

羊栖菜幼孢子体对不同 N 水平生长条件和阳光紫外辐射的响应

刘树霞¹, 邹定辉^{2,*}, 徐军田¹

(1. 淮海工学院海洋学院 江苏连云港 222005;

2. 华南理工大学环境科学与工程学院工业聚集区污染控制与生态修复教育部重点实验室 广州 510006)

摘要:探讨了太阳紫外辐射对两种 N 水平生长条件下羊栖菜幼孢子体光化学特性的影响及其恢复。结果显示,在高的光辐射下羊栖菜藻体的有效光化学效率和相对电子传递速率急剧下降,在全波长太阳辐射条件下它们的下降幅度要比仅在可见光处理下的藻体更大,2 种 N 水平条件下藻体的光化学活性下降趋势相似,但是 N 加富的生长条件使得藻体具有更高抵御紫外辐射的能力,这可能是与 N 加富生长条件下的藻体中含有较高含量的紫外吸收物质和类胡萝卜素有关。结果表明羊栖菜的幼孢子体具有比成体更强抵御紫外线的能力,这主要体现在藻体受到紫外辐射损伤后的修复上。

关键词:羊栖菜幼孢子体;紫外辐射;N;有效光化学效率;相对电子传递速率

Response of the young sporophytes of *Hizikia fusiformis* to different N growth conditions and the solar radiation

LIU Shuxia¹, ZOU Dinghui^{2,*}, XU Juntian¹

1 School of Marine Science and Technology, Huaihai Institute of Technology, Lianyungang 222005, China

2 The Key Laboratory of Pollution Control and Ecosystem Restoration in Industry Clusters, Chinese Ministry of Education; College of Environmental Science and Engineering, South China University of Technology, Guangzhou, 510006, China

Abstract: There are many studies that focused on the effects of changing marine environmental conditions on the adult stage of seaweeds. However, little work has been done to investigate the response of the juvenile stage of them to increasing solar ultraviolet (UV) radiation and coastal eutrophication. *Hizikia fusiformis* (Harvey) Okamura (Sargassaceae, Phaeophyta) is an important economic brown seaweed, and the culture of young sporophytes through sexual reproduction is a practically feasible approach to the artificial seedlings production of this species. Detailed information derived from physiological experiments is essential for successful controlling and management of growing seedlings in land-based system. In the present work, the effects of solar radiation on the photochemical properties of photosynthesis were investigated in young sporophytes of *Hizikia fusiformis* grown at two different N availabilities. The results showed that during culture period, the young sporophytes exhibited a considerable increment of length. However, the relative growth rates were not statistically different between the young sporophytes grown under high N level and the ones grown under normal N level. The contents of Chl a, carotenoids and UV-absorbing compounds (UVAC) were significantly higher in high N-grown algae than the normal N-grown algae. The effective photosynthetic quantum yield and the relative electronic transfer rate (*rETR*) were drastically reduced in the young sporophytes when exposed to high solar radiation, with the decrease fluctuation being greater in treatment with all spectrum solar radiation (PAB) than the one with solar photosynthetically active radiation (PAR). The decrease trend of the effective photosynthetic quantum yield was similar between the algae grown under normal N level and high N level when the young sporophytes were exposed to PAR or PAB. However, when exposed to PAB, *rETR* of the thalli

基金项目:国家自然科学基金项目(30970450 和 30670396); 国家“863”项目(2006AA10A416); 教育部“新世纪优秀人才支持计划”的支持

收稿日期:2009-09-17; **修订日期:**2010-02-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dhzou@scut.edu.cn

grown under high N level was higher than those grown under normal N level. This indicated that the young sporophytes cultured under high N level exhibited higher capacity of defending UV radiation, which might be related with the higher contents of UVAC and carotenoids in the young sporophytes. Our result showed that the young sporophytes of *Hizikia fusiformis* possessed the higher ability against UV damage than the adult sporophytes, which could be reflected from the recovery of the thalli which was damaged by UV radiation. It is proposed that in artificial seedlings production of *Hizikia fusiformis*, an appropriate addition of N nutrient in the seawater media would enhance the ability of young sporophytes to resistance the environmental stresses such as solar UV radiation, although the N fertilization had no obvious effect on the growth (length of the young sporophytes).

Key Words: young sporophytes of *Hizikia fusiformis*; UV radiation; N; the effective photosynthetic quantum yield; *rETR*

海洋的污染随着工业化进程的加速而日趋严重,其中海水的富营养化是引发赤潮等灾害的主要原因,同时阳光紫外辐射 UVR 的增加在一定程度上降低了海洋的初级生产力。作为近岸海域重要的生产者大型海藻,其对这些环境因子的变化更为敏感,因为近岸海域的污染最为严重,并且很多的大型海藻处于潮间带,干出时会接受高的太阳辐射。近几年来,对于营养盐和 UVR 对大型海藻的影响得到了一定的研究,但是这些研究都是基于单个环境因子的变化基础上,而对它们之间的耦合效应却没有得到研究。并且,这些研究基本是以海藻的成体为研究对象,而对它们幼苗时期的研究却很少涉及^[1-2]。大型海藻不同的生活史阶段对光强胁迫的敏感度也不同^[3-6]。大多数关于紫外线对海藻的研究都采用成体阶段的藻体,然而,潮间带的海藻其生活史的早期阶段对紫外线的敏感度要显著大于成体阶段^[6-9]。研究大型海藻早期阶段对光强胁迫的响应具有重要的意义,因为这些阶段藻体的成活以及生长决定了这个物种的世代交替以及最终的生物量。同时,研究富营养化对大型海藻的早期阶段的影响同样具有重要的意义,因为富营养化的海域中高的 N、P 营养盐可能对这些海藻幼孢子体的生理特征产生一定的影响^[10]。富营养化和紫外辐射这两种环境因子是如何影响藻体的早期阶段,他们之间存在怎样的耦合效应,这些问题的解决能够让我们更好的了解当前海洋环境下大型海藻的对环境变化的适应能力。

大型海藻的幼苗对环境的变化可能更为敏感,同时研究环境因子的变化对幼体的影响可以为经济大型海藻的苗种生产等方面提供有效的帮助。人们以前研究了营养盐(主要是 N)和紫外线对羊栖菜成体的影响^[11],本实验采用羊栖菜的幼孢子体为材料进行研究,旨在探讨经济褐藻羊栖菜幼孢子体对阳光 UVR 及富营养化的响应,以期为羊栖菜苗种生产提供理论依据与技术支持,并和羊栖菜成体对这两种环境因子的响应进行比较,探讨藻体不同生活史阶段对环境因子响应的差异。

1 材料和方法

1.1 实验材料

羊栖菜(*Hizikia fusiformis*)幼孢子体由中国科学院海洋研究所逢少军研究员提供,用低温箱在 5h 内运到实验室(空运),在培养箱内暂养一段时间后再用于实验。暂养的条件是温度为 20℃,光强为 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,光周期为 12h:12h;培养液为过滤的自然海水,每 2d 更换 1 次,每天 24h 通气培养。

1.2 培养

取附着有大小均一、生长健康、分布均匀的羊栖菜幼孢子体的布条 8—10 片(每片布条大小约 20 mm × 20mm,附有 20 株左右的幼孢子体,每株幼孢子体的初始长度为 1cm 左右)放入 2000 mL 的三角烧瓶中充气培养两个星期。培养的温度、光强和光周期均与暂养条件相同,但培养液分为两种:①N 加富处理的海水,在过滤的自然海水中加入 100 $\mu\text{mol/L}$ 的 NaNO_3 ;②对照 N 水平的海水(约 8 $\mu\text{mol/L}$ NaNO_3)。两种培养液中均加入 20 $\mu\text{mol/L}$ 的 PO_4^{3-} 。每 2d 更换培养液,每天 24h 通气培养。

1.3 生长测定

每隔 1 周用游标卡尺测量羊栖菜幼孢子体的长度,每种处理的样品至少测量 20 株以上。藻体的相对生

长速率(Relative growth rate, RGR)按照以下公式求得: $RGR = 100 \times (\ln N_t - \ln N_0) / t$, 其中 N_t 为第 t 天藻体的长度(mm), N_0 为藻体的初始长度(mm)。

1.4 色素的测定

对不同生长条件下的幼孢子体,测定其叶绿素 a (Chl a)、类胡萝卜素(Car)以及紫外吸收物质(UVAC)的含量。取大约 0.2g 藻体置于 20mL 的甲醇中,放置于 4℃ 的冰箱内过夜处理,然后用紫外分光光度计(UV 530, Beckman coulter, USA)在 280—700nm 波段对提取液进行光吸收扫描。根据 UVAC 在紫外区域吸收峰的高度和藻体鲜重的比值可以相对表示藻体 UVAC 的含量^[12]。叶绿素 a 和类胡萝卜素的含量是根据扫描光谱结果,按照以下公式计算^[13]: 叶绿素 a = $15.65A_{666} - 7.34A_{653}$; 类胡萝卜素 = $(1000A_{470} + 1403.57A_{666} - 3473.87A_{653}) / 221$ 。其中 A_{470} 、 A_{653} 、 A_{666} 分别表示在 470nm、653nm、和 666nm 的光密度值。

1.5 阳光辐射处理和恢复

羊栖菜幼孢子体在室内培养 10d 左右以后,将其拿到室外,在自然阳光下进行不同的辐射处理,实验采用透 UVR 的石英管(一端开口,规格为:直径 × 长度 = 59mm × 400mm),管外包裹不同的滤膜:① PAB 处理,石英管外面未包裹滤膜,使藻体接受全波段阳光辐射;② PAR 处理,石英管外面包裹 Ultraphan 395 滤膜(UV Opak, Digefra, Munich, 德国),滤掉紫外线 A(UV-A)和紫外线 B(UV-B),使藻体只接受可见光 PAR。实验时的温度通过野外控温装置(CAP-3000, Rikakikai, Tokyo, 日本)维持在 20℃(即与培养温度相同)。藻体在 2007 年 7 月期间典型天气(晴朗)的(10:30—13:30)阳光下连续照射 3h,并用光谱辐射仪(ELDONET Terrestrial Spectro-radiometer, Germany)对照射时的阳光辐射水平进行连续监测(图 1)。处理期间平均光强为:PAR $490 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, UVA $76 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, UVB $2.6 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ 。阳光辐射处理完毕后将藻体转移到室内低光($10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)条件下培养,以便观察藻体在不同太阳辐射胁迫处理后的恢复情况。处理和恢复时的温度都控制在 20℃。

1.6 荧光参数的测定

在太阳辐射胁迫处理之前与之后以及低光恢复 3、6、24h 后分别测定藻体叶绿素荧光特性的变化。叶绿素荧光参数是用叶绿素荧光仪(PAM-WATER-ED, Walz, 德国产)测定,藻体的有效光化学效率($\Delta F / F_m'$, Y)计算公式为: $Y = \Delta F / F_m' = (F_m' - F_t) / F_m'$, 其 F_m' 为光适应状态下最大的荧光产量, F_t 为稳态荧光。测定时光化光根据藻体所处环境的光强设定,藻体的相对电子传递速率($rETR$)通过叶绿素荧光仪测定, $rETR = \Delta F / F_m' \times PFD$ 。光合参数计算公式为: $rETR = rETR_{\max} \times \tanh(\alpha \times I / rETR_{\max})$, 其中 $rETR_{\max}$ 为最大相对电子传递速率, α 为光能利用效率, I 是即时光强^[14]。

1.7 数据处理

实验数据采用 One-way ANOVA 或 T-test 分析,设置显著水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果

从图 2 可以看出,羊栖菜幼孢子体在培养期间,藻体具有较高的生长速率,海水 N 加富的培养条件与对照条件下藻体的相对生长速率在统计学上没有显著差异($P > 0.05$)。

对不同 N 水平条件下培养的羊栖菜幼孢子体藻体用甲醇提取后进行扫描,根据其光谱计算幼孢子体在培养两周以来其 Chl a、类胡萝卜素以及紫外吸收物质的变化情况。可以看到,在 N 加富条件下,羊栖菜幼孢子体的 Chl a 含量达到 $(535.6 \pm 29.4) \mu\text{g g}^{-1}$, 比对照条件下幼孢子体的 Chl a 含量 $(385.1 \pm 10.9) \mu\text{g g}^{-1}$ 增

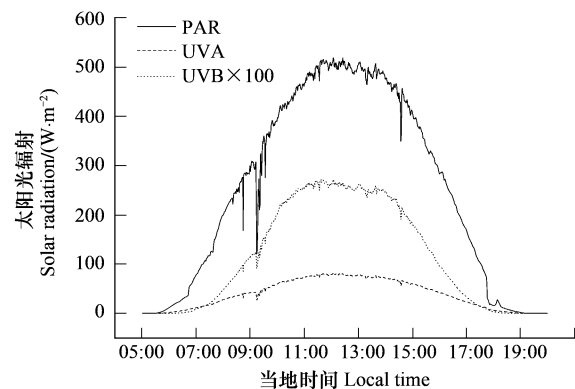


图 1 阳光辐射处理期间日辐射强度的变化

Fig. 1 The daily change of the intensities of PAR, UV-A and UV-B during experiment period

加了 39% (图 3A); 幼孢子体的类胡萝卜素和紫外吸收物质 UVAC 含量也明显地高于对照组 ($P < 0.05$) (图 3A、B)。

在室外全波长太阳辐射处理 3h 后, 羊栖菜幼孢子体的有效光化学效率都显著下降, PAR 处理的幼孢子体下降到初始值的 47% 左右, 而在 PAB 处理情况下, 这种下降更大, 其有效光化学效率仅为初始值的 40%。上述这种有效光化学效率的下降趋势在两种 N 生长条件下的幼孢子体上表现相似。经太阳辐射胁迫处理后的幼孢子体放置于低光下, 幼孢子体的有效光化学效率开始恢复, 在 3h 后, 对照 N 水平处理的幼孢子体就恢复到 85% 以上, N 加富条件下生长的幼孢子体的有效光化学效率, 经 PAR 处理后恢复到 90% 以上, 但经全阳光辐射处理后却只恢复到初始值的 79%; 在 6h 以后, 除 N 加富条件下全阳光辐射处理的藻体外, 其他处理的藻体都恢复到初始水平。但在 24h 后, 各种处理下的幼孢子体的有效光化学效率都恢复到初始水平 (图 4)。

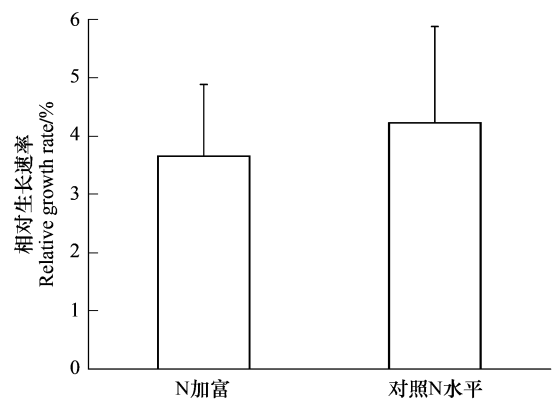


图2 羊栖菜幼孢子体在两种 N 水平生长条件下的相对生长速率
Fig. 2 The relative growth rate of young sporophytes of *Hizikia fusiformis* cultured at two different N availabilities

N 加富表示在培养的海水中加入 $100\mu\text{mol/L}$ 的 NaNO_3 以及 $20\mu\text{mol/L}$ 的 NaH_2PO_4 , 对照 N 水平表示在培养的海水中仅加入 $20\mu\text{mol/L}$ 的 NaH_2PO_4 ; 培养条件: 温度 20°C , 光强为 $100\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 光周期为 12h:12h

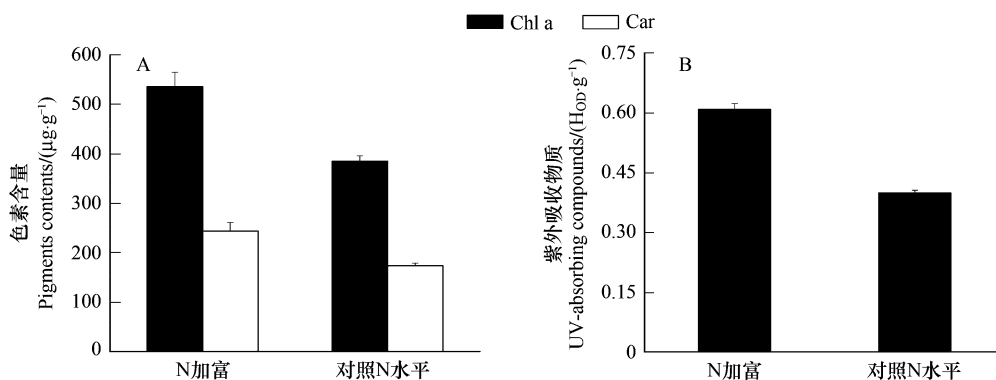


图3 两种 N 水平培养下的羊栖菜幼孢子体叶绿素 a 和类胡萝卜素以及紫外吸收物质的含量

Fig. 3 Chl a, carotenoid (A) and UVAC (B) contents of young sporophytes of *Hizikia fusiformis* cultured at two different N availabilities

N 加富生长条件下的幼孢子体的光系统 II 的相对电子传递速率 ($rETR$) 与对照 N 水平生长下的幼孢子体相比 (图 5A), 其最大的相对电子传递速率 ($rETR_{\text{max}}$) 要显著的高于对照 N 水平生长下的幼孢子体 ($P < 0.05$)。经过 3h 太阳辐射后, 不同处理幼孢子体的 $rETR$ 都有明显的下降, 当 UVR 存在时 (即 PAB 处理), 幼孢子体的 $rETR$ 下降更大, 其中对照 N 水平生长条件下的幼孢子体在 PAB 辐射处理下 $rETR$ 下降幅度最大。而且无论 α 还是 $rETR_{\text{max}}$ 都表现为相同的下降趋势 (图 5, 图 6)。

在低光下, 幼孢子体的 α 开始恢复, 约 3h 后, 对照 N 水平生长下的幼孢子体就恢复到接近初始水平, 而 N 加富生长下的幼孢子体恢复较慢, 直到 24h 后才恢复到起始水平。但 $rETR_{\text{max}}$ 在低光的情况下却仍然继续下降, 6h 后降为最低, 在 24h 后才恢复到起始水平 (图 5, 图 6)。

3 讨论

由于人类不断将大量未经处理的生活污水、工业废水、农业废水等排入海洋, 海水中积累了越来越多的营养物质, 如 NH_4^+ 、 NO_3^- 和 PO_4^{3-} 等浓度不断增高, 造成近岸海域的富营养化^[15]; 海水中的 N 通常被认为是大型海藻生长过程中的限制性元素^[16], 海水中营养盐的增加可能会促进大型海藻的生长并影响海藻的其它许多生理特性^[17], 但是 N 对羊栖菜幼孢子体来说也和其成体一样^[11], 对其生长没有明显影响, 这表明在正常海水

中的 N 水平也足以维持羊栖菜幼孢子体的生长。

N 加富显著增加色素的含量,这在江篱属 *Gracilaria gaditana* 中也发现相同的现象^[18],这是因为 N 是植物生长的基础^[19],为各种色素的合成提供营养原料。以前的结果表明羊栖菜成体体内存在有效的光系统 II 修复机制,对于幼苗来说,也同样存在这个修复机制。但是 N 加富条件下经过紫外辐射处理后藻体的恢复能力要比对照 N 水平下低(有效光化学效率的变化),由于这个机制和 D1 蛋白的合成密切相关^[20],D1 蛋白高效快速的合成和转运保证藻体在受到高光胁迫后能够在最短的时间内恢复到正常水平,因此在富营养化的情况下,羊栖菜幼苗这种恢复能力受到一定的限制,这有可能是高浓度的 N 对 D1 蛋白的合成或者转运有抑制作用,这有待于进一步的实验证实。N 加富的情况下,幼苗体内的 UVAC 和类胡萝卜素含量要明显高于对照 N 水平下生长的藻体,这也使 N 加富条件下生长的幼苗有更高抵御紫外线的能力。研究表明,为抵御紫外辐射,很多大型海藻体内产生紫外吸收物质,如 MAAS,多酚类等,这些物质能够有效地抵御紫外线的损伤^[21-22]。

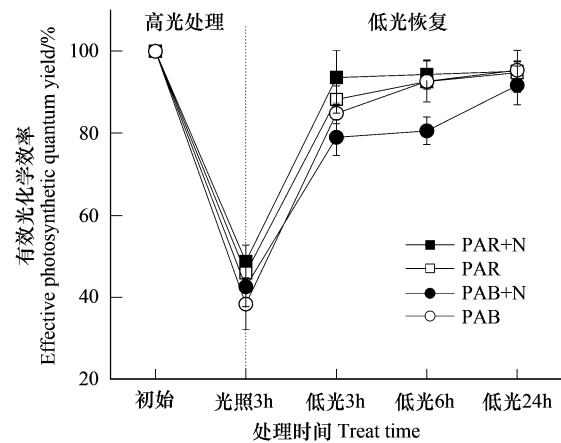


图4 两种 N 生长条件下的羊栖菜幼孢子体经过 PAB 和 PAR 的不同太阳辐射处理 3h 后,并把藻体放置于室内低光下 ($10\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 恢复 3h、6h 和 24h 后其有效光化学效率 (Yield) 相对初始值的变化

Fig. 4 Change in the effective photosynthetic quantum yield of young sporophytes of *Hizikia fusiformis* cultured at two different N availabilities after 3h treatment of PAB and PAR, and the recovery under low light ($10\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) for 3h, 6h and 24h

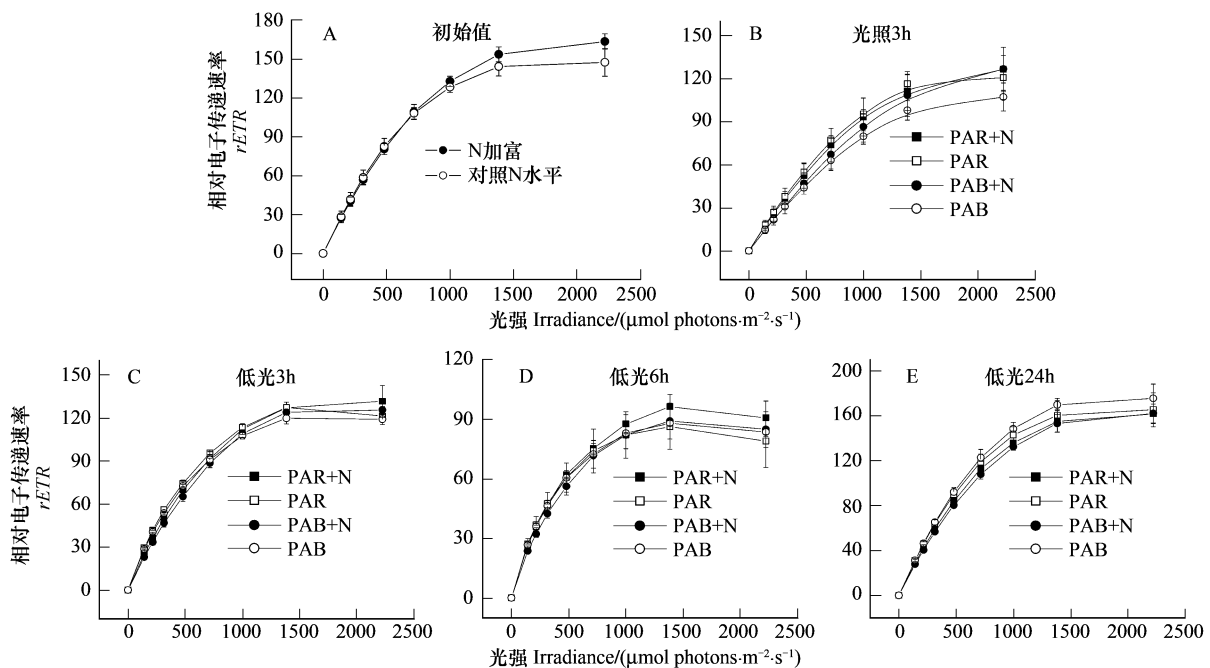


图5 两种 N 生长条件下的羊栖菜幼孢子体经过 PAB 和 PAR 的不同太阳辐射处理 3h 前 (A) 后 (B), 以及把藻体放置于室内低光下 ($10\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 恢复 3h (C)、6h (D) 和 24h (E) 后相对电子传递速率-光强曲线的变化

Fig. 5 Change of the rETR-light response curves in young sporophytes of *Hizikia fusiformis* cultured at two different N availabilities before (A) and after (B) 3h treatment of PAB and PAR, and recovery under low light ($10\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) for 3h (C), 6h (D) and 24h (E)

Henry 和 Van Alstyne 发现在一种褐藻墨角藻 (*Fucus gardneri*) 幼孢子体中抵御紫外线的主要物质就是一种多酚类物质^[2],它在墨角藻幼苗时期保证藻体能够有效的抵御紫外辐射。因此同为褐藻的羊栖菜幼孢子体,有

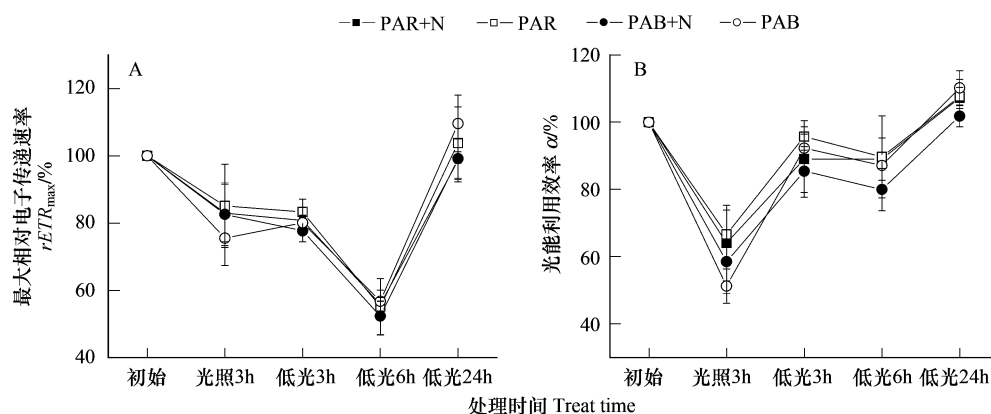


图6 两种 N 生长条件下的羊栖菜幼孢子体经过 PAB 和 PAR 的不同太阳辐射处理 3h 后,把藻体放置于室内低光下 ($10\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 恢复 3h、6h 和 24h 后最大相对电子传递速率(A)和光能利用效率(B)相对初始值的变化

Fig. 6 Change in $rETR_{\text{max}}$ and α of young sporophytes of *Hizikia fusiformis* cultured at two different N availabilities after 3h treatment of PAB and PAR, and the recovery under low light ($10\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) for 3h, 6h and 24h

可能起到抵御紫外辐射的物质也包括这种多酚类物质,因为在很多褐藻中发现了这种物质^[22]。N 加富有可能促进这种物质的合成,从而使抵御紫外的能力增加。

与以前以羊栖菜的成体为材料所得到的实验结果相比^[11],羊栖菜幼孢子体的相对电子传递速率在低光下的恢复能力要高一些,结果表明羊栖菜幼孢子体的最大相对电子传递速率在 24h 就恢复到起始水平,但成体的在 24h 后还要明显低于起始水平;这表明,羊栖菜幼孢子体在对于电子传递链的组分损伤恢复方面要比成体更为有效,虽然大多数的研究表明大型海藻早期阶段对高辐射强度的紫外线更为敏感,但结果表明羊栖菜的幼孢子体具有比成体更强抵御紫外线的的能力,这可能是由于羊栖菜幼孢子体体内的各种生化代谢过程要更为活跃,这无论是对于 D1 蛋白的修复或者运输,电子传递链上的一些蛋白的损伤修复来说,羊栖菜幼孢子体具有更高的活性。另外,羊栖菜幼孢子体体内有可能存在一些褐藻幼孢子体中特有的多酚类紫外吸收物质,这些物质和常见的紫外吸收物质(如 MAAs 等)一起构成抵御紫外辐射强有力的屏障,从而获得了比成体更为有效的紫外辐射抵御能力。

自然界存在的羊栖菜幼苗一般都是由羊栖菜的假根经营养繁殖得到的,本文所采用的材料是通过羊栖菜的精卵结合得到的人工培育幼苗,这种幼苗在抵御高的太阳辐射方面表现出比成体更为出色的能力(具有高效损伤后的修复能力),如果在培养的过程中给予 N 加富,这种幼苗体内会积累更多的紫外吸收物质,对紫外辐射的抵御能力也就更强。和正常 N 水平培养下的藻体相比,虽然在损伤后的修复上存在一定的滞后,但在抵御高光强的损伤方面却比正常 N 水平培养下的藻体更为出色,并且 N 加富情况下的藻体有更高的相对电子传递速率。因此在苗种的培育生产上,适当的增加培养海水介质中的 N 营养元素会在一定程度上提高羊栖菜幼苗对环境逆境的抵抗能力,虽然 N 加富处理的幼苗生长没有受到明显的促进,但是可以为从室内移到养殖海区的幼苗提供更好的抵御太阳紫外辐射的能力。

References:

- [1] Pavia H, Toth G, Aberg P. Trade-offs between phlorotannin production and annual growth in natural populations of the brown seaweed *Ascophyllum nodosum*. *Journal of Ecology*, 1999, 87(5): 761-771.
- [2] Henry B E, Van Alstyne K L. Effects of UV radiation on growth and phlorotannins in *Fucus gardneri* (Phaeophyceae) juveniles and embryos. *Journal of Phycology*, 2004, 40(3): 527-533.
- [3] Dring M J, Makarov V, Schoschina E, Lorenz M, L ning K. Influence of ultraviolet-radiation on chlorophyll fluorescence and growth in different life-history stages of three species of *Laminaria* (phaeophyta). *Marine Biology*, 1996, 126(2): 183-191.
- [4] Altamirano M, Flores-Moya A, Kuhlenskamp R, Figueroa F L. Stage-dependent sensitivity to ultraviolet radiation in zygotes of the brown alga *Fucus*

- serratus*. *Zygote*, 2003, 11(2): 101-106.
- [5] Roleda M Y, Hanelt D, Kraebs G, Wiencke C. Morphology, growth, photosynthesis and pigments in *Laminaria ochroleuca* (Laminariales, Phaeophyta) under ultraviolet radiation. *Phycologia*, 2004, 43(5): 603-613.
- [6] Véliz K, Edding M, Tala F, Gómez I. Effects of ultraviolet radiation on different life cycle stages of the south Pacific kelps, *Lessonia nigrescens* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales, Phaeophyceae). *Marine Biology*, 2006, 149(5): 1015-1024.
- [7] Major K M, Davison I R. Influence of temperature and light on growth and photosynthetic physiology of *Fucus evanescens* (Phaeophyta) embryos. *European Journal of Phycology*, 1998, 33(2): 129-138.
- [8] Coelho S M, Rijstenbil J W, Brown M T. Impacts of anthropogenic stresses on the early development stages of seaweeds. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery*, 2000, 7(4): 317-333.
- [9] Hoffman J R, Hansen L J, Klinger T. Interactions between UV radiation and temperature limit inferences from single-factor experiments. *Journal of Phycology*, 2003, 39(2): 268-272.
- [10] Sousa A R, Martins I, Lillebo A I, Flindt M R, Portugal M A. Influence of salinity, nutrients and light on the germination and growth of *Enteromorpha* sp. Spores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 341(1): 142-150.
- [11] Liu S X, Zou D H, Xu J T, Gao, K S. Responses to the solar photosynthetically active radiation and UV radiation of the brown seaweed *Hizikia fusiformis* grown at different N levels. *Marine Science Bulletin*, 2008, 27(6): 44-51.
- [12] Dunlap W C, Rae G A, Helbling E W, Villafañe V E, Holm-Hansen O. Ultraviolet-absorbing compounds in natural assemblages of Antarctic phytoplankton. *Antarctic Journal*, 1995, 30(3): 323-326.
- [13] Wellburn A R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectro-photometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, 1994, 144(3): 307-313.
- [14] Jassby A D, Platt T. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 1976, 21(4): 540-547.
- [15] Lin R G, Zou J Z. Consequences and countermeasure of coastal eutrophication. *Marine Environmental Science*, 1997, 16(3): 71-75.
- [16] Villares R, Carballeira A. Nutrient limitation in macroalgae (*Ulva* and *Enteromorpha*) from the R as Baixas (NW Spain). *Marine. Ecology*, 2004, 25(3): 225-243.
- [17] Neori A, Cohen I, Gordin H. *Ulva lactuca* biofilters for marine fishpond effluents II. Growth rate, yield and C: N ratio. *Botanica Marina*, 1991, 34(6): 483-489.
- [18] Andria J R, Vergara J J, Perez-Llorens J L. Biochemical responses and photosynthetic performance of *Gracilaria* sp. (Rhodophyta) from Cadiz, Spain, cultured under different inorganic carbon and nitrogen levels. *European Journal of Phycology*, 1999, 34(5): 497-504.
- [19] Crawford N M. Nitrate: Nutrient and signal for plant growth. *The Plant Cell*, 1995, 7(7): 859-868.
- [20] Han B P, Han Z G, Fu X. *Algal Photosynthesis: Mechanisms and Models*. Beijing: Science Press, 2003: 79-92.
- [21] Dunlap W C, Shick J M. UV radiation absorbing mycosporine-like amino acids in coral reef organisms: a biochemical and environmental perspective. *Journal of Phycology*, 1998, 34(3): 418-430.
- [22] Pavia H, Brock E. Extrinsic factors influencing phlorotannin production in the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 193(1): 285-294.

参考文献:

- [11] 刘树霞, 邹定辉, 徐军田, 高坤山. 不同 N 水平条件下羊栖菜对阳光辐射的响应. *海洋通报*, 2008, 27(6): 44-51.
- [15] 林荣根, 邹景忠. 近海富营养化的结果与对策. *海洋环境科学*, 1997, 16(3): 71-75.
- [20] 韩博平, 韩志国, 付翔. 藻类光合作用机理与模型. 北京: 科学出版社, 2003: 79-92.