究较多,但附着藻类对沉水植物生长和生产的影响以及可能的模型和机制这方面的了解还很少^[3]。饱和脉冲

* 国家863“十五”重大科技专项(2003AA601100-2)、国家“十五”“211工程”重大项目“不同时空尺度环境演变和生态建设”联合资助。2006-04-27收稿;2006-07-27收修改稿。李强,男,1973年生,博士研究生;E-mail: lq1973_2002@163.com.

** 通信作者;王国祥;E-mail: wangguoxiang@njjnu.edu.cn.

调制(PAM)荧光是研究植物光合作用的快速、无损伤探针,在陆生植物光合作用的研究中得到了广泛的应用^[4-6].近年来水下饱和调制荧光仪(Diving-PAM)的出现使原位测定沉水植物的光合作用成为可能^[7-9].本文以附着水网藻(*H. reticulatum*)的亚洲苦草(*V. asiatica*)为研究对象,原位测定苦草叶片的叶绿素荧光参数和快速光响应曲线,研究水网藻附着对苦草叶片光系统II(PS II)光合荧光特性的影响,为湖泊水生植被的恢复提供相应的实验依据和研究手段.

1 材料与方 法

1.1 实验场所与材料

实验在南京师范大学水环境生态修复中试平台的两个露天水池中进行.池长9.4 m,宽1.3 m,深1.5 m,蓄满自来水,实验前曝晒1周;池内放置了6个活动的升降铁架.调节各池铁架于1.3 m水深处,铁架上放置4个装满砂土的塑料筐(54×34×21 cm),流速为1.5 m/s.砂土为水洗后的河沙与平台内人工湖区的底泥按1:3比例混合配置得到,底泥的全氮和全磷(以P₂O₅表示)分别为0.194、0.514 mg/g,Cu、Zn、Pb、Cr和Cd分别为22.062、55.917、12.034、34.892和2.808 μg/g.于2005年6月12日每筐分别移植25株亚洲苦草^[10]幼苗,至8月5日时植株株高平均约为1.0 m.此时,将鲜重为1.5 kg的水网藻^[11]均匀引种于其中一个水池中,作为实验池;另一水池不加水网藻,为对照池.

1.2 实验设计

实验于8月5日开始,测定各水池的水质.将苦草叶片叶尖以下60 cm分作4个部分,0-15 cm、15-30 cm、30-45 cm和45-60 cm分别记作“叶片I”、“叶片II”、“叶片III”、“叶片IV”;在实验池和对照池中分别选择10株植株,测定其最长叶片(即倒2叶,或倒3叶)各个部分中部的 F_v/F_m .

8月20日再次于各池随机选择10株苦草测定其叶片上述4个部分的 F_v/F_m ,以及叶片II的叶绿素荧光参数($\Delta F_v/F_m$ 、 q^p 、 q^N 和 $rETR$)和快速光响应曲线.随机选取另外10株苦草叶片,分别称取叶片4个部分的鲜重;随后用软毛刷刷掉其上所附着的水网藻,再测定叶片各部分的鲜重,计算得到叶片各部分附着的水网藻鲜重,并测定叶片的叶绿素含量.所得数值取平均值作比较,并采用SPSS 11.5软件包进行差异显著性分析.并采用孔径100 μm的筛网打捞实验池中的水网藻,称取其鲜重.

1.3 水质测定

采用Skalar(荷兰)水质流动分析仪测定水体的TN、NH₄⁺-N、NO₂⁻-N、NO₃⁻-N和TP. COD_{Mn}测定采用高锰酸钾氧化法^[12].叶绿素含量采用分光光度法测定^[13].

1.4 水网藻对亚洲苦草快速光响应曲线的影响

早晨7:00开始用水下饱和脉冲荧光仪Diving-PAM(德国WALZ公司)和数据采集软件wincontrol(Walz GmbH, Effeltrich, Germany)进行测定. Diving-PAM配备了一个发射峰为650 nm的红外二极管,所发射的红外光为测量光;一个内置的卤素灯提供光化光照明和饱和脉冲光.

各池随机选择10株植株的成熟叶片,清除叶片上的附着物,测定其快速光响应曲线,取平均值作比较.连体叶片经暗适应10 min后,打开叶夹,开启检测光得到 F_o ,再由饱和脉冲光得到 F_m ;随后,逐渐开启光强度分别为17、49、104、176、248、342、506和684 μmol/(m²·s)的光化光,每个强度的光化光照射10 s后,经检测光和饱和脉冲光测得 F_t 、 F'_m ,计算得到8个 $rETR$ 值,绘出 $rETR$ 平均值的快速光响应曲线^[14].

1.5 水网藻对亚洲苦草叶片叶绿素荧光参数的影响

快速光响应曲线测定后接着测定叶片的叶绿素荧光参数.打开叶夹,开启光强为30 μmol/(m²·s)的光化光照射连体叶片10 s,经饱和脉冲光(4000 μmol/(m²·s),0.8 s)和检测光(0.15 μmol/(m²·s))测得 F'_m 、 F_t ,按下式计算各参数:

$$\text{光化学最大量子产量 } F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m;$$

$$\text{有效荧光产量 } \Delta F_v/F_m = (F'_m - F_t)/F'_m;$$

$$\text{光化学淬灭系数 } q^p = (F'_m - F_t)/(F'_m - F_o);$$

$$\text{非光化学淬灭系数 } q^N = (F_m - F'_m)/(F_m - F_o);$$

$$\text{相对光合电子传递速率}^{[14]} rETR = Yield \times PAR \times 0.84 \times 0.5.$$

2 结果

2.1 实验池和对照池的水质

由表 1 可知,实验前,实验池和对照池 TN、 NH_4^+ -N、 NO_2^- -N、 NO_3^- -N、TP 和 COD_{Mn} 的含量差异不显著,表明两区的水质条件基本相同. 根据我国地表水环境标准,实验池和对照池的水质属于Ⅲ类水体.

表 1 实验池和对照池的水质情况

Tab. 1 The water qualities of the experimental pool and the control pool

水质指标	NH_4^+ -N (mg/L)	NO_2^- -N (mg/L)	NO_3^- -N (mg/L)	TN (mg/L)	TP (mg/L)	COD_{Mn} (mg/L)
对照区	0.017	0.021	0.056	0.560	0.087	5.31
水网藻附着区	0.016	0.022	0.054	0.550	0.083	5.37

2.2 水网藻鲜重的变化

2.2.1 实验池中水网藻鲜重的变化 15 d 后,实验池中的水网藻已布满水表面,且水网藻主要集中于水深约 30 cm 以上的水体中. 将水网藻附着区中的水网藻打捞、称重,鲜重为 9.0 kg. 与实验前引入的 1.5 kg 相比较,重量增加了 5 倍.

2.2.2 苦草叶片不同部位处的水网藻附着情况 将苦草叶片叶尖以下 60 cm 均匀分成四段,分别称量各部分叶片和其上附着的水网藻的鲜重(表 2). 结果显示,苦草叶片 I 的重量最小,占四部分总重的 20.8%;叶片 II 和叶片 III 的重量较大,分别占总重的 28.1%、26.5%. 实验期间,水网藻在叶片 II 上的附着量最大,占总附着量的 38.2%;叶片 I 其次,占 35.7%;水网藻在叶片 III 上的附着量明显减少,占 17.2%;叶片 IV 虽仍有水网藻的附着,但附着量仅为 8.9%.

表 2 附着于苦草叶片不同部位处的水网藻平均鲜重

Tab. 2 Mean fresh weights of *H. reticulatum* in different parts of *V. spiralis*' leaves

	叶片 I	叶片 II	叶片 III	叶片 IV
苦草叶片不同部位的均重(g)	0.218 ± 0.009	0.29376 ± 0.011	0.277 ± 0.014	0.258 ± 0.011
附着的水网藻均重(g)	0.094 ± 0.003	0.101 ± 0.004	0.045 ± 0.02	0.023 ± 0.002

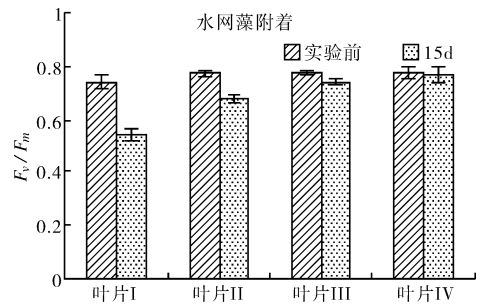
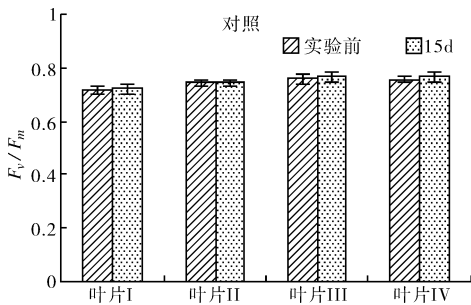


图 1 实验期间对照池中苦草不同部位的 F_v/F_m 变化

Fig. 1 F_v/F_m changes of differern parts of *V. spiralis*

leaves in the control pool during the experiment

图 2 实验期间实验池中苦草不同部位的 F_v/F_m 变化

Fig. 2 F_v/F_m changes of differern parts of *V. spiralis*

leaves in the experimental pool during the experiment

2.3 水网藻附着对苦草叶片 F_v/F_m 的影响

叶绿素荧光参数的分析有助于分析光合结构受影响的部位,光系统 II (PS II) 的光化学效率是表明光化学反应状况的一个重要参数. 叶绿素荧光参数 F_v/F_m 反映了当所有的 PS II 反应中心均处于开放态时的量子产量,可以直接作为光化学效率的指标^[15]. 由图 1 可知,在对照池中苦草叶片各部分的 F_v/F_m 在 15 d

后虽都有所升高,但并不显著. 叶片各部分 F_v/F_m 的大小顺序为: 叶片 I < 叶片 II < 叶片 III \approx 叶片 IV, 苦草叶片 30 cm - 60 cm 间的 F_v/F_m 差异不显著.

由图 2 可知, 15 d 后, 在实验池中叶片 I 的 F_v/F_m 平均值下降了 26.5%, 叶片 II 也下降了 12.3%, 差异均达到了极显著水平 ($P < 0.01$). 而叶片 III 和叶片 IV 的 F_v/F_m 平均值分别下降了 4.6% 和 0.6%, 差异不显著 ($P > 0.05$). 表明水网藻的附着显著降低了苦草叶片 PS II 的光化学效率.

2.4 水网藻附着对苦草叶片 $\Delta F_v/F_m$ 、 q^N 、 q^P 和 $rETR$ 的影响

由上可知, 苦草叶片 0 - 30 cm 是水网藻主要附着的区域, 因而进一步用光强为 $30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光化光照射苦草叶片 II 中部 10 s, 测定 $\Delta F_v/F_m$ 、 q^P 、 q^N 和 $rETR$, 有利于更深层次的认识水网藻附着对苦草叶片光合结构 PS II 的影响.

有效荧光产量 ($\Delta F_v/F_m$) 表示在照光下 PS II 的实际光化学效率, 反映吸收的光子供给 PS II 反应中心的效率^[10]. 由图 3 可知, 苦草叶片被水网藻附着 15 d 后, $\Delta F_v/F_m$ 平均值仅为对照的 75.4%, 差异达极显著水平 ($P < 0.01$). 表明水网藻显著影响了苦草叶片吸收光子供给 PS II 反应中心的效率, 使其效率降低.

q^P 是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额, 较低的 q^P 反映 PS II 中开放的反应中心比例和参与 CO_2 固定的电子减少. 由图 3 可知, 水网藻的附着导致了苦草的 q^P 显著下降; 15 d 后, 水网藻附着叶片的 q^P 平均值为对照的 90.4%, 显著低于对照植株 ($P < 0.05$).

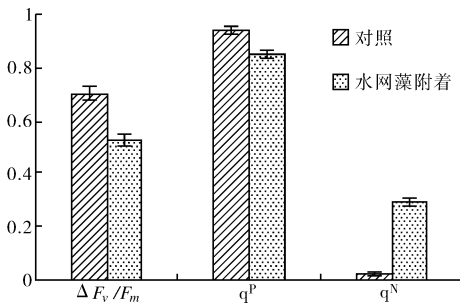


图 3 苦草叶片的 $\Delta F_v/F_m$ 、 q^N 和 q^P 均值

Fig. 3 The mean yield, q^N and q^P of *V. spiralis* leaves

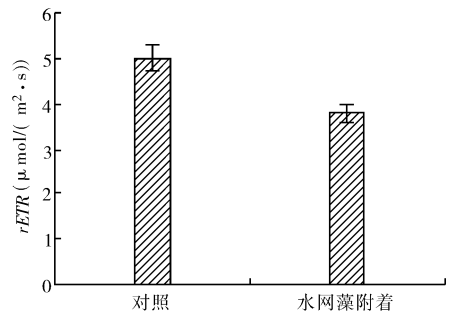


图 4 苦草叶片的 $rETR$ 均值

Fig. 4 The mean $rETR$ of *V. spiralis* leaves

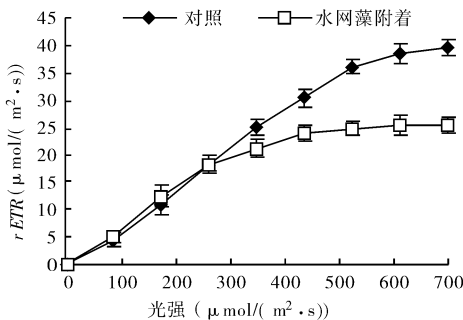


图 5 苦草叶片的快速光响应曲线

Fig. 5 Rapid light curves of *V. spiralis* leaves

q^N 反映的是天线色素吸收的光能不能用于电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分, 而热耗散是植物保护 PS II 的重要机制. 从图 3 可看出, 水网藻附着叶片的 q^N 平均值为 0.291, 高于对照区的 0.022, 经方差分析两池植株叶片 q^N 差异达极显著水平 ($P < 0.01$); 与对照相比, 水网藻附着的叶片将天线色素吸收得到的光能更多的以热的形式耗散掉了.

$rETR$ 是反映实际光强下的表现电子传递效率^[16], 用于度量光化学反应导致碳固定的电子传递情况, 其值由光强、叶片吸收光系数和有效荧光产量计算得到^[17]. 由图 4 可知, 水网藻附着叶片的 $rETR$ 值显著低于对照, 为对照的 76%, 差异达极显著水平 ($P < 0.01$), 表明由于水网藻的

附着导致叶片 PS II 系统的电子传递能力显著减弱.

2.5 水网藻附着对苦草叶片快速光响应曲线的影响

在光响应曲线中, 刚开始几分钟光照时间内的曲线变化具有重要的决定意义^[14]. 快速光响应曲线 (RLC) 为电子传递速率随光强的变化曲线, 测定快速光响应曲线以确定苦草叶片的实际光化学效率. 由图 5 可

知,随着光照强度的增加,对照叶片的 $rETR$ 明显高于水网藻附着的叶片. 在实验池中苦草叶片的饱和光强为 $248 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,显著低于对照池苦草叶片的 $685 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;此外,实验池和对照池苦草叶片的 $rETR_{\text{max}}$ 也出现显著的差异;对照叶片的 $rETR_{\text{max}}$ 为 $39.7 \pm 1.4 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,显著高于水网藻附着叶片的 $25.7 \pm 1.9 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. 表明由于水网藻的附着,苦草叶片在高光强下的电子传递效率显著下降,光响应能力明显降低.

2.6 水网藻附着对苦草叶片光合色素比值的影响

叶绿素含量和 Chl. a/Chl. b、Car/Chl. a 比值是反映植物光合能力的重要指标. 由图 6、7 可知,附着水网藻的苦草 Chl. a、Chl. b、Car 和 Chl. a + Chl. b 含量均有所降低,与对照相比较分别降低了 17.5%、1.4%、27.9% 和 10.3%,除 Chl. b 外其余的差异均达极显著水平 ($P < 0.01$);且 Chl. a/Chl. b、Car/Chl. a 的比值与对照相比较分别降低了 16.3%、12.7%,差异也达到了极显著水平 ($P < 0.01$).

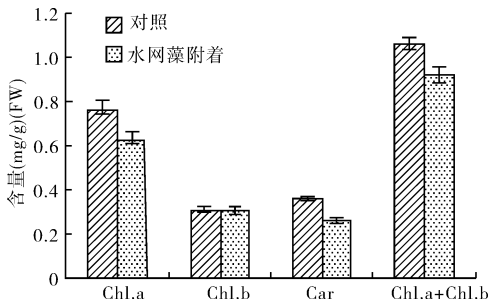


图 6 苦草叶片的叶绿素含量

Fig. 6 Chlorophyll contents of *V. spiralis* leaves

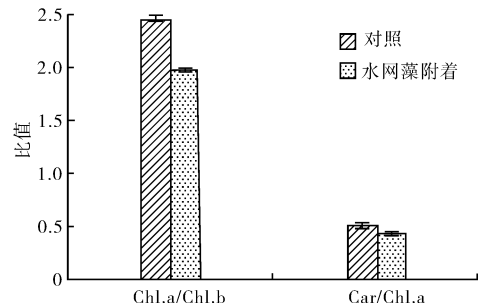


图 7 苦草叶片 Chl. a/Chl. b 和 Car/Chl. a 的比值
Fig. 7 The ratio of Chl. a and Chl. b, the ratio of Car and Chl. a of *V. spiralis* leaves

3 讨论

富营养湖泊中沉水植被的减少和损失在某种程度上与藻类竞争碳源有关^[18]. 水网藻为淡水绿藻,常见于暂时性水体或永久性水体,如湖泊、池塘中^[11]. 夏季水温较高,水网藻 (*H. reticulatum*) 在水体中生长迅速,15 d 内生物量(鲜重)增加了 5 倍. 实验期间,大部分水网藻依附苦草,密布于水面,少部分的水网藻紧密附着于苦草叶面,显著影响苦草叶片的光合作用.

在过去的 16 年,叶绿素 a 荧光测定在评估 PS II 性质上已经证明是一种有效的方法. 实验前,实验池和对照池苦草叶片的 F_v/F_m 无显著差异,且叶片各部分的差异也不显著. 15 d 后对照苦草叶片各部分的 F_v/F_m 与实验前相比较无显著差异,且有一定程度的升高,表明实验期间的温度、光照和水质条件对苦草的 F_v/F_m 并未造成显著影响;但是在水网藻生长的实验池中苦草叶片各部分的 F_v/F_m 却呈现下降趋势,特别是在水网藻大量附着的上部(0-30 cm), F_v/F_m 下降显著,达极显著水平 ($P < 0.01$),这可能与水网藻紧密附着于苦草叶面,增加了苦草叶片细胞外扩散层厚度,降低了溶解性无机碳的供应^[2]和光照强度有关.

水网藻附着于苦草叶片后,叶绿素含量显著下降,荧光参数 $\Delta F_v/F_m$ 、 q^p 、 q^N 和 $rETR$ 发生显著的变化. 光能被叶片天线色素捕获后,主要有 3 种相互竞争的出路:光化学电子传递、叶绿素荧光发射和热耗散. 其中叶绿素荧光发射只消耗捕获光能的很少一部分,能量主要通过光化学电子传递和热耗散途径消耗掉. 在 $30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光化照射下,附着了水网藻的苦草叶片的光化学效率 ($\Delta F_v/F_m$) 显著降低,参与光化学电子传递的能量显著减少 (q^p 显著降低),与对照相比较更多的电子聚集在 PS II 受体侧,非光化学淬灭 (q^N) 相应增加,能量更多的以热的形式耗散掉,且光合电子传递链中相对电子传递速率 ($rETR$) 也显著降低. 因而,经光反应后生成的 ATP 和 NADPH 将会显著减少,暗反应受到显著的影响,光合作用显著降低.

类胡萝卜素分子存在于 PS II 的所有蛋白色素复合物中,起着辅助吸收光能、参与光保护和稳定外周天线 LHC 结构的作用^[19]. 夏季,苦草叶片附着水网藻后类胡萝卜素含量和 Car/Chl. a 比值显著降低,在高光

照条件下,叶片易受到伤害,导致光合作用下降.快速光响应曲线测定的结果也表明,水网藻附着于苦草叶片后,导致叶片在高光照条件下电子传递速率显著降低,最大光合能力显著下降,光响应能力降低显著.

此外,传统研究沉水植物光合作用的方法主要是测定其吸收的 CO_2 量^[20]和放出的 O_2 量^[21],由于受测定条件的限制,难以真正实现无损伤、原位测定的要求.而 Diving-PAM 的出现弥补了这一缺憾.研究表明,利用 Diving-PAM 测定沉水植物的荧光参数和快速光响应曲线,可用于附着藻类和沉水植物间光合作用关系的研究.

4 参考文献

- [1] 杨清心. 富营养水体中沉水植物与浮游藻类相互竞争的研究. 湖泊科学, 1996, **8**: 17 - 24.
- [2] Sand J K. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquatic Botany*, 1977, **158**: 55 - 63.
- [3] 苏睿丽, 李伟. 沉水植物光合作用的特点与研究进展. 植物学通报, 2005, **22** (增刊): 128 - 138.
- [4] Wodala B, Deák Z, Vass I *et al.* Nitric oxide modifies photosynthetic electron transport in pea leaves. *Acta Biologica Szegediensis*, 2005, **49**: 7 - 8.
- [5] Wen X, Gong H, Lu C. Heat stress induces an inhibition of excitation energy transfer from phycobilisomes to photosystem II but not to photosystem I in a cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, **43**: 389 - 395.
- [6] Takabayashi A, Kishine M, Asada K *et al.* Differential use of two cyclic electron flows around photosystem I for driving CO_2 -concentration mechanism in C4 photosynthesis. *Proc Natl Acad Sci*, 2005, **102**: 16898 - 16903.
- [7] Ralph P J, Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 2005, **82**: 222 - 237.
- [8] Takahashi S, Nakamura T, Sakamizu M *et al.* Repair machinery of symbiotic photosynthesis as the primary target of heat stress for reef-building corals. *Plant Cell and Physiology*, 2004, **45**: 251 - 255.
- [9] Smith J E, Smith C M, Vroom P S *et al.* Nutrient and growth dynamics of *Halimeda tuna* on Conch Reef, Florida Keys: Possible influence of internal tides on nutrient status and physiology. *Limnology and Oceanography*, 2004, **49**: 1923 - 1936.
- [10] 颜素珠主编. 中国水生高等植物图说. 北京: 科学出版社, 1983: 237 - 238.
- [11] 傅华龙, 陈昭麟主编. 藻类学教程. 成都: 四川大学出版社, 1993: 266 - 267.
- [12] 魏复盛主编. 水和废水监测分析方法(第三版). 北京: 中国环境科学出版社, 1989: 223 - 226.
- [13] 汤章城主编, 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 1999: 95 - 96.
- [14] Schreiber U, Gademann R, Ralph P J *et al.* Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. *Pl Cell Physiol*, 1997, **38**: 945 - 951.
- [15] 沈允钢, 许大全, 施教耐主编. 动态光合作用. 北京: 科学出版社, 1998.
- [16] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数意义及讨论. 植物学通报, 1999, **16**(4): 444 - 448.
- [17] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 1989, **990**: 87 - 92.
- [18] Maberly Sc, Spence DHN. Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater Plants. *Journal of Ecology*, 1983, **71**: 705 - 724
- [19] 贺俊芳, 王水才, 张舒等. 内周天线 CP43/CP47 中 β -Car 到 Chl. a 分子间的能量传递. 光子学报, 2001, **3**(4): 385 - 390.
- [20] Pagano A M, Titus J E. Submerged macrophyte growth at low pH contrasting responses of three species to dissolved inorganic carbon enrichment and sediment type. *Aquatic Botany*, 2004, **79**: 65 - 74.
- [21] 苏文华, 张光飞, 张云孙等. 5 种沉水植物的光合特征. 水生生物学报, 2004, **28**(4): 2004, 391 - 395.