

研究简报

阳光紫外辐射对两种微藻类光化学效率的影响

关万春¹ 高坤山^{1,2}

(1. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430027;
2. 汕头大学海洋生物研究所, 汕头 515063)

IMPACTS OF SOLAR UV RADIATION ON THE PHOTOCHEMICAL EFFICIENCY OF TWO MICROALGA

GUAN Wan-Chun¹ and GAO Kun-Shan^{1,2}

(1. Institute of Hydrobiology, the Chinese Academy of Science, Wuhan 430027; 2. Marine Biology Institute, Shantou University, Shantou 515063)

关键词: 塔玛亚历山大藻; 中肋骨条藻; UVR; 光化学效率

Key words: *Alexandrium tamarense*; *Skeletonema costatum*; UVR; Photochemical efficiency

中图分类号: Q142 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2007)04-0594-06

近年来人类活动释放的含氟、氯等有机物对臭氧层造成破坏,使得到达地球表面的紫外线 B (Ultra-violet B (UV-B), 280—315nm) 辐射增强。为此,生物活动受到了多方面的影响^[1-4]。以往的研究发现,紫外辐射 (Ultra-violet radiation, UVR) 可以抑制藻类的生长及光合固碳和游动性 (有鞭毛的种类),并损伤细胞色素和遗传物质 DNA^[5-10]。室内高强度人工紫外光下塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*) 很快死亡^[11],但紫外光对不同藻的伤害程度存在差异,如新月菱形藻 (*Nitzschia closterium*) 比亚心形扁藻 (*Tetraselmis subcontiforming*) 更容易受损伤,这可能与藻的形态结构以及色素含量不同有关^[12]。这种种间的差异在极大螺旋藻 (*Spirulina maxima*) 和微小小球藻 (*Chlorella minutissima*) 的研究中也有发现^[13]。UV-B 辐射降低了新月菱形藻 (*Nitzschia closterium*) 和亚心形扁藻 (*Tetraselmis subcontiforming*) 细胞的色素含量^[12],促进了极大螺旋藻 (*Spirulina maxima*) 的 UV-B 吸收物质的生产和超氧化物歧化酶的活性^[13]。在室内紫外辐射条件下,微绿球藻 (*Nanochloropsis* sp.) 的叶绿素 *a* 的含量保持相对稳定,类胡萝卜素和多糖含量显著上升;而海洋原甲藻 (*Prorocentrum micans*) 的叶绿素 *a* 含量明显下降,类胡萝卜素和多糖含量的变化不显著^[14];三角褐指藻 (*Phaeodactylum tricor-*

tum) 光合色素随着 UV-B 辐射的增强而逐渐下降^[15]。紫外辐射不仅破坏光合色素^[16],还可以破坏线粒体^[17]、高尔基体^[17]以及细胞内的遗传物质 DNA^[18]等。

室内条件下有关 UV-B 效应的研究反映了其对藻细胞的多种伤害作用。然而,自然条件下,藻类不可避免的同时接受着多种波段的阳光辐射。为此,UV-B 辐射对藻类的生理生态学效应,必须在阳光条件下进行探讨。本研究在监测太阳光合作用有效辐射 (Photosynthetically active radiation (PAR), 400—700nm)、UV-A (Ultra-violet A, 315—400nm) 和 UV-B (280—315nm) 的同时,研究了太阳 UV-A 和 UV-B 对形成赤潮的塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*) 和中肋骨条藻 (*Skeletonema costatum*) 光化学效率的影响。

1 实验材料与方法

1.1 实验材料 塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech) 和中肋骨条藻 (*Skeletonema costatum* (Greville) Cleve) 取自中国科学院海洋研究所。采用 F/2 培养基^[19],在温度 20℃,光强 70—80 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ (光周期为 12L 12D) 条件下室内培养。每天手动摇晃三角瓶 2—3 次,待细胞生长到对数生长期,收集细胞进行露天阳光下的实验。

收稿日期: 2005-05-08; 修订日期: 2006-06-22

基金项目: 国家自然科学基金项目 (90411018) 资助

作者简介: 关万春 (1978—), 男, 吉林省梅河口市人; 硕士; 主要从事藻类学研究。E-mail: wilsongwen@126.com

通讯作者: 高坤山, E-mail: ksgao@stu.edu.cn

1.2 太阳辐射测定 太阳辐射的监测采用 ELDONET 光谱辐射仪(德国产)。该光谱辐射仪可同时监测 PAR(400—700nm)、UV-A(315—400nm)和 UV-B(280—315nm)三个波段的辐射强度与辐射量。 $1\text{W}/\text{m}^2$ 的可见光大约等于 $4.9\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 。实验测定 2004 年 6 月 29 日与 7 月 1 日 2 天的太阳辐射情况。测定地点为广东省汕头市汕头大学(23.3°N, 116.6°E)。

1.3 辐射处理 于 2004 年 6 月 29 日和 7 月 1 日,将处于对数生长期的藻细胞分装于石英管(直径 59mm,长度 350mm)中,置于流水水槽,温度控制在 30℃,水面距藻细胞的深度为 3cm。通过使用紫外滤膜使藻细胞接受不同的太阳辐射处理:(1) PAR + UV-A + UV-B (PAB 处理, 280—700nm), 石英管未包裹任何滤膜;(2) PAR + UV-A (PA 处理, 320—700nm), 石英管用 Folex320 滤膜(德国产)包裹;(3) PAR (P 处理, 395—700nm), 石英管用 Ultraphan Film 395 (德国产)包裹(图 1)。将细胞置于室外阳光下,持续照射 15、30、60min 后,立即测定藻细胞的光化学效率。

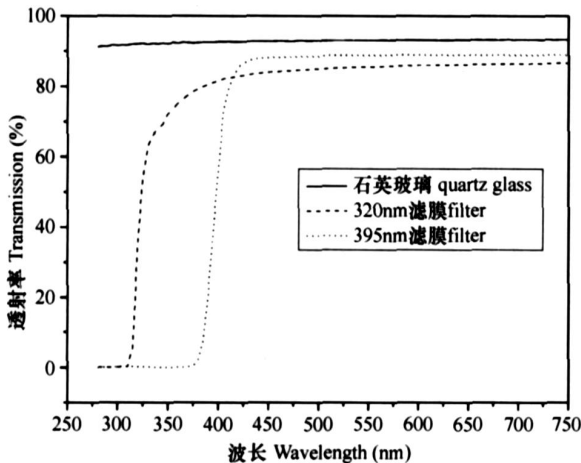


图 1 实验用紫外滤膜以及石英培养器的透射率

Fig. 1 The transmission spectra of UV-B and UVR cut-off filter foils and the quartz tubes used in the study

1.4 光化学效率的测定 叶绿素荧光参数用脉冲调制荧光仪(WATER-PAM,德国产)进行测定^[20,21]。藻细胞经过太阳辐射处理后,测定其光化学效率,而后置于室温(25℃),光强为 $9\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ (光源为荧光灯)条件下,定时测定其光化学效率的变化,观察 480min 内的恢复状况。

最大光化学效率(Optimal quantum yield) $Y = F_v / F_m$,

有效光化学效率(Effective quantum yield) $Y' = F_v' / F_m'$,

F_m :最大荧光,是在暗适应状态下,当光系统 (PS) 的所有反应中心处于完全关闭状态并且所有的非光化学过程处于最小时的荧光值;

F_v :暗适应状态下,当所有的非光化学过程处于最小时的 最大可变荧光, $F_v = F_m - F_0$;

F_0 :初始荧光,是在暗适应状态下,当 PS 的所有反应中心处于完全开放状态并且所有的非光化学过程处于最小时的荧光值;

F_m' :在光适应状态下的最大荧光值;

F_v' :任意光适应状态下的最大可变荧光值, $F_v' = F_m' - F_0$;

F_0 :适光状态下的初始荧光值。

有效光化学效率 F_v' / F_m' 为在阳光或人工光源照射下的测定值; F_v / F_m 为暗适应处理 5min 后的测定值。 F_0 和 F_0 的弱检测光强为 $0.3\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$, F_m 和 F_m' 的脉冲饱和光强为 $5300\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 。

1.5 抑制率的计算

UVR 的相对抑制率 (%) = $100 \times (P_{\text{PAR}} - P_{\text{UVR}}) / P_{\text{PAR}}$,

单位 PAR 光能的抑制率 (%) = $100 \times (P_{\text{PAR}} - P_{\text{UVR}}) / P_{\text{PAR}} / E_{\text{PAR}}$,

阳光辐射相对抑制率 (%) = $100 \times (P_{\text{control}} - P_i) / P_{\text{control}}$,

P_{PAR} 代表光合作用有效辐射(PAR)下的光化学效率;

P_{UVR} ,PA 或 PAB 处理细胞的光化学效率;

E_{PAR} ,细胞接受 UVR 处理过程中,阳光 PAR 的平均光强;

P_{control} ,室内培养对照组的有效光化学效率;

P_i ,代表经 P、PA 和 PAB 处理后的有效光化学效率。

1.6 统计分析 实验数据采用 One-way ANOVA 分析,显著水平设为 $p < 0.05$ 。

2 结果

细胞接受阳光辐射处理的 2004 年 6 月 29 日和 7 月 1 日两天,中午 12 点时太阳光 PAR、UV-A 和 UV-B 的平均强度分别为 505.9 、 78.6 和 $2.6\text{W}/\text{m}^2$ (图 2)。PAR/UV-A/UV-B 的比

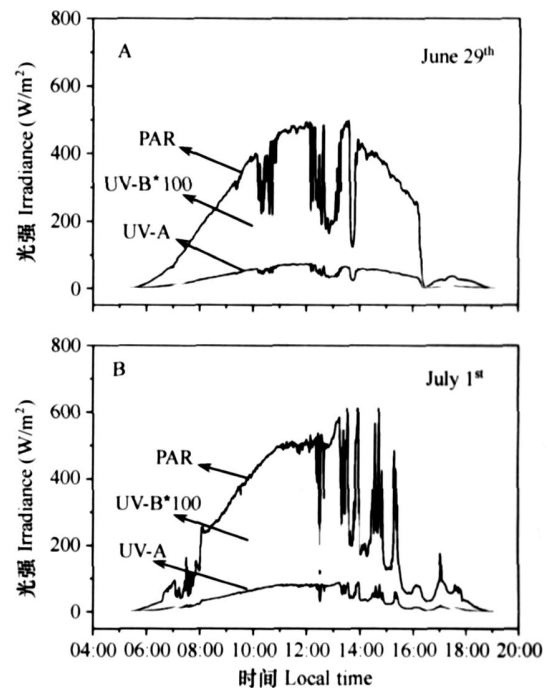


图 2 2004 年 6 月 29 日和 7 月 1 日的太阳光中 PAR、UV-A 和 UV-B 辐射光谱图

Fig. 2 Solar PAR, UV-A and UV-B radiations on June 29th (A) and July 1st (B), 2004

例为 198 31 1。亚历山大藻细胞接受 15、30、60min 的阳光辐射处理过程中的平均光强分别是, PAR: 335. 0、354. 3、348. 1W/m²; UV-A: 49. 4、52. 3、53. 1W/m²; UV-B: 1. 5、1. 6、1. 7W/m²。中肋骨条藻细胞接受 15、30、60min 的阳光辐射处理过程中的平均光强分别是, PAR: 287. 5、302. 4、333. 0W/m²; UV-A: 43. 4、46. 0、51. 0W/m²; UV-B: 1. 2、1. 3、1. 5W/m² (表 1)。

表 1 2004 年 6 月 29 日 (9 :30—10 :30) 和 7 月 1 日 (括号内数据, 8 :40—9 :40) 辐射处理培养 15、30 和 60min 内太阳光中 PAR、UV-A 和 UV-B 的平均光强 (Irradiance) 以及辐射量 (Doses)

Tab. 1 Mean irradiance and doses of PAR, UV-A and UV-B during the 15, 30 and 60 minutes exposures on June 29th and July 1st (data in parenthesis) ,2004

时间 Time (min)	PAR		UV-A		UV-B	
	辐射量 Doses (KJ/ m ²)	光强 Irradiance (W/ m ²)	辐射量 Doses (KJ/ m ²)	光强 Irradiance (W/ m ²)	辐射量 Doses (KJ/ m ²)	光强 Irradiance (W/ m ²)
15	321. 6 (276. 0)	335. 0 (287. 5)	47. 4 (41. 7)	49. 4 (43. 4)	1. 5 (1. 1)	1. 5 (1. 2)
30	659. 0 (562. 5)	354. 3 (302. 4)	97. 3 (85. 4)	52. 3 (46. 0)	3. 1 (2. 4)	1. 6 (1. 3)
60	1274. 0 (1218. 9)	348. 1 (333. 0)	194. 3 (186. 5)	53. 1 (51. 0)	6. 3 (5. 6)	1. 7 (1. 5)

阳光辐射对微藻的光化学效率有明显的抑制作用, 且抑制程度随着接受辐射处理时间的延长而增加, 转移到无 UVR 的弱光条件后, 藻细胞的光化学效率可以得到恢复。滤除 UVR 后的阳光 PAR 辐射对两种藻的光化学效率有明显的抑制效应, 与对照组相比, 阳光 PAR 辐射对亚历山大藻的相对抑制率从 46 % (15min) 增加到 64 % (30min) 和 72 % (60min), 而对中肋骨条藻的相对抑制率从 36 % (15min) 增加到 48 % (30min) 和 64 % (60min) (表 2)。

表 2 与对照组 (室内培养) 相比, P、PA 和 PAB 对光化学效率的相对抑制率 (阳光辐射相对抑制率 (%) = 100 × (P_{control} - P_j) / P_{control})

Tab. 2 The relative inhibition of photochemical efficiency for P, PA and PAB compared with the control (without being exposed to solar radiation: 100 × (P_{control} - P_j) / P_{control})

时间 Time (min)	种类 Species	抑制率 Inhibition (%)		
		P	PA	PAB
15	亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarens</i>	46	50	50
	中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i>	36	56	57
30	亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarens</i>	64	68	69
	中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i>	48	67	70
60	亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarens</i>	72	78	80
	中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i>	64	83	82

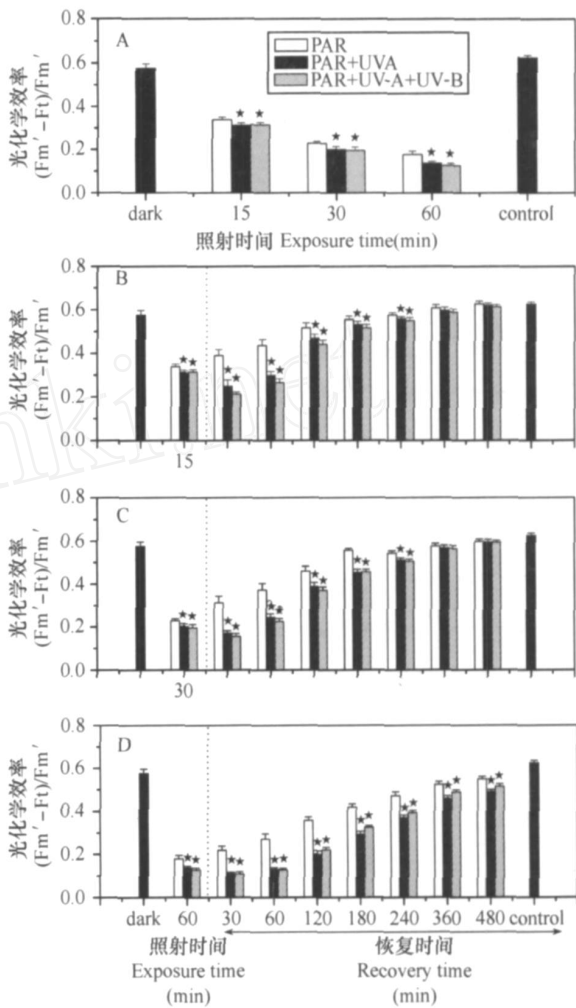


图 3 亚历山大藻接受 15、30 和 60 min 的阳光照射后, 其光化学效率的变化 (A) 以及在室内低光 9 μmol/ m² · s 的条件下, 光化学效率的恢复情况 (B, C, D) (2004 年 6 月 29 日)

Fig. 3 Photochemical efficiency of *Alexandrium tamarens* cells before and after exposed to solar PAR (P), PAR + UV-A (PA) and PAR + UV-A + UV-B (PAB) on June 29th, 2004 for 15, 30 and 60 min (A) and its recovery under low PAR (9 μmol/ m² · s) (B, C, D)

“ ”代表 PAR + UV-A (PA) 和 PAR + UV-A + UV-B (PAB) 处理与 PAR (P) 处理相比差异显著 (p < 0.05)。“Control”代表室内培养对照组的有效光化学效率 (n = 8)

“ ” indicates significant (p < 0.05) difference in contrast to P treatment. Control was for the cells that had not been exposed to solar radiation (n = 8)

与 PAR 处理相比, 阳光 UVR 使亚历山大藻 (图 3) 和中肋骨条藻 (图 4) 的有效光化学效率进一步下降 (p < 0.05)。随着太阳光照射时间从 15min 延长到 30、60min, UVR 对光化学效率的抑制率逐渐增加 (图 3, 图 4)。从亚历山大藻来看, UVR 的抑制率从 6.7 % 增加到 14.2 %、31.3 %; UV-A 的抑制率从 6.7 % 增加到 10.6 %、20.9 %; UV-B 的抑制率从 0 增加到 3.6 %、10.4 %。而 UVR 的单位能量抑制率从 0.02 % 增加到 0.04 %、0.09 %; UV-A 的单位能量的抑制率从 0.02 % 增加到

0.03 %、0.06 %;UV-B 的单位能量抑制率变化不明显(表 3)。从中肋骨条藻来看,UVR 的抑制率从 31.6 %增加到 42.3 %、59.9 %;UV-A 的抑制率从 31.6 %增加到 39.3 %、60.3 %;UV-B 的抑制率从 0(15min) 增加到 3.0 %(30min),照射 60min 后,UV-B 的抑制率不明显。而 UVR 的单位能量抑制率从 0.11 %增加到 0.14 %、0.18 %;UV-A 的单位能量的抑制率从 0.11 %增加到 0.13 %、0.19 %;UV-B 的单位能量抑制率变化不明显(表 3)。恢复处理的结果表明,亚历山大藻细胞接受阳光 UVR 照射的时间愈长,其光化学效率恢复到对照组水平所需的时间越长(图 3B—D)。滤除 UVR 的阳光辐射处理,低光处理 30min 后,细胞的光化学效率就有显著的恢复($p < 0.05$)。经受含有 UV-A、UV-B 的全阳光辐射处理的细胞(图 3B—D),其光化学效率恢复较慢,恢复过程的开始有一个明显的滞后现象,低光处理 120min 后才有显著的恢复($p < 0.05$)。与亚历山大藻相比,中肋骨条藻受到阳光 UVR 的抑制作用较大,但其恢复速度明显快于亚历山大藻(图 4),经过 30min 的低光处理,接受全阳光辐射和滤除 UVR 辐射的处理都有显著的恢复,并且在恢复初期,不存在类似的滞后现象(图 4B—D)。中肋骨条藻在接受 15min 或 30min 的阳光 UVR 辐射后,120min 的低光处理后即可恢复到对照组水平(图 4B,C),而亚历山大藻要经过 240min 才能达到(图 3B,C);经过 60min 的全阳光辐射后,两种藻在低光下 480min 的恢复时间内,都不能完全恢复(图 3D,图 4D)。

表 3 亚历山大藻和中肋骨条藻在接受 15、30 和 60min 的阳光辐射处理后,与 PAR(P) 相比,受到 UVR、UV-A、UV-B 的抑制率 $100 \times (P_{PAR} - P_{UVR}) / P_{PAR}$

Tab.3 Photoinhibition induced by solar UVR、UV-A and UV-B were assessed for *Alexandrium tamarense* and *Skeletonema costatum* cells exposed to solar PAR (P), PAR + UV-A (PA) and PAR + UV-A + UV-B (PAB) for 15, 30 and 60 min

时间 Time (min)	种类 Species	抑制率 Inhibition(%)		
		UVR	UV-A	UV-B
15	亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarense</i>	6.7 (0.02)	6.7 (0.02)	0 (0)
	中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i>	31.6 (0.11)	31.6 (0.11)	0 (0)
30	亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarense</i>	14.2 (0.04)	10.6 (0.03)	3.6 (0.01)
	中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i>	42.3 (0.14)	39.3 (0.13)	3.0 (0.01)
60	亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarense</i>	31.3 (0.09)	20.9 (0.06)	10.4 (0.03)
	中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i>	59.9 (0.18)	60.3 (0.19)	— (—)

注:括号内的数据为单位 PAR 光能的相对抑制率 $100 \times (P_{PAR} - P_{UVR}) / P_{PAR}$

Note: Photoinhibition normalized to averaged irradiance of PAR was shown in parenthesis

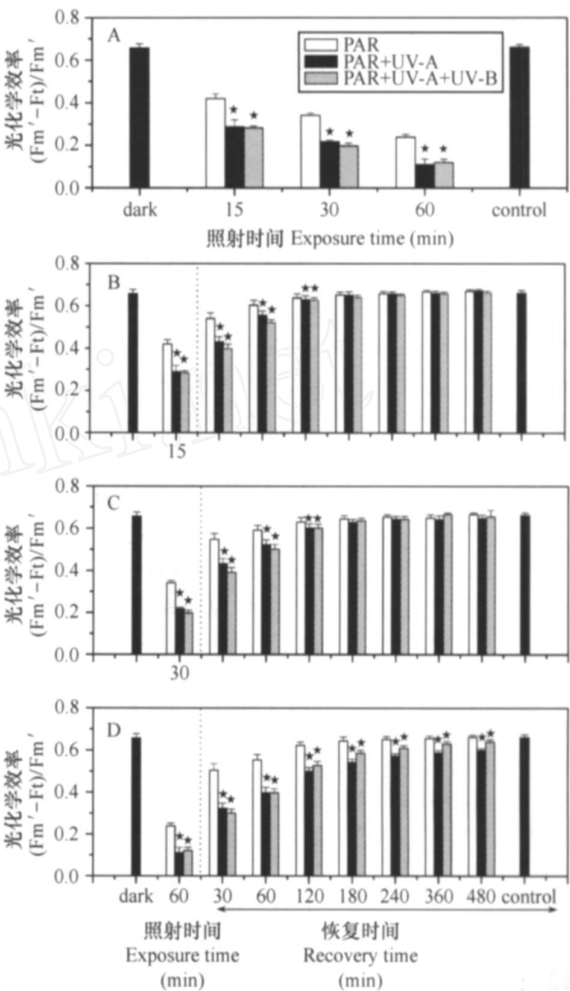


图 4 中肋骨条藻接受 15、30 和 60min 的阳光照射后,其光化学效率的变化(A)以及在室内低光 $9 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 的条件下,光化学效率的恢复情况(B,C,D) (2004 年 7 月 1 日)

Fig.4 Photochemical efficiency of *Skeletonema costatum* cells before and after exposed to solar PAR(P), PAR + UV-A(PA) and PAR + UV-A + UV-B (PAB) on July 1st, 2004 for 15, 30 and 60 min (A) and its recovery under low PAR($9 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) (B,C,D)

“ ”代表 PAR + UV-A (PA) 和 PAR + UV-A + UV-B (PAB) 处理与 PAR(P) 处理相比差异显著 ($p < 0.05$) “Control”代表室内培养对照组的有效光化学效率($n = 8$)

“ ”indicates significant ($p < 0.05$) difference in contrast to P treatment. Control was for the cells that had not been exposed to solar radiation ($n = 8$)

3 讨 论

亚历山大藻和中肋骨条藻细胞的形态、大小差异显著,前者细胞略近圆形,细胞长度在 $20 \sim 42 \mu\text{m}$,宽度在 $18 \sim 40 \mu\text{m}$,有鞭毛 2 条;而后者细胞透镜形或圆柱形,长为 $6 \mu\text{m}$ 左右,宽为 $4 \mu\text{m}$ 左右,壳面圆而鼓起,着生一圈细长的刺,与邻细胞的对应刺相接组成长链。有研究显示,较小的细胞容易受到 UVR 的伤害^[22]。本实验结果也表明细胞较小的中肋骨

条藻比亚历山大藻更容易受到 UVR 的伤害。单位 PAR 光能抑制率的结果也证实了中肋骨条藻对阳光 UVR 辐射更敏感(表 3)。

滤除 UVR(280—400nm) 的阳光 PAR 辐射,对两种藻的光化学效率存在抑制作用。这可能是由于藻细胞长期适应室内低光环境,高强度的阳光 PAR 导致光系统损伤所致。因为高强度的 PAR 可以引起藻细胞产生活性氧,对类囊体膜造成损伤。光损伤的靶器官为光系统 (PS),PS 受伤害后,细胞的光化学效率降低,表现为光抑制^[23—25]。Ting 等用高强度的 PAR(2000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$) 照射三角褐指藻 (*Phaeodactylum tricornutum*),其光合放氧和光化学效率显著下降^[26]。

阳光 UVR 对亚历山大藻和中肋骨条藻产生负面影响,使其光化学效率显著下降。这可能是阳光 UVR 损伤 PS 的相关蛋白所致。Renger 等^[27]发现 UVR 可以导致 PS D₁蛋白降解,同时还损伤细胞中其他多种蛋白。PS 是一个色素蛋白复合体,含有 D₁和 D₂多肽的异二聚体核^[30,31],UV-B 辐射伤害的主要位点便是 D₁和 D₂蛋白,从而导致 PS 失活,光合活性下降^[32,33]。这一现象在对集胞藻 (*Synechocystis* sp. PCC6803) 的研究中得到证实,并且还发现受损细胞在可见光(400—700nm)下可得到恢复,其 D₁和 D₂蛋白的量以及光合活性明显增加^[32]。从本实验光化学效率的结果来看,阳光 UVR 的伤害作用,中肋骨条藻大于亚历山大藻,从光化学效率的恢复过程来看,弱光下光化学效率的恢复速度前者却大于后者,亚历山大藻显示出明显的滞后现象,而这一现象在中肋骨条藻中没有发现。经 UVR 辐射的鱼腥藻 (*Anabaena* sp.) 的光化学效率在恢复初期也存在一个明显的滞后期^[28],这说明光系统的恢复是一个与多种生理生化反应相协调的复杂过程^[29]。与 UV-A 相比,UV-B 对光化学效率的抑制效应较低,这可能与太阳光辐射中 UV-B 能量较低有关^[34,35]。然而,臭氧减少导致到达地球表面 UV-B 辐射增强会进一步增大其对光化学效率的抑制作用。因此,在阳光条件下探讨 UV-B 辐射对藻类的生理生态学效应,对于进一步了解阳光 UV-B 对水生生物各种影响具有实际意义。

参考文献:

- [1] Blumthaler M, Ambach W. Indication of increasing solar ultraviolet-B radiation flux in alpine regions [J]. *Science*, 1990, **248**: 206—208
- [2] Crutzen P J. Ultraviolet on the increase [J]. *Nature*, 1992, **356**: 104—105
- [3] Kerr R A, McElroy C T. Evidence of large upward trends of ultraviolet-B radiation linked to ozone depletion [J]. *Science*, 1993, **262**: 1032—1034
- [4] Lubin D, Jensen E H. Effects of clouds on stratospheric ozone depletion on ultraviolet radiation trends [J]. *Nature*, 1995, **377**: 710—713
- [5] Holm Hansen O, Lubin D, Helbling E W. Ultraviolet radiation and its effects on organisms in aquatic environments [A]. In: Young A R, Björn L O, Mban J, Nultsch W (Eds.), *Environmental UV photobiology* [M]. New York: Plenum Press, 1993, 379—425
- [6] Kruschel C, Csatenholz R W. The effect of solar UV and visible irradiance on the vertical movements of cyanobacteria in microbial mats of hypersaline waters [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 1998, **27**: 53—72
- [7] Kisch M, Häder D P. Effects of UV radiation on phytoplankton [J]. *J. Photochem. Photobiol.*, 2001, **8**: 137—143
- [8] Helbling E W, Villafañe V E, Ferrario M, Holm Hansen O. Impact of natural ultraviolet radiation on rates of photosynthesis and on specific phytoplankton species [J]. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1992, **80**: 89—100
- [9] Helbling E W, Villafañe V E, Buma A G J, Andrade M, Zaratti F. DNA damage and photosynthetic inhibition induced by solar ultraviolet radiation in tropical phytoplankton (Lake Titicaca Bolivia) [J]. *Eur. J. Phycol.*, 2001, **36**: 157—166
- [10] Döhler G, Lohmann M. Impact of UV radiation of different wavebands on the pigmentation of the haptophycean *Pavlova* [J]. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.*, 1995, **27**: 265—270
- [11] Qi Y Z, Huang C J, Ying Z H, Qian F. The ecological effects of uv radiation on a toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1997, **28**(2): 113—120 [齐雨藻, 黄长江, 应浙虹, 钱锋. 紫外线对有毒甲藻塔玛亚历山大藻的生态学效应. 海洋与湖沼, 1997, **28**(2): 113—120]
- [12] Yu J, Tang X X, Li Y Q. Effect of UV-B radiation on marine microalgae [J]. *Marine Sciences*, 2002, **26**(2): 6—8 [于娟, 唐学玺, 李永祺. 紫外线 B 辐射对海洋微藻的生长效应. 海洋科学, 2002, **26**(2): 6—8]
- [13] Chen S W, Han Z G, Wu B G. The responses of *Spirulina maxima* and *Chlorella minutissima* to enhanced UV-B radiation [J]. *Ecologic Science*, 2002, **21**(4): 294—298 [陈善文, 韩志国, 武宝. 极大螺旋藻 (*Spirulina maxima*) 和微小小球藻 (*Chlorella minutissima*) 对 UV-B 增强的响应. 生态科学, 2002, **21**(4): 294—298]
- [14] Li Z, Duan S S, Wu B G. Effects of different intensity of UV-B irradiation enhancement on photosynthetic pigments and polysaccharide content in two algae [J]. *Ecologic Science*, 2003, **22**(1): 42—44 [黎峥, 段舜山, 武宝. UV-B 对两种藻光合色素和多糖含量的影响. 生态科学, 2003, **22**(1): 42—44]
- [15] Liu C S, Wang Y, Yu J, Tang X X. Effects of UV-B radiation enhancement on photosynthetic pigments of *Dicrateria inornata* and *Phaeodactylum tricornutum* [J]. *Marine Sciences*, 2002, **26**(7): 5—6 [刘成圣, 王悠, 于娟, 唐学玺. UV-B 辐射对叉鞭金藻和三角褐指藻光合色素的影响. 海洋科学, 2002, **26**(7): 5—6]
- [16] Li G C, Song L R. Effects of Ultraviolet radiation on cyanobacterial cells activity [J]. *Journal of Microbiology*, 2002, **22**(4): 31—33 [李国才, 宋立荣. 紫外线辐射对蓝藻细胞活性的影响. 微生物学杂志, 2002, **22**(4): 31—33]
- [17] Jiang X M, Zhai X W, Wang L, Lu K X. Physiological adaptation and ultrastructure change of *Haematococcus pluvialis* exposed to ultraviolet radiation [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2003, **27**(2): 105—112 [蒋霞敏, 翟兴文, 王丽, 陆开彤. 雨生红球藻对紫外辐射的生理适应及超微结构变化. 水产科学, 2003, **27**(2): 105—112]
- [18] Liu C S, Tang X X, Wang Y L, Wang M, Wang L L. Studies on the damage of UV-B radiation to DNA of *Phaeodactylum tricornutum* [J]. *Marine Fisheries Research*, 2002, **23**(2): 45—48 [刘成圣, 唐学玺,

- 王艳玲,王蒙,王丽丽. UV-B 辐射对三角褐指藻 DNA 伤害的研究. 海洋水产研究, 2002, 23(2): 45—48]
- [19] Guillard R R L, Ryther J H. Studies on marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* (Hustedt) and *Detonula confervaceae* (Cleve) [J]. *Can. J. Microbiol.*, 1962, 8: 229—239
- [20] Genty B E, Briantais J M, Baker N R. Relative quantum efficiencies of the two photosystems of leaves in photorespiratory and nonphotorespiratory conditions [J]. *Plant Physiol. Biochem.*, 1989, 28: 1—10
- [21] Weis E, Berry J. Quantum efficiency of photosystem in relation to energy-dependent quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1987, 894: 198—208
- [22] Helbling E W, Buma A G J, De Boer M K, Villafañe V E. In situ impact of solar ultraviolet radiation on photosynthesis and DNA in temperate marine phytoplankton [J]. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2001, 211: 43—49
- [23] Kirilovsky D, Ducruet J M, Etienne A L. Primary events occurring in photoinhibition in *Synechocystis* 6714 wild-type and an atrazine-resistant mutant [J]. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1990, 1020: 87—93
- [24] Prasil O, Adir N, Ohad I. Dynamics of photosystem : mechanism of photoinhibition and recovery processes [A]. In: Barber J (Ed), *The photosystems: Structure, Function and Molecular Biology* [M]. Amsterdam: Elsevier Science Publishing, 1992, 295—348
- [25] Vass I, Styring S, Hundal T, Koivuniemi A, Aro E M, Andersson B. Reversible and irreversible intermediates during photoinhibition of photosystem : stable reduced QA species promote chlorophyll triplet formation [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1992, 89: 1408—1412
- [26] Ting C S, Owens T G. The effects of excess irradiance on photosynthesis in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* [J]. *Plant Physiol.*, 1994, 106: 763—770
- [27] Renger G, Völker M, Eckert H J, Fromme R, Hohm-Weit S, Gräber P. On the mechanisms of photosystem deterioration by UV-B irradiation [J]. *J. Photochem. Photobiol.*, 1989, 49: 97—105
- [28] Han T, Sinha R P, Häder D P. UV-A/ blue light-induced reactivation of photosynthesis in UV-B irradiated cyanobacterium, *Anabaena* sp [J]. *J. Plant Physiol.*, 2001, 158: 1403—1413
- [29] Hanelt D, Hupportz K, Nultsch W. Photoinhibition of photosynthesis and its recovery in red algae [J]. *Bot. Acta.*, 1992, 105: 278—284
- [30] Marder J B, Chapmann D J, Telfer A, Nixon P J, Barber J. Identification of psbA and psbD gene products, D1 and D2, as reaction centre proteins of photosystem [J]. *Plant Mol. Biol.*, 1987, 9: 325—333
- [31] Nanba O, Satoh K. Isolation of a photosystem reaction centre consisting of D1 and D2 polypeptides and cytochrome b-559 [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1987, 84: 109—112
- [32] Sass L, Spetea C, Mate Z, Nagy F, Vass I. Repair of UV-B induced damage of photosystem via *de novo* synthesis of the D1 and D2 reaction centre subunits in *Synechocystis* sp. PCC 6803 [J]. *Photosynth Res.*, 1997, 54: 55—62
- [33] Campbell D, Eriksson M J, Öquist G, Gustafsson P, Clarke A K. The cyanobacterium *Synechocystis* resists UV-B by exchanging photosystem reaction-centre D1 proteins [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1998, 95: 364—369
- [34] Cullen J J, Neale P J, Lesser M P. Biological weighting function for the inhibition of phytoplankton photosynthesis by ultraviolet radiation [J]. *Science*, 1992, 258: 646—650
- [35] Neale P J, Banaszak A T, Jarriel C R. Ultraviolet sunscreens in *Gymnodinium sanguineum* (Dinophyceae): Mycosporine-like amino acids protect against inhibition of photosynthesis [J]. *J. Phycol.*, 1998, 34: 928—938