

不同营养状态下附生藻类对菹草 (*Potamogeton crispus*) 叶片光合机能的影响*

陈 灿, 张 浏, 赵兴青, 虞 斌, 尹大强**

(污染控制与资源化研究国家重点实验室, 南京大学环境学院, 南京 210093)

摘 要:以沉水植物——菹草为对象, 实验室模拟水下弱光 ($100 \pm 10 \mu\text{mole}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 环境, 进行附生藻类(生物控制和无生物控制)和营养(中营养、富营养和超富营养)双因子正交实验, 探讨富营养水体附生藻类暴发对沉水植物叶片光合机能的影响. 结果表明, 水体营养水平提高促使菹草叶片附生藻类大量繁殖, 富营养条件(TN: 1mg/L; TP: 0.1mg/L)下附生藻类在菹草叶片的增殖速率(Chl. a)达到 $0.16 \mu\text{g}/(\text{cm}^2 \cdot \text{d})$, 日本沼虾+耳萝卜螺的生物控制模式能有效控制菹草叶片上附生藻类的生物量. 水下原位叶绿素荧光参数观测表明, 42 d 附生藻类引起菹草叶片光合机能下降, Chl. a 密度下降 25.2%, caro 密度下降 20.8%, PSII 电子产率降低 9.8%, 电子传递速率(ETR)下降, 光化学淬灭(qP)平均下降超过 60%. 研究表明, 水体营养水平提高促进沉水植物叶片附生藻类增殖, 导致菹草光合机能下降, 营养盐的作用是间接的.

关键词:附生藻类; 荧光参数; 光合机能; 菹草

The effect of epiphytic algae on the photosynthetic function of *Potamogeton crispus* in different nutrition conditions

CHEN Can, ZHANG Liu, ZHAO Xingqing, YU Bin & YIN Daqiang

(State Key Laboratory of Pollution Control and Resource Reuse, School of the Environment, Nanjing University, Nanjing 210093, P. R. China)

Abstract: Direct evidence of epiphytic algal effects on the photosynthetic function of submerged macrophytes is scarce. To obtain more reliable, quantitative data about this phenomenon, a laboratory experiment was carried out over 42 days in controlled conditions with the submerged macrophyte, *Potamogeton crispus*. It was based on a 2×3 factorial design with two epiphytic conditions (with biocontrol and without) and three nutrition levels (mesotrophic, eutrophic, hypertrophic), to study on the epiphytic algae booming and the effect of epiphytic algae on the photosynthetic function of *P. crispus* in different nutrition levels. The result showed that enhanced availability of major nutritional elements like N and P promoted epiphytic algae booming growing, and with a production velocity of $0.16 \text{ Chl. a } \mu\text{g}/\text{cm}^2 \cdot \text{d}$ on leaves surface under eutrophic conditions (TN: 1mg/L; TP: 0.1mg/L). However, the booming growth of epiphytic algae was obstructed by biocontrol with *Macrobrachium nipponense* + *Radiouaicularia*, even in eutrophic conditions. Original position survey of leaves' chlorophyll fluorescence parameters showed as follows. Epiphytic algae booming growing on leaves surfaces for 42 days resulted in leaves' chlorophyll-a density declining by 25.2%, carotenoid density declining by 20.8%, effective quantum yield of PSII declining by 9.8%, electron transport rate (ETR) declining steadily, and photochemical quenching(qP) declining more than 60%. It can be concluded that the booming of epiphytic algae might have affected the growth of *P. crispus*. by altering the leaf density segments and photosynthetic function of *P. crispus*

Keywords: Epiphytic algae; fluorescence parameters; photosynthetic function; *Potamogeton crispus*

* 国家“973”项目(2002CB412307)、江苏省自然科学基金(BK2005082)联合资助. 2006-08-02 收稿; 2006-12-15 收修改稿. 陈灿, 男, 1972 年生, 博士生.

** 通讯联系人.

全球范围内湖泊富营养化引起沉水植被退化已是不争的事实^[1,2],沉水植被的退化是湖泊水生生态系统功能衰退的重要因素^[2,3].著名的上行控制理论(Phillips, Eminson 1987)和下行控制理论(Moss 1989)均推论浮游藻类和附生藻类影响沉水植物的光合作用是导致水生植物消失的主要原因^[4]. Laugaste 和 Smoot 等认为湖泊富营养化藻类暴发首先是附生藻类的大量繁殖^[5,6],因此,研究富营养条件下附生藻类对沉水植物消长的影响具有重要意义.

目前有关附生藻类对沉水植物光合作用的影响研究已有一些报道,Phillips 等人^[7]认为,附生藻类对沉水植物的资源竞争是沉水植被在富营养化水体中退化的关键因子. Jones 等发现附生藻类使沉水植物叶片表层的 CO₂ 浓度降低至 2 μmol/L,无机碳浓度成为光合作用关键的限制因子^[8];Asaeda 证实附生藻类引起沉水植物叶绿素含量改变、叶片枯死量增加和光合产量下降^[9].然而前人对于沉水植物光合作用的研究主要集中在光合条件和产物变化的层面上,附生藻类影响沉水植物光合机能的直接证据少有报道.

本研究在实验室模拟水下弱光(100 ± 10 μmol/(m² · s)环境,进行附生藻类(生物控制和无生物控制)和营养(中营养、富营养和超富营养)双因子 2 × 3 正交实验,应用叶绿素荧光技术水下原位测试沉水植物同叶位叶绿素荧光参数和快速光强响应曲线(RLC)^[10],结合植物叶片光合色素密度参数研究不同营养水平下附生藻类对菹草光合机能的影响.

1 材料和方法

1.1 实验材料

选用长江中下游湖泊常见的沉水植物——菹草(*P. crispus*)实验对象.实验用植株通过实验室鳞芽繁殖所得,标准苗为:株高 0.3 ± 0.05 m.附生藻类摄食者选用日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)和耳萝卜螺(*Radiuauricularia*),均为菹草天然生长区捕获.通过不同营养水平下附生藻类控制实验,结果显示,控制不同营养状态下附生藻类的生物量需要选择不同的摄食者(日本沼虾和耳萝卜螺)的生物量.根据预实验的结果,实验中附生藻类生物控制的投放量见表 1.

表 1 不同营养水平的设置和藻类摄食者分配

Tab. 1 The distribution of nutrition components (mg/L) and eaters of epiphytic algae in different nutrition level

	TN	NO ₃ ⁻ -N	NH ₄ ⁺ -N	TP(PO ₄ ⁻ -P)	日本沼虾	萝卜螺
中营养	0.10	0.075	0.025	0.01	0.5 ± 0.1g / 1 只	0.2 ± 0.1g/1 个
富营养	1.00	0.750	0.250	0.10	1.0 ± 0.1g/2 只	0.4 ± 0.1g/2 个
超富营养	10.0	7.500	2.500	1.00	2.0 ± 0.1g / 4 只	0.4 ± 0.1g/2 个

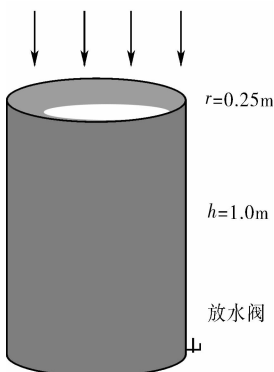


图 1 水生植物种植箱示意图
Fig. 1 Sketch-map of the aquarium for planting macrophytes

1.2 实验设置

采用双因子正交实验,营养元素根据《地表水环境质量标准基本项目标准限值》(GB3838-2002)的氮磷浓度范围设置三个水平:中营养、富营养和超富营养(表 1);附生藻类设置两个水平:无生物控制藻类和有生物控制藻类,实验处理为六组,有(无)生物控制藻类的营养水平由低到高各为 3 组;每处理重复三次,藻类来源为自然迁入.实验在生物光源培养室中进行,光强 100 ± 10 μmol/(m² · s),光照周期 12h/12h,温度控制在 25 ± 1℃,植物培养箱用 PVC 材料制作(图 1).

每个处理种植 7 株实验标准苗,小苗全部成活后稳定 20 d 开始实验,营养水平设置见表 1,其它营养元素根据 0.1 倍 Hoagland's 植物培养液配制.水体营养盐的添加根据每周一次检测的可溶性 TN 和 TP 的浓度变化成比例补给.

1.3 采样和实验室分析

1.3.1 附生藻类密度 降低水位收集叶片附着物,每组 10 片,并测量

植物叶面积,附生藻类的生物量参照水体叶绿素 a 测定方法^[11]测定,附生藻类密度以单位叶表面上附着物叶绿素 a ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$) 量表示。

1.3.2 叶片光合色素密度和叶绿素荧光参数 随机选取成熟植株中部同位叶,每处理组 3 片,用坐标纸测定叶面积。叶绿素 a (Chl. a)、叶绿素 b (Chl. b) 和类胡萝卜素 (caro) 的测定方法参照 Arnon 法^[12],色素密度以单位面积叶片的色素含量表示 ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)。叶绿素荧光淬灭分析已经被证明是一种可靠的评价 PSII 光合机能的方法,具有无损伤优点^[13,14]采用 Diving-PAM (Germany) 原位测定植株中部同位叶 F_v/F_m 和 ETR 、 qP 、 qN 、 NPQ 的 RLC 曲线^[10],每组重复三次。光强区间根据植物生活光照环境变化区间选择为 $0 - 640 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

1.3.4 数据分析 各因素的变化趋势采用 OriginPro 分析,数据差异显著性检验采用单因素 (ANOVA) 分析显著性水平 ($P = 0.05$) 分析。

2 实验结果

2.1 附生藻类密度

不同营养条件下,无生物控制组和生物控制组菹草叶片附生藻类密度见图 2。无生物控制藻类组 (图 2a) 植物叶片附生藻类生物量密度随营养增加快速增长,富营养状态下附生藻类 Chl. a 的繁殖速度达 $0.16 \mu\text{g}/(\text{cm}^2 \cdot \text{d})$,42 d 后达到 $7.31 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ 。在显微镜下观察无生物控制组 (图 2a) 优势种群为蓝藻门 (*Cyanophyta*) 的束丝藻 (*Aphanizomenon*)、颤藻 (*Oscillatoria*) 和硅藻门 (*Bacillariophyta*) 的桥弯藻 (*Cymbella*)、异极藻 (*Gomphonema*),各营养水平无显著差异。富营养组和超富营养组与中营养组有明显差异 ($F = 6.60, P < 0.05$),但富营养组和超富营养组之间无明显差异 ($F = 2.11, P > 0.05$)。生物控制组 (图 2b) 42 d 后附生藻类生物量密度三个营养水平均控制在 $0.18 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ (Chl. a) 以下,无显著差异 ($F = 0.064, P > 0.05$) 结果表明:随营养水平提高 (富营养和超富营养状态) 能促进菹草叶片附生藻类生物量的增加。

2.2 植物叶色素密度变化

不同营养条件下,菹草叶片光合色素密度见图 3。从图 3 可见,在无生物控制组和生物控制组间比较叶片色素密度变化,不明显的是 Chl. b ($F = 2.099, P > 0.05$),只在试验末期出现差异;其次是类胡萝卜素 (caro),实验 42 d,只有在超富营养条件下无生物控制组比生物控制组下降 20.8%;变化最明显的是 Chl. a,42 d 后,无生物控制组富营养处理和超富营养处理分别比同营养水平下生物控制组 AH 和 BH 下降 25.2% 和 28.9%,中营养水平下无显著差异 ($F = 0.67, P > 0.05$)。各种光合色素在生物控制组中不同营养水平之间没有显著差异 ($F = 1.342, P > 0.05$)。研究表明在富营养或超富营养水体中附生藻类影响菹草 Chl. a 和类胡萝卜素的密度。

2.3 叶组织 PSII 荧光参数分析

不同营养条件下,无生物控制组和生物控制组菹草叶片 PSII 量子产率见图 4。无生物控制组随营养浓度的增加叶片 PSII 量子产率加速下降,42 d 后三个营养水平具有明差异 ($F = 35.45, P < 0.05$),中营养组 42 d 无明显变化,富营养组和超富营养组 42 d 比实验开始分别下降 9.8% 和 22%。生物控制组三个营养水平无明显差异 ($F = 1.92, P > 0.05$),结果表明菹草叶片附生藻类影响其 PSII 量子产率水平,而营养水平高低影响不明显 (图 4b)。

不同营养条件下,菹草叶绿体电子传递速率 (ETR) 差异见图 5。从图 5 可见,生物控制组 (图 5a) 叶绿

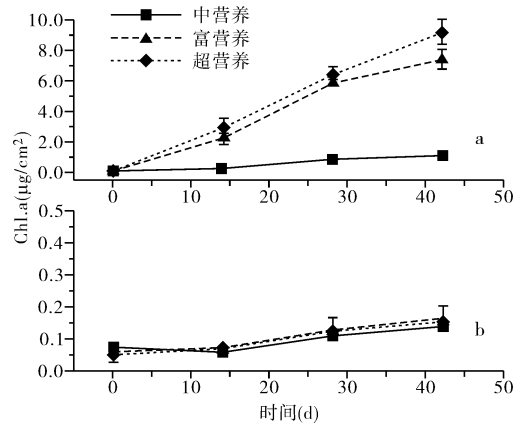


图 2 不同营养条件下无生物控制 (a) 和生物控制 (b) 菹草叶片附生藻类生物量 ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$) 比较

Fig. 2 The changes of epiphytic algae biomass on leaves of *P. crispus* in test groups with bio-control and without bio-control in different nutrition level. a: without bio-control, b: with bio-control

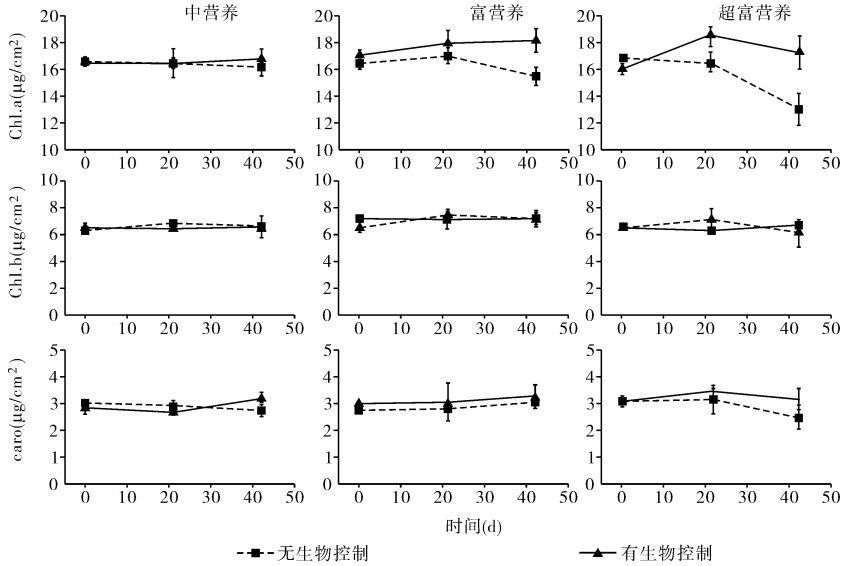


图3 实验过程中不同营养条件下无生物控制和生物控制的植物叶片 Chl. a、Chl. b 和 caro 的密度 (µg/cm²) 变化

Fig. 3 The changes of density of chlorophyll-a, chlorophyll-b, and carotenoid (µg/cm²) of leaves in test groups with bio-control and without bio-control in different nutritional level

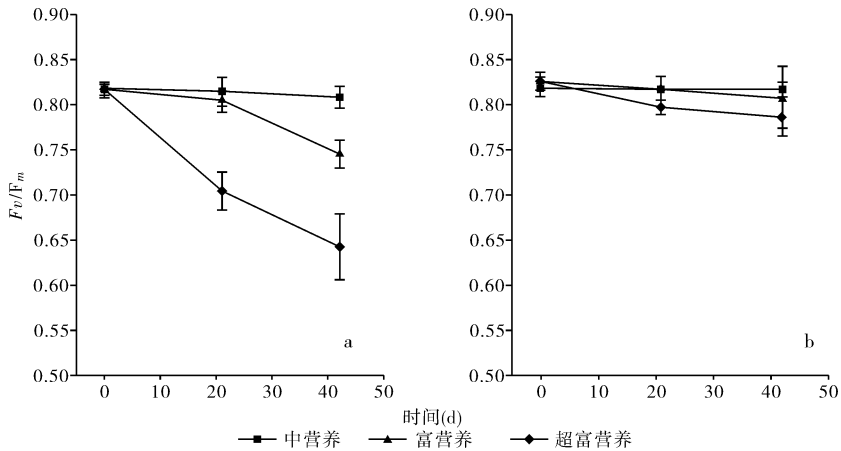


图4 不同营养条件下无生物控制(a)和生物控制(b)的植物同叶位叶片 F_v/F_m 的比较

Fig. 4 The change of F_v/F_m of same located leaves in test groups with bio-control and without bio-control in different nutritional level

体 ETR 快速光强曲线 (RLC) 无明显差异 ($F = 0.459, P > 0.05$), 无生物控制组 (图 5b) 随营养水平的升高 ETR 快速光强曲线 (RLC) 出现下降, 表明在附生藻类致使菹草叶绿体 ETR 降低。

化学淬灭 (qP) 和非化学淬灭 (NPQ) 是叶绿体能量分配路径的表征. qP 表征叶绿素吸收光能用于光化学反应的那一部分能量, NPQ 表征不同营养条件下, 菹草叶绿体淬灭 (qP 和 NPQ) 系数与辐射强度的函数

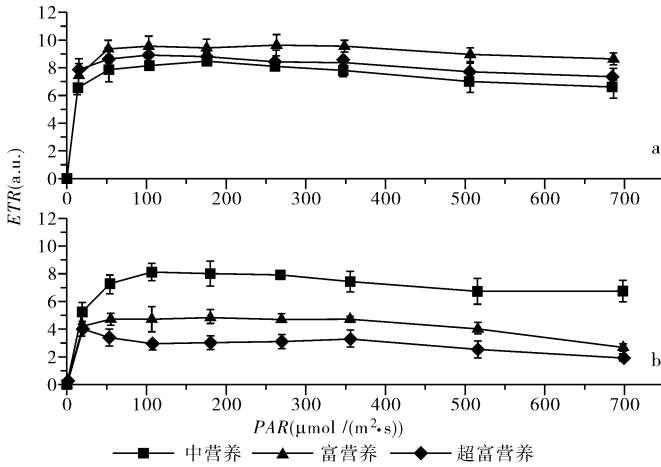


图 5 实验末期不同营养条件下有生物控制组(a)和无生物控制组(b)的同叶位植物叶片 ETR-RLC 曲线变化比较
 Fig. 5 The ETR-RLC of same located leaves in groups with bio-control and without bio-control in different nutritional levels at the end of experiment

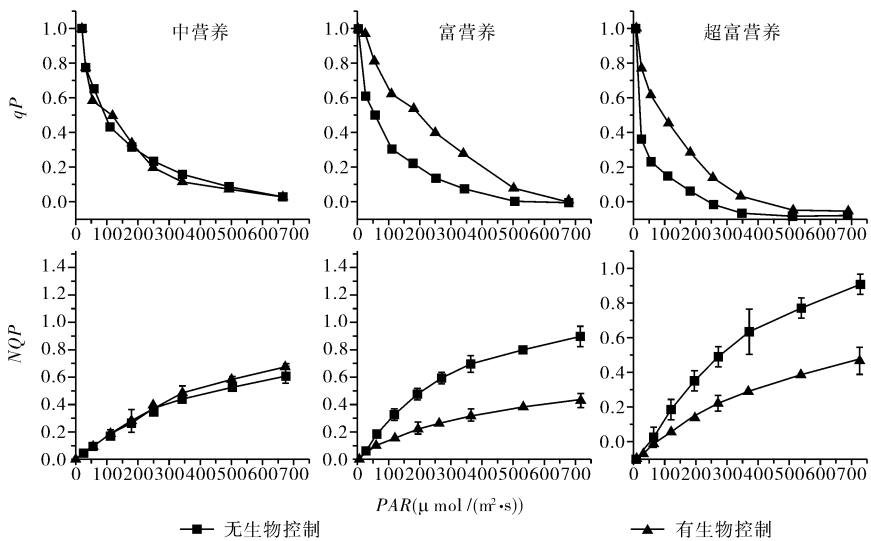


图 6 实验结束时不同营养条件下无生物控制组和生物控制组的同叶位植物叶片 qP 和 NPQ 的 RLC 曲线比较
 Fig. 6 The comparison of qP -RLC and NPQ -RLC at same located leaves between test group with bio-control and without bio-control in the end of experiment

见图 6。实验 42 d, 光化学淬灭 (qP) 系数同光强比较, 生物控制组随营养水平升高先升高后下降, 无生物控制组随营养水平升高下降; 同营养水平比较, 中营养水平下无生物控制组和生物控制组差异不显著, 富营养条件下, 无生物控制组比生物控制组降低, 当辐射强度等于植物主要的生活光源辐射 ($100 \pm 10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 时, AE 是 BE 的 3.8 倍, AH 是 BH 的 1.6 倍。非光化学淬灭 (NPQ) 系数同光强点比较, 中营养条件下无生物控制组和生物控制组差异不明显, 富营养条件下无生物控制组比升高更快, 当辐射强度等于植物主要的生活光源辐射 ($100 \pm 10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 时, 富营养和超富营养条件下, 无生物控制组分别是生物控制组的 2.2 倍和 1.8 倍。

4 讨论

4.1 营养水平与沉水植物附生藻类

在无生物控制组中,随水体营养水平的提高,菹草叶片上的附生藻类生物量增加,富营养水平下附生藻类增殖速率达 $0.16 \mu\text{g}/(\text{cm}^2 \cdot \text{d})$ (图 2), 42 d 后达到 $7.31 \mu\text{g}/\text{cm}^2$. 本研究再一次证明水体富营养化能促进沉水植物叶片附生藻类的增殖. 采取日本沼虾和耳萝卜螺生物控制的实验组经过 42 d, 菹草叶片附生藻类生物量密度均小于 $0.18 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ (图 2), 与营养水平无明显相关性, 表明本实验采取日本沼虾 + 耳萝卜螺模式生物控制附生藻类是一种有效的方法. 螺类具有滤食浮游和附生藻类的特性^[15], 虾能有效控制沉水植物上的附生藻类^[9]. 虾和螺类协同控制附生藻类的方法为富营养湖泊生态修复中稳定生态系统提供依据.

4.2 附生藻类对菹草光合机能的影响

Chl. a 和 Chl. b 是高等植物主要的光合色素, 是叶绿体捕获光能的必须组件, 其含量将影响植物光能捕获效率. caro 也是高等植物重要的色素, 可吸收 400 - 550 nm 辐射并参与光能转化^[15], 淬灭过多的能量和活性氧, 增强抗性^[16, 17]. 本研究表明, 在富营养和超富营养状态下, 随附生藻类生物量密度增加 (图 2), 导致菹草叶片色素密度变化, 其 Chl. a 和 caro 密度下降 (图 3), Chl. b 在实验后期才出现下降, 此现象是因为: 试验调查的附生藻类优势种群为蓝藻门和硅藻门中种属, 只含很少 Chl. b, 在水下弱光环境下, 藻类 Chl. a 分子捕获了大部分 Chl. a 可利用光源, 留给植物 Chl. a 分子可吸收的辐射减少或缺失, 光谱缺失导致相应的色素和光合组件发育停滞^[18], Chl. b 可利用光谱无竞争, 因此植物 Chl. b 仍能获得较多的可利用. 实验末期三种色素含量均出现下降的趋势, 除了生物间生境条件的竞争外, 还有一种可能是藻类及其共生的微生物对叶组织的损伤^[19].

F_v/F_m 表示 PSII 最大量子产率, 决定于光合中心的活动状态, F_v/F_m 降低表明叶绿体光反应中心活性降低, 卡文循环效率降低^[19]; ETR 表示电子传递速率, 与植物的光合放氧量成正相关^[20]. 光化学淬灭 (qP) 表示叶绿素天线分子捕获光子用于光合作用的那部分能量; 非光化学淬灭 (NQP) 表示植物吸收光能后以热能形式耗散的能量. RLC 曲线是描述植物光合机能指标对一段光强区间内的应答情况, 是评价水生植物光合机能的有效方法^[10]. 实验结果发现弱光条件下水体营养水平高低对菹草 PSII 量子产率和传递速率 (ETR) RLC 曲线无显著影响, 富营养条件下菹草光化学淬灭 (qP) 系数 RLC 曲线随光强增强下降的速率小于中营养和超富营养条件, 表明营养充足有利于菹草叶绿体增强光能转换效率. F_v/F_m 和 ETR 受氮磷营养盐浓度影响不大, 大量藻类的附生能导致菹草 PSII 电子产率和传递速率 (ETR) 下降, 光化学耗散下降, 非光化学耗散增加. 有三方面的原因, 一、藻类等微生物侵入菹草叶组织, 致使天线色素分子密度下降和包括天线分子在内的光合组件的钝化或损伤^[19, 20]; 二、大量附生藻类与植物叶片之间形成资源 (营养、矿质、光能等) 的竞争^[7], 使菹草叶绿体长期处于“饥饿”状态, 阻碍叶绿体类囊体膜的发育, 甚至光合组件的破损^[20]; 三、附生藻类的光合作用, 在叶片表面产生高氧低无机碳的微环境, 降低植物叶片光合速率^[8]. PSII 的光子捕获和电子传递效率的降低又影响 CO_2 利用能力^[21]. 弱光条件下水体营养水平高低对菹草非光化学淬灭 (NPQ) RLC 曲线无显著差异, 藻类附生生物量增加促进了菹草非化学淬灭的增加, 表明附生藻类影响了菹草叶绿体的光能耗散途径, 降低光能利用率, 增加了热耗散比率, 易导致光抑制和光损伤^[22].

本研究结果表明, 随营养水平增加, 菹草叶片附生藻类增加显著影响沉水植物光合机能, 促进了沉水植物叶片的衰老.

5 结论

实验室环境下, 水体氮磷营养盐浓度的增高, 菹草叶片附生藻类大量繁殖, 导致菹草叶片中参与光合作用的 Chl. a 和 caro 密度下降, 并影响其叶绿体 SP II 量子产率、光合电子传递和光能转化效率等正常的光合机能. 实验设计氮磷浓度内, 营养盐浓度对菹草的影响较小, 因此, 富营养条件下菹草种群的退化更多的是藻类的作用的结果. 食物链生物控制沉水植物叶片上附生藻类生物量是一种有效的方法.

致谢: 实验得到了南京师范大学地理科学院王国祥教授及其课题组成员李强和曾国权的大力支持, 特此感谢!

6 参考文献

- [1] Seddon S, Connolly R S, Edyvane K S. Large-scale seagrass die back in northern Spencer Gulf, South Australia. *Aquat Bot*, 2000, **66**: 297 – 310.
- [2] Donk E, Bund W J. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquat Bot*, 2002, **72**: 261 – 274.
- [3] Herbert R A. Nitrogen cycling in coastal marine ecosystems. *FEMS Microbial Rev*, 1999, **23**: 563 – 590.
- [4] Lau S S S, Lane S N. Nutrient and grazing factors in relation to phytoplankton level in a eutrophic shallow lake: the effect of low macrophyte abundance. *Water Research*, 2002, **36**: 3593 – 3601.
- [5] Laugaste R, Lessok K. Planktonic algae and epiphyton of the littoral in Lake Peipsi, Estonia. *Limnologia*, 2004, **34**: 90 – 97.
- [6] Smoot J C, Langworthy D E, Levy M *et al.* Periphyton growth on submerged artificial substrate as a predictor of phytoplankton response to nutrient enrichment. *Journal of Microbiological Methods*, 1998, **32**: 11 – 19.
- [7] Phillips G L *et al.* A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated waters. *Aquat. Bot*, 1978, **4**:103 – 125.
- [8] Jones J I, Eaton J W, Hardwick K. The influence of periphyton on boundary layer conditions: a pH micro-electrode investigation, *Aquat Bot*, 2000, **67**: 191 – 206.
- [9] Asaeda T, Sultana M, Manatunge J *et al.* The effect of epiphytic algae on the growth and production of *Potamogeton perfoliatus* L in two light conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, **52**: 225 – 238.
- [10] Ralph P J, Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquat Bot*, 2005, **82**: 222 – 237.
- [11] 国家环境保护总局编. 水和废水检测分析方法. 北京:中国环境科学出版社, 2002:200.
- [12] 李合生主编. 植物生理生化实验原理和技术. 北京:高等教育出版社, 2000:134.
- [13] Krause G H., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, **42** :313 – 349.
- [14] Schreiber U, Bilger W, Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a non-invasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze E D, Caldwell M M Eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin; Springer-Verlag, 1994: 49 – 70.
- [15] Underwood G J, Thomas C J D, Baker J H. An experimental investigation of interactions in snail-macrophyte-epiphyte systems. *Oecologia*, 1992, **91**:587 – 595.
- [16] Havaux M, Bonfils J P, Ltz C *et al.* Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the npq1 Arabidopsis mutant deficient in the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase. *Plant Physiol*, 2000, **124**: 261 – 273.
- [17] Kim J S, Yun B W, Choi J S *et al.* Death mechanisms caused by carotenoid biosynthesis inhibitors in green and in undeveloped plant tissues. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2004, **78**: 127 – 139.
- [18] Fankhauser C. Light perception in plants: cytokinins and red light join forces to keep phytochrome B active. *TRENDS in Plant Science*, 2002, **7**(4): 143 – 145.
- [19] Ralph P J, Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquat Bot*, 2005, **82**: 222 – 237.
- [20] Krupinska K, Humbeck K. Photosynthesis and chloroplast breakdown In: Noode 'n LD' ed. *Programmed cell death and related processes*. New York: Academic Press, 2003: 169 – 87.
- [21] Beer S, Bjørk M. Measuring rates of photosynthesis of two tropical seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *Aquat Bot*, 2000, **66**: 69 – 76.
- [22] Potts M D, Perkinson W C, Noodén L D. *Raphanus sativus* and electromagnetic fields. *Bioelectrochemistry and Bioenergetics*, 1997, **44**: 131 – 140.