

叶绿素荧光技术在微藻环境胁迫研究中的应用现状及前景

Current status and prospect of chlorophyll fluorescence technique in the study of responses of microalgae to environmental stress

梁英¹, 冯力霞¹, 尹翠玲¹, 曹春晖²

(1. 中国海洋大学 海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003; 2. 天津科技大学 海洋科学与工程学院, 天津 300222)

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2007)01-0071-06

叶绿素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, 具有快速、灵敏、对细胞无损伤的优点, 是研究植物光合作用的良好探针^[1]。逆境胁迫对微藻光合作用的影响是多方面的, 不仅影响光合机构的损伤, 也影响光合电子的传递及其暗反应的有关酶活性^[2]。利用叶绿素荧光动力学方法可以快速、灵敏、无损伤地探测逆境对微藻光合作用的影响。叶绿素荧光参数与光合作用各种反应紧密相关, 任何逆境对光合作用某个过程的影响都可以通过叶绿素荧光动力学反映出来。

目前, 国际上对植物体内叶绿素荧光动力学的研究已形成热点, 并在强光、高温、低温等逆境生理研究中得到广泛应用。许多学者已对水分、温度、光强等外界环境条件胁迫下高等植物的叶绿素荧光动力学变化进行了研究, 并取得了可喜的成果^[3-5], 但对海洋微藻的逆境生理研究的不多^[6,7]。国内这方面的研究工作则刚刚起步, 有关的报道较少^[8,9]。作者主要综述了叶绿素荧光动力学的基本原理和常用参数, 以及全球生态环境变化引起的几大重要环境因子改变(CO₂浓度升高、紫外辐射增加、温度变化、强光、盐生环境扩大、重金属污染等)对海洋微藻光合作用的影响以及微藻对环境胁迫的适应机制。

1 叶绿素荧光的诱导

将绿色植物、含有叶绿素的部分组织或单细胞藻

类悬液放在黑暗环境中适应数分钟, 然后置于适当的激发光下激发, 用荧光计检测可发现植物的绿色组织会发出一种微弱的、强度随时间变化的荧光信号, 这个过程称为叶绿素荧光动力学^[10], 也称为 Kautsky 效应。

典型的叶绿素荧光诱导动力学曲线的变化过程可分为 OI D P S M T 各相^[11]。经过暗适应后的微藻, 用很弱的可见光照射, 藻体内的叶绿素在 ns 级的时间内发出一定强度的荧光, 此瞬时的荧光诱导相位称为初相或“O”相, 此时的荧光强度为 F_0 ^[12]。然后荧光强度以很慢的速度增加, 在 F_0 处形成拐点, 接着形成一个小的坡度(ms级), 称为“I”相和“D”相, 数秒后荧光强度达到最高点“P”峰, P 峰的高低可代表 PS II 的光化学活性。P 峰后荧光衰减到 S, 从 S 再上升形成 M 峰, 再逐渐下降, 最后达到接近 F_0 的稳定水平。

如将藻悬液经过暗适应 15~20 min 后, 再用强饱和光激发, 荧光产量达最大值 F_m , 此时 PS II 处于完全关闭的状态, 它反映 PS II 的电子传递情况。 F_v (最大可变荧光) = $(F_m - F_0)$ ^[12], 是开放的 PS II 反应中心捕获激发能的效率, 它反映光合作用中 PS II 原初

收稿日期: 2004-12-08; 修回日期: 2005-05-18

基金项目: 中国海洋大学海水养殖教育部重点实验室开放课题资助(200419)

作者简介: 梁英(1967-), 女, 山东青岛人, 副教授, 博士, 研究方向: 海洋微藻生理生化研究, 电话, 0532-82032273,

E-mail: yliang@mail.ouc.edu.cn

电子受体 Q_A 的氧化还原状态和其它可能耗散能量的途径,是研究微藻环境胁迫反应常用的参数^[13]。 F_v/F_m 是 PS II 最大光化学量子产量,它是最大的 PS II 光能转化效率^[2,12,13]。在非胁迫条件下此参数变化很小,但在胁迫条件下,此参数变化较大。因此它也是反映微藻生长环境良好与否的一个非常重要的参数。 F_m/F_0 和 F_v/F_0 分别代表用来通过 PS II 的电子传递情况和 PS II 的潜在活性^[2],也可以反映 PS II 的内在机制。当荧光值达最大后,由于一些光合酶系统逐渐被活化,将 PS II 还原侧的还原状态的电子受体 Q_A 再氧化,从而引起荧光的淬灭,称为光化学淬灭,即 Q_P 。光化学淬灭反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额。光化学淬灭系数 Q_P 越大,表明 PS II 的电子传递活性越大。在持续的光照下, Q_P 的淬灭增加,在光合膜的两侧建立起质子梯度并形成膜高能态,称为非光化学淬灭,即 Q_N 和 NPQ。非光化学淬灭反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用以热耗散的部分。所以,非光化学淬灭是一种自我保护机制,对光合结构具有一定的保护作用^[12]。

由此可见,叶绿素荧光与光合作用的各反应过程密切相关,任何逆境条件对光合作用的影响都可以通过叶绿素荧光诱导动力学反映出来。因此,叶绿素荧光诱导动力学可作为一种操作简单、应用性强的技术应用于微藻环境胁迫的研究中。

2 叶绿素荧光技术在微藻环境胁迫研究中的应用现状

2.1 CO₂ 浓度升高

CO₂ 浓度的升高已经是当今国内外植物生理学研究的热点问题之一^[14]。有关 CO₂ 浓度对微藻叶绿素荧光变化的影响尚有争议。有报道^[15]指出,在 CO₂ 浓度较高时,极大螺旋藻 (*Spirulina maxima*) 受到光抑制时 F_v/F_m 的恢复速度比低 CO₂ 浓度下的恢复速度快。夏建荣等^[16]的研究结果表明,大气 CO₂ 浓度的升高,导致水华鱼腥藻 (*Anabena flos-aquae*) 的生物量、光饱和和光合速率、光合效率和 F_v/F_m 明显提高。有些研究^[17]表明高浓度的 CO₂ 使一种海洋绿藻 *Chlorococcum littorale* 的 PS II 反应中心部分受到抑制。Huertas 等^[18]报道,高浓度的 CO₂ 可使 *Nannochloris maculata* 的 PS II 活性降低, Q_N 值增加。相反,也有报道认为高浓度和低浓度的 CO₂ 对雷氏衣

藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 的光合活性、 F_v/F_m 值没有明显影响。但高浓度的 CO₂ 可提高产生光抑制的光量,也可使其恢复过程加快^[19]。

2.2 紫外线辐射

由于臭氧层侵蚀和破坏现象日趋严重,使到达地球表面的紫外线,尤其是对生物危害较大的紫外线 B (280~320nm) 的辐射增强。这一现象引起科学界广泛的关注,进行了大量的植物生理生态学研究。研究结果表明,紫外线 A 辐射 (UVAR, 320~400nm) 和紫外线 B 辐射 (UVBR) 都会对海洋微藻的生长及光合作用产生不同程度的抑制及伤害作用,其中 UVBR 的影响更为严重^[20-24]。陈善文等^[20]指出 UVBR 可显著地抑制微藻的光合作用和生产力,对微藻有明显的伤害作用。藻细胞中的蛋白质、DNA 和光合色素等物质都受到不同程度的损伤。UVBR 的增加还会改变叶绿素 a 和叶绿素 b 的比值,使二者的比值上升^[21]。齐雨藻等^[22]报道,塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*) 对紫外辐射比较敏感,即使较低剂量的紫外辐射都会导致存活率的显著下降。Nilawati 等^[23]研究了紫外辐射对两种海洋冷水性硅藻 *Pseudo-nitzschia seriata* 和 *Nitzschia* sp. 的影响,结果表明,UVBR 使这两种藻的 F_v/F_m 值降低,PS II 反应中心遭到破坏。

UVAR 对微藻的光合作用也有一定的影响。White 等^[24]将盐生杜氏藻 (*Dunaliella salina*) 和巴氏杜氏藻 (*D. bardawil*) 暴露于置于 UVAR 下,结果表明,其 F_v/F_m 值显著降低,PS II 光合电子传递效率部分损失,而 UVBR 对其光合参数没有显著影响。

2.3 温度胁迫

微藻光合作用对高温比较敏感,高温可使类囊体膜的结构发生变化^[25]。这种变化首先反映在 F_0 的上升, F_0 是反映微藻温度胁迫的一个很重要的指标。黄仿等^[9]研究了热胁迫对等鞭藻 (*Isochrysis galbana*) 的作用机制。结果表明,等鞭藻的临界温度为 48℃,稍高于普通高等植物和许多海藻的临界温度。此外,热胁迫也导致 F_v/F_m 、 F_v 的明显下降,说明 PS II 中心电子传递受阻。当处理温度达到 45℃ 时, Q_N 显著地增加,说明 PS II 天线色素吸收的光能以热耗散的部分增加,而用于光化学电子传递的份额减少。黄仿等^[26]对角毛藻 (*Chaetoceras* sp.) 的热胁迫机制也作了研究,发现该藻 F_0 的骤升温度为 49.5℃,当温度升高至 45℃ 时, F_v/F_m 及 F_v 迅速下降, Q_N 显著地增加,说明卡尔文循环受到抑制。Sayed 和 El-shahed^[27]报

道：当温度为 25~35℃，小球藻 (*Chlorella vulgaris*) 的 F_v/F_m 、 F_m 、 $F_v/2$ 值均随温度的升高而增大，在 35~40℃ 时达到最大，随后开始下降。

2.4 光抑制

强光可引起微藻光合作用的光抑制，常用 F_v/F_m 来检测。在微藻的光抑制研究中，对盐藻的研究较多^[28-31]。盐藻对强光的反应是由于叶黄素参与循环的结果。玉米黄质对光合结构有一定的保护作用^[28,32]。林植芳等^[28]报道，盐生杜氏藻细胞处于强白光 (1 850 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) 下 5~30 min 后，其 PS II 原初光化效率、潜在 PS II 活性降低，叶绿素和胡萝卜素出现一定程度的降解， F_o 略微下降。这表示在此条件下，盐藻的 PS II 功能下降并伴以玉米黄质含量增加，是一种光合作用下调的适应性光保护反应。Banet 等^[30]在研究盐生杜氏藻和巴氏杜氏藻的光抑制机理时发现一种基因 Cbr，可提高紫黄质的环氧化作用，并且只在光过量时才会形成，而且不同藻类的形成条件也不同。Jin 等^[31]研究了盐生杜氏藻在光抑制下的修复情况，其中玉米黄质和 Cbr 蛋白起着非常重要的作用。

三角褐指藻 (*Phaeodactylum tricornutum*) 在强光照射下，其细胞内的硅甲藻黄素可产生光保护作用^[33]。当强光照射时，其细胞体内的硅甲藻黄素可迅速地引起淬灭反应， F_m 、 F_o 、 Q_N 降低，并且这些参数的降低与硅甲藻黄素的浓度成正相关。宋立荣等^[34]研究了铜锈微囊藻 (*Microcystis aeruginosa* Kütz) 和绿色微囊藻 (*M. viridis* Lemm.) 不同光照条件下 F_v/F_m 比值的改变，当光强增加时， F_v/F_m 的比值降低，当光量子通量密度达 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时，铜锈微囊藻的 F_v/F_m 比值相当于常态光强的 37.2%，绿色微囊藻的 F_v/F_m 比值相当于常态光强的 51.8%。

2.5 盐胁迫

受到盐胁迫的微藻，其光合活性降低， F_v/F_m 比值随着盐度的增加而下降^[9, 35]。陈兰周等^[9]发现爪哇伪枝藻 (*Scytonema javanicum*) 对盐胁迫比较敏感，在较低的盐度胁迫下光合作用的活性已经很低。欧阳叶新等^[35]指出随着 NaCl 浓度的升高，鱼腥藻 7120 (*Anabena* sp. PCC7120) 的 F_v/F_m 值逐渐降低。当 NaCl 浓度低于 0.4 mol/L 时， F_v/F_m 比值降低缓慢。当 NaCl 浓度高于 0.4 mol/L 时， F_v/F_m 比值降低幅度明显增大。当 NaCl 浓度达到 1mol/L 时，叶绿素 a 荧光信号降至很弱。Meijer 等^[36]将用 ^{32}P 标记的衣藻 (*Chlamydomonas moewusii*) 置于高盐环境之下，发

现一种放射性同位素示踪的磷脂 LPA 产生，且 LPA 的量随时间的变化而变化。Einspsht^[37]报道，盐生杜氏藻在盐胁迫时也产生 LPA。

2.6 营养盐限制

营养盐是微藻生长必不可少的重要因子，氮、磷和铁的缺乏以及氮、磷比的失衡都能限制微藻的生长^[38]。因此，通过叶绿素荧光技术也可以对营养盐胁迫的研究提供一定依据。目前，利用叶绿素荧光技术对营养盐限制的研究比较少。有研究表明^[39]营养盐的缺乏直接对光合作用的最大光量子产量产生影响，而对 F_v/F_m 值的影响并不明显。由此证明 F_v/F_m 并不是衡量营养盐缺乏与否的一个很好的标志。左冬梅等^[40]研究了不同的铁浓度对尖刺拟菱形藻 (*Pseudonitzschia pungens* Crunow) 光合作用的影响，当铁过量时，光合器官吸收的光能减少，光合电子传递链的活性降低，叶绿素的合成受到抑制。Lippemeier 等^[41]研究了在磷胁迫下 *Alexandrium minutum* 的变化，在磷缺乏的情况下， $\Delta F/F_m'$ 在前 5 天的生长中变化不明显，在第 6 天开始下降， F 、 F_m' 则显著升高。Lippemeier 等^[42]研究了不同浓度的硅对微氏海链藻 (*Thalassiosira weissflogii*) 的影响，结果表明，当硅受限，其非光化学淬灭 Q_N 很强， F 、 F_m 、 F_v/F_m 下降。当硅恢复正常浓度后， F 、 F_m 、 F_v/F_m 在 20 min 内快速上升。

2.7 重金属胁迫

近一个世纪以来，人口的激增和工业的发展使排放的废弃物对海洋环境的污染愈来愈严重。海洋中存在的重金属元素如 Zn、Cd、Ni、Cu、Hg 等在适当浓度会促进微藻的生长，但浓度过量时，则会抑制微藻生长。王山杉等^[43]对不同 Zn^{2+} 浓度条件下培养的固氮鱼腥藻 (*A. azotica* Ley) 叶绿素荧光参数 F_v/F_m 进行了测定。结果表明，当 Zn^{2+} 浓度为 1.0 $\mu\text{mol/L}$ 时，其 F_v/F_m 值最高。随着 Zn^{2+} 浓度的升高， F_v/F_m 值降低，其生长和光合作用受到抑制。Ivorra 等^[44]研究了 Zn^{2+} 对微小异极藻 (*Gomphonema parvulum*) 的影响，在富含 Zn^{2+} 的培养液中处理 5 h 后，其 F_o 和光量子产量显著下降。周银环等^[45]研究了 4 种微量金属离子 Hg^{2+} 、 Pb^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Co^{2+} 对绿色巴夫藻 (*Pavlova viridis* Tseng) 生长及叶绿素含量的影响， Hg^{2+} 和 Pb^{2+} 的浓度分别为 5 $\mu\text{g/L}$ 和 200 $\mu\text{g/L}$ 时，对绿色巴夫藻有明显的促进生长作用，叶绿素 a 的含量也升高。当 Hg^{2+} 浓度大于 20 $\mu\text{g/L}$ 、 Co^{2+} 浓度大于 5 $\mu\text{g/L}$ 、 Mn^{2+} 浓度大于 400 $\mu\text{g/L}$ 时，其生长受到抑制，叶绿素 a 的含量

降低。Bertrand 等^[46]研究了 Cd 对三角褐指藻叶黄质循环的影响, 结果表明, Cd 对硅藻黄质和硅甲藻黄质的环氧化作用有很重要的影响。Cid 等^[47]研究了 Cu 对三角褐指藻生长和光合作用的影响, 结果表明, 0.5 mg/L 的 Cu^{2+} 可使光合作用的效率降低 50%, 抑制了 PS II 的活性。Mallick 和 Mohn^[48]运用叶绿素荧光技术研究了重金属 Cu, Cr, Ni, Cd, Zn 对斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*) 的影响, 结果表明, 处理 12 h 之内, F_0/F_m 可作为重金属胁迫的一个非常重要的指标。这 5 种重金属离子均使 F_0 升高, F_m 下降, F_v/F_m 下降, Q_p 下降和 Q_N 上升, $F_v/2$ 下降, F_0/F_v 显著上升。

3 叶绿素荧光技术的发展前景

综上所述, 环境胁迫可影响微藻的生长和光合作用。藻细胞内的叶绿素荧光信号包含的光合作用信息十分丰富, 并且这种信号随外界环境因子的变化而变化。因此, 叶绿素荧光技术可以作为一种快速、灵敏和无损伤的理想方法来研究和探测多种逆境因子对微藻光合作用的影响。

随着人们对叶绿素荧光技术的不断研究和完善, 现今, 叶绿素荧光技术已成为研究植物生理学最重要的部分之一, 但仍有一些问题尚待进一步探讨: (1) 改进和完善叶绿素荧光分析技术, 促进测定技术朝小型化、智能化、综合化方向发展, 并与研究光合作用的其它分析仪器, 如氧电极、光合作用分析仪等相结合, 形成一种多功能、综合型的研究检测手段。(2) 进一步扩大其研究领域, 深入探讨叶绿素荧光技术在浮游植物对环境污染反应的监测、水体中营养盐限制情况的检测、海洋与陆地植物的遥感遥测、赤潮的检测以及赤潮的发生机理等研究中的应用。随着叶绿素荧光理论研究和测定技术的进一步发展, 叶绿素荧光分析技术必将会在微藻的研究中起着越来越重要的作用。

参考文献:

[1] 赵会杰, 邹奇, 余振文. 叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用[J]. 河南农业大学学报, 2000, 34 (3): 248-251.
[2] 冯建灿, 胡秀丽, 王训申. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用[J]. 经济林研究, 2002, 20 (4): 14-18.
[3] Lazar D, Ilik P. High-temperature induced chlorophyll

fluorescence changes in barley leaves comparison of the critical temperatures determined from fluorescence induction and from fluorescence temperature curve [J]. *Plant Sci*, 1997, 124 (2): 159-164.

[4] Annick M, Elisabeth P, Gerard T. Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species under salt stress [J]. *J Plant Physiol*, 2004, 1619 (1): 25-33.
[5] Bhargava S, Paranjpe S. Genotypic variation in the photosynthetic competence of Sorghum bicolor seedlings subjected to polyethylene glycol-mediated drought stress [J]. *J Plant Physiol*, 2004, 161 (1): 125-129.
[6] Vonshak A, Torzillo G, Tomaseli L. Use of chlorophyll fluorescence to estimate the effect of photoinhibition in outdoor cultures of *Spirulina platensis* [J]. *J Appl Phycol*, 1994, 6 (1): 31-34.
[7] Hong D D, Kim T H, Hwang M S, et al. Effects of salinity on chlorophyll fluorescence from *Porphyra thalli* and comparison of species with different intertidal distribution [J]. *J Fish Sci Technol*, 1998, 1 (1): 122-128.
[8] 黄仿, 武宝珩. 热胁迫对球等鞭金藻作用机制的叶绿素荧光的研究 [J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 1995, 13 (2): 72-76.
[9] 陈兰周, 刘永定, 李敦海. 盐胁迫对爪哇伪枝藻生理生化特性的影响 [J]. 中国沙漠, 2003, 23 (3): 285-288.
[10] 冯永军, 史宝胜, 董桂敏, 等. 叶绿素荧光诱导动力学在植物抗逆性及水果保鲜中的应用 [J]. 河北农业大学学报, 2003, 26: 89-92.
[11] 刘家尧, 衣艳君, 张承德, 等. 活体叶绿素荧光诱导动力学及其在植物抗盐生理研究中的应用 [J]. 曲阜师范大学学报, 1997, 23 (4): 80-83.
[12] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论 [J]. 植物学通报, 1999, 16 (4): 444-448.
[13] 陈贻竹, 李晓萍, 夏丽, 等. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用 [J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3 (4): 79-86.
[14] 蒋高明. 当前植物生理生态研究的几个热点问题 [J]. 植物生态学报, 2001, 25 (5): 514-519.
[15] 夏建荣, 高坤山. 高浓度 CO_2 培养条件下极大螺旋藻光抑制研究 [J]. 水生生物学报, 2002, 26 (1): 14-18.
[16] 夏建荣, 高坤山, 叶海波. 水华鱼腥藻生长与光合作用对大气 CO_2 浓度升高的响应 [J]. 植物生态学报, 2002,

- 26 (6): 652-655.
- [17] Schnackenberg J, Ikemoto H, Miyachi S. Relationship between oxygen-evolution and hydrogen-evolution in a Chlorococcum strain with high CO₂-tolerance [J]. **J Photochem Photobiol B : Biol**, 1995, 28: 171-174.
- [18] Huertas E, Montero O, Lubian L M. Effects of dissolved inorganic carbon availability on growth, nutrient uptake and chlorophyll fluorescence of two species of marine microalgae [J]. **Aquacult Eng**, 2000, 22: 181-197.
- [19] Yang Y, Gao K S, Xia J R. Effects of doubled atmospheric CO₂ concentration on the growth and photosynthesis of *Chlamydomonas reinhardtii*(Volvocales, Chlorophyceae) [J]. **Phycol Res**, 2001, 49: 299-303.
- [20] 陈善文,武宝玕. 藻类对 UV-B 增强的响应及其分子基础 [J]. 暨南大学学报(自然科学版), 2000, 21 (5): 88-94.
- [21] 周党卫, 韩发, 滕中华, 等. UV-B 辐射增强对植物光合作用的影响及植物的相关适应性研究 [J]. 西北植物学报, 2002, 22 (4): 1004-1010.
- [22] 齐雨藻, 黄长江, 应浙鸿, 等. 紫外光对有毒甲藻塔玛亚藻的生态学效应 [J]. 海洋与湖沼, 1997, 28 (2): 113-120.
- [23] Nilawati J, Greenberg B M, Smith R E H. Influence of ultraviolet radiation on growth and photosynthesis of two cold ocean diatoms [J]. **J Phycol**, 1997, 33 (2): 215-224.
- [24] White A L, Jahnke L S, Andrea L W, et al. Contrasting effects of UV-A and UV-B on photosynthesis and photoprotection of β -carotene in two *dunaliella* spp. [J]. **Plant Cell Physiol**, 2002, 43 (8): 877-884.
- [25] Morgan-Kiss R, Ivanov A G, Williams J, et al. Differential thermal effects on the energy distribution between photosystem II and photosystem I in thylakoid membranes of a psychrophilic and mesophilic alga [J]. **Biochimica et Biophysica Acta**, 2002, 1561 (2): 251-265.
- [26] 黄仿, 武宝玕, 陈贻竹. 角毛藻热胁迫机理的活体调制叶绿素荧光研究 [J]. 暨南大学学报(自然科学版), 1996, 17 (3): 80-85.
- [27] Sayed O H, El-shahed A M. Growth, Photosynthesis and circadian patterns in *Chlorella vulgaris* (Chlorophyta) in response to growth temperature [J]. **Algologie**, 2000, 21 (3): 283-290.
- [28] 林植芳, 彭长连, 林植株, 等. 强光诱导叶片和盐藻 505nm 的差示吸收和叶绿素荧光的变化 [J]. 热带亚热带植物学报, 1997, 5 (3): 27-34.
- [29] Jin E, Yokthongwattana K, Polle J E W, et al. Role of the reversible xanthophyll cycle in the photosystem II damage and repair cycle in *Dunaliella salina* [J]. **Plant Physiol**, 2003, 132 (1): 352-364.
- [30] Banet G, Pick U, Malkin S, et al. Defferential responses to different light spectral ranges of violaxanthin de-epoxidation and accumulation of Cbr, an algal homologue of plant early light inducible proteins, in two strains of *Dunaliella* [J]. **Plant Physiol Biochem**, 1999, 37 (11): 875-879.
- [31] Jin E S, Polle J E W, Melis A. Involvement of zeaxanthin and of the Cbr protein in the repair of photosystem II from photoinhibition in the green alga *Dunaliella salina* [J]. **Biochimica et Biophysica Acta**, 2001, 1506: 244-259.
- [32] Baroli I, Do A D, Yamane T, et al. Zeaxanthin accumulation in the absence of a functional xanthophylls cycle protects *Chlamydomonas reinhardtii* from photooxidative stress [J]. **Plant Cell**, 2003, 15 (4): 992-1 008.
- [33] Lavaud J, Rousseau B, Gorkom H J van, et al. Influence of the diadinoxanthin pool size on photoprotection in the marine planktonic diatom *Phaeodactylum tricorutum* [J]. **Plant Physiol**, 2002, 129 (3): 1 398-1 406.
- [34] 宋立荣, 雷腊梅, 何振荣, 等. 滇池水华蓝藻铜锈微囊藻和绿色微囊藻的生长生理特性和毒素分析 [J]. 水生生物学报, 1999, 23 (5): 402-408.
- [35] 欧阳叶新, 施定基, 黄开耀, 等. 鱼腥藻 7120 响应 NaCl 胁迫的光合特性 [J]. 水生生物学报, 2003, 27 (1): 74-77.
- [36] Meijer H J G, Arisz S A, Hinbergen J A J van, et al. Hyperosmotic stress rapidly generate lyso-phosphatidic acid in *Chlamydomonas* [J]. **Plant J**, 2001, 25 (5): 541-548.
- [37] Einspahr K J, Maeda M, Thompson G A. Concurrent changes in *Dunaliella salina* ultrastructure and membrane phospholipid metabolism after hyperosmotic shock [J]. **J Cell Biol**, 1988, 107: 529-538.
- [38] 欧明明, 张曼平, 冯媛媛. 海水中几种铁的形态对海生小球藻生长的影响 [J]. 青岛海洋大学学报, 2002, 32 (4): 627-633.
- [39] Parkhill J, Maillet G, Cullen J J. Fluorescence-based maximum quantum yield for PS II as a diagnostic of nutrient stress [J]. **J Phycol**, 2001, 37: 517-529.
- [40] 左冬梅, 韩志国, 武宝玕. 铁对尖刺拟菱形藻生长及光合作用的影响 [J]. 暨南大学学报 (自然科学版), 2002, 23 (5): 81-87.

- [41] Lippemeier S, Frampton D M F, Blackburn S I, *et al.* Influence of phosphorus limitation on toxicity and photosynthesis of *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) monitored by in-line detection of variable chlorophyll fluorescence [J]. **J Phycol**, 2003, 38: 320-331.
- [42] Lippemeier S, Hartig P, Colijn F. Direct impact of silicate on the photosynthetic performance of the diatom *Thalassiosira weissflogii* assessed by on- and off-line PAM fluorescence measurements [J]. **J Plankton Res**, 1999, 21: 269-283.
- [43] 王山杉, 刘永定, 金传荫, 等. Zn²⁺浓度对固氮鱼腥藻 (*Anabaena azotica* Ley) 光能转化特性的影响 [J]. 湖泊科学, 2002, 14 (4): 350-356.
- [44] Ivorra N, Barranguet C, Jonker M, *et al.* Metal-induced tolerance in the freshwater microbenthic diatom *Gomphonema parvulum* [J]. **Environ Pollut**, 2002, 116: 147-157.
- [45] 周银环, 刘东超. 4 种金属元素对绿色巴夫藻生长、叶绿素 a 及大小的影响 [J]. 湛江海洋大学学报, 2003, 23 (1): 22-28.
- [46] Bertrand M, Schoefs B, Siffel P, *et al.* Cadmium inhibits epoxidation of diatoxanthin to diadinoxanthin in the xanthophylls cycle of the marine diatom *Phaeodactylum tricorutum* [J]. **FEBS Lett**, 2001, 508: 153-156.
- [47] Cid A, Herrero C, Torres E, *et al.* Copper toxicity on the marine microalga *Phaeodactylum tricorutum*: effects on the photosynthesis and related parameters [J]. **Aquatic Toxicol**, 1995, 31: 165-174.
- [48] Mallick N, Mohn F H. Use of chlorophyll fluorescence in metal-stress research: a case study with the green microalga *Scenedesmus* [J]. **Ecotoxicol Environ Saf**, 2003, 55: 64-69.

(本文编辑: 张培新)

《海洋科学》杂志 2006 年征订启事

《海洋科学》是由中国科学院海洋研究所主办、科学出版社出版的学术性期刊, 中国自然科学核心期刊、华东地区优秀期刊、山东省优秀期刊。本刊以密切联系生产实际、服务于我国现代化建设为宗旨, 及时、快速报道海洋学及其分支学科的新成果、新理论、新观点、新工艺及新进展等, 对重大科研和应用性研究成果特别予以优先报道。主要刊载内容有: 海洋生物、海洋水产生产、海洋活性物质提取、海洋环境保护、海洋物理、物理海洋、海洋地质、海洋化学、海洋工程、海洋仪器研制等方面的学术论文、研究报告、研究简报、专题综述、学术讨论和争鸣、学术动态以及新产品介绍(有偿刊登)等。

本刊为月刊, 每月 9 日出版, 16 开本, 80 页, 每期定价 15 元, 全年订价 180.00 元。本刊国内外公开发行人(国际刊号: ISSN1000-3096; 国内刊号: CN37-1151/P; 国内邮发代号: 2-655; 国外发行代号: M6666)。全国各地邮局均可订阅。欢迎各科研机构、高等院校、生产厂家和从事该领域的科技人员踊跃订阅。邮局订阅不便者可直接向本刊编辑部订购。本刊发行量在同类期刊中一直名列前茅, 订户遍及全国 20 多个省、市、自治区, 影响面广, 宣传力大, 欢迎广大的广告客户在本刊刊登广告, 价格优惠。

欢迎订阅《海洋科学》 欢迎广告惠顾

《海洋科学》编辑部地址: 山东省青岛市南海路 7 号, 266071;

电话及传真: (0532)82898755;

E-mail: MSJ@ms.qdio.ac.cn