

# 藻类的光控发育<sup>①</sup>

王伟 林均民 金德祥

(厦门大学生物学系 厦门 361005)

**摘要** 藻类发育的许多方面受光的调控,且多种多样的光受体参与藻类的光形态建成过程。本文就近年来藻类光形态建成领域的研究进展简要综述,内容以海洋藻类为主,主要包括光周期、非光周期控制的藻类发育类型,以及藻类的光受体的种类及分子特性,并兼顾与高等植物的相关特性进行比较。

**关键词** 藻类,光,发育,光受体

## PHOTOCONTROL OF DEVELOPMENT IN ALGAE

WANG Wei LIN Jun-Min JIN De-Xiang

(Department of Biology, Xiamen University, Xiamen 361005)

**Abstract** Many aspects of algae development are controlled by light, and a wide range of different photoreceptors appear to be involved. This review summarizes recent advances in photocontrol of development in algae. We focus mainly on photomorphogenesis in marine algae, including photoperiodic responses and nonperiodic responses, and photoreceptors (phytochromes in particular) in algae. We also compare algae with higher plants in some aspects of photomorphogenesis when necessary.

**Key words** Algae, Light, Development, Photoreceptors

光对植物生长和发育的重要性不言而喻,除了作为光合作用能源外,光也控制植物(包括藻类)的一系列发育过程,即光形态建成(Kendrick和Kronenberg, 1994)。光形态建成侧重于两方面的研究:一是光受体本身,研究其光谱学、生物化学及分子生物学,有关知识主要来自高等植物;其二是光反应的最终结果,各种植物都是研究对象(Kendrick和Kronenberg, 1994; Dring, 1988; Wada和Kadota, 1989)。藻类结构在细胞水平简单,形态、生理具有多样性,因此,适合作为光形态建成研究的模式材料。海洋藻类的光控发育研究尤其有意义,因为:(1)海藻的光合色素呈多样性,意味着光反应具有生理多样性;(2)海洋中光环境比陆地多变,对光不同的反应将制约藻类在水中的生长与分布;(3)植物的早期进化发生在海洋中,不同藻类生理学的差异可能反映植物进化历程(Dring和Luning, 1983)。

高等植物光形态建成研究的飞速进展,以及分子生物学的渗透,极大地促进了藻类光控发育研究(Rudiger和Lopez-Figueroa, 1992; Morand等, 1993)。本文就藻类光控发

① 国家自然科学基金资助项目(39670076)。

缩写: B 蓝光, Chl 叶绿素, FR 远红光, G 绿光, LD 长日照, LDP 长日植物, NB 夜中断, Phy 光敏色素, R 红光, SD 短日照, SDP 短日植物, Y 黄光

育研究作一简要综述。

## 1 光周期反应

光周期现象指对日照长度的反应,也称光周期反应。严格的定义是,动物、植物生活史的某些方面受光、暗时间长度的控制(Vince-Prue, 1983)。在光形态建成领域,光周期反应一直是研究的热点。但藻类光周期现象研究进展缓慢,部分原因是,大型藻在实验室里培养不方便,微藻虽易培养,但形态简单,光周期反应控制的范围小(Dring, 1988)。过去认为,光周期对海洋植物很少有生态意义,海洋温度的变化足以指示季节更替。然而,对大型海藻的研究表明,光周期并非不重要。

### 1.1 光周期控制的发育类型

1967年开始研究藻类(*Porphyra tenera* 甘紫菜,红藻)的光周期反应(Dring, 1967)。截止到1988年,在大型绿藻、褐藻和红藻中,已发现55种光周期反应(Dring, 1988),其中绝大多数为长夜反应。藻类光周期反应主要见于异形世代交替的种,但同形世代(*Dumontia*)(Rietema和Breeman, 1982)和单世代(*Ascophyllum*)(Tery和Moss, 1980)的种也有。

通常,藻类配子(Tery和Moss, 1980; Brodie和Guiry, 1987; Ten等, 1983)、孢子(Dring, 1967; Breeman和Ten, 1987; Dickson和Waaland, 1985; Lunning, 1981; Rentschler, 1967)形成受光周期影响。杉藻(*Gigartina acicularis*, 红藻)的雌、雄配子体仅在日照短于12h(14~18 °C)时形成(Guiry和Cunningham, 1984),这是光周期控制藻类配子产生的首例报导。甘紫菜、柏桉藻(*Bonnemaisionia hamifera*, 红藻)通过隐藏的孢子体越冬,在秋、冬季短日照(SD)下产生孢子。礁膜藻(*Monostroma grevillei*, 绿藻)的配子体呈大的叶片状,其单细胞的孢子体产生孢子在光周期控制下(Dring和Luning, 1983)。

藻类的生长也受光周期影响。红藻、褐藻由平伏的壳或分支丝形成直立枝受光周期控制(Rietema和Breeman, 1982; Dring和Luning, 1975)。SD诱导两种巨藻产生新叶片,长日照(LD)则促进新叶片生长(Luning, 1986; Powell, 1986)。Laminaria(海带属)在SD下形成新叶片和一些关键酶活性有关(Luning, 1986)。在SD下,Derbesia(德氏藻属)原生质体发育与LD下的明显不同。这些反应比生殖过程简单,有利于研究光周期反应的生物化学。

需要指出的是,目前仍缺少单细胞藻类的光周期研究资料。单胞藻的浮游习性使人们主观认为,光强度、温度及营养比日照长度更有生态意义,因而对单胞藻的光周期现象缺少系统研究。没有证据表明,大型个体是光周期反应所必需的。恰好相反,大型藻的许多光周期反应发生在生活史的显微阶段(Breeman和Ten, 1987; Luning, 1981; Rentschler, 1967)。另外,单胞藻对光的反应与大型藻有许多相似之处(Dring, 1988)。以硅藻为例,几乎所有中心硅藻的有性繁殖都需要光的诱导,有些种的性化反应要求SD(Drebes, 1977; Armbrust和Chisholm, 1990)。北方劳德藻(*Lauderia borealis*)的有性生殖呈现节律现象,强光照和较长的光期有利于性分化,并且光强度和光周期有互补作用(林均民和翁师德, 1994)。在自然界中,硅藻的有性生殖常发生在固定的季节(金德祥,

1990), 这种季节性显然与光周期、温度等有关。因此, 对单胞藻没有光周期反应的观点应重新评价。

## 1.2 藻类光周期反应的特性

对于高等植物, 夜中断(night break, NB)可使SD与LD有相同的效应, 即抑制短日植物(SDP)开花, 诱导长日植物(LDP)开花(Vince-Prue, 1983)。藻类研究一直沿用这个标准, 鉴别对日照的反应是真正的光周期反应, 或是光合行为的差异(Dring, 1988; Dring和Luning, 1983)。也就是说, 臆测藻类光周期反应的生理学和开花的相似。第一个详细研究的藻类光周期反应, 即SD控制甘紫菜的贝整期繁殖(Dring, 1967; Rentschler, 1967), 在许多方面确实与开花反应惊人地相似, 如对NB敏感, 红光(R, 660~670 nm)在NB中最有效, 远红光(FR, 730~750 nm)可逆转R的效果, 光敏色素(phytochrome, Phy)是光周期反应的受体等。

然而, 更多种类的光周期反应与光周期诱导开花反应不同, 尤其在对NB的敏感性方面。*Ascophyllum nodosum* (褐藻)的SD反应虽可被NB抑制, 但蓝光(B)、R同样有效, 且FR不能逆转R的效应(Tery和Moss, 1980)。红藻*Acrosymphyton* (Breman和Ten, 1987)、*Cordylecladia* (Brodie和Guiry, 1987)和*Rhodochorton* (Dring和West, 1983)的四孢子囊仅在SD下形成, 但每隔2h进行一次NB(1h白光,  $150 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2}$ )却不能抵消SD的诱导效应。NB不能抑制*Rhodochorton*对8h日照反应, 却完全抑制对10h日照反应; 更有意思的是, 在14h暗期中, 暗期开始1h后进行的NB可抑制85%个体产生孢子, 在暗期开始2.5~7.5h间, NB则完全无效(Dring和West, 1983)。显然, 对于藻类, 长夜中间不一定是NB有效的时间。

上述对NB的不敏感性在SDP中不呈现, 倒和LDP开花的光控(light dominant)反应相似, 即对NB不敏感, 测时系统对日长、而非夜长反应(Vince-Prue, 1983)。这类反应可用延长光期实验区分: 无论在主光期之前或之后延长光期, 长夜反应都受同样程度的抑制; 对于光控反应, 在主光期之前延长光期的抑制效应较高。*Acrosymphyton*在SD下形成四孢子囊即是一光控反应(Breman和Ten, 1987), 在延长光期(白光,  $0.05 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )中, B抑制作用最强, R也有些效果, 但FR无效。因此, 可能是B受体起作用。

藻类的光周期反应通常在相对狭窄的温度范围内表现(Dring和Luning, 1983; Guiry和Cunningham, 1984), 这给研究工作带来许多不便。日长、温度的组合有时很独特, 以致藻类生殖(尤其在底栖藻中)常被限定于特定的季节, 某些种类在允许营养生长的地理区域不能完成生活史。如柏桉藻(红藻)在 $15^\circ\text{C}$ 、日照短于10h才能产生四孢子囊, 在 $10^\circ\text{C}$ 、 $20^\circ\text{C}$ 则受抑制, 其繁殖只能发生在10~12月(日本海)(Luning, 1981)。温度也影响藻类的临界日长:*Porphyra*的临界日长在 $15^\circ\text{C}$ 、 $20^\circ\text{C}$ 短1h; 温度从 $15^\circ\text{C}$ 降到 $10^\circ\text{C}$ , 四种地理种的临界日长相应地缩短(Dring, 1970)。而温度对高等植物临界日长的影响较小(Vince-Prue, 1983), 因此, 藻类的测时系统可能对温度更敏感。

综上所述, 和高等植物相比, 藻类的光周期反应呈生理多样性。某些种类的光受体为B受体(或称隐花色素 cryptochrome)而非Phy, 或者两者共同介导; 除少数外, 藻类的SD反应对NB不敏感, 或敏感时刻不在黑暗中间; 未发现典型的光控型LDP藻类。另外, 藻类光周期反应往往要求严格的温度条件。

## 2 非周期光控发育

藻类发育除了常规意义上的营养及生殖结构形成,还包括代谢发育(如变绿、酶合成等)(Ding, 1988),因为单胞藻形态发育的变化少。藻类的许多发育过程受光影响,但不是由光周期控制(表 1~3)。和光周期反应相比,有很多单胞藻,包括实验室中常用的绿藻 *Chlorella* (小球藻属)和双鞭甲藻的研究资料。但对海洋中重要的浮游植物——硅藻,仍缺少研究。

### 2.1 代谢

和被子植物不同,藻类叶绿体发育及叶绿素(Chl)合成可在黑暗中进行。短暂 R 可促进脐形紫菜(*Porphyra umbilicalis*, 红藻)、硬石莼(*Ulva rigida*, 绿藻)在黑暗中合成 Chl a(Lopez-Figueroa 和 Niell, 1989)。这种效应可被随后的短暂 FR 所逆转,说明有关的光受体可能是 Phy。另外, B 也促进硬石莼中 Chl a 合成,并有部分 FR 逆转性。这两种藻对 R、B 不同的反应被解释为适应自然光环境的结果。脐形紫菜生长在潮间带的上层水域,光质和陆地生境相似,而硬石莼主要见于下层的混浊水域,其间 FR、B 剧烈衰减, R 衰减则小的多(Niell, 1979)。有两种光受体控制硬石莼的 Chl a 合成是必要的:在清澈水域,主要是 B 受体起作用;在混浊水域,Phy 起主要作用,因为剧烈衰减后的 B 不足以控制 Chl 合成(Lopez-Figueroa 和 Niell, 1989; Rudiger 和 Lopez-Figueroa, 1992)。

某些藻(如 *Euglena gracilis* 纤细裸藻)或突变体在光下才能转绿(表 1)。同时, B 预照

表 1 光控制藻类的代谢

发育类型	属名	门类	有效光	参考文献
转绿	<i>Chlorella</i>	绿藻	B	Senger, 1987
	<i>Scenedesmus</i>	绿藻	B	Senger, 1987
	<i>Euglena</i>	裸藻	多种	Eberly 等, 1986
色素组成	<i>Scenedesmus</i>	绿藻	B	Eberly 等, 1986
	<i>Tolypothrix</i>	蓝藻	R/G	Fujita 和 Hattori, 1960
	<i>Crypomonas</i>	隐藻	G	Kamiya 和 Miyachi, 1984
	<i>Prorocentrum</i>	甲藻	G	Faust 等, 1982
酶合成	<i>Chlorogonium</i>	绿藻	B	Roscher 和 Zetsche, 1986
	<i>Cyanidium</i>	红藻	B	Steinmuller 和 Zetsche, 1984
促进细胞分裂	<i>Chlorella</i>	绿藻	B	Senger 和 Schoser, 1966
抑制细胞分裂	<i>Prototheca</i>	绿藻	B	Epel 和 Krauss, 1966
	<i>Chlamydomonas</i>	绿藻	B/Y	Carroll 等, 1970
细胞分化	<i>Volvox</i>	绿藻	G	Kirk 和 Kirk, 1985
渗透调节	<i>Chlamydomonas</i>	绿藻	B	Thompson 等, 1985

B. 蓝光, G. 绿光, R. 红光, Y. 黄光

射后, 它们对原叶绿素酯吸收的光 (B 和 R) 更敏感 (Senger, 1987)。B 对氨基-乙酰丙酸 (Chl 前体) 合成所需要酶的形成也有直接影响。在 *Euglena* (裸藻属) 转绿时, 除 B 受体外, 黄光 (Y) 受体、绿光 (G) 受体也可能参与。*Delesseria* (红叶藻属) Chl 形成需要光, 但藻红蛋白可在黑暗中形成 (Luning, 1984), 这种现象值得深入研究。

完全转“绿”的藻类, 色素组成变化很大。一般认为是对光强度或光质适应的结果 (Dring, 1988)。围绕强度适应或者光色 (chromatic) 适应, 学术界一直在争论。两种观点都有合理之处, 因为随着水层深度的增加, 光质变化的同时伴有光强度的衰减。在讨论底栖藻的垂直分布时, 更难区分开这两种因子的作用。蓝绿藻中, 两种藻胆色素的比例受光质影响, R 促进藻蓝蛋白合成, G 刺激藻红蛋白合成 (Fujita 和 Hattori, 1960) (表 1), 这也许是原初意义上的光色适应。在 G 下, *Cryptomonas* (隐藻属) 中藻红蛋白 (Kamiya 和 Miyachi, 1984)、*Prorocentrum* (原甲藻属) 中多甲藻素 (peridinin) (Faust 等, 1982) 也增加。

在低辐照度光下, 藻类和高等植物的反应类似, 即总色素增加、Chl a 与辅助色素之比降低。在高等植物中, 这种反应由 Phy 介导 (Kasemir, 1983); 在某些淡水藻中, 似乎由隐花色素控制。对其他藻类, 尚未达成共识。单色光如 B、R 对细胞活动的影响 (表 1), 一般认为是光影响光合、呼吸途径限速酶合成或活性。

表 2 光对藻类营养生长的影响

发育类型	属名	门类	有效光	参考文献
孢子萌发	<i>Nitella</i>	绿藻	R	Sokol 和 Stross, 1992
	<i>Chara</i>	轮藻	R/FR	Takatori 和 Imahori, 1971
	<i>Scrippsiella</i>	甲藻	G	Binder 和 Anderson, 1986
	<i>Bangia</i>	红藻	G	Charnofsky 等, 1982
生长	<i>Fremyella</i>	蓝藻	R/G	Diakoff 和 Scheibe, 1975
	<i>Spirogyra</i>	绿藻	R/FR	Virgin, 1978
	<i>Chara</i>	轮藻	R/FR	Rethy, 1968
	<i>Nerocystis</i>	褐藻	R/FR	Duncan 和 Foreman, 1980
双向生长	<i>Vaucheria</i>	黄藻	B	Kadaoka, 1987
	<i>Scytosiphon</i>	褐藻	B	Dring 和 Luning, 1975
表面毛形成	<i>Acetabularia</i>	绿藻	B	Schmid 等, 1987
	<i>Scytosiphon</i>	褐藻	B	Dring 和 Luning, 1975
假根形成	<i>Spirogyra</i>	绿藻	R/FR	Nagata, 1973

注释同表 1

## 2.2 营养结构形成

早期的光控种子萌发实验, 为高等植物光形态建成研究提供了良好基础, 藻类光形态建成研究因缺少类似的工作而进展缓慢 (Dring, 1988)。藻类孢子一般在黑暗中萌发, 但某些轮藻的卵孢子 (oospores) 萌发需要光, 这些孢子较大, 结构也精细 (表 2)。在两例

(*Nitella* 和 *Chara*) 中, Phy 是光控制休眠孢子萌发的受体 (Sokol 和 Stross, 1992; Takatori 和 Imahori, 1971); 另一例 (*Anabaena*) 中的光受体是藻蓝蛋白 (Braune, 1979)。G 诱导 *Scrippsiella* 的孢囊 (cysts) 萌发也是一种光形态建成反应, 因为短至 1 秒的正常培养光照即足以诱导 50% 的反应 (Binder 和 Anderson, 1986)。

B 影响双向生长及表面毛的形成 (表 2), 只见于水生植物, 可能有某种生态意义。*Vaucheria* (无隔藻属) 顶端生长由 B 促进, 这也许是其向光生长的基础 (Kataoka, 1987)。B 影响角毛藻 (*Chaetoceros*, 硅藻) 的生长, 则是光合色素差别吸收光的结果 (Gostan 和 Lechuga-Deveze, 1986)。

### 2.3 生殖结构形成

藻类生殖结构形成, 孢子、配子释放也受光影响 (表 3)。几乎所有的中心硅藻形成复大孢子都需要光的诱导 (Drebes, 1977; Armbrust 和 Chisholm, 1990, 林均民和翁师德, 1994)。光抑制单细胞绿藻 *Protosiphon* 的游动孢子 (zoospore) 形成, 而另一种单胞绿藻和几种巨藻的繁殖受光促进 (表 3)。对于孢子释放, 光促进的例子较多。*Laminaria* (海带属) 较特殊: B 使孢子释放推迟几小时, 并抑制释放节律 (Terborgh, 1965)。在光下, *Pelvetia* (鹿角藻属) 的成熟生殖托 (receptacles) 延迟 450 h 才释放卵子, 而在黑暗中不到 3min 卵子即开始释放 (Jaffe, 1954)。

表 3 光控制藻类生殖过程

发育类型	属名	门类	有效光	参考文献
抑制孢子形成	<i>Protosiphon</i>	绿藻	B/Y	Durant 等, 1968
诱导配子、孢子形成	<i>Acetabularia</i>	绿藻	B	Terborgh, 1965
	<i>Diclyota</i>	褐藻	R	Muller 和 Clauss, 1976
	<i>Laminaria</i>	褐藻	B	Luning 和 Dring, 1975
	<i>Trebouxia</i>	绿藻	R/FR	Giles 1970
	<i>Lauderia</i>	硅藻	?	林均民和翁师德, 1994
诱导配子、孢子释放	<i>Monostroma</i>	绿藻	B	Shihara, 1958
	<i>Desmatrichum</i>	褐藻	B	Lockhart, 1982
抑制配子、孢子释放	<i>Laminaria</i>	褐藻	B	Terborgh, 1965

注释同表 1

## 3 光受体

光受体是一种不仅可吸收光且可传导光信号的色素 (或复合物)。藻类光受体主要是 Phy 和 B 受体 (隐花色素) (Rudiger 和 Lopez-Figueroa, 1992)。和高等植物相比, 藻类的 Phy 信号系统处于进化的早期, 表现更多的是隐花色素反应 (Dring, 1988; Dring 和 Luning, 1983; Wada 和 Kado ta, 1989)。

### 3.1 光敏色素

目前认识最清楚的光受体是 Phy, 它参与生理过程的标准是 R/FR 性, 即如果短暂

R 对某个生理过程的诱导效应可被随后的短暂 FR 所取消, 那么该过程就在 Phy 控制之下(Mohr, 1984)。由于藻类中的 Chl 强烈地吸收 R, 对于 R 专一性的反应, 也必须考虑有无光合作用的效应, 而且短暂光的生理效应宜暗适应 1~3 h 再测定(Rudiger 和 Lopez-Figueroa, 1992)。

利用 R/FR 逆转实验, 早在 1959 年就证实 Phy 调节转板藻(*Mougeotia*, 单细胞绿藻)中叶绿体的向光运动(Haupt, 1959)。此后, 该种一直用于 Phy 的研究。在研究甘紫菜的 SD 反应时, 根据 NB 的 R/FR 可逆性, Dring(1967)与 Rentschler(1967)都认为 Phy 是光周期反应的受体。但有些研究者有异议, 他们认为 R 与 FR 的拮抗作用可能是光系统 I、II 差异吸收的结果(Bjorn, 1979; Cunningham 等, 1990)。

通过免疫印迹(immunoblotting)鉴定藻类中是否存在 Phy 的方法更灵敏、直观。利用高等植物 PhyA、PhyB 的单克隆抗体, 在转板藻、中带鼓藻(*Mesotaenium*, 绿藻)中都检测到有交叉反应的多肽(Cordonnier 等, 1986); 在其他绿藻、褐藻中也获得了类似结果(Ruyters 等, 1991; Lopez-Figueroa 等, 1989); 用 PhyA 的 N 端、C 端抗原决定位(epitope)专一性的 7 种单抗鉴定时, 3 种绿藻、1 种红藻和 2 种褐藻的交叉反应最多(Lopez-Figueroa 等, 1990)。因此, 这些藻类中可能存在 Phy 或类似物。也有人认为, 在绿藻 *Chlamydomonas* 中, PhyA 的单抗免疫检测到的蛋白并不是 Phy(Bononberger 等, 1994)。

已从绿藻中分离、部分提纯 Phy 蛋白(120kD)(Kidd 和 Lagarias, 1990), 这是藻类中存在 Phy 的直接证据。绿藻 Phy 与高等植物 PhyA、PhyB 同源性分别为 50~53%、62~63%, 和卷柏(*Selaginella*)Phy 的同源性为 74%, 其 Pfr 的  $\lambda_{\max}$  为 705~715nm, 和高等植物相比蓝移了 15nm (Morand 等, 1993)。由于 710nm FR 在水中的穿透力比 730nm 光要强, 从理论上讲, 这种蓝移更适合 Phy 在水中发挥作用。另外, 绿藻 Phy 水平明显受光/暗交替的调控(Morand 等, 1993), 这和高等植物的 PhyA 颇为相似。尚未发现藻类中存在多种 Phy 分子及其基因家族。

综上所述, 有确凿的证据表明, 绿藻中存在 Phy。对其他藻类研究中的 R/FR 可逆效应, 仍要谨慎对待。

### 3.2 B 受体

藻类的许多光形态建成反应由 B 受体介导。对其生化本质, 众说纷纭。曾一度看好黄素蛋白(flavoprotein), 但其分子结构简单, 不足以解释生理效应及作用光谱的多样性现象(Senger, 1987; Dring, 1988; Rudiger 和 Lopez-Figueroa, 1992)。B 受体的身分, 仍待进一步确定, 此处仅涉及一例新进展。研究纤细裸藻的光趋性时发现(Galland 等, 1990), 黄素蛋白和 pterins 协同作用。两者都存在于副鞭毛中, 从中分离出 3 种 pterin-蛋白、1 种黄素蛋白; 黄素蛋白和 pterin 共同或仅由 pterin 作为 B 受体的可能性尚不能排除(Galland 和 Senger, 1988a, b)。

## 4 结束语

藻类光控发育研究, 不仅可以丰富、发展光形态建成理论, 为藻类生理学、生态学提供新资料, 而且具有重要的实用价值。如光周期、水温控制紫菜生活史阐明以后, 紫菜的人工养殖才成为可能, 并使得紫菜工业有保障和高效率。单胞藻曾对植物生理学的发展做

出重大贡献(如光合作用研究),今后仍要注重对单胞藻的研究,尤其在光形态建成领域,因为单胞藻的光控发育完全在一个细胞内完成,其光信号传递比高等植物中简单,研究单胞藻的光控发育可为探索高等植物的光控发育提供资料和新思路。

藻类光形态建成仍有许多悬而未决的问题。例如,不同藻类光周期反应差异的生理基础是什么?B受体和Phy是如何协作的?B受体的生化本质是什么?藻类的光信号链涉及那些中间体?这些都需要进一步研究,并可借鉴高等植物中Phy信号传导研究的巨大进展。在实验室中研究藻类的光控发育时,应注意光强、光质的影响,因为自然水域(尤其海洋)中光质、光强的垂直变化较大。

## 参 考 文 献

- 林均民、翁师德, 1994. 海洋与湖沼, **25**: 601~605
- 金德祥著, 1990. 海洋硅藻学, 厦门: 厦门大学出版社, 第17~18页
- Armbrust E W, Chisholm S W, 1990. *J Phycol*, **26**: 470~478
- Binder B J, Anderson D M, 1986. *Nature*, **322**: 659~661
- Bjorn L O, 1979. *Q Rev Biophys*, **12**: 1~23
- Bononberger J et al, 1994. *J Plant Physiol*, **144**: 346~359
- Braune W, 1979. *Arch Mikrobiol*, **122**: 289~295
- Breeman A M, Ten H A, 1987. *J Phycol*, **23**: 36~42
- Brodie J, Guiry M D, 1987. *Phycol J*, **22**: 300~301
- Carrall J W et al, 1970. *Photodem Photobiol*, **12**: 91~98
- Charnofsky K et al, 1982. *J Phycol*, **18**: 417~422
- Cordonnier M M et al, 1986. *Plant Physiol*, **80**: 982~983
- Cunningham F X et al, 1990. *Plant Physiol*, **93**: 888~895
- Diakoff S, Scheibe J, 1975. *Physiol Plant*, **34**: 125~128
- Dickson L G, Waaland J R, 1985. *Planta*, **165**: 548~553
- Drebes G, 1977. In: D Werner (ed) *The Biology of Diatoms* Berkeley: University of California Press pp 250~283
- Dring M J, 1967. *Nature*, **215**: 1411~1412
- Dring M J, 1970. In P Halldal (ed) *Photobiology of microorganisms* London: Wiley, pp 345~368
- Dring M J, 1988. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **39**: 157~174
- Dring M J, Luning K, 1975. *Z Pflanzenphysiol*, **75**: 107~117
- Dring M J, Luning K, 1983. In: W Shropshire H Mohr (eds) "Encyclopedia of plant physiology, Vol 16B, Photomorphogenesis" Heidelberg: Springer-Verlag pp 545~568
- Dring M J, West J A, 1983. *Planta*, **159**: 143~150
- Duncan M J, Foreman R E, 1980. *J Phycol*, **16**: 138~142
- Durant J P et al, 1968. *J Phycol*, **4**: 356~362
- Eberly S L et al, 1986. *Arch Biochem Biophys*, **245**: 338~347
- Epel B, Krauss R W, 1966. *Biochim Biophys Acta*, **120**: 73~83
- Faust A et al, 1982. *J Phycol*, **18**: 349~356
- Fujita Y, Hatton A, 1960. *Plant Cell Physiol*, **1**: 129~303
- Furuya M, 1993. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **44**: 617~645
- Galland P et al, 1990. *Photochem Photobiol*, **51**: 675~680
- Galland P, Senger H, 1988a. *J Photochem Photobiol B*, **1**: 277~294
- Galland P, Senger H, 1988b. *Photochem Photobiol*, **48**: 811~820
- Giles K L, 1970. *Can J Bot*, **48**: 1343~1346
- Gostan J, Lechuga-Deveze C, 1986. *J Phycol*, **22**: 63~71
- Guiry M D, Cunningham E M, 1984. *Phycologia*, **23**: 357~367
- Haupt W, 1959. *Planta*, **53**: 484~501
- Jaffe L, 1954. *Nature*, **174**: 743
- Kamiya A, Miyachi S, 1984. In: H Senger (ed) "Blue Light Effects in Biological Systems" Berlin: Springer-Verlag, pp 517~528
- Kasemir H, 1983. In: W Shropshire, H Mohr (eds) "Encyclopedia of plant physiology, Vol 16B, Photomorphogenesis"



- Heidelberg: Springer-Verlag, pp 662~687
- Kataoka H, 1987. *Plant Cell Physiol*, **28**: 61~71
- Kendrick, R E, Kronenberg G H M (eds), 1994. "Photomorphogenesis in Plants", 2nd ed Dordrecht: Kluwer Academic Netherlands
- Kidd, D G, Lagarias J C, 1990. *J Biol Cell*, **265**: 7029~7035
- Kirk M M, Kirk D L, 1985. *Cell*, **41**: 419~428
- Lobban C S et al, 1981. *Z Pflanzphysiol*, **105**: 81~83
- Lockhart J C, 1982. *Phycologia*, **21**: 264~272
- Lopez-Figueroa F, Niell F X, 1989. *Physiol Plant*, **76**: 391~397
- Lopez-Figueroa F et al, 1989. *Bot Acta*, **102**: 178~180
- Lopez-Figueroa F et al, 1990. *J Plant Physiol*, **136**: 484~487
- Luning K, 1981. *Ber Dtsch Bot Ges*, **94**: 401~417
- Luning K, 1986. *Phycol J*, **21**: 269~273
- Luning K, 1984. *Phycol J*, **19**: 196~197
- Luning K, Dring M J, 1975. *Mar Biol*, **45**: 297~309
- Mohr H, 1984. In: H Mohr (ed) "Techniques in Photomorphogenesis" New York: Academic Press, pp 13~41
- Morand L Z et al, 1993. *Plant Physiol*, **101**: 97~103
- Muller S, Clauss H, 1976. *Z Pflanzenphysiol*, **78**: 461~465
- Nagata Y, 1973. *Plant Cell Physiol*, **14**: 543~554
- Niell F X, 1979. *J Exp Mar Biol Ecol*, **36**: 185~200
- Powell J, 1986. *Am Zool*, **26**: 479~487
- Rentschler H G, 1967. *Planta*, **76**: 65~74
- Rethy R, 1968. *Z Pflanzenphysiol*, **59**: 100~102
- Rietema H, Breeman A M, 1982. *Bot Mar*, **25**: 569~576
- Roscher E, Zetsche K, 1986. *Planta*, **167**: 582~586
- Rudiger W, Lopez-Figueroa F, 1992. *Photochem Photobiol*, **55**: 949~954
- Ruyters G M et al, 1991. *Biochem Physiol Pflanz*, **187**: 97~103
- Schmid R et al, 1987. *Planta*, **171**: 96~103
- Senger H, 1987. In: H Senger (ed) "Blue Light Responses: Phenomena, Occurrence in Plants, Microorganisms" Boca Raton, Fla: CRC Press, **2**: 141~149
- Senger H, Schoser G, 1966. *Z Pflanzenphysiol*, **54**: 308~320
- Shihara I, 1958. *Bot Mag (Tokyo)*, **71**: 378~385
- Sokol R C, Stross R G, 1992. *Plant Physiol*, **100**: 1132~1136
- Steinmuller K, Zetsche K, 1984. *Plant Physiol*, **76**: 935~939
- Takatori S, Imahori K, 1971. *Phycobgia*, **10**: 221~228
- Ten H A et al, 1983. *Mar Ecol Prog Ser*, **13**: 285~289
- Terborgh J, 1965. *Nature*, **207**: 1360~1363
- Tery L A, Moss B L, 1980. *Phycol J*, **15**: 291~301
- Thompson R J et al, 1985. *Plant Physiol*, **79**: 903~907
- Vince-Prue D, 1983. In: W Shropshire H M Mohr (eds) "Encyclopedia of plant physiology, Vol 16B, Photomorphogenesis" Heidelberg: Springer-Verlag, pp 457~490
- Virgin H I, 1978. *Physiol Plant*, **44**: 241~245
- Wada M, Kadota A, 1989. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **40**: 169~191