

三亚造礁石珊瑚虫黄藻光合作用效率的日变化规律*

黄玲英^{1,2}, 余克服^{1,2}, 施祺¹, 赵美霞¹, 陈天然¹, 严宏强¹

1. 中国科学院边缘海地质重点实验室, 中国科学院南海海洋研究所, 广东 广州 510301; 2. 中国科学院海南热带海洋生物实验站, 海南 三亚 572000

摘要: 对海南三亚鹿回头珊瑚礁礁坪上块状类型的粗糙菊花珊瑚 *Goniastrea aspera*、澄黄滨珊瑚 *Porites lutea* 和枝状类型的指状蔷薇珊瑚 *Montipora digitata* 的虫黄藻光合作用的有效光量子产量 F_v/F_m' (F_v 为可变荧光值, F_m' 为光适应后的最大荧光值) 开展了连续 4d 的现场监测, 旨在了解珊瑚共生虫黄藻光合作用效率的日变化规律。结果表明: 1) 3 种造礁珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 与太阳辐射、温度呈现良好的负相关性, 即太阳辐射越强、温度越高珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 就越低, 其中 F_v/F_m' 与太阳辐射的相关性高于与温度的相关性。2) 珊瑚虫黄藻能够利用日照光进行光合作用, 但存在一定的阈值, 当光合有效辐射强度 $PAR < 250 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 时, 珊瑚虫黄藻的有效光量子产量 F_v/F_m' 随着光强增强而增强, 超过这一辐射强度时, 珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 迅速降低。3) 从珊瑚虫黄藻的有效光量子产量 F_v/F_m' 的日变化看, 粗糙菊花珊瑚虫黄藻的日变化幅度最小, 澄黄滨珊瑚和指状蔷薇珊瑚的变化幅度接近。

关键词: 造礁石珊瑚; 有效光量子产量 F_v/F_m' ; 光合有效辐射; 光抑制

中图分类号: P735.2 文献标识码: A 文章编号: 1009-5470(2011)02-0046-05

Diurnal variations of photosynthetic efficiency of symbiotic algae of reef-building corals in a Sanya fringing reef

HUANG Ling-ying^{1,2}, YU Ke-fu^{1,2}, SHI Qi¹, ZHAO Mei-xia¹, CHEN Tian-ran¹, YAN Hong-qiang¹

1. CAS Key Laboratory of Marginal Sea Geology, South China Sea Institute of Oceanology, CAS, Guangzhou 510301, China; 2. Tropical Marine Biological Research Station in Hainan, CAS, Sanya 572000, China

Abstract: Using pulse amplitude modulated (PAM) chlorophyll fluorescence techniques, the authors monitored the photochemical efficiency of symbiotic algae (zooxanthellae) within the tissues of three species of reef-building corals in a Sanya fringing reef, and analyzed their response to diurnal irradiance variations. The results indicate that: 1) F_v/F_m' , an indicator of actual photochemical efficiency, showed clear diurnal variations, with high values occurring in the morning and evening when solar radiation was weak and low values occurring in the noon matching with strong solar radiation. Regression analysis suggests that the F_v/F_m' values were negatively correlated to both radiation and water temperature, and were more likely adjusted by solar radiation. 2) Although sunlight is essential for the photosynthesis of symbiotic algae, a threshold was found between the sunshine intensity and photosynthetic efficiency. When the photosynthetic active radiation (PAR) was lower than $250 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$, the F_v/F_m' increased with the increasing of PAR; while F_v/F_m' decreased with the increasing of PAR when PAR was higher than $250 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$. 3) Among the three investigated corals, *Goniastrea aspera* showed smaller amplitude of daily F_v/F_m' variations than that of *Porites lutea* and *Montipora digitata*, which had similar F_v/F_m' variations to each other.

Key words: reef-building corals; F_v/F_m' ; photochemical efficiency; photo-inhibition

收稿日期: 2010-04-22; 修订日期: 2010-11-14。蔡卓平编辑

基金项目: 海洋公益性行业科研专项(200705026); 国家自然科学基金项目(40830852、41025007); 国家重点基础研究发展计划项目(2007CB815905)

作者简介: 黄玲英(1984—), 女, 福建省龙岩市人, 硕士, 主要从事珊瑚礁与环境关系研究。E-mail: kefuyu@scsio.ac.cn

* 感谢中国科学院海南热带海洋生物实验站、三亚珊瑚礁自然保护区在野外监测工作中给予的支持。

造礁石珊瑚是热带海域生态系统最主要的构建者, 其共生虫黄藻更是与珊瑚礁生态系统健康发育紧密相关。珊瑚共生虫黄藻(zooxanthellae)的叶绿体含有叶绿素 a 及辅助色素, 如其他叶绿素、类胡萝卜素和藻胆素等, 能进行光合作用并提供给宿主珊瑚虫有机物, 同时使珊瑚呈现五彩颜色^[1]。据估算, 每 1cm² 珊瑚组织中大约有 1×10^6 个共生藻细胞, 它们利用太阳光, 吸收珊瑚虫代谢产生的二氧化碳、磷酸盐、硝酸盐等, 并将其转化为珊瑚虫所需的营养^[2]。研究表明, 虫黄藻的初级生产力(以碳含量计算)可以达到 $1-6 \text{ g} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{d})^{-1}$, 其中 87%—95% 传给珊瑚虫。在贫瘠的海洋里, 这些光合作用产物占珊瑚能量来源的 90%^[3]。因此珊瑚的健康发育与虫黄藻的光合作用息息相关。

太阳辐射包括可见光(PAR, 400—700nm)和不可见的紫外光(UVR, 290—400nm)^[4], 既是珊瑚共生虫黄藻光合作用的能量来源, 也是一个造成珊瑚白化的可能因素。过强的太阳辐射会抑制虫黄藻的光合作用, 当太阳辐射很强及持续时间很长时, 会损伤虫黄藻的光合系统, 导致珊瑚选择性地排出体内部分虫黄藻, 严重时还发生珊瑚白化死亡。虽然表层海水升温是造成全球珊瑚白化的主要原因, 但太阳辐射也是非常重要的辅助因子。有研究表明, 大规模的珊瑚白化事件不仅仅与持续高温有关, 往往还伴随着非常强的太阳辐射、平静的海面 and 较高的透明度^[5]。

1 研究地点与方法

研究地点三亚鹿回头珊瑚礁(109°28'E, 18°13'N)位于海南岛最南端, 是典型的岸礁, 长约 3km, 平均宽度约为 250m, 最大宽度超过 450m。该礁区礁坪平坦宽阔, 可划分为没有活珊瑚生长的内礁坪和有小而分散的活珊瑚生长的外礁坪, 以块状珊瑚为优势类群, 其次为枝状珊瑚^[6]。

本次现场观测选取外礁坪绿色指状蔷薇珊瑚 *Montipora digitata*(枝状)、块状澄黄滨珊瑚 *Porites lutea* 以及块状粗糙菊花珊瑚 *Goniastrea aspera* 为对象, 这 3 种珊瑚均为礁坪上的优势种^[6]。其中滨珊瑚占绝对优势, 重要值百分比大于 50%, 蔷薇珊瑚属占 12.51%, 蜂巢珊瑚为块状珊瑚, 对胁迫因子有高度耐受性。将采集的珊瑚吊养在塑料框内, 平均水深约 1m, 水温为 25.73—30.85℃。

叶绿素荧光几乎产生于光合作用的每一个环节, 是光合作用的有效探针。本文首次利用便携式叶绿

素荧光仪现场监测三亚造礁石珊瑚虫黄藻光合作用荧光值随太阳辐射强度的日变化规律, 试图为探索太阳辐射引起珊瑚光抑制甚至珊瑚白化的研究提供理论依据。珊瑚组织内虫黄藻有效光量子产量(actual photochemical efficiency) F_v/F_m' (F_v 为可变荧光值, F_m' 为光适应后的最大荧光值)用 PAM 仪器(Mini-Pam, 德国)进行原位测定。Mini-Pam 光导纤维探头垂直距离珊瑚表面约 3mm。有效光量子产量 F_v/F_m' 根据公式 $(F_m' - F_t)/F_m'$ 得出, 其中 F_t 为达到饱和之前的实时荧光值^[7]。它反映 PS II 反应中心在有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率, 在正常光照条件下直接测得。测量时间为 4d, 第 1、3 天测量时间为 7:00—19:00, 第 2、4 天为 6:00—18:00, 每 2h 测 1 次。测量珊瑚虫黄藻有效光量子产量的同时采用照度计(ZDS-10)测定水下养殖框内的太阳光强。光强值单位为 lx, 根据公式 $1 \text{ lx} = 0.0810 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 换算成以每秒钟每平方米上的摩尔光量子数为单位的光合有效辐射强度^[8]。

2 结果与分析

2.1 珊瑚虫黄藻有效光量子产量 F_v/F_m' 的日变化

珊瑚虫黄藻有效光量子产量 F_v/F_m' 的日变化情况见图 1。

第 1 天: 从 7:00—11:00 随着太阳辐射强度的缓慢上升, F_v/F_m' 从 0.7 下降至 0.6 左右; 之后随着辐射的迅速增加, F_v/F_m' 显著下降。13:00 时珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 降至最低值, 其中指状蔷薇珊瑚下降幅度最大, 从 7:00 的 0.696 降至 0.352, 降幅为 49.4%; 澄黄滨珊瑚虫黄藻从 7:00 的 0.683 降至 0.464, 降幅为 40.2%; 粗糙菊花珊瑚的变化幅度最小, 相应降幅为 24.8%。12:00—14:00 粗糙菊花珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 保持在 0.527 左右。当珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 处于最低值时, 海水温度升至一天中最高值 30.28℃。

第 2 天: 从 6:00—8:00, 粗糙菊花珊瑚和指状蔷薇珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 略微上升, 而澄黄滨珊瑚的 F_v/F_m' 较为平稳; 之后随着日照强度的上升, 3 种珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 明显降低。粗糙菊花珊瑚最先下降至最低值; 12:00 时澄黄滨珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 达到最低值, 随后是指状蔷薇珊瑚。此时珊瑚虫黄藻 F_v/F_m' 比较接近, F_v/F_m' 下降幅度最明显者为澄黄滨珊瑚(50%), 粗糙菊花珊瑚和指状蔷薇珊瑚的 F_v/F_m' 下降幅度分别为 42.9% 和 48.1%。12:00 时海水温度处于最高值 30.4℃。

第3天: 3种珊瑚虫黄藻的有效光量子产量 F_v/F_m' 在 7:00—13:00 随着日照强度的增强而降低, 13:00—15:00 F_v/F_m' 迅速上升, 随后缓慢上升, 逐渐恢复。13:00 珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 处于最低值, 澄黄滨珊瑚下降幅度最大, 从 7:00 的 0.643 降至 0.3, 降幅为 53.3%; 粗糙菊花珊瑚(38.7%)和指状蔷薇珊瑚(37.9%)的 F_v/F_m' 降幅接近。13:00 时海水温度最高值为 30.33℃。

第4天: 随着太阳辐射的增强, 3种珊瑚的有效光量子产量 F_v/F_m' 在 6:00—8:00 略微上升, 之后迅

速降低; 15:00—17:00 F_v/F_m' 快速上升恢复到早晨的水平。13:00—14:00 珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 降至最低值, 其中澄黄滨珊瑚虫黄藻下降幅度最大(59.2%), 指状蔷薇珊瑚次之(46.6%), 粗糙菊花珊瑚最之(31.8%)。此时海水温度达到最高值 30.76℃。

从连续 4d 的监测来看, F_v/F_m' 下降幅度最大者为澄黄滨珊瑚, 其次是指状蔷薇珊瑚, 最后为粗糙菊花珊瑚。早晨和傍晚当太阳辐射强度低时, 珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 处于高值; 中午太阳辐射强度高时, F_v/F_m' 降低, 说明光合作用效率降低。

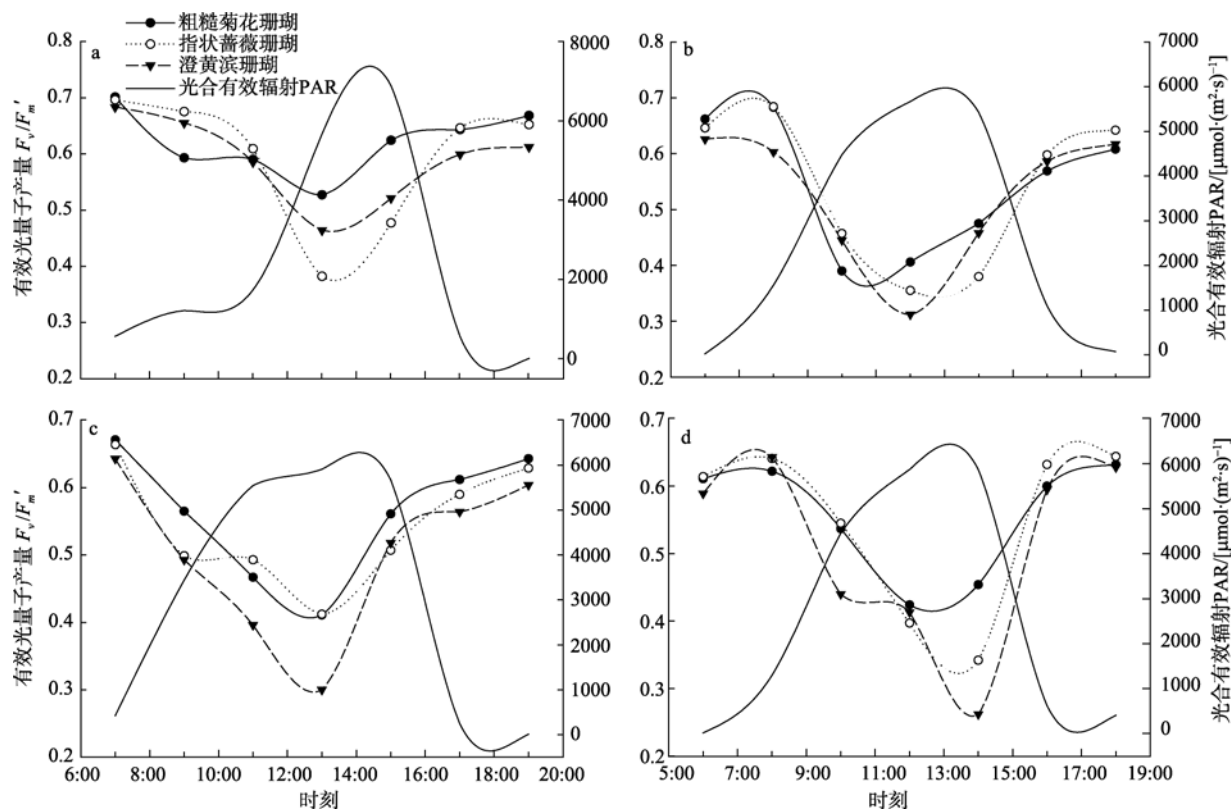


图1 珊瑚虫黄藻有效光量子产量 F_v/F_m' 以及光合有效辐射 PAR 随时间的变化

a. 第1天; b. 第2天; c. 第3天; d. 第4天

Fig. 1 Changes of F_v/F_m' in zooxanthella, as well as PAR with time

2.2 珊瑚虫黄藻有效光量子产量 F_v/F_m' 与光合有效辐射的曲线拟合

对珊瑚虫黄藻有效光量子产量 F_v/F_m' 与光合有效辐射 PAR 进行线性拟合发现, 当 $PAR < 250 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 时, 粗糙菊花珊瑚、指状蔷薇珊瑚和澄黄滨珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 随着光强增强而上升, 超过这一辐射强度时, 珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 迅速降低, 珊瑚光合作用受到抑制(图2)。Gorbunov^[9]等的研究指出光强约为 $300 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 时珊瑚 *Montastraea faveolata* 达到光饱和。

3 讨论

3.1 珊瑚虫黄藻有效光量子产量 F_v/F_m' 与太阳辐射、温度的相关性分析

粗糙菊花珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 与日照强度的相关系数(r)为-0.775 ($n=28$, $p<0.01$), 与温度的相关系数为-0.599 ($n=28$, $p<0.01$)。指状蔷薇虫黄藻的 F_v/F_m' 与日照强度的相关系数为-0.897 ($n=14$, $p<0.01$), 与温度的相关系数为-0.699 ($n=28$, $p<0.01$)。澄黄滨珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 与日照强度的相关系数为-0.842

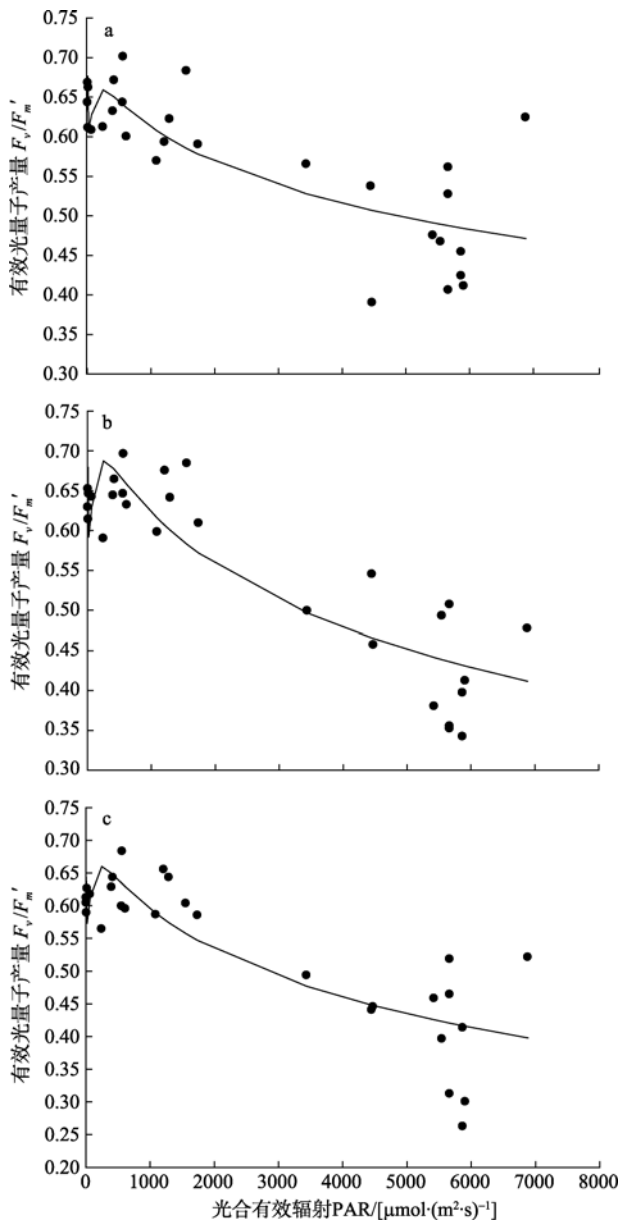


图 2 珊瑚虫黄藻有效光量子产量 F_v/F_m' 随光合有效辐射 PAR 的变化曲线

a. 粗糙菊花珊瑚; b. 指状蔷薇珊瑚; c. 澄黄滨珊瑚

Fig. 2 Changes of F_v/F_m' in zooxanthella with PAR

($n=28$, $p<0.01$), 与温度的相关系数为 -0.698 ($n=28$, $p<0.01$)。绿色的指状蔷薇珊瑚虫黄藻 F_v/F_m' 的日变化与太阳辐射表现出最大的相关性, 其次为澄黄滨珊瑚, 粗糙菊花珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 与太阳辐射也显著相关, 但相关系数较低。虫黄藻 F_v/F_m' 与温度之间存在相关性, 指状蔷薇珊瑚和澄黄滨珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 与温度的相关性接近, 均高于粗糙菊花珊瑚虫黄藻 F_v/F_m' 与温度的相关系数。

3.2 珊瑚虫黄藻有效光量子产量 F_v/F_m' 的变化特征

连续 4d 的现场观测发现, 早晨和傍晚当太阳辐射强度低时, 珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 处于高值, 中午

太阳辐射强度高时, F_v/F_m' 降低, 说明光合作用效率降低。这可能是由于太阳辐射强度超过珊瑚虫黄藻光合作用所需能量, 对虫黄藻光合过程产生抑制作用。指状蔷薇珊瑚和柱状珊瑚 *Stylophora pistillata* 经暗适应后测得的最大光量子产量 F_v/F_m (F_v 为可变荧光值, $F_m[0]$ 为最大荧光值), 呈现典型的日变化特征^[5,10], 正午之前 F_v/F_m 逐渐下降, 午后逐渐上升恢复到清晨水平。 F_v/F_m 反映珊瑚样品潜在的最大光合能力。有效光量子 F_v/F_m' 则是不经过暗适应, 常用于测量野外稳态光照下的量子产量, 反映的是光系统 PS 的有效光量子产量, 最接近于光合作用的实际光量子产量。通常有效光量子产量应低于最大光量子产量。Jones 等^[10] 研究中指状蔷薇的 F_v/F_m 早晨处于最高值 0.69, 中午太阳辐射最强时降低至 0.62。而本次监测中午太阳辐射最高值时, 指状蔷薇珊瑚的 F_v/F_m' 最低值为 0.3, 粗糙菊花珊瑚和澄黄滨珊瑚的 F_v/F_m' 在太阳辐射强时也有较明显的下降, 此时的温度也对应一天中海水温度的最高值。

三亚鹿回头珊瑚礁礁坪宽阔平坦, 是水最浅的地方。涨潮时水深 3—4m, 退大潮时有部分地方露出水面。中午太阳辐射比较强烈, 退潮时礁坪上的珊瑚多数近乎露出水面, 其 F_v/F_m' 低至 0.3—0.4, 表面有黏液分泌, 但分泌量较少, 有点干; 而后待水位上涨, 珊瑚情况逐渐好转, 表现为 F_v/F_m' 升高。珊瑚暴露于高辐射和高温的双重胁迫, F_v/F_m' 迅速下降。若该情况持续时间过长则可能导致珊瑚死亡。礁坪上多数珊瑚个体小且分散, 退潮时珊瑚可能会露出海面 1—2h, 之后潮水上涨, 珊瑚基本能快速恢复。因此, 礁坪上的珊瑚对潮涨潮落环境有着特殊的适应性, 在无外来干扰的情况下珊瑚可能发育较好。但是由于礁坪最易受到人为活动的影响, 如退潮时的赶海、采挖活动都有可能对礁坪珊瑚造成破坏, 需要引起人们的关注。

3.3 太阳辐射与珊瑚光保护机制的关系

光照是造礁石珊瑚分布的主要决定因子, 它限定了造礁石珊瑚的分布水深一般不超过 70m。研究表明, 光照可以通过 2 种机制影响珊瑚生长: 一是光照有利于珊瑚共生虫黄藻的光合作用, 促进珊瑚排出的 CO_2 被虫黄藻吸收, 从而为珊瑚生长提供充足的氧气及生长所需的能量物质; 二是光照可以增加珊瑚周围溶液的过饱和度, 加速碳酸钙晶体的生长, 促进珊瑚的钙化与生长^[11]。

波长越短, 光子的能量越强, 对珊瑚体内共生体虫黄藻的破坏作用也就越强。太阳辐射也可以直接破

坏珊瑚内共生体虫黄藻的光化学途径。但有研究表明,与造礁石珊瑚共生的虫黄藻体内含有紫外吸收物质三苯甲咪唑类氨基酸或类菌胞素氨基酸(mycosporine-like amino acids, MAAs),可以潜在阻止紫外线对虫黄藻的破坏^[12]。虫黄藻体内 MAAs 含量和珊瑚生长的深度有关,随着深度增加虫黄藻体内的 MAAs 含量减少,但是这种变化和紫外线对珊瑚破坏程度之间的内在关系尚有待研究。当光能过剩时光合作用副产物活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产量增加^[13],此时珊瑚体内会分泌各种抗氧化酶,如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD),清除过多的活性氧和自由基,以避免对机体的损害。

一系列将过剩光能以热能形式耗散掉的光保护机制已得到证实。几乎所有的光保护过程都能抑制光氧化对光合元件的损伤,其光量子产量也会相应地降低^[14]。第 1 种保护机制与叶黄素循环有关^[15]。第 2 种是非光化学淬灭保护机制,即将过剩能量以热能形式耗散。植物光合作用所吸收的能量并非完全转化成化学能储存在体内,其中有相当部分以热和荧光发射等形式耗散掉,光能利用和耗散方式之间存在着相互竞争关系。非光化学淬灭是避免强光对光合器官造成损伤的一种主要防御机制^[15]。第 3 种机制是捕光色素复合体的磷酸化过程,将部分能量从 PS 转移出去^[9]。

本文对三亚造礁石珊瑚光合作用荧光值日变化

规律的监测仅是一个初步研究。监测表明, F_v/F_m' 与光合有效辐射 PAR、温度显著相关,与 PAR 的相关性高于与温度的相关性。当光合有效辐射强度 $PAR < 250 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 时,珊瑚虫黄藻的有效光量子产量 F_v/F_m' 随着光强增强而增强,超过这一辐射强度时,珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 迅速降低。我们认为此时光合作用的光抑制发生,光合效率开始降低。但监测中 3 种珊瑚光合作用的变化幅度有所不同,从 F_v/F_m' 的变化幅度看,澄黄滨珊瑚下降幅度最大,其次是指状蔷薇珊瑚,最后是粗糙蔷薇珊瑚,这说明不同珊瑚对光强的耐受能力不同,但具体机制仍有待进一步的研究。另外,当长时间暴露于过强光照条件下,珊瑚是否会发生白化及其白化的机理等问题仍有待更深入的研究。

4 小结

1) 本研究中 3 种造礁珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 与太阳辐射、温度呈现良好的负相关性,其中 F_v/F_m' 与太阳辐射的相关性高于与温度的相关性。

2) 珊瑚虫黄藻能够利用日照光进行光合作用,但存在一定的阈值:当 $PAR < 250 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 时,珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 随着光强增强而增强;当超过上述辐射强度时,珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 迅速降低。

3) 粗糙菊花珊瑚虫黄藻的 F_v/F_m' 日变化幅度最小,澄黄滨珊瑚和指状蔷薇珊瑚的变化幅度接近。

参考文献

- [1] 李淑, 余克服. 珊瑚礁白化研究进展[J]. 生态学报, 2007, 27(5): 2059–2069.
- [2] ROWAN R, KNOWLTON N, BAKER A, et al. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching[J]. Nature, 1997, 388(6639): 265–269.
- [3] TRENCH R K. The cell biology of plant-animal symbiosis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1979, 30: 485–531.
- [4] LESSER M P, FARRELL J H. Exposure to solar radiation increases damage to both host tissues and algal symbionts of corals during thermal stress[J]. Coral Reefs, 2004, 23(3): 367–377.
- [5] HOEGH-GULDBERG O, JONES R J. Photoinhibition and photoprotection in symbiotic dinoflagellates from reef-building corals[J]. Marine Ecology Progress Series, 1999, 183: 73–86.
- [6] 赵美霞, 余克服, 张乔民, 等. 近 50a 来三亚鹿回头石珊瑚物种多样性的演变特征及其环境意义[J]. 海洋环境科学, 2009, 28(2): 125–130.
- [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]. Biochimica et Biophysica Acta, 1989, 990: 87–92.
- [8] 陈景玲. 实用光源的 I_x 与 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的转换关系[J]. 河南农业大学学报, 1998, 32(2): 199–202.
- [9] GORBUNOV M, KOLBER Z S, LESSER M P, et al. Photosynthesis and photoprotection in symbiotic corals[J]. Limnol Oceanogr, 2001, 46: 75–85.
- [10] JONES R J, HOEGH-GULDBERG O. Diurnal changes in the photochemical efficiency of the symbiotic dinoflagellates (Dinophyceae) of corals: photoprotection, photoinactivation and the relationship to coral bleaching [J]. Plant, Cell and Environment, 2001, 24: 89–99.
- [11] 李秀保, 黄晖, 练健生, 等. 珊瑚及共生藻在白化过程中的适应机制研究进展[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 1217–1225.
- [12] GLYNN P W. Coral-reef bleaching: ecological perspectives[J]. Coral Reefs, 1993, 12(1): 1–17.
- [13] MULLER P, LI X P, NIYOGI K K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy[J]. Plant Physiology, 2001, 125(4): 1558–1566.
- [14] LONG S P, HUMPHRIES S, FALKOWSKI P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology, 1994, 45: 633–662.
- [15] 董高峰, 陈贻竹, 蒋跃明. 植物叶黄素循环与非辐射能量耗散[J]. 植物生理学通讯, 1999, 35(2): 141–144.