

角毛藻光合作用对连续强光照射的动态响应

韩志国, 雷腊梅, 韩博平*

(暨南大学水生生物研究所, 广州 510632)

摘要: 利用调制荧光技术研究了角毛藻 (*Chaetoceros* sp.) 光合作用对连续强光照射的动态响应。用 $1\ 000\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的强光处理 12 h 内, 角毛藻的快速光曲线和荧光参数呈动态变化。处理 30 min 内, 最大光合速率 P_m (即最大相对电子传递速率) 和光系统 II 的最大量子产量 F_v/F_m 均逐渐下降至最低值, 表明角毛藻受到了光抑制; 初始斜率 α 的降低和非光化学淬灭 NPQ 的升高, 表明角毛藻可以通过降低捕光色素对光能的吸收和增加热耗散来保护光合器官免受过度损伤。此后, α 开始增加, 但始终不能恢复到初始值, 说明角毛藻逐渐适应了强光照状态, 捕光能力逐渐增加; P_m 逐渐恢复并超过初始值, 最终 (8 h 后) 达初始值的 2 倍, 表明经过光系统 II 的电子传递明显加快; 而 F_v/F_m 只能恢复到初始值的一半左右, 说明强光下光系统 II 的光能转换效率明显降低; NPQ 达最大值 (1 h) 后逐渐下降至低于初始值, 表明热耗散在光保护中不再起主要作用。随处理时间的延长, 出现光化光关闭后的短期荧光上升现象, 且上升速度逐渐加快, 说明围绕光系统 I 的环式电子传递速度逐渐加快, 可能在光保护中发挥重要作用。

关键词: 快速光曲线; 叶绿素荧光; 相对电子传递速率; 角毛藻

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2006)01-0007-07

Dynamic Responses of Photosynthesis in *Chaetoceros* sp. to Continuous High Irradiation

HAN Zhi-guo, LEI La-mei, HAN Bo-ping*

(Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China)

Abstract: The dynamic responses of photosynthesis of *Chaetoceros* sp. to continuous high irradiance ($1\ 000\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) for 12 h were demonstrated by measuring chlorophyll fluorescence. Both maximal photosynthetic rate (P_m , i.e. maximal relative electron transport rate) and maximal quantum yield of photosystem II (F_v/F_m) decreased during 30 min of high light exposure, which showed obvious photoinhibition. Meanwhile, the initial slope α decreased while non-photochemical quenching (NPQ) increased, which means *Chaetoceros* sp. can reduce light absorption and dissipate more heat in order to protect their photosynthetic apparatus from damage. *Chaetoceros* sp. acclimated high light gradually and their photosynthetic activity recovered slowly during $1\ 000\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ exposure from 30 min to 8 h. α increased (although cannot reach the value before high light exposure), P_m recovered to initial value at 4 h and even reached 2 times of the initial value at 8 h. F_v/F_m could only recover to half of the initial value during the acclimation. NPQ reached the maximum at 1 h, and then decreased. This result indicates that heat dissipation does not play major role in photoprotection after 1 h high light exposure. After exposure to high irradiance, there appeared transient post-illumination increase in chlorophyll fluorescence. The increase in chlorophyll fluorescence enhanced with increased duration of high irradiance, which reflects enhancement of cyclic electron transport around photosystem I. Thus, after NPQ decreased, cyclic electron

收稿日期: 2005-07-12 接受日期: 2005-11-04

基金项目: 国家“863”项目 (2002AA515030); 广东省科技攻关项目 (2004B33401002); 暨南大学博士学位论文创新项目资助

* 通讯作者 Corresponding author

transport around photosystem I may play important role in photoprotection.

Key words: Rapid light curves; Chlorophyll fluorescence; Relative electron transport rate; *Chaetoceros* sp.

光合作用是个动态过程,而光是影响光合作用动态的主要因子。只有光能的吸收和利用维持平衡,光合作用才处于最佳状态。但自然界中的光强存在日变化和季节变化,会产生胁迫而打破这种平衡,而植物通过启动一系列的生理响应来维持这种动态平衡。植物在弱光下可以通过增加捕光色素蛋白复合体的截面积来增加光能的吸收,在强光下则可通过减少捕光色素蛋白复合体的截面积来减少光能的吸收^[1],同时也可通过叶黄素循环、状态转换甚至是光抑制来耗散过剩的光能^[2],这些过程都是植物光驯化(Photoacclimation)的组成部分^[3,4]。

快速光曲线是近年来新兴起的一种技术,它利用调制荧光原理,通过测量相对电子传递速率(Relative electron transport rate, rETR)随短期光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR)的变化,来阐明样品的光合特征^[5,6]。这种方法在不同 PAR 梯度下的光适应时间很短(10 s),测量过程对样品自然光合状态的干扰小^[6]。研究证实 rETR 与光合放氧速率和 CO₂ 固定速率在达到光饱和前具有良好的线性关系^[7-10]。

硅藻是海洋中的主要浮游植物类群之一,约贡献了地球初级生产力的 25%^[11]。在光强变化剧烈的湍流区,硅藻是优势种,说明硅藻可以适应这种光环境,这可能与硅藻具有超强的光保护能力有关^[12,13]。研究硅藻对光强的适应能力,对阐明硅藻在水体中的分布具有重要意义。

本文利用快速光曲线技术研究了在 1 000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的连续强光照下,角毛藻(*Chaetoceros* sp.)光合作用的动态变化,探讨了角毛藻对连续强光照的适应能力,以期为阐明硅藻对水体光环境的强适应性提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

角毛藻(*Chaetoceros* sp.)由暨南大学水生生物研究所藻种室保存,培养在 LRH-400-G 型光照培养箱(广东省医疗器械厂)中,培养基为 f2,由过滤(0.45 μm 醋酸纤维滤膜)人工海水配制。培养温度为 25 \pm 1 $^{\circ}\text{C}$,12h:12h 光-暗循环。利用直径为 1.3 cm 的 Scalar 型光量子探头(QSL-2101, Biospherical

Instruments, 美国)测得三角瓶内藻液的 PAR 强度为 60 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。

1.2 叶绿素荧光测量装置

利用调制叶绿素荧光仪 XE-PAM (Walz, 德国)测量角毛藻的叶绿素荧光。测量光为由氙灯提供的蓝光,两个 8 V/20 W 的卤素灯(Bellaphot Osram)分别提供光化光和饱和脉冲,另外还有 7 个波峰在 665 nm 的发光二极管(Light-emitting diode, LED) (HLMP 8103, Hewlett-Packard)也可以提供光化光。测量光强度小于 0.5 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$;饱和脉冲强度约为 4 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,持续时间为 0.6 s。只打开测量光时调制频率为 2 Hz,打开光化光或饱和脉冲时调制频率升高到 64 Hz。荧光信号由光电二极管检测。测量时利用微型电磁搅拌装置(US-MS, Walz)以适当速度搅拌防止藻细胞下沉。测量快速光曲线时样品杯中的 PAR 强度由直径为 3 mm 的 Scalar 型光量子探头(US-SQS, Walz)测量。

1.3 叶绿素荧光与快速光曲线的测量

利用 200 V/400 W 的卤素灯(亚字照明电器有限公司)提供强光,灯前加厚 10 cm 的玻璃水槽透光隔热。取培养至对数期的角毛藻,在 1 000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的光强下处理不同时间后测叶绿素荧光。

快速光曲线的测量步骤按 Schreiber 等^[5]和 White 与 Critchley^[6]的方法进行。为得到较完整的光曲线,先采用发光二极管作为光化光源,设置 10 个 PAR 梯度(15、18、25、37、47、64、82、109、139 和 180 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)并分别测量量子产量后,马上将光化光源切换成卤素灯,也设置 10 个 PAR 梯度(82、128、188、292、426、640、908、1 302、1 800 和 2 440 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)并分别测量量子产量。实验进行时的环境光 PAR 小于 15 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。为避免环境光对微藻生理状态的影响,从取样到放入比色杯中开始测量叶绿素荧光控制在 10 s 内。

在任一 PAR 强度下,打开饱和脉冲前的荧光为 F,打开饱和脉冲得到的最大荧光为 Fm',由此可以得出光适应状态下光系统 II 的实际量子产量 $\Phi_{PS\ II} = (Fm' - F)/Fm'$ ^[17]。由于硅藻在暗适应过程中会产生非光化学淬灭从而导致光系统 II 的最大量子

产量 F_v/F_m 降低^[4],因此测量硅藻的最大量子产量不需暗适应。那么在打开光化光(发光二极管)前测得的第一个量子产量就是 F_v/F_m , 此时的最大荧光实际上为 F_m 。强光处理后的非光化学淬灭按公式 $NPQ=(F_m-F_m')/F_m'$ 计算,其中 F_m 为未经强光处理样品的第一个最大荧光, F_m' 为强光处理不同时间后(打开发光二极管前)的第一个最大荧光。

根据 $\Phi PS II$ 和 PAR 可以计算出相对电子传递速率 $rETR=\Phi PS II \times PAR \times 0.5 \times 0.84$ ^[5],其中 0.5 是假设 PAR 被两个光系统均分得到的系数,0.84 是吸光系数,表示入射 PAR 的 84% 可以被吸收^[6]。0.84 是高等植物叶片的吸光系数,由于浮游植物的吸光系数很难测定,因此在计算相对电子传递速率时一般借用高等植物的吸光系数。

1.4 曲线拟合

用 Jassby 和 Platt^[7]的公式 $P=P_m \times \tanh(\alpha \times PAR/P_m)$ 拟合曲线,其中 P_m 代表最大光合速率,也就是最大相对电子传递速率 $rETR_{max}$,是快速光曲线的初始斜率,反映了光能利用的效率。由 P_m 和 α 可以得出半饱和光强 $I_k=P_m/\alpha$ 。曲线拟合采用最小

二乘法,用 Statistica 软件进行。

2 结果

2.1 快速光曲线的测量

如图 1A 所示,不经强光处理的角毛藻,随 PAR 的增加, F 逐渐升高,反映了部分光系统 II 的反应中心逐渐关闭。打开第 1-3 个饱和脉冲时得到的 F_m' 稍高于 F_m ,从第 4 个饱和脉冲开始 F_m' 逐渐下降,到第 5 个脉冲时下降速度逐渐加快。 F_m' 的逐渐下降是由于照光引起的非光化学淬灭逐渐增强所致。经过 $1\ 000\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ 的强光处理 1 h 后,随 PAR 的增加 F_m' 始终维持在较低水平(图 1B),表明此时角毛藻的光合作用明显受到抑制,而非光化学淬灭始终维持在较高水平。处理 8 h 后, F_m' 却有显著增加(图 1C),说明经过较长时间的适应后,角毛藻的光合活性有所恢复。

在打开光化光时,会出现一个峰值,这就是 Kautsky 诱导曲线中的 P 峰。打开卤素灯时 ($82\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$) 的 P 峰明显高于打开发光二极管时 ($15\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$),这是因为前者引起的 PQ 库还原程度高于后者。

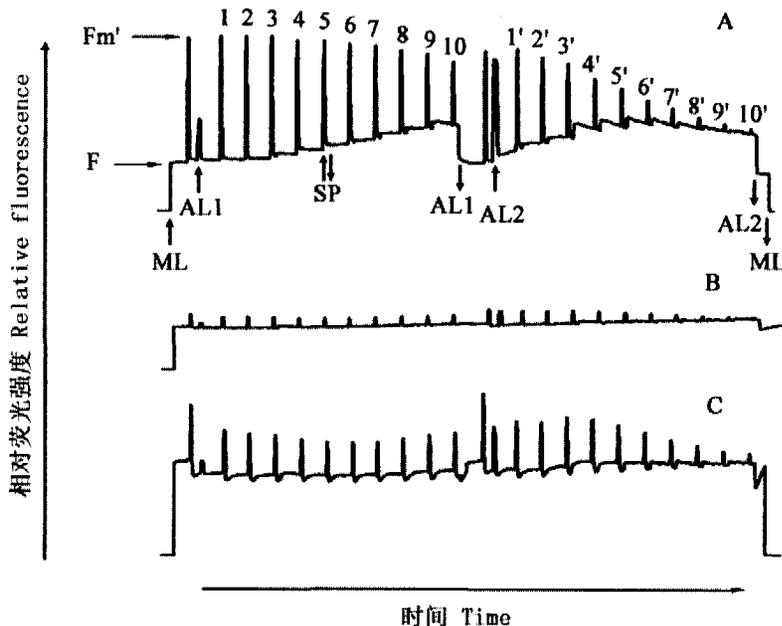


图1 角毛藻在生长光强 ($60\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$, A) 和强光 ($1\ 000\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$) 照射 1 h (B)、8 h (C) 后的原始快速光曲线

Fig. 1 Rapid light curves recorded from *Chaetoceros* sp. under growth light at $60\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ (A) and high light at $1\ 000\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ for 1 h (B) and 8 h (C)

AL1 和 AL2 分别以二极管和卤素灯作为光化光源。Actinic light sources from light-emitting diode (LED) (AL1) and halogen lamp (AL2). 1, 2, 3, ... 10: 以二极管为光化光源时打开的饱和脉冲数 Numbers of saturation pulses during LED on; 1', 2', 3', ... 10': 以卤素灯为光化光源时打开的饱和脉冲数 Numbers of saturation pulses during halogen lamp on.

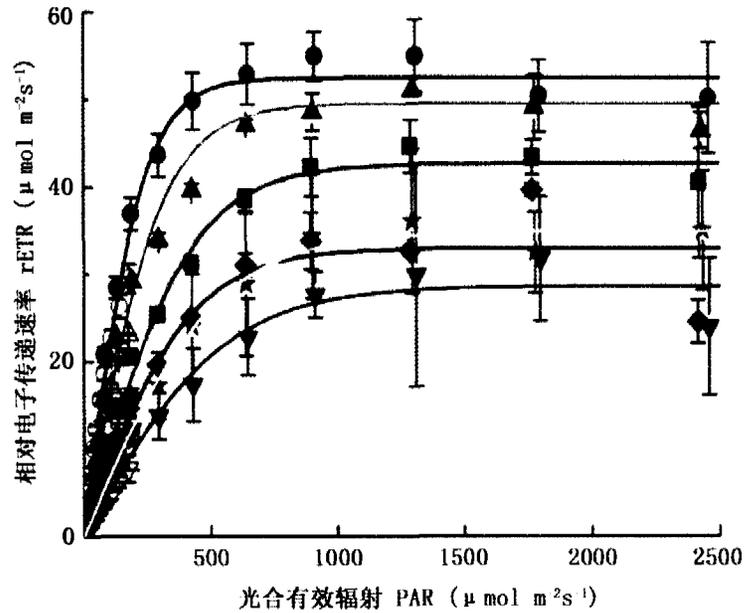


图 2 角毛藻在 $1\ 000\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 强光下处理 0-60 min 的快速光曲线

Fig. 2 Rapid light curves from *Chaetoceros* sp. exposed to $1\ 000\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for 0-60 min

○ ● 0 min; △ ▲ 2 min; □ ■ 7 min; ◇ ◆ 12 min; ▽ ▼ 30 min; ☆ ★ 60 min. 空心符号表示二极管光源; 实心符号表示卤素灯光源。Empty symbols represent sources from light-emitting diode, black symbols from halogen lamp. 强光处理 0、2、7、12、30 和 60 min 的拟合曲线分别以黑色、红色、绿色、蓝色、紫色和黄色表示。Black, red, green, blue, purple and yellow lines represent the fitted curves obtained after 0, 2, 7, 12, 30 and 60 min high irradiation. rETR=Relative electron transport rate; PAR=Photosynthetically active radiation.

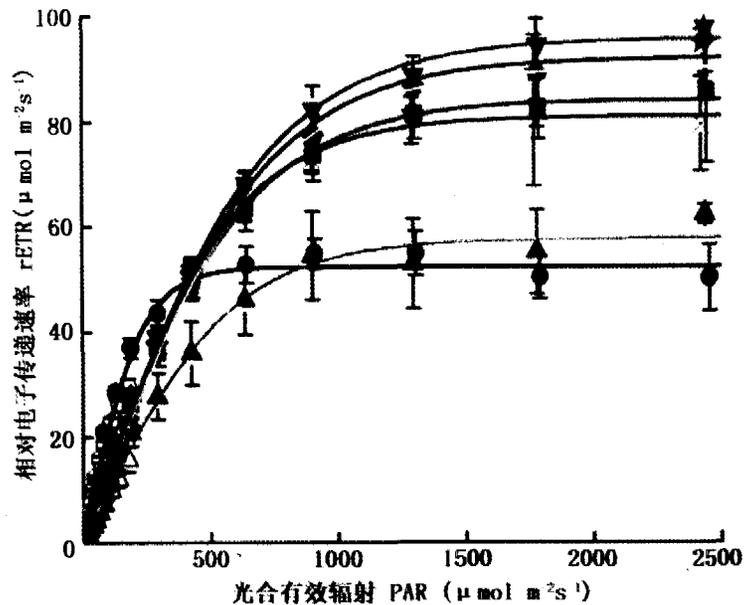


图 3 角毛藻在 $1\ 000\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 强光下处理 0-12 h 的快速光曲线

Fig. 3 Rapid light curves from *Chaetoceros* sp. exposed to $1\ 000\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for 0-12 h

○ ● 0 h; △ ▲ 2 h; □ ■ 4 h; ◇ ◆ 6 h; ▽ ▼ 8 h; ☆ ★ 10 h; + × 12 h. 空心符号和 + 表示二极管光源; 实心符号和 × 表示卤素灯光源。Empty symbols and “+” represent sources from light-emitting diode, black symbols and “×” from halogen lamp. 强光处理 0、2、4、6、8、10 和 12 h 的拟合曲线分别以黑色、红色、绿色、蓝色、紫色、黄色和蓝绿色表示。Black, red, green, blue, purple, yellow and cyan lines represent the fitted curves obtained after 0, 2, 4, 6, 8, 10 and 12 h high irradiation.

未经强光处理的角毛藻, 无光化光 (卤素灯) 关闭后的荧光短期上升现象 (图 1A)。强光处理

后, 出现光化光关闭后的荧光短期上升现象, 且处理 12 h 后荧光短期上升的速度明显快于处理 1 h

表1 角毛藻快速光曲线的拟合参数
Table 1 Fitted parameters for rapid light curves from *Chaetoceros* sp.

时间 Time	Pm	α	Ik	时间 Time	Pm	α	Ik
0 min	52.462	0.229	228.960	2 h	57.769	0.101	571.715
2 min	49.542	0.163	303.632	4 h	84.150	0.131	641.714
7 min	42.738	0.104	412.655	6 h	92.173	0.133	691.390
12 min	32.986	0.080	413.991	8 h	95.902	0.136	706.551
30 min	28.665	0.052	548.954	10 h	90.480	0.129	702.093
1 h	34.943	0.068	515.080	12 h	81.075	0.139	581.984

Pm = maximal relative electron transport rate; α = initial slope; Ik = Pm/ α .

后(图1B,C)。

2.2 快速光曲线对连续强光照射的响应

在 $60 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR 强度下培养的角毛藻,经 $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 强光处理后,随着时间的延长,其快速光曲线呈动态变化(图2,图3)。

强光处理 30 min 内,初始斜率 α 和最大光合速率 Pm (即 rETRmax) 均逐渐下降,且均在处理 30 min 时达最低值,此时 Pm 约降到初始值的一半(图2,表1)。此后随处理时间的延长, α 和 Pm 开始恢复(图2,图3,表1)。到处理 60 min 时 Pm 已基本恢复到 12 min 时的水平;到 2 h 时恢复到开始处理的水平(初始值);此后 Pm 开始超过初始值,处理 8 h 时达最大值,接近初始值的 2 倍;尽管随后 Pm 稍有下降,但仍高于初始值。处理 4 h 时 α 已恢复到较高值,此后基本维持在此水平,但始终达不到开始处理时的水平。从表1可见,强光处理后半饱和光强 Ik 基本呈逐渐增加的趋势,处理 8 h 时达最大值,此后稍有下降。

2.3 荧光参数对连续强光照射的响应

角毛藻经 $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 强光处理后,光系统 II 的最大量子产量 Fv/Fm 先下降后上升(图4A),而非光化学淬灭 NPQ 先上升后下降(图4B)。

在 $60 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的 PAR 强度下培养的角毛藻,其 Fv/Fm 为 0.702 ± 0.001 , 强光处理 2 min 后 Fv/Fm 下降了 25% (0.523 ± 0.019)。随处理时间的延长,Fv/Fm 进一步下降,处理 30 min 时降至最低值 (0.181 ± 0.007),仅为初始值的 26%。Fv/Fm 下降速度的 $t_{1/2} \approx 15$ min。随后 Fv/Fm 逐渐恢复,处理 8 h 时恢复到初始值的 51% (0.360 ± 0.100),此后 Fv/Fm 不再上升。

非光化学淬灭系数 NPQ 的变化趋势与 Fv/Fm 相反。在强光处理的 30 min 内,NPQ 逐渐上升,其上升速度的 $t_{1/2} \approx 15$ min。在处理 30 min 至 60 min 时 NPQ 仍有轻微上升,此后逐渐下降,到处理 12 h 时降至最低值。NPQ 下降速度的 $t_{1/2} \approx 5.5$ h。

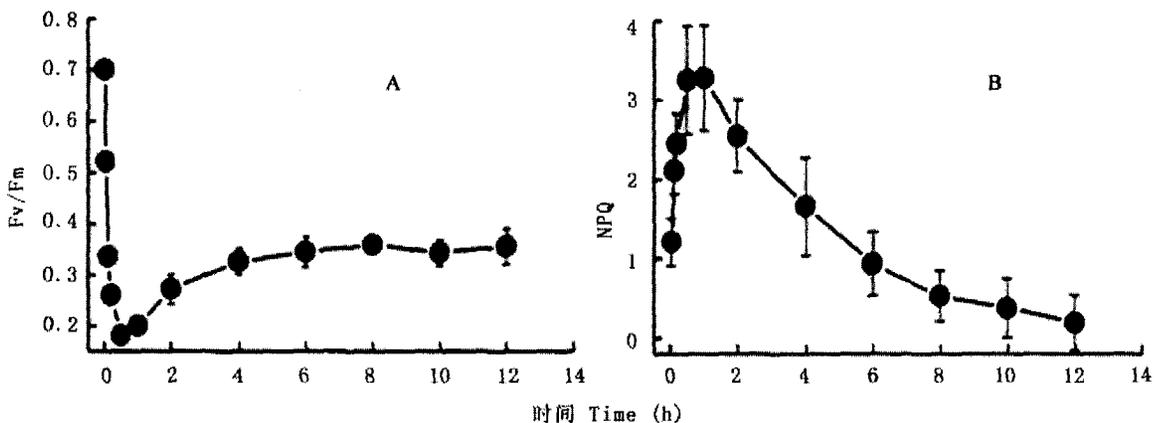


图4 Fv/Fm (A) 和 NPQ (B) 对连续强光照射的响应

Fig. 4 Responses of Fv/Fm (A) and NPQ (B) to continuous high irradiation

3 讨论和结论

利用调制叶绿素荧光技术测量的快速光曲线,可以较好地反映样品处理后的实际光合状态^[6],是传统方法(测光合放氧和 CO₂ 固定)的有效替代。

在现有报道中,测量快速光曲线一般只采用一种光源(发光二极管或卤素灯)^[5,6,9]。采用发光二极管时,多数样品不能达到光饱和;采用卤素灯尽管可以达到光饱和,但由于其初始光强较高,往往会忽略弱光下的变化。如由于在蓝藻和红藻中存在状态转换,在硅藻和甲藻中存在叶绿体呼吸,导致在弱光下随 PAR 升高经常出现 Fm' 和 ΦPS II 升高的现象^[18-20]。因此单一光化光源往往不能满足研究需要。本文中我们尝试采用两种光源来测快速光曲线。首先采用发光二极管,测量完后在 10 s 内切换成卤素灯继续测量,这样就可得到较完整的快速光曲线(图 2,图 3)。本文中 PAR 强度范围约在 15-2 500 μmol m⁻²s⁻¹,在 100 μmol m⁻²s⁻¹ 以下设有 7 个梯度,整个测量过程在 4 min 内完成,这样可以反映短时强光照射(如 2 min)后光合作用的变化。

强光处理后,角毛藻的光合活性迅速下降。处理 30 min 时 Fv/Fm 仅为初始值的 26% (0.181 ± 0.007),说明角毛藻暂时受到了光抑制(图 4A)。为避免强光造成的损伤,角毛藻一方面降低捕光色素对光能的吸收(α 的降低,图 2),另一方面则通过增加非光化学淬灭(NPQ 的增加,图 4B)来将过剩光能耗散掉。硅藻中的非光化学淬灭主要与依赖跨类囊体膜质子梯度 ΔpH 的硅甲藻黄素循环有关^[6,12,13]。

经过 30 min 的强光驯化,角毛藻开始耐受 1 000 μmol m⁻²s⁻¹ 的强光。此后 30 min 内,角毛藻通过增加对光能的吸收(α 开始增加)导致电子传递速率加快(Pm 的恢复)(图 2)。此时 NPQ 仍维持在较高的水平(图 4B),说明热耗散在光保护方面仍发挥重要作用。

在强光处理的 1-12 h 内,角毛藻对光能的吸收能力继续增加(α 的增加),热耗散能力却逐渐下降。Fv/Fm 尽管有所恢复,但最大也只能恢复到未照强光前的一半(图 4)。而电子传递速率却达到(2 h)甚至超过(4-12 h)初始值,处理 8 h 后角毛藻的电子传递速率甚至接近初始值的 2 倍(图 3)。角毛藻为什么具有这么高的电子传递速率呢?以处理 8 h 为例,尽管此时 α 仅为初始值的一半,但角毛

藻的 Ik 却接近初始值的 4 倍(表 1),这就导致用 α 和 Ik 计算的 Pm 增加了一倍。

从图 1 可以看出,处理 1 h 后角毛藻就具有了光化光关闭后的短期荧光上升现象,照光时间越长,短期荧光上升的速度越快(图中只示出了处理 1 h 和 8 h 时的曲线,其余未示出)。光化光关闭后的短期荧光上升现象已在 C₄ 植物、C₃ 植物和蓝藻中报道过^[22-24],它间接反映了围绕光系统 I 的环式电子传递。尽管较强的光化光本身也可诱发光化光关闭后的短期荧光上升,但从图 1A 可以看出,测量时的照光并不会引发光化光关闭后的短期荧光上升,因此我们认为本研究中光化光关闭后的短期荧光上升反映了角毛藻中围绕光系统 I 的环式电子传递。围绕光系统 I 的环式电子传递可以耗散过剩光能,可能是强光处理 1 h 后角毛藻的主要光保护机制之一。

综上所述,角毛藻对连续强光照具有较弱的适应能力,可以通过热耗散和围绕光系统 I 的环式电子传递来达到光保护目的。硅藻的这种强光保护能力可能是其经常在海洋水体中占优势的原因之一。

致谢 感谢林娴同学在实验中给予的协助。

参考文献

- [1] Falkowski P G, Raven J V. Aquatic Photosynthesis [M]. Massachusetts: Blackwell Science, 1997. 217-219.
- [2] Müller P, Li X P, Niyogi K K. Non-photochemical quenching: a response to excess light energy [J]. Plant Physiol, 2001, 125:1558-1566.
- [3] Anderson J A, Park Y I, Chow W S. Unifying model for the photoinactivation of photosystem II *in vivo* under steady-state photosynthesis [J]. Photosynth Res, 1998, 56:1-13.
- [4] MacIntyre H I, Kana T M, Anning T, et al. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria [J]. J Phycol, 2002, 38:17-38.
- [5] Schreiber U, Gademann R, Ralph P J, et al. Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements [J]. Plant Cell Physiol, 1997, 38:945-951.
- [6] White A J, Critchley C. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus [J]. Photosynth Res, 1999, 59:63-72.
- [7] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. Biochim Biophys Acta, 1989, 990: 87-92.

- [8] Geel C, Versluis W, Snel J F H. Estimation of oxygen evolution by marine phytoplankton from measurement of the efficiency of photosystem II electron flow [J]. *Photosynth Res*, 1997, 51:61–70.
- [9] Gilbert M, Wilhelm C, Richter M. Bio-optical modeling of oxygen evolution using *in vivo* fluorescence: comparison of measured and calculated photosynthesis/irradiance (P-I) curves in four representative phytoplankton species [J]. *J Plant Physiol*, 2000, 157:307–314.
- [10] Figueroa F L, Conde-Alvarez R, Gómez I. Relations between electron transport rates determined by pulse amplitude modulated chlorophyll fluorescence and oxygen evolution in macroalgae under different light conditions [J]. *Photosynth Res*, 2003, 75:259–275.
- [11] Scala S, Carels N, Falcatore A, et al. Genome properties of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* [J]. *Plant Physiol*, 2002, 129:993–1002.
- [12] Lavaud J, Rousseau B, Etienne A-L. General features of photoprotection by energy dissipation in planktonic diatoms (Bacillariophyceae) [J]. *J Phycol*, 2004, 40:130–137.
- [13] Ruban A V, Lavaud J, Rousseau B, et al. The super-excess energy dissipation in diatom algae: comparative analysis with higher plants [J]. *Photosynth Res*, 2004, 82:165–175.
- [14] Ting C S, Owens T G. Photochemical and nonphotochemical fluorescence quenching processes in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* [J]. *Plant Physiol*, 1993, 101:1323–1330.
- [15] Schreiber U, Bilger W, Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis [A]. In: Schulze E D, Caldwell M M. *Ecophysiology of Photosynthesis* [C]. Berlin: Springer-Verlag, 1994. 49–70.
- [16] Björkman O, Demmig B. Photon yield of O₂-evolution and chloroplast fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins [J]. *Planta*, 1987, 170:489–504.
- [17] Jassby A D, Platt T. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton [J]. *Limnol Oceanogr*, 1976, 21:540–547.
- [18] Schreiber U. Chlorophyll fluorescence: new instruments for special applications [A]. In: Garab G. *Photosynthesis: Mechanisms and Effects* [C]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. 4253–4258.
- [19] Kromkamp J C, Domin A, Dubinsky Z, et al. Changes in photosynthetic properties measured by oxygen evolution and variable chlorophyll fluorescence in a simulated entrainment experiment with the cyanobacterium *Planktothrix rubescens* [J]. *Aquat Sci*, 2001, 63:363–382.
- [20] Han Z G(韩志国), Lei L M(雷腊梅), Han B P(韩博平). Changes in rapid light curves of *Phaeodactylum tricornutum* and *Prorocentrum dentatum* during light-dark cycles [J]. *J Trop Oceanogr(热带海洋学报)*, 2005, 24(6):13–21.(in Chinese)
- [21] Han B P(韩博平), Han Z G(韩志国), Fu X(付翔). *Algal Photosynthesis: Mechanisms and Models* [M]. Beijing: Science Press, 2003. 57–78.(in Chinese)
- [22] Asada K, Heber U, Schreiber U. Electron flow to the intersystem chain from stromal components and cyclic electron flow in maize chloroplasts, as detected in intact leaves by monitoring redox change of P700 and chlorophyll fluorescence [J]. *Plant Cell Physiol*, 1993, 34:39–50.
- [23] Mi H, Endo T, Ogawa T, et al. Thylakoid membrane-bound, NADPH-specific pyridine nucleotide dehydrogenase complex mediates cyclic electron transport in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 [J]. *Plant Cell Physiol*, 1995, 36:661–668.
- [24] Mi H L(米华玲), Ye J Y(叶济宇), Wang Y J(王颖君), et al. Mechanism of temperature dependence of post-illumination transient increase in chlorophyll fluorescence in cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803 [J]. *Chin Sci Bull(科学通报)*, 1997, 42(10):1106–1109.(in Chinese)