

细胞结构对浮游植物光学特性的影响

周雯¹, 曹文熙¹, 李彩¹, 王桂芬¹, 孙兆华¹, 赵俊^{1,2}

(1. 中国科学院南海海洋研究所热带海洋环境动力学重点实验室, 广东 广州 510301; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 藻细胞抽象为细胞质和叶绿体构成的两层球体结构, 结合 Aden-Kerker 散射理论, 分析了藻细胞各物理属性对其光学特性的影响, 同时也与均匀球体藻细胞的光学特性进行了对比分析。分析结果表明, 与均匀球体结构相比, 叶绿体为外裹层的细胞结构将显著增强其后向散射效率及后向散射比率, 而叶绿体为内核层的细胞结构因打包效应将削弱藻细胞的吸收效率; 当叶绿体为外裹层时, 细胞粒径大小、叶绿体相对体积、叶绿体复折射率的虚部都对藻细胞的吸收效率会产生显著影响; 同时, 细胞粒径大小和叶绿体复折射率实部是决定细胞后向散射效率和后向散射比率的两个重要指标。

关键词: 细胞结构; 两层球体; Aden-Kerker 理论; 浮游植物; 光学特性

中图分类号: P733.3 文献标识码: A 文章编号: 1009-5470(2010)02-0033-06

Effects of algal cell structure on the optical properties of phytoplankton

ZHOU Wen¹, CAO Wen-xi¹, LI Cai¹, WANG Gui-fen¹, SUN Zhao-hua¹, ZHAO Jun^{1,2}

(1. LED, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China; 2. Graduate Univ. of Chinese Academy of Sciences, Beijing 10039, China)

Abstract: The algal cells were first simplified as two-layer structure consisting of cytoplasm and chloroplast, and based on Aden-Kerker theory, the influence of physical properties of algal cells on their optical properties was then discussed. The results were also compared with the optical properties of homogenous spherical algal cells. They showed that, compared to homogenous spherical cell structure, the cell structures with chloroplast as outer would enhance the backscattering efficiency factor and backscattering ratio, while the cell structure with chloroplast as core would reduce the absorption efficiency due to package efficiency; For the algal cells with chloroplast as outer, the variations of cell size, relative chloroplast volume and the imaginary part of refractive index of chloroplast would have important influence on absorption efficiency of algae; both cell size and the real part of refractive index of chloroplast were the two key factors for backscattering efficiency and backscattering ratio of algae.

Key words: cell structure; two-layer sphere; Aden-Kerker theory; phytoplankton; optical property

浮游植物光学特性是海洋光学和海洋水色遥感科学研究和应用的基础, 其光学特性的研究对水下光场分布、水色遥感算法、赤潮监测以及浮游植物种群结构监测等方面都有重要的理论及应用价值^[1-4]。细胞结构是影响浮游植物光学特性的重要因素之一^[5], 更接近真实细胞结构的描述将增进对浮游植物光学特性的深入理解。

散射理论是将浮游植物细胞结构和光学特性联

系起来的重要桥梁。由于对藻细胞结构的了解非常有限, 且均匀球体假设的细胞结构比较简单, 因此, 目前应用于浮游植物光学特性的分析多基于均匀球体的 Mie 理论展开。基于 Mie 理论的研究发现, 浮游植物的粒径大小、细胞色素组分及浓度等都会显著影响其后向散射特性^[6-7]; 浮游植物的均匀球体模型的建立也进一步确定了均匀折射率对藻细胞光学特性的影响^[8-10]; 均匀球体的 Mie 理论在浮游植

收稿日期: 2009-05-06; 修订日期: 2009-11-10。孙淑杰编辑

基金项目: 中国科学院重要方向性项目(KZCX2-YW-215); 国家自然科学基金项目(40906022; 40906021; 40606011, U0933005)

作者简介: 周雯(1982—), 女, 湖南省邵阳市人, 助理研究员, 主要从事海洋光学研究。E-mail: wenzhou@scsio.ac.cn

物散射分析、光辐射传输模拟等方面得到了初步应用研究。如, 部分学者分析光照强度、入射光波长、昼夜变化、波浪引起的海面闪烁光、营养盐限制、水温变化等等外界条件对浮游植物生理特性(如折射率等)及光学特性的影响^[11-15]; Stramski 等^[16-17]等分析了水体中散射、后向散射的主要贡献源, 并探讨了浮游植物对水体散射特性的贡献; Stramski 等^[17-18]和 Mobley 等^[19]结合辐射传输理论, 分析了水体中不同浮游植物种群对后向散射和散射贡献的差异, 进而探讨了这种差异对水体辐射传输、水色光谱的影响; 等等。

但是, 由于均匀球体的假设与实际藻细胞结构的不吻合, Mie 理论估算的浮游植物光学特性将与实测结果产生偏差^[20-22], 藻细胞结构的非均匀性可能对其光学特性, 尤其对后向散射特性产生显著影响^[23]。浮游植物细胞通常由各种内膜系统以及细胞器组成, 其中叶绿体是主要的光吸收器官, 细胞质是构成细胞的主要组分, 将藻细胞抽象为细胞质和叶绿体构成的两层球体结构将更真实地反映细胞的内部结构, 且相对于均匀球体能更精确描述浮游植物的光学特性。因此, 本文拟采用两层球体散射理论分析叶绿体和细胞质构成的浮游植物光学特性, 同时也与均匀球体的 Mie 理论计算结果进行比较分析。

1 两层球体散射理论

Aden-Kerker 理论^[24]基于麦克斯韦方程和边界条件给出了两层球形颗粒的精确散射解。假定颗粒由均匀同心的两层球体构成, 如果已知内核层和外裹层的半径 r_1 和 r_2 , 内核层所占的体积比 V_V , 两层对应的复折射率(相对于周围介质) $m_1 = n_1 - n_1'$ 和 $m_2 = n_2 - n_2'$, 那么颗粒的衰减效率 Q_c 、散射效率 Q_b 、吸收效率 Q_a 、后向散射效率 Q_{bb} 以及散射光强角分布 $i(\theta)$ 可根据 Aden-Kerker 散射理论进行精确地计算。

假设一束波长为 λ 的单色光入射到两层球形颗粒上, 则颗粒的散射光与入射光间可由散射矩阵 $S(\theta, \varphi)$ 相关联, 即:

$$\begin{pmatrix} E_{\perp s} \\ E_{\parallel s} \end{pmatrix} = \frac{e^{ikr}}{-ikr} \begin{pmatrix} S_1 & 0 \\ 0 & S_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} E_{\perp} \\ E_{\parallel} \end{pmatrix} \quad (1)$$

散射光在垂直和平行两个方向的振幅分量 S_1 、 S_2 可表示为无穷项之和的形式:

$$S_1(\theta) = \sum_{N=1}^{\infty} \frac{2N+1}{N(N+1)} (a_N \pi_N + b_N \tau_N) \quad (2)$$

$$S_2(\theta) = \sum_{N=1}^{\infty} \frac{2N+1}{N(N+1)} (a_N \tau_N + b_N \pi_N) \quad (3)$$

其中 π_N 和 τ_N 为散射角 θ 的函数, 表述为:

$$\pi_N = \frac{P_N^1}{\sin \theta}, \quad \tau_N = \frac{dP_N^1}{d\theta} \quad (4)$$

a_N 、 b_N 为散射系数, 可表述为:

$$a_n = \frac{\psi_n(y)[\psi_n(m_2 y) - A_n \chi'(m_2 y)] - m_2 \psi'_n(y)[\psi_n(m_2 y) - A_n \chi(m_2 y)]}{\xi_n(y)[\psi_n(m_2 y) - A_n \chi'(m_2 y)] - m_2 \xi'_n(y)[\psi_n(m_2 y) - A_n \chi(m_2 y)]} \quad (5)$$

$$b_n = \frac{m_2 \psi_n(y)[\psi_n(m_2 y) - B_n \chi'(m_2 y)] - \psi'_n(y)[\psi_n(m_2 y) - B_n \chi(m_2 y)]}{m_2 \xi_n(y)[\psi_n(m_2 y) - B_n \chi'(m_2 y)] - \xi'_n(y)[\psi_n(m_2 y) - B_n \chi(m_2 y)]} \quad (6)$$

式中,

$$A_n = \frac{m_2 \psi_n(m_2 x) \psi'_n(m_1 x) - m_1 \psi'_n(m_2 x) \psi_n(m_1 x)}{m_2 \chi_n(m_2 x) \psi'_n(m_1 x) - m_1 \chi'_n(m_2 x) \psi_n(m_1 x)} \quad (7)$$

$$B_n = \frac{m_2 \psi_n(m_1 x) \psi'_n(m_2 x) - m_1 \psi_n(m_2 x) \psi'_n(m_1 x)}{m_2 \chi'_n(m_2 x) \psi_n(m_1 x) - m_1 \chi_n(m_2 x) \psi'_n(m_1 x)} \quad (8)$$

且, x 和 y 是内核层和外裹层粒径参数, 分别表示为:

$$x = 2\pi r_1 / \lambda; \quad y = 2\pi r_2 / \lambda \quad (9)$$

Bessel-Ricatti 函数 $\psi_n(z)$ 、 $\xi_n(z)$ 满足如下关系^[3]:

$$\begin{aligned} \psi_n(z) &= \sqrt{\frac{\pi z}{2}} J_{N+1/2}(z); \\ \chi_n(z) &= -\sqrt{\frac{\pi z}{2}} Y_{N+1/2}(z); \\ \xi_n(z) &= \varphi_N(z) - i\chi_N(z) \end{aligned} \quad (10)$$

其中, $J_{N+1/2}(z)$ 为第 $(N+1/2)$ 阶第一类贝塞尔函数, $Y_{N+1/2}(z)$ 为第 $(N+1/2)$ 阶第二类贝塞尔函数。

最后, 效率因子 Q_c 、 Q_a 和 Q_b 分别可表示:

$$Q_c = \frac{2}{x^2} \sum_{N=1}^{\infty} (2N+1) \operatorname{Re}(a_N + b_N) \quad (11)$$

$$Q_b = \frac{2}{x^2} \sum_{N=1}^{\infty} (2N+1) (|a_N|^2 + |b_N|^2) \quad (12)$$

$$Q_a = Q_c - Q_b \quad (13)$$

$$Q_{bb}(x, m) = x^{-2} \int_{\pi/2}^{\pi} i(\theta, x, m) \sin \theta d\theta \quad (14)$$

且,

$$i(\theta) = (1/2)[i_1(\theta) + i_2(\theta)] \quad (15)$$

有 $i_1(\theta) = |S_1(\theta)|^2$; $i_2(\theta) = |S_2(\theta)|^2$ 。

2 结果和讨论

首先简要地比较叶绿体和细胞质构成的两层球体藻细胞和均匀球体藻细胞对应光学特性的差异, 其中两层球形藻细胞分别考虑了叶绿体为外裹层或内核层的两种情况。藻细胞折射率主要由细胞中水和其他组分的相对含量来决定^[25]。细胞质的含水量较高, 光吸收能力相对较弱, 参考文献采用的细胞质折射率实部值 1.015^[26]或 1.02^[27], 本文拟设定细

胞质的复折射率为 $m_{\text{cyto}}=1.02-0.0005i$; 藻细胞的叶绿体中包含了大量强吸收性的色素成分, 是捕获光能和进行光合作用的重要细胞器官, 由于各种藻细胞的叶绿体形态和色素组分等存在明显差异, 综合文献数据, 叶绿体的折射率实部变化范围在 1.06—1.22 之间^[28-30], 本文将选取 $m_{\text{chlor}}=1.14-0.02i$ 来表示; 叶绿体的相对体积也是需设定的参数之一, 综合文献给出的多种藻类相对叶绿体体积比值, 发现藻类的叶绿体相对体积和细胞粒径大小之间并没有显著相关关系, 叶绿体相对体积的变化范围在 4.4%—66%之间^[26,31], 本文拟选取较为常见的 20%来代表藻细胞中叶绿体的相对体积比 V_V 。根据体积等效 Gladstone-Dale 关系^[32], 等效的均匀球形藻细胞对应的复折射率 $m_{\text{homo}}=1.044-0.0044i$ 。

如图 1a 所示, 随着粒径参数 $y = 2\pi r_2 / \lambda$ 的增大, 三类细胞结构对应的吸收效率 Q_a 都逐渐增大并趋

近于极值 1, 均匀球体藻细胞与叶绿体为外裹层藻细胞的吸收效率 Q_a 比较接近, 但是, 当叶绿体为内核层的情况下, 藻细胞的 Q_a 值将明显降低。这种吸收减弱现象可能主要归因于叶绿体位于内核位置对藻细胞打包效应的增强。因此, 均匀球体或者叶绿体为外裹层的细胞结构将更有利于藻细胞对光的吸收利用。

与吸收效率 Q_a 相比, 散射效率 Q_b 并非简单地递增或者递减变化。如图 1b 所示, 随着粒径参数 y 的增大, 三类细胞结构的 Q_b 都呈现一系列有规律的、振幅依次递减的振荡变化趋势。当叶绿体为外裹层的情况下, 最高振荡幅值约为 3.14, 对应的粒径参数 y 在 60 附近, 随后振幅依次衰减, 当粒径参数 y 大于 800 时, Q_b 将趋近极值 1; 当叶绿体为内核层时, 最高振荡幅值仅在 2.3 左右, 对应的粒径参数 y 也明显右移至 130 附近, 但振荡频率显著降低, 且

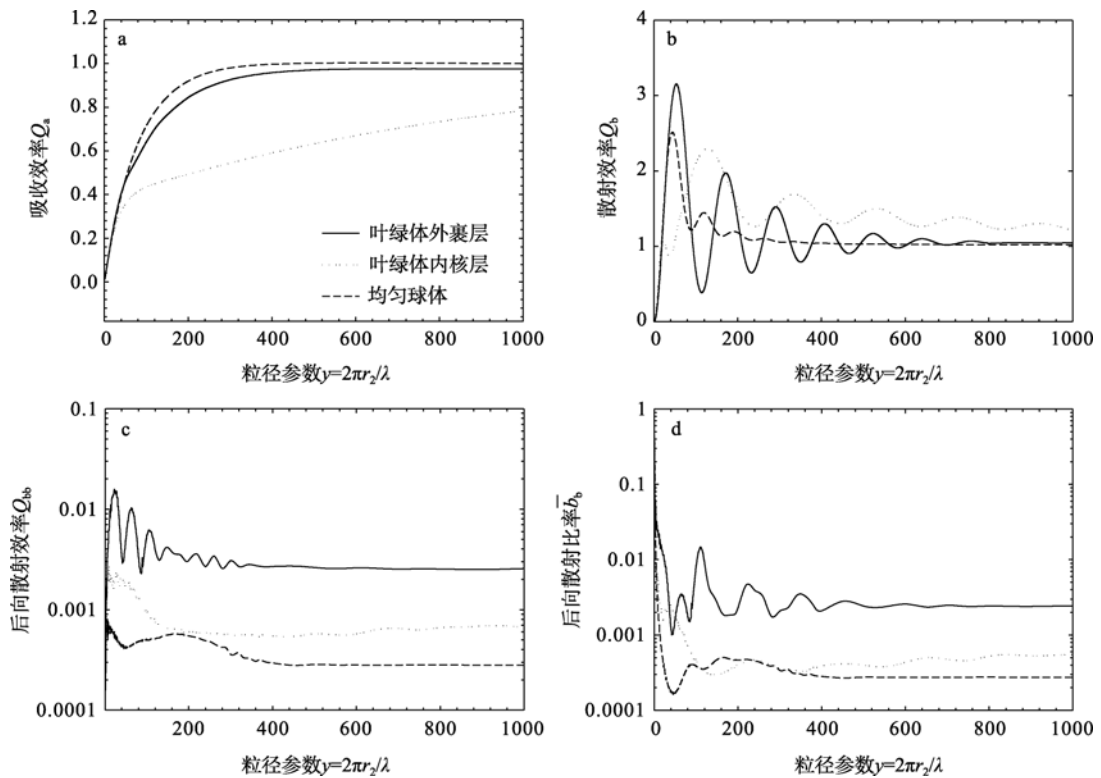


图 1 采用两层球形结构与均匀球形结构模拟藻细胞的(a)吸收效率 Q_a 、(b)散射效率 Q_b 、(c)后向散射效率 Q_{bb} 和(d)后向散射比率 \bar{b}_b 随粒径参数 $y = 2\pi r_2 / \lambda$ 的变化

两层细胞结构分别考虑叶绿体作为内核层和外裹层两种情况。叶绿体的折射率 $m_{\text{chlor}} = 1.14-0.02i$; 细胞质的折射率 $m_{\text{cyto}} = 1.02-0.0005i$, 叶绿体的体积占整个细胞体积的 20%, 根据体积等效, 均匀球体颗粒的折射率为 $m_{\text{homo}} = 1.044-0.0044i$

Fig. 1 Plots of (a) absorption efficiency factors Q_a , (b) scattering efficiency factors Q_b , (c) backscattering efficiency factors Q_{bb} and (d) backscattering ratio \bar{b}_b as a function of size parameter $y = 2\pi r_2 / \lambda$ for algal cells using homogenous spherical geometry and two-layered spherical geometry in inner and outer chloroplast. The chloroplast has a complex refractive index of $m_{\text{chlor}}=1.14-0.02i$. The cytoplasm has a complex refractive index of $m_{\text{cyto}}=1.02-0.0005i$. Relative chloroplast volume is set to 20%. According to Gladstone-Dale equivalence, volume equivalent homogenous sphere has a complex refractive index of $m_{\text{homo}}=1.044-0.0044i$

振荡中心值也明显高于另外两种细胞结构对应值, 当粒径参数 y 达到 1000 附近, Q_b 的振荡中心值约在 1.3 附近; 均匀球体与两层结构藻细胞相比, 最高振荡幅值对应的粒径参数 y 最小, 约在 45 附近, 最高近于极值 1; 散射效率 Q_b 随着粒径参数 y 的变化曲线, 随着叶绿体相对体积 V_v 的增大, 振荡峰位置往小粒径方向平移, 振荡幅值相应降低; 相反, 后向散射效率 Q_{bb} 和后向散射比率 \bar{b}_b 受 V_v 变化的影响并不明显。

叶绿体复折射率 m_{chlor} 是决定藻细胞光学特性的另一个重要参量, 图 2b 和 2c 分别考虑了叶绿体

复折射率实部 n_{chlor} 和复折射率虚部 n'_{chlor} 变化对光学特性的影响。

如图 2b 所示, n_{chlor} 的变化将引起散射效率 Q_b 的振荡峰位置及幅值的变化。随着 n_{chlor} 的增大, 振荡波峰的幅值相应增大, 但峰值对应的粒径参数 y 往更小值方向移动; 叶绿体折射率实部 n_{chlor} 的增大, 颗粒的后向散射效率 Q_{bb} 和后向散射比率 \bar{b}_b 也会相应地增加。例如, 当 n_{chlor} 从 1.09 增加到 1.19, 颗粒参数 $y=1000$ 时, 后向散射比率 \bar{b}_b 从 0.11% 增至 0.41%, 增加了约 3.68 倍; 但是吸收效率 Q_a 对 n_{chlor} 的变化并不敏感。

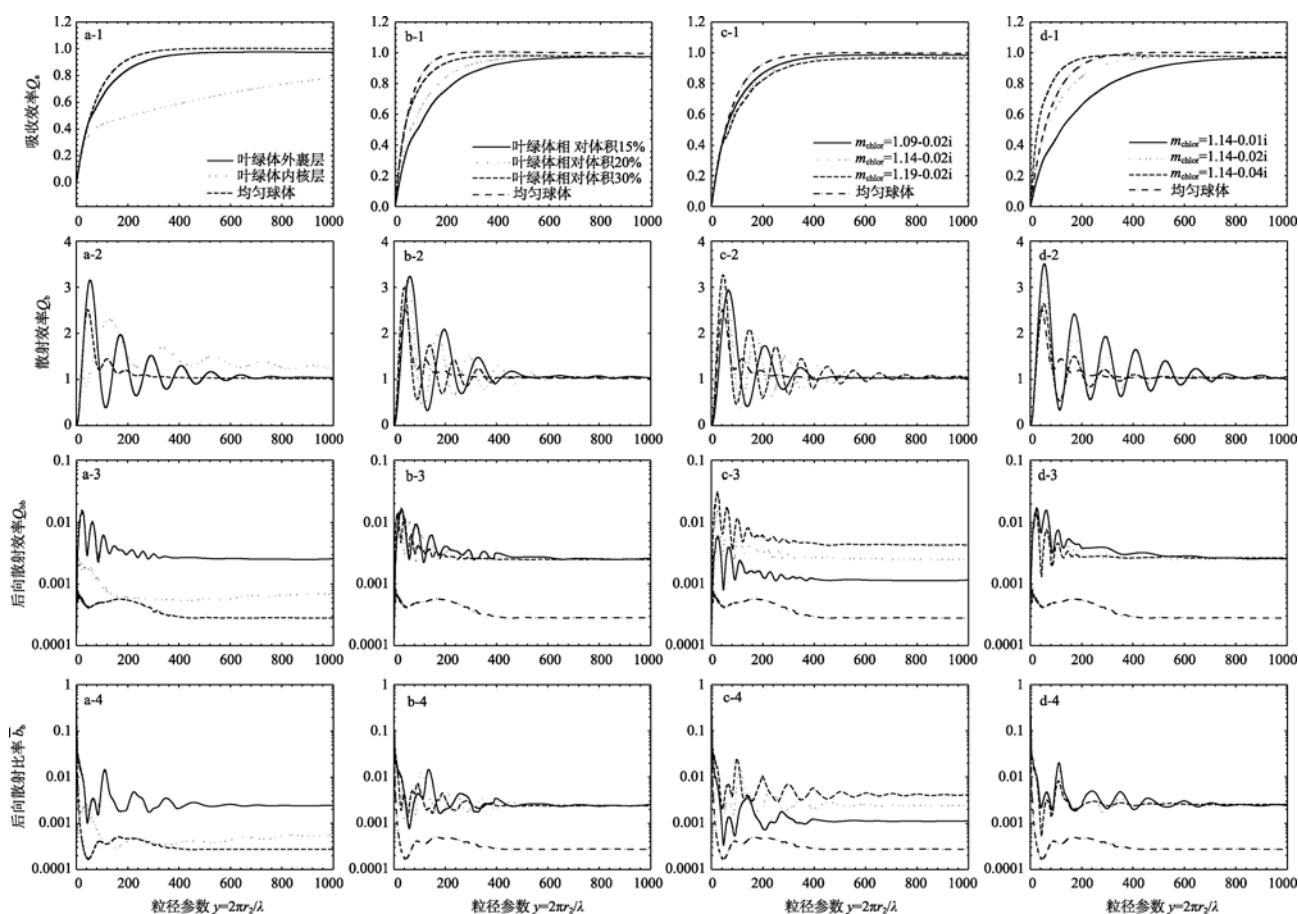


图 2 均匀球体和两层球体颗粒的光学效率因子以及后向散射比率随粒径参数的变化图

a. 叶绿体所占细胞相对体积 V_v 变化对藻细胞光学属性的影响, 分别设定 V_v 为 15%、20% 和 30%; b. 叶绿体折射率实部 n_{chlor} 的变化对藻细胞光学属性的影响, 分别设定 n_{chlor} 为 1.09、1.14 和 1.19; c. 叶绿体折射率虚部 n'_{chlor} 的变化对藻细胞光学属性的影响, 分别设定 n'_{chlor} 为 0.01、0.02 和 0.04; 图(a)中叶绿体的复折射率设定为 $m_{\text{chlor}}=1.14-0.02i$; 图 b 和 c 中叶绿体的相对体积 V_v 设为 20%; 所有图中, 均匀球体的复折射率设定为 $m_{\text{homo}}=1.044-0.0044i$, 细胞质的复折射率设定为 $m_{\text{cyto}}=1.02-0.0005i$

Fig. 2 Optical efficiency factors and backscattering ratio against size parameter for homogenous and two-layered spheres of (a) varying relative chloroplast volume V_v , and V_v are set to 15%, 20% and 30%, respectively; (b) varying real part of the chloroplast refractive index n_{chlor} with values of 1.09, 1.14 and 1.19, respectively; (c) varying imaginary part of the chloroplast refractive index n'_{chlor} with values of 0.01, 0.02 and 0.04, respectively. The complex refractive index of chloroplast is set to $m_{\text{chlor}}=1.14-0.02i$ in panel (a), and the relative chloroplast volume V_v is set to 20% in panels (b) and (c). In all panels, homogenous spheres have a complex refractive index $m_{\text{homo}}=1.044-0.0044i$, and cytoplasm in two-layered spheres has a complex refractive index $m_{\text{cyto}}=1.02-0.0005i$.

图 2c 给出的叶绿体折射率虚部 n'_{chlor} 的变化对细胞吸收效率 Q_a 的影响非常明显, 随着 n'_{chlor} 的增加, 细胞的吸收性明显增强, 如图 2c-1; 但是, 随着细胞吸收性的增强, 散射效率 Q_b 的振荡幅值会显著削弱; n'_{chlor} 的变化对后向散射效率 Q_{bb} 以及后向散射比率 \bar{b}_b 的影响相对较小, 当 n'_{chlor} 从 0.01 增长到 0.04, 在粒径参数 y 大于 600 的区间内, 后向散射效率 Q_{bb} 恒定在 0.0026 附近, 相应的后向散射比率 \bar{b}_b 几乎维持在 0.24% 附近(图 2c-3 和 c-4)。

3 结论

细胞结构是影响浮游植物光学特性的重要因素之一, 将藻细胞抽象为叶绿体和细胞质的两层球体结构, 结合 Aden-Kerker 散射理论, 本文详细地讨论了两层结构藻细胞的物理属性变化对其光学特性的影响, 并与均匀球体藻细胞的光学特性进行了比较分析。

分析结果表明, 与均匀球形藻细胞相比, 叶绿体和细胞质构成的两层结构对藻细胞光学特性有显著的影响, 且叶绿体为内核层或外裹层对应的光学特性也存在很大差异。叶绿体外裹层藻细胞和均匀藻细胞的吸收特性非常接近, 但叶绿体为内裹层时, 因打包效应的显著增强, 藻细胞的吸收效率 Q_a 会明显减弱; 两层结构的藻细胞会显著增强其后向散射特性, 叶绿体外裹层藻细胞的后向散射效率 Q_{bb} 和后向散射比率 \bar{b}_b 比均匀藻细胞的对应值增强近一

个量级, 叶绿体内裹层藻细胞的 Q_{bb} 和 \bar{b}_b 也会稍高于均匀藻细胞的对应值;

当叶绿体为藻细胞的外裹层时, 细胞叶绿体的折射率实部 n_{chlor} 、虚部 n'_{chlor} 以及叶绿体相对体积 V_V 的变化都会对藻类光学特性产生一定影响。(1) 叶绿体的折射率实部 n_{chlor} 变化对细胞散射特性影响很明显, 随着 n_{chlor} 的增大, 后向散射效率 Q_{bb} 和后向散射比率 \bar{b}_b 都会相应增大, 但 n_{chlor} 对吸收效率 Q_a 的影响几乎可忽略; (2) 随着叶绿体折射率虚部 n'_{chlor} 的增大, 藻细胞的吸收效率 Q_a 会显著增强, n'_{chlor} 的增大会对散射效率 Q_b 产生明显抑制作用, 后向散射效率 Q_{bb} 和后向散射比率 \bar{b}_b 受其变化影响相对较小; (3) 叶绿体相对体积 V_V 的变化对藻细胞光学特性存在一定影响。在保持叶绿体复折射率不变的情况下, 叶绿体相对体积 V_V 的增大将显著增强藻细胞的吸收效率 Q_a ; 散射效率 Q_b 随着粒径参数 y 的变化曲线, 随着叶绿体相对体积 V_V 的增大, 振荡峰位置和振幅都会产生一定变化; 但是后向散射效率 Q_{bb} 和后向散射比率 \bar{b}_b 受 V_V 变化的影响并不明显。

藻类的光学特性呈现显著的变化性, 深入地把握藻类的细胞结构、复折射率等物理属性对其光学特性的影响, 将增进对藻类光学特性变化机理的理解, 同时也为更好地实现藻类光学特性的理论建模, 促进赤潮优势藻、水体浮游植物种群结构等的光学监测提供坚实的基础。

参考文献

- [1] MOBLEY C D, SUNDMAN L K, BOSS E. Phase Function Effects on Oceanic Light Fields[J]. Appl Opt, 2002, 41: 1035–1050.
- [2] LEE Z P, ARNONE R, BABIN M, et al. Remote Sensing of Inherent Optical Properties: Fundamentals, Tests of Algorithms and Application[C]. No.5, IOCCG, Dartmouth, Canada. 2006.
- [3] SUBRAMANIAM A, CARPENTER E J, FALKOWSKI P G. Bio-optical properties of the marine diazotrophic cyanobacteria *Trichodesmium* spp. II. A reflectance model for remote sensing[J]. Limnol Oceanogr, 1999, 44(3): 618–627.
- [4] MONTES-HUGO M A, VERNET M, SMITH R, et al. Phytoplankton size-structure on the western shelf of the Antarctic Peninsula: A remote-sensing approach[J]. Int J Remote Sensing, 2008, 29(3): 801–829.
- [5] QUIRANTES A, BERNARD S. Light scattering by marine algae: Two-layer spherical and non-spherical modes[J]. J Quant Spectrosc Radiat Transfer, 2004, 89(1-4): 311–321.
- [6] MOREL A, BRICAUD A. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton[J]. Deep-Sea Res, 1981, 28(11): 1375–1393.
- [7] 周雯, 曹文熙, 李彩. 浮游植物吸收和散射特性: 理论模型[J]. 光学技术, 2007, 33(2): 177–180.
- [8] BRICAUD A, MOREL A. Light attenuation and scattering by phytoplanktonic cells: A theoretical modeling[J]. Appl Opt, 1986, 25: 571–580.
- [9] STRAMSKI D, BRICAUD A, MOREL A. Modeling the light attenuation and scattering by spherical phytoplankton cells: a retrieval of the bulk refractive index[J]. Appl Opt, 1988, 27: 3954–3956.
- [10] 周雯, 曹文熙, 李彩, 等. 由吸收系数及粒度分布计算浮游植物的散射光谱特性[J]. 光学学报, 2008, 28(8): 1429–1433.
- [11] STRAMSKI D, MOREL A. Optical properties of photosynthetic picoplankton in different physiological states as af-

- fect by growth irradiance[J]. *Deep-Sea Res*, 1990, 37(2): 245–266.
- [12] Stramski D, Reynolds R A. Diel variations in the optical properties of a marine diatom[J]. *Limnol Oceanogr*, 1993, 38(7): 1347–1364.
- [13] STRAMSKI D, ROSENBERG G, LEGENDRE L. Photosynthetic and optical properties of the marine chlorophyte *Dunaliella tertiolecta* grown under fluctuating light caused by surface wave focusing[J]. *Marine Biology*, 1993, 115(3): 363–372.
- [14] REYNOLDS R A, STRAMSKI D, KIEFER D A. The effect of nitrogen-limitation on the absorption and scattering properties of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*[J]. *Limnol Oceanogr*, 1997, 42(5): 881–892.
- [15] STRAMSKI D, SCIANDRA A, CLAUSTRE H. Variations in the optical properties of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* induced by various sources of growth limitation[J]. *Limnol Oceanogr*, 2002, 47(2): 392–403.
- [16] STRAMSKI D, KIEFER D A. Light scattering by microorganisms in the open ocean[J]. *Progress in Oceanography*, 1991, 28(4): 343–383.
- [17] STRAMSKI D, BOSS E D, BOGUCKI, et al. The role of seawater constituents in light backscattering in the ocean[J]. *Progress in Oceanography*, 2004, 61, 27–56.
- [18] STRAMSKI D, MOBLEY C D. Effects of microbial particles on oceanic optics: A database of single-particle optical properties[J]. *Limnol Oceanogr*, 1997, 42(3): 538–549.
- [19] MOBLEY C D, STRAMSKI D. Effects of microbial particles on oceanic optics: Methodology for radiative transfer modeling and example simulations[J]. *Limnol Oceanogr*, 1997, 42(3): 550–560.
- [20] BRICAUD A, BEDHOMME A L, MOREL A. Optical properties of diverse phytoplanktonic species: Experimental results and theoretical interpretation[J]. *J Plankton Res*, 1988, 10(5): 851–873.
- [21] VAILLANCOURT R D, BROWN C W, GUILLARD R R L, et al. Light backscattering properties of marine phytoplankton: relationships to cell size chemical composition and taxonomy[J]. *J Plankton Res*, 2004, 26(2): 191–212.
- [22] VOLTEN H, HAAN J F DE, HOVENIER J W, et al. Laboratory Measurements of Angular Distributions of Light Scattered by Phytoplankton and Silt[J]. *Limnol Oceanogr*, 1998, 43(6): 1180–1197.
- [23] QUINBY-HUNT M S, HUNT A J, LOFFTUS K, et al. Polarized-light scattering studies of marine *Chlorella*[J]. *Limnol Oceanogr*, 1989, 34(8): 1587–1600.
- [24] BOHREN C F, HUFFMAN D R. Absorption and scattering of light by small particles[M]. Wiley New York. 1983.
- [25] AAS E. Refractive index of phytoplankton derived from its metabolite composition[J]. *J Plankton Res*, 1996, 18(12), 2223–2249.
- [26] BRICAUD A, ZANEVELD J R, KITCHEN J C. Backscattering efficiency of coccolithophorids: use of a three-layered sphere model[J]. *Ocean Optics XI. Proc SPIE*, 1992, 1750: 27–33.
- [27] KITCHEN J C, ZANEVELD R J V. A Three-Layered Sphere Model of the Optical Properties of Phytoplankton[J]. *Limnol Oceanogr*, 1992, 37(8): 1680–1690.
- [28] ANDERSSON P O, GILLBRO T, FERGUNSON L, et al. Absorption spectral shift of carotenoids related to medium polarizability[J]. *Photochem Photobiol*, 1991, 54: 353–360.
- [29] PAILLOTIN G, LEIBL W, GAPINSKI J, et al. Light gradients in spherical photosynthetic vesicles[J]. *Biophys J*, 1998, 75: 124–133.
- [30] GRUSZECKI W I, GRUDZINSKI W, BANASZEK-GLOS A, et al. Xanthophyll pigments in light harvesting complex II in monomolecular layers: localisation, energy transfer and orientation[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1999, 1412: 173–183.
- [31] GEIDER R J, OSBORNE B A. Light absorption by a marine diatom: experimental observations and theoretical calculations of the package effect in a small *Thalassiosira* species[J]. *Mar. Biol*, 1987, 96(2): 299–308.
- [32] BERNARD S. The bio-optical detection of harmful algal blooms[D]. University of Cape Town, 2005.