

悬浮泥沙水体对穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum* L.) 光合荧光特性的影响

李 强, 王国祥**, 王文林, 马 婷, 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: 用粒径小于 $100\mu\text{m}$ 的泥沙分别配置浊度为 30、60 和 90NTU (Nephelometric Turbidity Units) 的混浊水体, 将穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum* L.) 成体植株分别种植于上述水体中, 2 个月后, 利用水下饱和脉冲荧光仪 (Diving-PAM) 测定植株叶片的叶绿素荧光参数。结果表明, 水体悬浮泥沙对狐尾藻成体植株 F_v/F_m 和 F_o 影响不显著, 植株 PS II 无显著损伤。用 $30\mu\text{mol photon}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光化光照射 10s, 在 30 和 60NTU 的混浊水体中植株 $\Delta F_v/F_m$ 、 q^p 和 $rETR$ 与对照的差异不显著; 在 90NTU 的水体中, q^p 、 $rETR$ 与对照的差异显著 ($P < 0.05$); q^N 值 ≤ 0.1 , 表明在低光化光照射下叶片的热耗散少, 能量更多的参与了光化学反应。在悬浮泥沙水体中植株的 $rETR$ 日变化幅度显著小于对照, 植株的光合作用随水体浊度的增加显著降低。 F_v/F_m 日变化呈较为平缓的“V”形变化, 植株受到的光抑制程度低; 泥沙浊度 $\geq 60\text{NTU}$ 时, F_v/F_m 恢复变慢, 但与对照差异不显著。 $rETR_{\text{max}}$ 随泥沙浊度升高呈下降趋势, 光合作用能力显著降低。结果表明穗花狐尾藻是一种较为耐受悬浮泥沙水体的沉水植物, 悬浮泥沙对植株光合系统 PS II、抗光抑制能力无显著影响, 但对光合作用能力影响显著 ($P < 0.05$)。

关键词: 穗花狐尾藻; 悬浮泥沙; 光合荧光特性

The influence of suspended sands on *Myriophyllum spicatum* L. photosynthetic fluorescence characteristics in turbid waters

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

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

Abstract: Mature *Myriophyllum spicatum* L. were planted respectively in 30NTU, 60NTU and 90NTU turbid water of suspended sands. In these turbid waters, the size of suspended sands were less than $100\mu\text{m}$. After two months, the leaves near their stems were measured by a newly developed, submersible, pulse-amplitude modulated (PAM) fluorometer: Diving-PAM. The results indicated that photosystem II of *Myriophyllum spicatum* didn't damaged apparently in the turbid waters by the detection of F_v/F_m and F_o . After the leaves were illuminated by actinic light of $30\mu\text{mol photon}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ for 10 s, $\Delta F_v/F_m$ and q^p didn't decrease significantly in 30 and 60 NTU turbid waters less than those in the control water, while q^p in 90NTU turbid water was remarkably lower than that in the control water ($p < 0.05$). q^N in these turbid waters was less than 0.1, indicating that heat dissipation of the plants was low, and more energy took part in light chemical reaction. In addition, the diurnal variational extent of $rETR$ in turbid waters was smaller significantly than that in the control water, and photosynthesis of these plants significantly decreased with turbidity of water increasing. The diurnal variation of F_v/F_m under irradiance exhibited gentle "V" shape in the turbid water, indicating that *Myriophyllum spicatum* L. could endure higher irradiance. When turbidity of water was more than 60NTU, F_v/F_m of these plants restored slower than that of the control water, but their difference wasn't significant. Maximal $rETR$ also decreased with the increasing turbidity of water, showing that pho-

* 国家 863“十五”重大科技专项(2003AA601100-2)和国家“十五”“211 工程”联合资助。2006-04-19 收稿; 2006-06-30 收修改稿。李强, 男, 1973 年生。在读博士生; E-mail: lq1973-2003@163.com.

** 通讯作者; E-mail: wangguoxiang@njnu.edu.cn.

tosynthesis ability of the plants decreased apparently. All above-mentioned results indicated that *Myriophyllum spicatum* L., one kind of submerged macrophytes, was more tolerant to high turbid waters of suspended sands. Suspended sands didn't influence significantly photosystem and the tolerance to photoinhibitory stress, but did significantly photosynthetic ability of the plants ($P < 0.05$).

Keywords: *Myriophyllum spicatum*; suspended sands; photosynthetic fluorescence characteristics

水体中的各种悬浮颗粒物直接影响光强在水体中的垂直分布, 从而影响沉水植物的生长繁殖^[1]与分布. 水体悬浮颗粒物主要包括藻类等微生物残体、泥沙等无机颗粒物, 前者主要出现在藻型富营养化湖泊中, 其对沉水植物的影响已有较多研究; 后者出现在一些通江湖泊及河流中, 其对沉水植物的影响研究较少. 有关光照对沉水植物的影响研究主要是通过形态学特征和生物量的变化来间接反映^[2]; 也有人采用碘量法^[3]和氧电极^[4]对沉水植物的光合作用进行研究, 但这些测定均是在植株离体的条件下进行的, 不能实现沉水植物的无损、原位测定, 难以真实地反映沉水植物的光合作用情况.

饱和脉冲调制 (PAM) 叶绿素荧光仪是研究植物光合作用的快速、无损探测针^[5], 将 PAM 荧光仪的探头直接置于植物叶片表面可以测定一系列光合参数^[6], 该方法在陆生植物光合作用的研究中应用非常广泛^[7-9]. 近年来水下饱和脉冲叶绿素荧光仪 (DIVING-PAM) 的出现使原位、无损测定沉水植物的光合作用成为可能^[10-12]. 穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum* L.) 是一种常见的沉水植物, 广泛生长于淡水的池塘、沼泽及河流水体中^[13], 生长期长, 适应性较强, 是水生生态修复的优良种质. 本文将狐尾藻成株种植于不同浊度的悬浮泥沙水体中, 通过原位测定植株叶片的叶绿素荧光参数, 研究悬浮泥沙对狐尾藻光系统 (PS) 叶绿素光合荧光特性的影响, 为狐尾藻在混浊水体中的重建提供实验依据.

1 材料与方法

1.1 植物材料

穗花狐尾藻: 多年生草本, 具根状茎, 茎圆形, 高 1 m 左右^[13]. 本实验所用的穗花狐尾藻采自南京六合长江边的水塘中, 选取发育程度较为一致的植株于实验前 20d 移植于实验水池中; 池底为 30 cm 厚的泥土, 放入自来水.

1.2 实验设计

实验在南京师范大学水环境生态修复中试平台的 4 个露天水池中进行. 水池池长 9.4 m, 宽 1.1 m, 水深调节为 1.3 m. 其中一个水池的水体不含泥沙, 为对照池; 池尾设置一抽水泵, 将水从池尾抽到池前端, 以使池内水流循环流动. 另三个水池为实验池, 池尾水先流入尾端的沉沙池, 然后将水用泵抽到池前端的混沙池中, 再流入各实验池; 根据长江下游通江湖泊河流水体的一般浊度范围, 调节各水池入水管水流, 使各池水体悬浮泥沙浊度分别为 30、60 和 90 NTU (Nephelometric Turbidity Units) 左右. 在实验池和对照池中分别均匀种植 50 株穗花狐尾藻, 实验前植株株高约为 1.0 m. 2 个月后, 各实验池随机选择 10 株穗花狐尾藻, 分别测定其茎端伸展、成熟叶片的荧光参数、快速光响应曲线、 $rETR$ 和 F_v/F_m 光合日变化, 所得数值取平均值与对照池植株作比较并采用 SPSS 11.5 软件包进行差异显著性分析. 实验从 2005 年 7 月 11 日开始, 至 9 月 14 日结束.

1.3 泥沙制备

实验泥沙采自江苏省镇江段的长江泥沙, 以孔径 100 μm 筛网滤掉粗颗粒, 滤液静止 2 h 后选上层悬浮液作为实验用的悬浮泥沙溶液. 悬浮泥沙主要为粒径 1 - 1.5 μm 的泥沙, 约占 40%; 其次为 50 - 100 μm 、2.5 - 5 μm 和 25 - 50 μm 粒径的泥沙, 分别占 25%、13.4% 和 12.4%. 因而, 实验用泥沙主要由粒径较小的颗粒组成.

1.4 泥沙浊度测定

采用美国 HACH 公司 2100P 浊度仪测定水体中的水体浊度.

1.5 悬浮泥沙对穗花狐尾藻荧光参数的影响

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 650nm 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. 光强使用微型的 Li-Cor 质子探头测定(Walz GmbH, Effeltrich, Germany),该探头已用 Li-Cor 质子(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)探头校正. 每一水池随机选择 10 株植株顶部伸展、成熟的叶片(水下 20 cm 处),清除叶片上的附着物,测定其荧光参数值,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($0.15 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)得到 F_o ,再由饱和脉冲光($4000 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}, 0.8\text{s}$)测得 F_m . 然后开启光强为 $30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光化光照射 10 s,再经饱和脉冲光和检测光测得 F'_m, F'_i ,按下式计算:光化学最大量子产量 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$;有效荧光产量 $\Delta F'_i/F'_m = (F'_m - F'_i)/F'_m$;光化学淬灭系数 $q^P = (F'_m - F'_i)/(F'_m - F_o)$;非光化学淬灭系数 $q^N = (F_m - F'_m)/(F_m - F_o)$;相对光合电子传递速率 $rETR = Yield \times PAR \times 0.84 \times 0.5^{[14]}$.

1.6 悬浮泥沙对穗花狐尾藻 $rETR$ 和 F_v/F_m 光合日变化的影响

在对照池和实验池中分别随机选择 10 株植株,做好标记. 用 DIVING-PAM 于早晨 7:00 开始测定,如 1.5 所述先测得 F_o, F_m ;然后,用饱和脉冲光($4000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}), 0.8\text{s}$)测得连体叶片的 F'_i 和 F'_m ,计算得到 $rETR$ 和 F_v/F_m ;每隔 2 h 重复测定一次,至 17:00 结束.

1.7 悬浮泥沙对穗花狐尾藻快速光响应曲线的影响

各池随机选择 10 株植株,于早晨 7:00 开始用 DIVING-PAM 测定. 连体叶片经暗适应 10min 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 $684 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 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'_i, F'_m ,计算得到 8 个 $rETR$ 值,绘出 $rETR$ 平均值的快速光响应曲线.

2 结果

2.1 悬浮泥沙对穗花狐尾藻叶片 $F_v/F_m, F_o$ 的影响

F_v/F_m 反映了当所有的光系统 II (PS II) 反应中心均处于开放态时的量子产量,可以直接作为最适状态下光合作用光化学反应效率的指标^[15]. 由图 1 可知,叶片经过暗适应后,在 30、60 和 90 NTU 浊度的水体中植株叶片的 F_v/F_m 分别为对照池植株的 99.95%、97.69% 和 97.23%,差异不显著($P > 0.05$).

F_o 是 PS II 反应中心全部开放即 Q_A 全部氧化时的荧光水平,PS II 天线的热耗散增加常导致 F_o 的降低,而 PS II 反应中的破坏或可逆失活则引起 F_o 的增加. 因此可根据 F_o 的变化推测反应中心的状况. 由图 1 可见,30、60 和 90NTU 水体中植株叶片的 F_o 分别比对照增加了 11.3%、15.8% 和 21.0%,但与对照的差异不显著($P > 0.05$). 表明实验期间悬浮泥沙导致了穗花狐尾藻成株叶片光系统 PS II 一定程度的破坏,但破坏不显著.

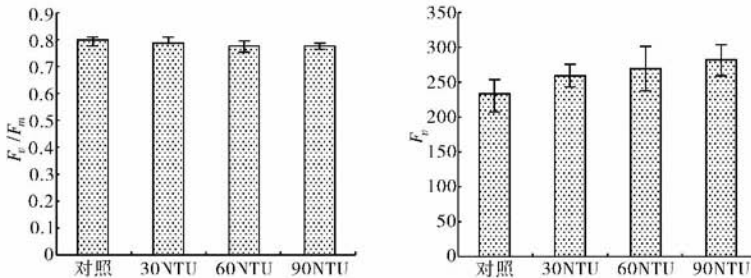


图 1 不同浊度下穗花狐尾藻的 $F_v/F_m, F_o$ 值

Fig. 1 The values of F_v/F_m and F_o of *Myriophyllum spicatum* in different turbid water bodies

2.2 悬浮泥沙对穗花狐尾藻叶片 $\Delta F'_i/F'_m, q^P, q^N$ 和 ETR 的影响

植株叶片在照光情况下的光合作用状况可以通过有效荧光产量 ($\Delta F'_i/F'_m$)、光化学荧光淬灭系数

(q^p)、非光化学淬灭系数(q^N)和相对光合电子传递速率($rETR$)来反映,它们是评估光系统 PS II 状态是否良好的指标. 在含悬浮泥沙的混浊水体中,水下光强衰减较快,加上叶片在水中的位置,叶片实际接收的光强远小于其所处水位的光强. 经 Li-Cor 质子探头测定在对照水体中穗花狐尾藻叶片晴天早晨 7:00 接收的光强 $< 30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. 为了比较悬浮泥沙对植株 PS II 的影响和更深层次的认识悬浮泥沙对穗花狐尾藻生长发育的影响,本文选用光强为 $30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光化光照射叶片 10 s,分析各水体中穗花狐尾藻植株在该光化光下的荧光参数变化.

$\Delta F_v/F_m$ 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. 如图 2-A 所示,与对照池相比,30、60 和 90NTU 浊度水体中植株 $\Delta F_v/F_m$ 平均值分别减少了 0.3%、3.5% 和 4.1%,差异不显著($P > 0.05$).

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. 如图 2b 所示,在水体浊度为 30、60 和 90NTU 的水体中,与对照相比 q^p 平均值分别下降了 3.0%、4.1% 和 5.3%. 在 90NTU 的水体中 q^p 差异显著($P < 0.05$).

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. 如图 2c 所示,在对照池和实验池中,虽然对照的 $q^N < 30\text{NTU} < 60\text{NTU} < 90\text{NTU}$,但它们的 q^N 都 ≤ 0.1 ,热耗散小,表明在 $30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光化光照射下,能量更多的参与了光化学反应,叶片 PS II 受到的影响不显著.

$rETR$ 是反映实际光强下的表观电子传递效率^[15]. $rETR$ 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^[16]. 如图 2d 所示,实验池植株与对照池植株相比较, $rETR$ 值有所下降;经方差分析,30NTU 和 60NTU 的悬浮泥沙水体对狐尾藻 $rETR$ 影响不显著,但 90NTU 的悬浮泥沙水体对穗花狐尾藻 $rETR$ 的影响显著($p < 0.05$).

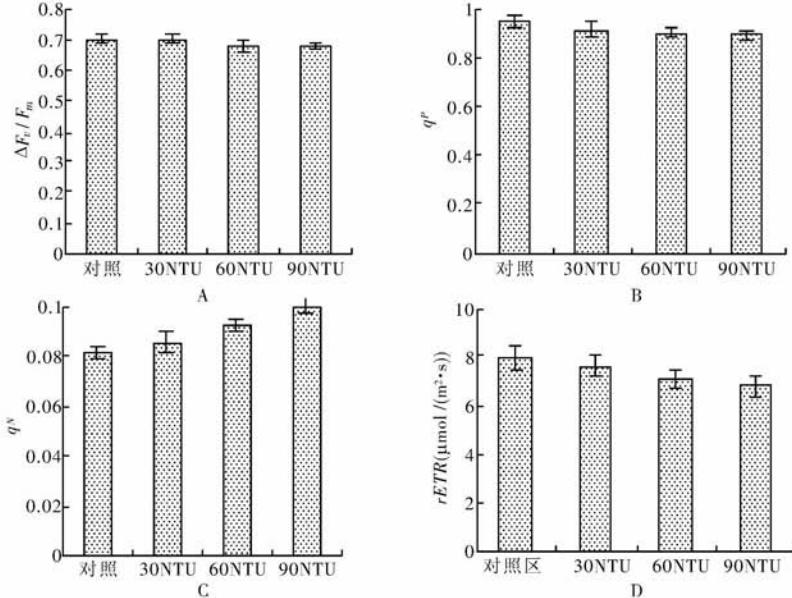


图 2 不同浊度下穗花狐尾藻的 Yield、 q^N 、 q^p 和 $rETR$ 值

Fig. 2 The values of Yield, q^N , q^p and $rETR$ of *Myriophyllum spicatum* L. in different turbidity waters

2.3 悬浮泥沙对穗花狐尾藻 $rETR$ 和 F_v/F_m 光合日变化的影响

为了进一步了解水体悬浮泥沙对穗花狐尾藻植株叶片 PSII 的影响,测定了各水池中穗花狐尾藻 $rETR$ 和 F_v/F_m 的日变化. 由图 3 可知,早晨 7:00 后光照强度逐渐升高,至 11:00 时达到一较高值,13:00 时又略

有升高;随后逐渐下降.在7:00-17:00间,穗花狐尾藻的 $\Delta F_v/F_m$ 相应地也呈日动态变化.在7:00-17:00间,穗花狐尾藻的 $rETR$ 和 F_v/F_m 相应地也呈日动态变化.由图4可知,对照区穗花狐尾藻植株 $rETR$ 与光照的日变化趋势相似,在9:00-15:00间 $rETR$ 的大小顺序为对照 > 30NTU > 60NTU > 90NTU,悬浮泥沙水体中植株 $rETR$ 与对照的差异达显著水平($p < 0.05$),表明悬浮泥沙显著影响了植株的光合作用;随浊度的增加,植株在一天中的光合作用呈逐渐降低趋势.

F_v/F_m 的日变化呈较为平缓的“V”字形,与光强的日变化呈相反趋势,与对照池植株相较,在悬浮泥沙浊度为30NTU的水体中 F_v/F_m 的日变化与对照差异不显著,其最低值也出现在13:00;17:00时 F_v/F_m 恢复到早晨的96.5%.在60NTU和90NTU中, F_v/F_m 的变化幅度比对照大,恢复较慢,但与对照差异也不显著($p > 0.05$);17:00时 F_v/F_m 值分别恢复了95.0%、92.9%,表明悬浮泥沙水体($\leq 90NTU$)对穗花狐尾藻的光抑制程度及恢复影响不显著.

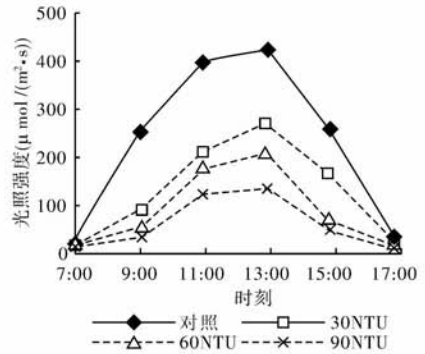
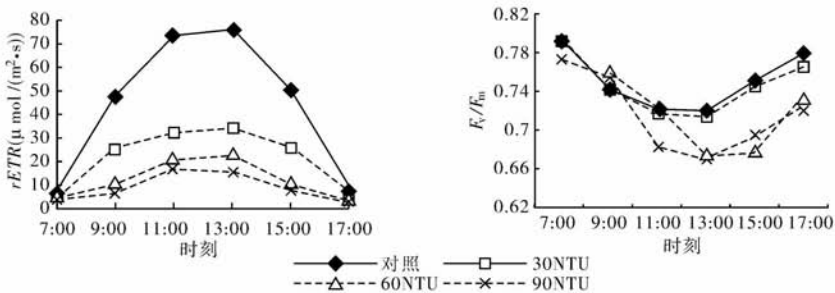


图3 光强的日变化

Fig. 3 The diurnal irradiance variation

图4 不同浊度下穗花狐尾藻 $rETR$ 和 F_v/F_m 的光合日变化Fig. 4 The diurnal $rETR$ and F_v/F_m variation of *Myriophyllum spicatum* L. in different turbid waters

2.4 悬浮泥沙对穗花狐尾藻叶片快速光响应曲线的影响

悬浮泥沙对穗花狐尾藻叶片PS II的影响还体现在叶片对光的响应能力上.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].测定快速光响应曲线(RLC)以确定狐尾藻叶片的实际光化学效率.由图5可知,实验池和对照池的穗花狐尾藻植株的饱和光强皆为 $673 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $rETR_{\text{max}}$ 则出现差异;对照池的 $rETR_{\text{max}}$ 为 $42.08 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,高于30NTU的 $37.71 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、60NTU的 $28.75 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和90NTU的 $30.51 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$.随着光照强度的升高,对照池植株的相对电子传递速率显著大于实验池植株.在60和90NTU浊度水体中,穗花狐尾藻植株的相对电子传递速率无明显的差异;但与30NTU的植株相较,显著小于后者.表明,水体悬浮泥沙对穗花狐尾藻植株的光响应能力具有较大的影响,这种影响主要体现在光强较高的条件下;随悬浮泥沙浊度的升高,悬浮泥沙对植株光响应能力的影响加大,植株的光合作用下降.

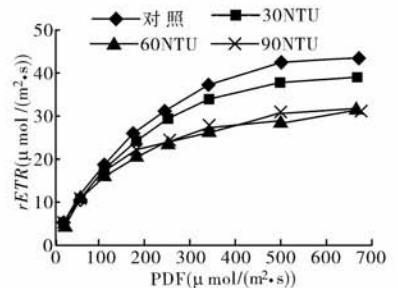


图5 不同浊度下穗花狐尾藻的快速光响应曲线

Fig. 5 The rapid-light curves of *Myriophyllum spicatum* L. in different turbidity waters

3 讨论

在含悬浮泥沙的水体中,悬浮物沉积在叶片表面后,削减了进行光合作用的光,可能导致植株与水体间气体交换和营养物质交换的改变,不利于沉水植物的生长,植株光合作用发生变化^[2]。研究表明,2个月后,各水池中生长的穗花狐尾藻叶片都有不同程度的泥沙附着,但悬浮泥沙水体中的植株叶片在暗适应状态下的 F_o 、 F_v/F_m 与对照差异不显著,表明实验期间悬浮泥沙对穗花狐尾藻光系统 PS II 没有造成显著的伤害。

在过去的近 20 年,叶绿素 a 荧光测定在评估光合器官性质上已经证明是一种有效的方法^[16]。在照光条件下,光能被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^[17]。光化学淬灭(q^P)和非光化学淬灭(q^N)描绘了能量耗散途径的相对影响; q^N 衡量了转化为热的能量。在低光照条件下,植株叶片通过光化学电子传递和以热的形式耗散能量的能力可用于评估植株光系统 PS II 的发育状况。植株光化学电子传递消耗掉的能量可以通过 $\Delta F_v/F_m$ 和 q^P 反映;当 $\Delta F_v/F_m$ 和 q^P 增大时,光化学电子传递消耗的能量增大。 q^N 增大,则热耗散掉的能量增多。植株在光强 $30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 下测定的荧光参数表明,在 30 和 60 NTU 水体中悬浮泥沙对穗花狐尾藻成体植株 $\Delta F_v/F_m$ 和 q^P 的影响并不显著,天线色素吸收的光子供给 PS II 反应中心的效率和参与光化学电子传递的份额没有显著减少。同时, q^N 值小,热耗散掉的能量少,表明在该光照强度下穗花狐尾藻叶片的过剩能量少,PS 未受到显著影响。

光合作用与光强的日变化紧密相连已被广泛地证明^[18]。在悬浮泥沙水体中,随水体浊度的增加,水下光照强度显著降低, $rETR$ 随光强增加而增强,到中午光合作用达到峰值,午后又逐渐下降。 F_v/F_m 的下降常用于解释光抑制和光化学调节能力下降^[19]。对植株 F_v/F_m 的光合日变化研究发现,各浊度水体中穗花狐尾藻 F_v/F_m 值日变化和对照相似,呈较平缓的“V”形变化,表明中午的强光虽然导致其产生了光抑制,但植株受到的光抑制程度与对照相比较不显著,对光抑制的耐受能力和恢复能力无显著变化。

快速光响应曲线(RLC)反应实际的光合作用状态^[20]。进一步对穗花狐尾藻 RLC 的研究表明,在较高光强($>100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)下,随悬浮泥沙浊度升高植株的相对光合电子传递速率呈降低趋势,植株 $rETR_{\text{max}}$ 下降显著,光合作用能力显著降低;而在各水体水体中植株的饱和光照强度相同,抗光抑制能力无显著变化。

综上所述,穗花狐尾藻是一种较为耐受悬浮泥沙水体的沉水植物。在我国一些通江湖泊及河流中重建穗花狐尾藻群落时,引种成体穗花狐尾藻植株有利于其在较低浊度($\leq 30 \text{NTU}$)的混浊水体中正常的生长;长时间的生长于高浊度($\geq 60 \text{NTU}$)的悬浮泥沙水体中,随水体浊度增加,光照强度降低,穗花狐尾藻的光合作用显著降低,光合作用能力也受到显著的影响;但其抗光抑制能力无显著的变化,在高光照条件下光抑制程度和恢复能力差异不显著,因而有利于植株在高浊度水体中的存活。

4 参考文献

- [1] 由文辉,宋永昌. 淀山湖 3 种沉水植物的种子萌发生态. 应用生态学报, 1995, 6(2): 196 - 200.
- [2] Korschgen C E, Green W L, Kenow K P. Effects of irradiance on growth and winter bud production by *Valisneria Americana* and consequences to its abundance and distribution. *Aquatic Botany*, 1997, 58: 1 - 9.
- [3] 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): 391 - 395.
- [4] Ben J L, Tim K, John W R *et al.* An in situ study of photosynthetic oxygen exchange and electron transport rate in the marine macroalga *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Photosynthesis Research*, 2002, 74: 281 - 293.
- [5] Schreiber U, Bilger W and Neubauer C Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. *Ecol Studies*, 1994, 100: 49 - 70.
- [6] Schreiber U, Schliwa U and Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new modulation fluorometer. *Photosynth Res*, 1986, 10: 51 - 62.
- [7] Wodala B, Deák Z, Vass I, Erdei L, Horváth F. Nitric oxide modifies photosynthetic electron transport in

- pea leaves. *Acta Biologica Szegediensis*, 2005, **49**: 7 – 8.
- [8] 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.
- [9] Takabayashi A, Kishine M, Asada K *et al.* Differential use of two cyclic electron flows around photosystem I for driving CO₂-concentration mechanism in C₄ photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2005, **102**: 16898 – 16903.
- [10] Ralph P J, Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 2005, **82**: 222 – 237.
- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] 颜素珠. 中国水生高等植物图说. 北京:科学出版社, 1983:133 – 134.
- [14] Schreiber U, Gademann R, Ralph P J, Larkum AWD. Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. *Plant Cell Physiology*, 1997, **38**: 945 – 951.
- [15] 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.
- [16] 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.
- [17] Hanelt D, Huppertz K, Nultsch W. Daily course of photosynthesis and photoinhibition in marine macroalgae investigated in the laboratory and field. *Mar Ecol Prog Ser*, 1993, **97**: 31 – 37.
- [18] Ralph P J. Diurnal photosynthetic patterns of *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook. f. In: Kuo J, Phillips RC, Walker D I, Kirkman H eds. *Seagrass biology. Proceedings of an International Workshop, 25 29 January 1996, Rottneest Island. Science UWA, Nedlands, Australia, 1996:197 – 202.*
- [19] Henley W J. Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diurnal changes. *J Phycol*, 1993, **29**: 729 – 739.
- [20] Peter J. Ralph, Rolf Gademann. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 2005, **82**: 222 237.