

绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后的生长补偿效应

刘晓娟, 段舜山^{*}, 李爱芬

(暨南大学水生生物研究所, 广州 510632)

摘要:以绿色巴夫藻(*Pavlova viridis*)为试验材料,设置了4、6、8、10 $\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 和12 $\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 5个UV-B辐射强度,以无紫外辐射为对照,UV-B分别胁迫处理10min(a组)和15min(b组)。解除胁迫后,处理组和对照组在相同接种密度和相同条件下培养12d,测定了生长过程中的吸光值、色素含量、可溶性蛋白质和胞内多糖含量。结果表明,*P. viridis*在UV-B胁迫下,藻细胞生长受到显著抑制,a组和b组辐射处理的细胞相对增长率分别比对照下降了17.70%~51.54%和26.16%~60.01%($p < 0.05$)。但是,当胁迫解除后,各处理的藻细胞生长速率,在恢复阶段前期(1~4d)与对照无显著差异,在恢复阶段的中后期(6~12d)则显著($p < 0.05$)或极显著($p < 0.01$)高于对照。证明*P. viridis*在胁迫后的恢复生长中表现超补偿生长现象,恢复培养第12d的最大光密度值比对照提高了26.55%,最大叶绿素a、类胡萝卜素、可溶性蛋白质和胞内多糖含量分别比对照提高了29.17%、29.93%、15.34%和34.37%。当然,在各处理中,随着辐射时间的延长和辐射强度的增大,超补偿生长发生的时间也相对滞后。

关键词:绿色巴夫藻;UV-B;胁迫;超补偿

文章编号:1000-0933(2006)06-1763-09 中图分类号:Q143,Q938.8,Q939 文献标识码:A

The effect of overcompensatory growth in *Pavlova viridis* after UV-B stress treatments

LIU Xiao-Juan, DUAN Shun-Shan^{*}, LI Ai-Fen (Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6):1763~1771.

Abstract There was little information about the overcompensatory growth of microalgae due to their small body size and methodological limitation. Although some studies have shown that several microalgae such as *Prorocentrum minimum*, *Chlorella pyrenoidosa*, *Tetraselmis tetrahele*, and *Nannochloropsis oculata* had the apparent effect of overcompensatory growth after darkness stress or nutrient deficiency stress, it is unclear that whether phenomenon of overcompensatory growth is general. In order to determine the existence of overcompensation growth of microalgae, this paper examined the effects of UV-B stress on production of bioactive substances during the overcompensation of *Pavlova viridis*. This study included five different radiation levels, namely 4, 6, 8, 10 $\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$, and 12 $\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$. The experimental procedure included the following two steps: First, *P. viridis* was treated with five different UV-B radiation levels for 10 and 15min, respectively, using normal culture condition (no UV-B radiation) as the control. Second, the UV-B stress was removed and then the treated groups and the control were simultaneously cultured for 12 days under the same inoculative density and normal culture conditions. Several parameters including OD value, contents of chlorophyll a, carotenoid, intracellular protein and carbohydrate were measured. The results showed that growth of *P. viridis* was significantly inhibited by UV-B stress, with significant decreases ($p < 0.05$) of 17.7%~51.5% in relative growth of group a and of 26.2%~60.0% in relative growth of group b, respectively. After UV-B stresses, however, although differences in relative growth between the treated groups and the control were not significant during the prophase (1~4d), such differences

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30370231)

收稿日期:2005-12-07;修订日期:2006-03-18

作者简介:刘晓娟(1980~),女,山东人,博士生,主要从事藻类生物学研究.E-mail:lxj04270609@126.com

^{*} 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: Tssduan@jnu.edu.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China(No.30370231)

Received date: 2005-12-07; **Accepted date:** 2006-03-18

Biography: LIU Xiao-Juan, Ph. D. candidate, mainly engaged in biology of algae. E-mail: kj04270609@126.com

between the treated groups and the control were significant ($p < 0.05$) or extremely significant ($p < 0.01$) during the metaphase and anaphase (6~12d). This result suggests that *P. viridis* had the strong ability of overcompensatory growth under the condition of UV-B stress. The main characteristics of this overcompensation were that the treated groups had higher average relative growth rates, higher OD values and higher concentrations of chlorophyll a, carotenoid, cellular protein and carbohydrate compared with those of the control during the metaphase and anaphase (6~12d), with the highest increase of 26.6%, 29.2%, 29.9%, 15.3% and 34.4% in OD, chlorophyll a, carotenoid, intracellular protein and carbohydrate, respectively. Our results also showed that the lag time for the overcompensation increased with increases in radiation intensity and duration (3~5d). This study provided strong theoretical and technological support for producing bioactive substances of microalgae resulting from overcompensatory growth after UV-B stress.

Key words: *Paulova viridis*; UV-B; stress; overcompensation

UV-B 辐射增强成为全球性的三大环境问题之一,对海洋浮游藻类乃至整个海洋生态系统都产生了巨大的影响^[1,2]。浮游藻类对紫外线辐射特别敏感,尤其是小型浮游藻类,UV-B 辐射对藻类细胞的伤害目标物质主要是蛋白质、色素、糖类和 DNA 等^[3]。目前,关于 UV-B 辐射对藻类生长的影响,大多集中在 UV-B 辐射对藻类伤害机理方面的研究,关于 UV-B 胁迫后藻类补偿生长效应的研究很少有报道。

微藻的超补偿生长是指藻类在遭受不利环境因子胁迫后,当该胁迫过程被解除时,其生长速率和生物量等超出未受胁迫藻的生长水平的现象^[4]。目前,关于藻类补偿与超补偿效应的研究开展的很少,最近的一些研究表明,微小原甲藻^[5]、蛋白核小球藻^[6]和眼点拟微绿球藻^[7]经黑暗胁迫,四裂藻^[4,8]经营养限制胁迫和光限制胁迫,在胁迫后的恢复生长中均出现了超补偿生长现象。然而,这种现象是否具有普遍性,目前还有待于进一步研究。本文选用的绿色巴夫藻(*Paulova viridis*)是一种适温范围广、光照要求低、繁殖速度快的优质单细胞饵料藻^[9,10],多不饱和脂肪酸含量高^[11,12]。本研究通过实验室可控 UV-B 辐射处理,探讨绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后能否出现补偿生长现象,以及补偿生长过程中一些生理生化指标的变化规律,旨在了解微藻在环境胁迫下的适应能力,进而为微藻生物活性物质的开发利用提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 藻种来源与培养

试验藻种 *Paulova viridis* 来自暨南大学水生生物研究所藻种室。采用 $\varnothing 2$ 培养基,盐度为 30,培养温度为 $(20 \pm 1)^\circ\text{C}$,光照强度为 5000lx,光暗比为 12L:12D, pH 为 6.5~7.0。用 1000ml 三角瓶在人工气候箱(广东医疗器械厂, Jumbo LRH-250 G3)中培养,培养到较高浓度后,藻液和培养液以 1:10 的比例进行转种。

1.2 UV-B 辐射体系的建立

在光照培养箱上方安装两支功率为 8W,波长为 312nm 的 UV-B 灯管(上海佳鹏科技有限公司),灯管外包有乙酸纤维素薄膜,以除去 280nm 以下的短波辐射^[13-15]。用 UV-B 型紫外辐照计(北京师范大学光电仪器厂)测定辐射强度。

1.3 试验处理

试验分两个照射时间组(a 组照射 10min, b 组照射 15min),每组均设置了 4、6、8、 $10\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 和 $12\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 5 个辐射强度,以无紫外辐射为对照。试验参照于娟等^[12,13,15]方法,将处于对数期的藻液移入直径为 12cm 的培养皿中,置于紫外灯下分别照射 10min 和 15min,然后转移至 250ml 三角瓶中,完全黑暗条件下培养 24h。在正常光照条件下培养 48h 后,测定 *P. viridis* 对 UV-B 胁迫的响应。经辐射处理的藻液和对照在相同接种密度和相同条件下再培养 12d(藻类的数量增长等于或小于 5%),每天测定光密度值,隔天测定生物量、色素含量、蛋白质和糖含量等指标。

1.4 吸光值和细胞相对增长率的测定

用 722 型分光光度计测定 680nm 处藻液的吸光值(OD),用吸光值的相对大小反映藻液细胞密度的大小^[17]。相对增长率(K)采用下式计算^[18]。

$$K = (\log_2 OD_1 - \log_2 OD_0) / t \quad (t \text{ 为生长时间})$$

1.5 叶绿素 a 和类胡萝卜素含量的测定^[19,20]

取约 30ml 的藻液,加入 1.0ml 1% 的 $MgCO_3$,用 0.45 μm 的微孔滤膜抽滤收集藻细胞,加入 90% 丙酮约 7ml,冰箱中黑暗、低温提取 24h,4000r/min 下离心 10min,将上清液转入比色管中,90% 丙酮定容至 10ml,另取滤膜(无藻液)做同样的处理,作为空白对照。用 1cm 的比色皿,分别测定 480nm、510nm、630nm、645nm、663nm、750nm 处的吸光值。叶绿素 a(Chla)和类胡萝卜素(CAR)的计算公式为:

$$Chla = 11.64E_{663} - 2.16E_{645} + 0.10E_{630}$$

其中, $E_{663} = OD_{663} - OD_{750}$; $E_{645} = OD_{645} - OD_{750}$; $E_{630} = OD_{630} - OD_{750}$

叶绿素 a 含量($\mu g/ml$) = $Chla \times \text{提取液体积} / \text{过滤培养物体积}$:

$$CAR = 7.6 \times (E_{480} - 1.49 \times E_{510})$$

式中, $E_{480} = OD_{480} - 3 \times OD_{750}$; $E_{510} = OD_{510} - 2 \times OD_{750}$;

类胡萝卜素含量($\mu g/ml$) = $CAR \times \text{提取液体积} / \text{过滤培养物体积}$ 。

1.6 细胞内可溶性蛋白质含量的测定^[21]

离心一定体积的藻液,收集藻细胞,在比色管中加入蒸馏水定容,反复冻融 3 次,离心,上清液用紫外吸收法测定。

1.7 细胞内多糖含量的测定^[22]

离心一定体积的藻液,收集藻细胞,盐酸煮沸后再离心,用硫酸-苯酚法测定。

1.8 数据处理

用 SPSS 11.0 对处理组 and 对照组数据进行组间差异性分析。

2 结果与分析

2.1 *P. viridis* 对 UV-B 胁迫的响应

绿色巴夫藻(*P. viridis*)经不同强度的 UV-B 辐射胁迫后,各处理组藻细胞的相对生长率均低于对照(图 1)。经 t 检验,UV-B 辐射对绿色巴夫藻生长的抑制作用均达到显著水平($p < 0.05$)。在两组辐射时间的各 5 个强度处理中,细胞相对增长率(K)的下降幅度随着辐射时间的延长和辐射强度的增加而增大。5 个不同的 UV-B 辐射强度(4、6、8、10、12 $\mu W \cdot cm^{-2}$)处理中,照射 10min 时, K 值分别比对照下降了 17.70%、27.69%、36.15%、43.08% 和 51.54%;照射 15min 时, K 值分别比对照下降了 26.16%、33.85%、41.54%、50.00% 和 60.01%。

2.2 在不同 UV-B 处理后 *P. viridis* 的生长特性

2.2.1 吸光值的变化 绿色巴夫藻经不同强度 UV-B 胁迫处理后,在正常条件下培养的第 12 天,各胁迫处理的吸光值均高于对照。在 4、6、8、10、12 $\mu W \cdot cm^{-2}$ 5 个辐射强度处理范围内,两个照射时间组的吸光值基本上均随辐射强度的增加而增大,照射 10min 的吸光值分别比对照提高了 7.28%、11.13%、16.92%、20.56%、21.41%,照射 15min 的则分别提高了 10.81%、15.42%、26.55%、21.95% 和 16.92%。数据表明,照射 15min 辐射强度 8 $\mu W \cdot cm^{-2}$ 处理的吸光值在所有处理中最大(比对照提高了 26.55%, $p < 0.01$)。而且,两个照射时间组的 5 种辐射强度处理组中,除辐射强度 12 $\mu W \cdot cm^{-2}$ 照射 15min 的吸光值低于照射 10min 外,其它 4 个辐射强度处理的吸光值均是照射 15min 的高于照射 10min 的(图 2)。

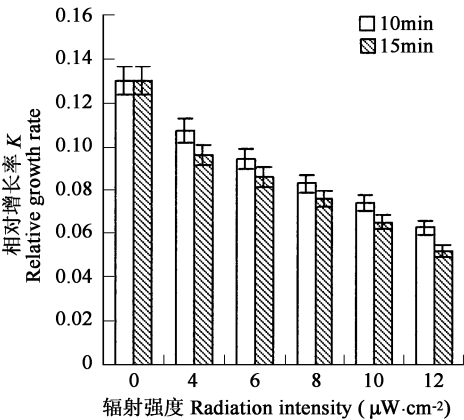


图 1 绿色巴夫藻在不同强度 UV-B 胁迫下的相对增长率

Fig.1 Relative growth rate of *P. viridis* under different UV-B stress

绿色巴夫藻经 UV-B 胁迫后, 与对照在相同接种密度和相同条件下培养的生长曲线如图 3 所示。经 SPSS 统计软件多重比较表明, 在恢复生长前期, 各胁迫处理组的吸光值与对照无明显差异, 但是在恢复生长的 5~12d, 各胁迫处理组的藻细胞生长速率均显著高于对照 ($p < 0.05$)。可见, 不同 UV-B 胁迫处理后, 各胁迫组均出现超补偿生长现象。照射 10min (a) 和 15min (b), $4\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 和 $6\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 处理组的吸光值在整个恢复生长阶段均显著高于对照 ($p < 0.05$); $8\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 和 $10\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 处理组在恢复生长的第 3 天开始极显著超过对照 ($p < 0.01$); $12\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 处理组在第 5 天开始显著超过对照 ($p < 0.05$)。可见, 相同辐射时间辐射强度越大, 超补偿生长发生的滞后期越长。

2.2.2 平均相对生长率的变化 将恢复生长阶段处理组与对照组的平均相对增长率 (K) 进行比较, 在照射 10min (a) 组内, 各胁迫强度处理的 K 值, 除了 $12\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 强度仅在第 1~4 天低于对照以外, 其它所有处理在整个恢复生长阶段均明显高于对照, $6\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 和 $8\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 辐射处理的 K 值分别在第 2 天和第 3 天达到各辐射强度的最高值, 分别为对照的 1.10 和 1.11 倍。在辐射 15min (b) 组内, 除了辐射强度 $10\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 处理在第 1~2 天和辐射强度 $12\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 在第 1~4 天的 K 值低于对照以外, 其它所有处理和时刻的 K 值均高于对照, 其中, $8\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 辐射处理的 K 值在恢复生长的第 3d 达到本处理组中的最高值, 比对照提高了 19.90%。

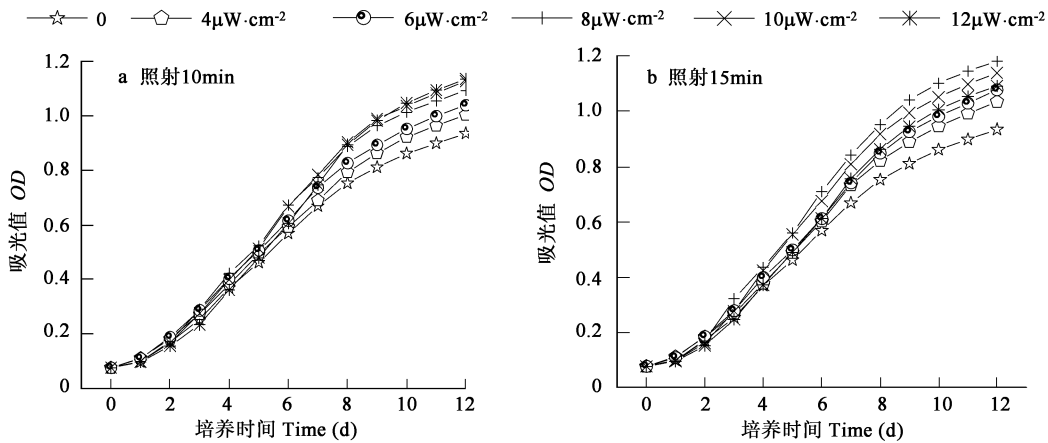


图 3 绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后的生长曲线

Fig. 3 Growth curves of *P. viridis* after UV-B stress

2.2.3 叶绿素 a 含量的变化 绿色巴夫藻在恢复生长阶段的叶绿素 a 含量如图 5 所示。在恢复生长初期 (1~4d), 各处理组叶绿素 a 含量与对照相比无显著差异, 但在恢复培养中后期 (5~12d) 尤其是后期 (8~12d), 叶绿素 a 含量显著超过对照。在 $4, 6, 8, 10\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 和 $12\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 5 个辐射强度处理中, 培养第 12d, 照射 10min 的叶绿素 a 含量随辐射强度的增加而增大, 分别比对照提高了 8.12%、11.37%、17.71%、20.49% 和 26.44%, 照射 15min 的叶绿素 a 含量分别比对照提高了 12.56%、13.34%、29.17%、26.48% 和 17.65%。

将恢复生长阶段叶绿素 a 含量增加量与藻吸光值增加量做相关分析, 叶绿素 a 含量增加量与吸光值增加量呈线性相关 ($p < 0.01$)。从另一方面也说明, 藻液中叶绿素 a 含量的增加主要是由于藻细胞生长加快, 细胞密度增多引起的, 单个藻细胞叶绿素 a 含量基本不发生变化。

2.2.4 类胡萝卜素 (CAR) 含量的变化 由图 6 可见, CAR 和吸光值、叶绿素 a 的变化趋势大体一致, 在恢复

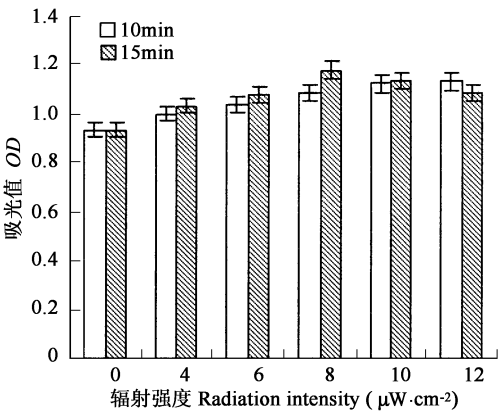


图 2 绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后第 12 天的吸光值

Fig. 2 The 12h OD of *P. viridis* after UV-B stress

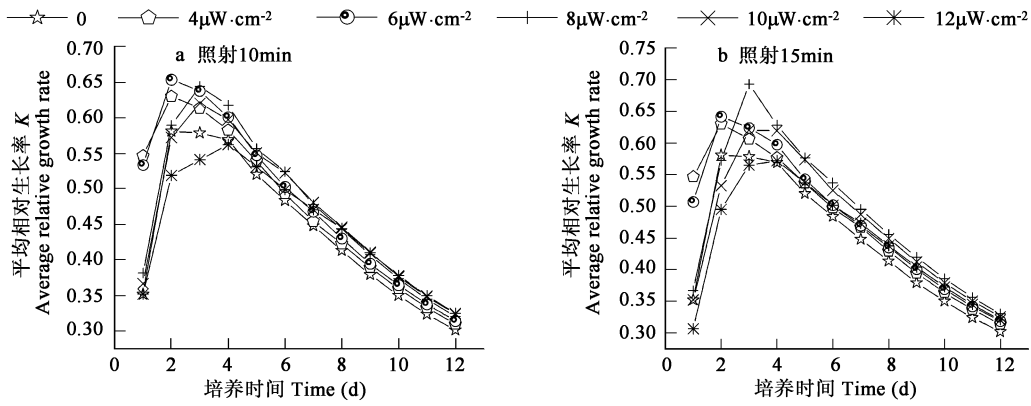


图 4 绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后的平均相对增长率

Fig. 4 Average relative growth rates of *P. viridis* after UV_B stress

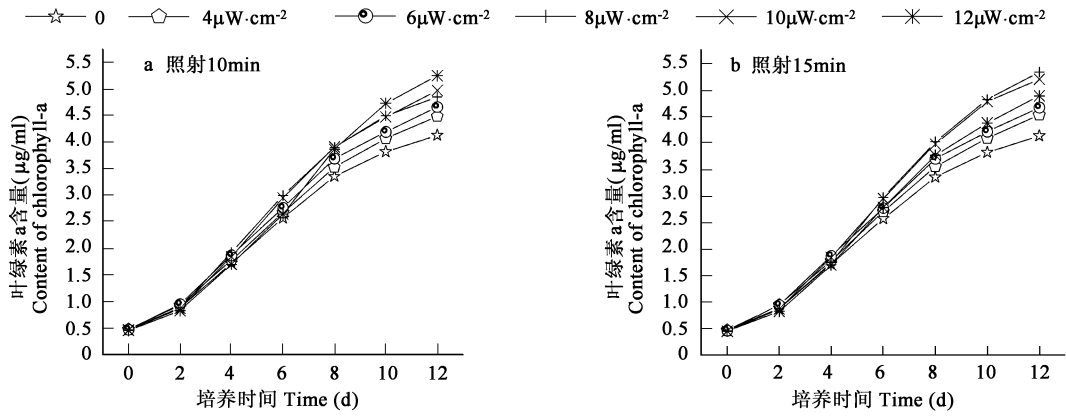


图 5 绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后的叶绿素 a 含量

Fig.5 Content of chlorophyll_a of *P. viridis* after UV_B stress

生长的中后期,各处理组的 CAR 含量均显著超过对照,生长恢复能力较强的处理组其 CAR 含量也较高。而且,与吸光值动态所不同的是在恢复生长初期(1~ 4d),各处理的 CAR 含量也均高于对照。培养第 12 天,在 4 ~ 12μW·cm⁻²处理范围内,照射 10min 组的 CAR 含量分别比对照提高了 9. 24%、13. 42%、19. 68%、22. 31% 和 25. 43%,照射 15min 组的 CAR 含量分别比对照提高了 11. 76%、17. 27%、29. 93%、24. 73% 和 17. 15%。

将处理组与对照组单个藻细胞中 CAR 含量进行比较,在恢复培养阶段的前 6d,各处理的单个藻细胞中

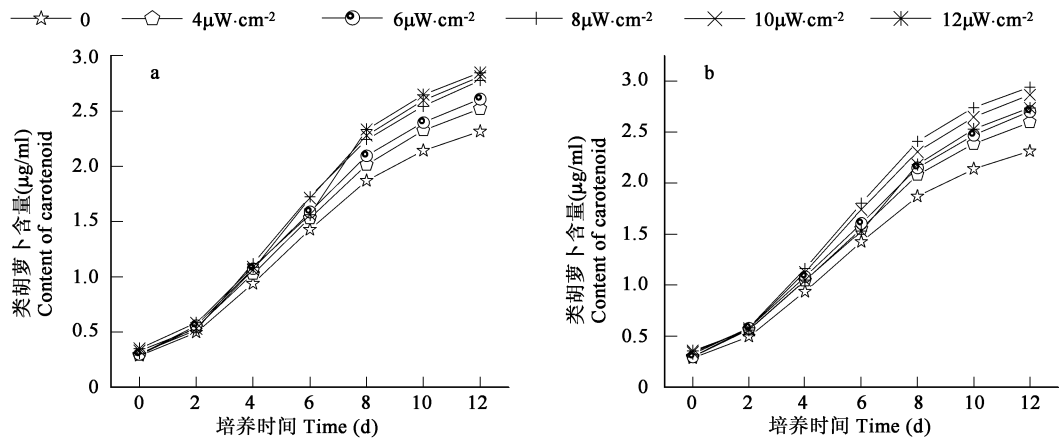


图 6 绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后的类胡萝卜素含量

Fig. 6 Content of carotenoid of *P. viridis* after UV_B stress

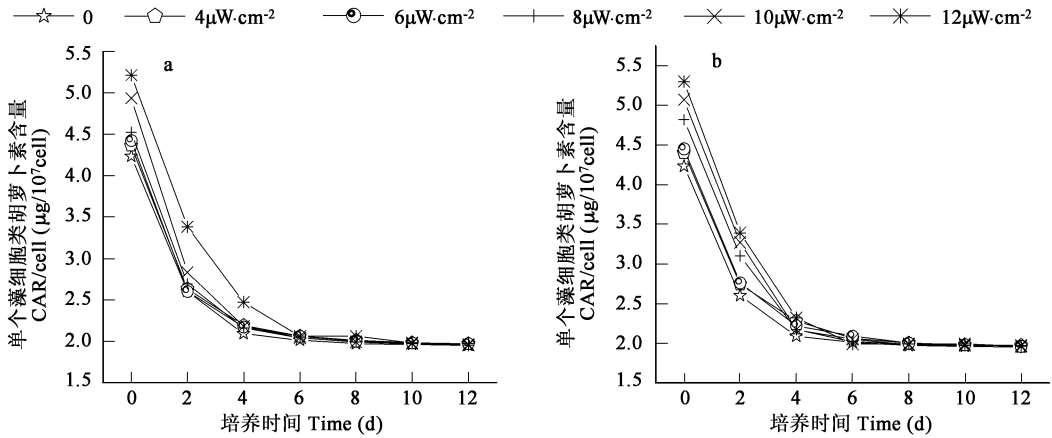


图7 绿色巴夫藻的单个藻细胞中类胡萝卜素含量

Fig. 7 CAR content per cell of *P. viridis* (μg/10⁷cell)

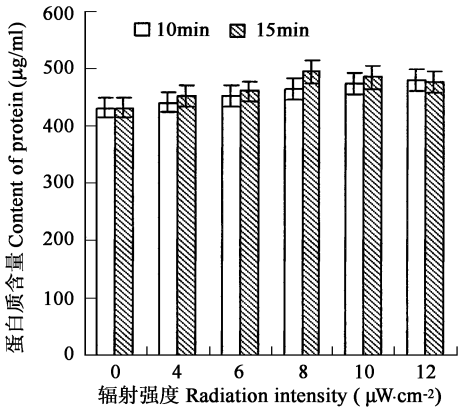


图8 绿色巴夫藻在UV-B胁迫后12d的蛋白质含量

Fig. 8 Content of 12d protein of *P. viridis*

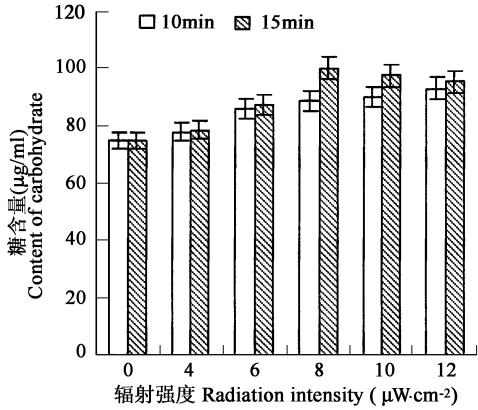


图9 绿色巴夫藻在UV-B胁迫后12d的糖含量

Fig. 9 Content of 12d carbohydrate of *P. viridis* after UV-B stress

CAR 含量明显高于对照(图7),这是因为藻类受到UV-B胁迫后,藻细胞不得不在前期产生足够的CAR来抵抗不良环境。随着恢复时间的延长,藻细胞生长基本恢复到正常水平,因此后期处理组与对照组差别不大。照射10min,单个藻细胞的CAR含量随辐射强度的增加而增大,12μW·cm⁻²在培养的0、2d和4d分别为对照的1.23、1.30和1.19倍。照射15min,在4、6、8、10、12μW·cm⁻²处理范围内,在培养的第2天,单个藻细胞的CAR含量分别为对照的1.05、1.06、1.18、1.17和1.08倍。

2.2.5 胞内可溶性蛋白质含量的变化 恢复培养的第12天,各处理组藻细胞内蛋白质含量均显著高于对照($p < 0.05$)。在4、6、8、10、12μW·cm⁻²处理范围内,照射10min组的蛋白质含量随辐射强度的增大而增加,分别比对照提高了2.28%、4.88%、7.84%、10.00%和11.20%,照射15min组的蛋白质含量分别比对照提高了4.67%、6.73%、15.34%、12.53%和10.78%(图8)。

2.2.6 胞内多糖含量的变化 恢复培养的第12天,各处理组藻细胞内多糖含量均显著高于对照($p < 0.05$)。在4、6、8、10、12μW·cm⁻²处理范围内,照射10min组的可溶性糖含量随辐射强度的增大而增加,分别比对照提高了3.96%、14.92%、18.31%、20.81%和24.65%,照射15min组的可溶性糖含量分别比对照提高了4.75%、16.39%、34.37%、30.41%和27.58%(图9)。

3 讨论

3.1 UV-B胁迫对绿色巴夫藻生长的抑制作用

绿色巴夫藻经UV-B胁迫后,藻细胞相对增长率显著低于对照($p < 0.05$),表明UV-B辐射对*P. viridis*的

生长产生显著抑制作用。UV-B 辐射强度的增加,藻细胞的生长速率减缓,引起叶绿素降解和光合速率下降,这是由于在 UV-B 辐射下藻细胞内产生并积累大量活性氧(超氧阴离子自由基和过氧化氢)所致^[16,23,24]。陈善文等^[25]的研究结果与本文一致,在相同辐射时间不同辐射强度下,极大螺旋藻和微小小球藻的生长速率降低程度与 UV-B 强度成正相关。

3.2 绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后具有超补偿生长作用

绿色巴夫藻先经 UV-B 胁迫,在解除胁迫后的恢复生长阶段出现超补偿生长现象。适当剂量紫外辐射对微藻产生的如果只是轻度伤害作用而不是致死作用,那么,在辐射被解除后,藻细胞就可能恢复正常生长。许多受创伤的藻细胞处于修复阶段,充足的光照和较高浓度的营养盐有利于藻细胞的恢复^[26]。同时解除 UV-B 辐射一段时间后, DNA 损伤可明显恢复^[27]。D1 蛋白的周转对于 PS II 损伤与修复循环起着重要的作用,在恢复生长阶段, D1 蛋白的修复速率大于损伤速率,光合活性提高^[28]。此外, PS II 的修复还与光照、营养盐、浮游植物物种以及不同物种的光保护机制有关^[29]。

不同类型的微藻在不同胁迫条件下的滞后期有明显差异,绿色巴夫藻经 UV-B 胁迫后出现超补偿有一个明显的滞后期,一般在 3~5d,微小原甲藻^[5]黑暗胁迫的滞后期长达 8d,四列藻^[4,8]盐胁迫的滞后期为 6d,营养胁迫和光胁迫无明显滞后期,蛋白核小球藻^[6]光胁迫的滞后期为 1~2d。

3.3 UV-B 胁迫下藻类超补偿作用的应用

绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后的超补偿生长过程中,藻细胞内能够产生更多的类胡萝卜素、蛋白质和多糖,尤其是类胡萝卜素含量的增加超过了藻细胞数目的增加,这为微藻生物活性物质的开发利用提供了新思路。紫外线辐射处理雨生红球藻^[30,31],紫外诱变突变株叶绿素、类胡萝卜素和虾青素含量随辐射剂量增大而提高。紫外诱变的钝顶螺旋藻^[32]突变株,其藻蓝蛋白和不饱和脂肪酸尤其是花生四烯酸(AA)和二十碳五烯酸(EPA)含量均高于对照藻株。缪锦来等对南极绿藻^[33]和硅藻^[34]的研究表明,UV-B 辐射诱导南极冰藻中抗辐射物质的合成,包括胞内多糖、胞外多糖和新的水溶性和脂溶性色素类物质。藻类尤其是微藻含有丰富的蛋白质、生物多糖、多不饱和脂肪酸、叶绿素、类胡萝卜素等生物活性物质,在营养保健食品、美容化妆品和天然药物等方面具有广阔的应用前景。

4 结论

4.1 绿色巴夫藻对 UV-B 照射的伤害效应明显,在 UV-B 照射处理下其细胞相对增长率显著下降($p < 0.05$),照射 10min 和 15min 组各 5 个辐射强度处理的藻细胞相对增长率分别比对照降低了 17.70%~51.54% 和 26.16%~60.01%。

4.2 经过 UV-B 胁迫处理的绿色巴夫藻在解除胁迫后的恢复生长阶段表现超补偿生长现象。解除 UV-B 照射后第 12 天的最大光密度值比对照提高了 26.55%,最大叶绿素 a、类胡萝卜素、蛋白质和糖含量分别比对照提高了 29.17%、29.93%、15.34% 和 34.37%。

4.3 绿色巴夫藻发生超补偿生长的时间特征是,随着辐射时间的延长和辐射强度的增大,超补偿生长发生的时间则相对滞后。

4.4 绿色巴夫藻在超补偿生长中,能够大量积累类胡萝卜素、蛋白质和多糖,对于微藻生物活性物质的开发利用具有一定的参考价值。

References:

- [1] Neale P J. Modeling the effects of ultraviolet radiation on estuarine phytoplankton production: impact of variations in exposure and sensitivity to inhibition. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2001, 62: 1~8.
- [2] Hader D P. Effects of solar UV-B radiation on aquatic ecosystems. *Advances in Space Research*, 2000, 26(12): 2029~2040.
- [3] Rai L C, Mallick N. Algal responses to enhanced ultraviolet-B radiation. *Proceedings of the India National Science Academy Part B: Biological Sciences*, 1998, 64(2): 125~146.
- [4] Duan S S, Guo Y F, Liu Z Q, *et al.* Over-compensatory growth of *Tetraselmis tetraedra* under the stress of nutrients deficiency. *Acta Ecologica Sinica*, 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

2003, 23(7): 1297~ 1304.

- [5] Manoharan K, Lee T K, Cha J M, *et al.* Acclimation of *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) to prolonged darkness by use of an alternative carbon from triacylglycerides and Galactolipids. *Journal of Phycology*, 1999, 5: 287~ 292.
- [6] Liu N N, Duan S S. Overcompensation in *Chlorellapyrenoidosa* (Chlorococaceae) under light stress. *Ecologic Science*, 2002, 21 (1) : 53~ 54.
- [7] Zhang Z P, Duan S S, Liu Z Q, *et al.* Overcompensation response of *Nannochloropsis oculata* under the darkness stress. *Journal of Jinan University (Natural Science)*, 2005, 26(3): 412~ 416.
- [8] Guo Y F, Duan S S, Li A F, *et al.* Over compensatory growth of *Tetraselmis tetrethele* in response to the stress of light limitation. *Ecologic Science*, 2004, 23(1): 5~ 8.
- [9] Lu J, Zhang D N. *Paulova viridis* as bait for artificial propagation of *Macrobrachium rosenbergii* in imitating ecological system. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 1994, 3(1-2): 63~ 68.
- [10] Liu D C, Li Y C, Li S L. The feeding effects of *Pavlova viridis* to zoaea of *Penaeus monodon*. *Marine Sciences*, 1999, 3: 14~ 16.
- [11] Li H F, Zhou H Q. Comparative studies on fatty acid composition of marine microalgae. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1999, 30 (1) : 34~ 39.
- [12] Lin X Z, Li G Y. Biomass, Total Lipids and Fatty Acid EPA/ DHA Composition of 11 Species of Microalgae. *Journal of Oceanography of Huanghai & Bohai Seas*, 2000, 18(2): 36~ 40.
- [13] Yu J, Tang X X, Li Y Q, *et al.* The effect of UV-B radiation on the antioxidant system of marine microalgae. *Marine Sciences*, 2002, 26 (12) : 49~ 53.
- [14] Liu Y, Wang Y, Tang X X, *et al.* The effect of UV-B irradiation on growth of two marine Microalgae. *Marine Fisheries Research*, 2000, 21(2): 22~ 26.
- [15] Wang Y, Yang Z, Tang X X, *et al.* The sensitivity variability of seven species of marine microalgae to the influence of UV-B radiation. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2002, 22(2): 225~ 230.
- [16] Tang X X, Yang Z, Wang Y, *et al.* The damage of free radical to *Phaeodactylum Tricornutum* under UV-B radiation. *Marine Science Bulletin*, 1999, 18 (4) : 93~ 96.
- [17] Guo Y F, Duan S S, Chen J, *et al.* Mechanism of Interspecific Competition between *Paulova viridis* and *Tetraselmis tetrethele*. *Chinese Journal of Ecology*, 2002, 21(6): 11~ 14.
- [18] Chen M Y. Culture of biology bait. Beijing: Agriculture Press, 1995. 36~ 37.
- [19] Zhou Y X, Zhang Z S. Toxicity experimental method of hydrobiology. Beijing: Agriculture Press, 1989. 182.
- [20] Aquatic technology academy of Zhan Jiang. Biology culture of Marine bait. Beijing: Agriculture Press, 1980. 6, 198~ 201.
- [21] Zhang Z L. Guidance of phytophysiology experiment. Beijing: Higher Education Press, 1990. 3, 185.
- [22] Michel D, Gilles K A, Hamilton J K, *et al.* Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 1956, 28(3): 350~ 356.
- [23] He Y Y, Hader D P. Involvement of reactive oxygen species in the UV-B damage to the cyanobacterium *Anabaena* sp. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2002, 66: 73~ 80.
- [24] Zhang P Y, Yu J, Tang X X. UV-B Radiation Suppresses the Growth and Antioxidant Systems of Two Marine Microalgae, *Platymonas subcordiformis* (Wille) Hazen and *Nitzschia dosterium* (Ehrenb.) W. Sm. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(6): 683~ 691.
- [25] Chen S W, Han Z G, Wu B G. The response of *Spirulina maxima* and *Chlorella minutissima* to enhanced UV-B radiation. *Ecologic Science*, 2002, 21 (4) : 294~ 298.
- [26] Qi Y Z, Huang C J, Ying Z H, *et al.* The ecological effects of UV radiation on a toxic dinoflagellate *Alexandrium Tamarense*. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1997, 28(2): 113~ 120.
- [27] Liu C S, Tang X X, Wang Y L, *et al.* Studies on the damage of UV-B radiation to DNA of *Phaeodactylum tricornutum*. *Marine Fisheries Research*, 2002, 23(2): 45~ 48.
- [28] Aro EM, Virgin I, Andersson B. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim. Biophys. Acta*, 1993, 1143: 113~ 134.
- [29] Bouchard J N, Campbell D A, Roy S. Effects of UV-B radiation on the D1 protein repair cycle of natural phytoplankton communities from three latitudes (Canada, Brazil, and Argentina). *Journal of Phycology*, 2005, 41: 273~ 286.
- [30] Jiang M X, Zhuo X W, Wang L, *et al.* Physiological adaptation and ultrastructure change of *Haematococcus pluvialis* exposed to ultraviolet radiation. *Journal of Fisheries of China*, 2003, 27(2): 105~ 112.
- [31] Zhuang H R, Wang M Z, Chen B L, *et al.* Response of *Haematococcus pluvialis* to UV Light and Screening of High Astaxanthin in Productive Mutants. *Journal of Fujian Teachers University (Natural Science)*, 2001, 17(3): 76~ 80.
- [32] Li J H, Deng W, Ni X, *et al.* Characteristics of two *Spirulina Platensis* mutants induced by ultraviolet. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2001, 25(5): 486~ 490.
- [33] Min J L, Kan C F, Li G Y, *et al.* Changes of the Antarctic alga exposed to UV-B in configuration and ultrastructure as well as main biochemical

composition. Chin J Mar Drugs, 2003, 6(96): 1~ 5.

- [34] Miu J L, Li G Y, Hou X G, *et al.* Study on Induced Synthesis of Anti-UV Substances in the Antarctic Alga. High Technology Letters, 2002, 4: 92~ 96.

参考文献:

- [4] 段舜山, 郭羽丰, 刘振乾, 等. 四列藻在营养限制胁迫下的超补偿生长研究. 生态学报, 2003, 23(7): 1297~ 1304.
- [6] 刘宁宁, 段舜山. 蛋白核小球藻在光胁迫下的超补偿现象. 生态科学, 2002, 21(1): 53~ 54.
- [7] 张珍萍, 段舜山, 刘振乾, 等. 眼点拟微绿球藻在黑暗胁迫下的超补偿生长响应. 暨南大学学报(自然科学版), 2005, 26(3): 412~ 416.
- [8] 郭羽丰, 段舜山, 李爱芬, 等. 四列藻在光限制胁迫下的超补偿生长响应. 生态科学, 2004, 23(1): 5~ 8.
- [9] 陆君, 张道南. 绿色巴夫藻用于罗氏沼虾人工生态育苗. 上海水产大学学报, 1994, 3(1-2): 63~ 68.
- [10] 刘东超, 李亚成, 李树林. 绿色巴夫藻作为斑节对虾蚤状幼体的饵料效果试验. 海洋科学, 1999, 3: 14~ 16.
- [11] 李荷芳, 周汉秋. 海洋微藻脂肪酸组成的比较研究. 海洋与湖沼, 1999, 30(1): 34~ 39.
- [12] 林学政, 李光友. 11种微藻脂类和 EPA/DHA 组成的研究. 黄渤海海洋, 2000, 18(2): 36~ 40.
- [13] 于娟, 唐学玺, 李永祺, 等. UV-B 辐射对海洋微藻抗氧化系统的影响. 海洋科学, 2002, 26(12): 49~ 53.
- [14] 刘泳, 王悠, 唐学玺, 等. UV-B 辐射对两种海洋微藻生长的影响. 海洋水产研究, 2000, 21(2): 22~ 26.
- [15] 王悠, 杨震, 唐学玺, 等. 7种海洋微藻对 UV-B 辐射的敏感性差异分析. 环境科学学报, 2002, 22(2): 225~ 230.
- [16] 唐学玺, 杨震, 王悠, 等. 紫外辐射诱发三角褐指藻自由基伤害的研究. 海洋通报, 1999, 18(4): 93~ 96.
- [17] 郭羽丰, 段舜山, 陈洁, 等. 绿色巴夫藻和四列藻种间竞争机制研究. 生态学杂志, 2002, 21(6): 11~ 14.
- [18] 陈明耀. 生物饵料培养. 北京: 农业出版社, 1995. 36~ 37.
- [19] 周永欣, 章宗涉. 水生生物毒性试验方法. 北京: 农业出版社, 1989. 182.
- [20] 湛江水产专科学校主编. 海洋饵料生物培养. 北京: 农业出版社, 1980. 6. 198~ 201.
- [21] 张志良. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 1990. 3, 185.
- [24] 刘成圣, 唐学玺. UV-B 辐射对三角褐指藻的膜酯脱酯化伤害. 海洋水产研究, 2002, 23(3): 37~ 40.
- [25] 陈善文, 韩志国, 武宝一. 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.
- [26] 齐雨藻, 黄长江, 应浙鸿, 等. 紫外光对有毒甲藻塔玛亚历山大藻的生态学效应. 海洋与湖泊, 1997, 28(2): 113~ 120.
- [27] 刘成圣, 唐学玺, 王艳玲, 等. 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.
- [30] 蒋霞敏, 翟兴文, 王丽, 等. 雨生红球藻对紫外辐射的生理适应及超微结构变化. 水产学报, 2003, 27(2): 105~ 112.
- [31] 庄惠如, 王明兹, 陈必链, 等. 雨生红球藻对紫外光处理的响应及高产藻株的选育. 福建师范大学学报(自然科学版), 2001, 17(3): 76~ 80.
- [32] 李建宏, 郑卫, 倪霞, 等. 两株钝顶螺旋藻紫外诱变株的特征. 水生生物学报, 2001, 25(5): 486~ 490.
- [33] 缪锦来, 阚光锋, 李光友, 等. UV-B 辐照培养下南极冰藻的形态和超微结构及主要生化组成的变化. 中国海洋药物, 2003, 6(96): 1~ 5.
- [34] 缪锦来, 李光友, 侯旭光, 等. UV-B 辐射对南极冰藻中抗辐射物质的诱导作用. 高技术通讯, 2002, 4: 92~ 96.