

# 光学学报

## 荧光动力学法藻类初级生产力测量中光合尺寸单元校正方法研究

王翔<sup>1,2</sup>, 殷高方<sup>1\*</sup>, 赵南京<sup>1</sup>, 甘婷婷<sup>1</sup>, 张小玲<sup>3</sup>, 董鸣<sup>1,2</sup>, 陈敏<sup>1,2</sup>, 亓培龙<sup>1,2</sup>,  
丁志超<sup>1,2</sup>, 王璐<sup>1,2</sup>, 谷梦园<sup>1,2</sup>, 贾仁庆<sup>1,2</sup>, 覃志松<sup>4</sup>, 杨瑞芳<sup>1</sup>, 方丽<sup>1</sup>, 孟德硕<sup>1</sup>, 刘建国<sup>1</sup>

<sup>1</sup>中国科学院合肥物质科学研究院安徽光学精密机械研究所, 安徽 合肥 230031;

<sup>2</sup>中国科学技术大学, 安徽 合肥 230026;

<sup>3</sup>安徽大学物质科学与信息技术研究院信息材料与智能感知安徽省实验室, 安徽 合肥 230601;

<sup>4</sup>桂林电子科技大学计算机与信息安全学院, 广西 桂林 541004

**摘要** 荧光法作为一种非侵入性测量手段,能够实现水体藻类初级生产力的快速测量。然而在目前初级生产力荧光动力学分析中,藻类光合尺寸单元通常采用固定值,导致初级生产力测量结果发生偏差,特别是水体存在蓝藻时尤为明显。光合尺寸单元定义为光合反应中心浓度与叶绿素浓度的比值。为获得准确的水体藻类光合尺寸单元以提高初级生产力测量结果的准确性,利用激发荧光光谱分析水体蓝藻和其他真核藻占比,以此为基础对混合藻样品光合尺寸单元进行校正,并提出一种基于光合尺寸单元校正的荧光法藻类初级生产力测量方法。纯种样品和混合样品初级生产力比对测试实验结果表明:纯种蓝藻、绿藻、甲藻样品的初级生产力测量误差由校正前的 38.8%、14.3%、13.2% 下降至 3.9%、4.1%、5.2%;混合样品初级生产力最大和平均测量误差由校正前的 20.4%、15.2% 下降至 4.5%、5.2%。该结果证明,所提校正方法可有效解决光合尺寸单元使用固定值带来的初级生产力测量偏差问题,为提高水体藻类初级生产力测量结果的准确性提供了重要参考。

**关键词** 物理光学; 荧光动力学; 光合尺寸单元; 初级生产力; 光合电子传递速率; 光合放氧

中图分类号 X832

文献标志码 A

doi: 10.3788/AOS202141.1726002

## Correction Method of Photosynthetic Size Unit in Algae Primary-Productivity Measurement using Fluorescence Kinetics

Wang Xiang<sup>1,2</sup>, Yin Gaofang<sup>1\*</sup>, Zhao Nanjing<sup>1</sup>, Gan Tingting<sup>1</sup>, Zhang Xiaoling<sup>3</sup>,  
Dong Ming<sup>1,2</sup>, Chen Min<sup>1,2</sup>, Qi Peilong<sup>1,2</sup>, Ding Zhichao<sup>1,2</sup>, Wang Lu<sup>1,2</sup>, Gu Mengyuan<sup>1,2</sup>,  
Jia Renqing<sup>1,2</sup>, Qin Zhisong<sup>4</sup>, Yang Ruifang<sup>1</sup>, Fang Li<sup>1</sup>, Meng Deshuo<sup>1</sup>, Liu Jianguo<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Anhui Institute of Optics and Fine Mechanics, Hefei Institutes of Physical Sciences,  
Chinese Academy of Sciences, Hefei, Anhui 230031, China;

<sup>2</sup>University of Science and Technology of China, Hefei, Anhui 230026, China;

<sup>3</sup>Anhui Laboratory of Information Materials and Intelligent Sensing, Institutes of Physical  
Science and Information Technology, Anhui University, Hefei, Anhui 230601, China;

<sup>4</sup>School of Computer Science and Information Security, Guilin University of Electronic Technology,  
Guilin, Guangxi 541004, China

收稿日期: 2021-03-03; 修回日期: 2021-03-17; 录用日期: 2021-03-31

基金项目: 国家自然科学基金(61875207, 61805254, 62005001)、安徽省杰出青年科学基金(1908085J23)、安徽省科技重大专项(202003a07020007)、中科院仪器设备功能开发技术创新项目(Y93H3g1251)、国家重点研发计划(2016YFC1400604)

通信作者: \*gfyin@aiofm.ac.cn

**Abstract** The fluorescence method is a noninvasive measurement method that can rapidly measure the primary productivity of algae in aquatic systems. However, in the current analysis of fluorescence dynamics of primary productivity, when the photosynthetic size unit of algae is used with a fixed value, the measurement results of the primary productivity of algae in an aquatic system often exhibit deviations, particularly where cyanobacteria existing. The photosynthetic size unit is defined as the ratio of the photosynthetic reaction center concentration to the chlorophyll concentration. Herein, to obtain accurate algae photosynthetic size units and improve the accuracy of the primary productivity, excitation fluorescence spectroscopy was employed to analyze the proportion of cyanobacteria and other eukaryotic algae. As a result, the photosynthetic size unit of the mixed algae sample was corrected, and a fluorescence method based on the photosynthetic size unit correction is proposed to measure the primary productivity of algae. The results of a comparison test of the primary productivity of purebred and mixed samples demonstrate that using the proposed correction method, the measurement errors of the primary production of purebred cyanobacteria, chlorophyta, and pyrophyta samples are reduced from 38.8%, 14.3%, and 13.2% to 3.9%, 4.1%, and 5.2%, respectively. In addition, the maximum and average measurement errors of the primary productivity of the mixed sample decrease from 20.4% and 15.2% to 4.5% and 5.2%, respectively, compared with those without correction. The proposed method can effectively resolve the measurement result deviation problem caused by the fixed value of the photosynthetic size unit. The proposed method provides an important reference to improve the measurement accuracy of primary productivity of algae in aquatic systems.

**Key words** physical optics; fluorescence kinetics; photosynthetic size unit; primary productivity; photosynthetic electron transport rate; photosynthetic oxygen evolution

**OCIS codes** 260.2510; 260.5130; 260.2160; 350.4600

## 1 引言

浮游植物初级生产力是水体物质能量循环的重要节点。发展快速、有效、低成本的水体初级生产力准确测量方法对研究海洋碳地球化学循环和通过食物网的能量转移至关重要<sup>[1-2]</sup>。光合放氧、<sup>14</sup>C 示踪法等传统初级生产力测量方法通常采用“现场采用-温育培养-离线测量”模式,具有测量效率低、测量成本高等缺点,无法满足大范围水域初级生产力的调查研究要求<sup>[3]</sup>。荧光法利用强光脉冲阻塞光合作用过程中电子传递链,跟踪叶绿素荧光动力学变化过程,结合“生物-光学”模型,获得藻类光合电子传递速率,实现初级生产力原位快速测量<sup>[4-6]</sup>。Melrose 等<sup>[7]</sup>比较了<sup>14</sup>C 示踪法和快速重复频率荧光法测得的从海湾采集的样品的初级生产力,研究表明,这两种方法测量的结果之间具有良好的线性关系,但不同浮游植物样本的回归斜率在 0.23 至 1.04 之间,存在明显差异。Figueroa 等<sup>[8]</sup>利用荧光法,在不同光源和光照强度下测量绿藻和红藻的光合电子传递速率,并与光合放氧速率进行比较。不同藻在达到最大光合电子传递速率时所需的光存在明显差异,计算出光合放氧速率与光合电子传递速率之比接近理论值 0.25。然而不同水域甚至相同水域在不同季节内的藻类群落结构处于动态变化,在荧光动力学法测量水体初级生产力过程中,藻类群落的光合尺寸单元也是随之动态变化的,光合尺寸单元  $n_{\text{PSII}}$  使用固定值进行浮游植物初级生产力测量时,

测量结果往往发生偏差,特别是蓝藻存在时水体藻类初级生产力往往被低估<sup>[9-10]</sup>。

为了实现水体藻类初级生产力的准确测量,本文在已有初级生产力荧光动力学分析方法的基础上提出一种基于光合尺寸单元校正的水体初级生产力准确测量方法。利用激发荧光光谱分析水体蓝藻和其他真核藻占比,在此基础上利用光合尺寸单元校正方程计算混合藻的光合尺寸单元,从而对水体藻类初级生产力进行校正,提高水体藻类初级生产力测量结果的准确性。

## 2 实验方法

### 2.1 初级生产力荧光动力学分析模型

藻类光合作用能流过程如图 1 所示,在光能驱动下水分子裂解产生电子,电子经反应中心 RCII 和多级电子受体最终传递到氧化型辅酶 II,形成还原力,参与 Calvin 循环固定 CO<sub>2</sub>。从电子或能量传递角度分析,光合放氧速率、CO<sub>2</sub> 固定速率都取决于光合作用过程中的光合电子传递速率。

利用“生物-光学”模型,可以计算藻类光合电子传递速率  $P_e$ <sup>[11]</sup>,单位为  $\text{nmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

$$P_e = E \times F'_q / F'_m \times \sigma_{\text{PSII}} \times n_{\text{RCII}} / (F_v / F_m) \times 6.022 \times 10^{-3}, \quad (1)$$

式中: $E$  为光子辐照度; $F'_q / F'_m$  为光适应下光系统 II 光化学的量子产率; $\sigma_{\text{PSII}}$  为有效光吸收截面; $F_v / F_m$  为暗适应条件下光系统 II 最大光化学的量子产率; $n_{\text{RCII}}$  为藻类光合反应中心浓度; $6.022 \times 10^{-3}$  为摩

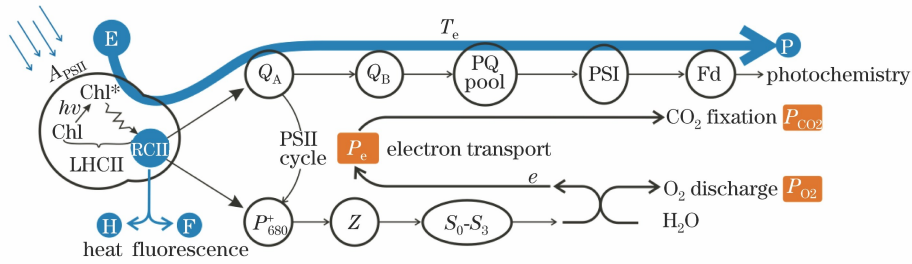


图 1 光合作用能流模型示意图

Fig. 1 Schematic of photosynthesis energy flow model

尔系数。将  $\mu\text{mol quanta}$  转换为  $\text{quanta}$ , RCII 转换为  $\text{mol RCII}$ ,  $\text{\AA}^2$  转换为  $\text{m}^2$ 。由于  $n_{\text{RCII}}$  在实际条件下难以测量, 通常使用光合尺寸单元  $n_{\text{PSII}}$  与叶绿素浓度  $n_{\text{chla}}$  的乘积表示  $n_{\text{RCII}}$ 。

$$P_e = E \times F'_q / F'_m \times \sigma_{\text{PSII}} \times n_{\text{PSII}} \times n_{\text{chla}} / (F_v / F_m) \times 6.022 \times 10^{-3}, \quad (2)$$

式中:  $n_{\text{PSII}}$  通常取经典值 0.002。叶绿素浓度可以通过丙酮萃取离心后利用分光光度法测量, 也可以采用荧光法测量。理论上藻类每释放 1 mol 氧气需要 4 mol 电子传递, 因此电子传递速率用于表征水体藻类初级生产力与光合放氧速率的一一对应关系, 可通过 0.25 的转换系数将藻类光合电子传递速率  $P_e$  转换为光合放氧速率  $P'_{\text{O}_2}$ , 单位为  $\text{nmol} \cdot \text{mL}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 。

### 2.2 分析模型校正方法

荧光动力学分析模型也被广泛应用于海洋初级生产力测量中, 模型中光合尺寸单元  $n_{\text{PSII}}$  均采用固定值 0.002<sup>[12-14]</sup>。然而已有研究表明, 不同藻种的  $n_{\text{PSII}}$  存在明显差异, 绿藻、硅藻、甲藻等真核浮游藻类的  $n_{\text{PSII}}$  约为 0.0017, 而蓝藻光合尺寸单元  $n_{\text{PSII}}$  约为 0.0038<sup>[15-16]</sup>。因此  $n_{\text{PSII}}$  取固定值计算水体藻类初级生产力时, 结果往往发生偏差, 特别是水体存在蓝藻时尤为明显。

鉴于此, 提出一种基于光合尺寸单元校正的藻类初级生产力分析模型, 模型表达式为

$$P_e = E \times F'_q / F'_m \times \sigma_{\text{PSII}} \times n'_{\text{PSII}} \times n_{\text{chla}} / (F_v / F_m) \times 6.022 \times 10^{-3}. \quad (3)$$

利用激发荧光光谱法测量蓝藻和真核藻类叶绿素 a 浓度  $n_{\text{chla}, \text{Cy}}$  和  $n_{\text{chla}, \text{Eu}}$ , 得到藻类总叶绿素 a 浓度的计算公式为

$$n_{\text{chla}} = n_{\text{chla}, \text{Cy}} + n_{\text{chla}, \text{Eu}}. \quad (4)$$

同时获得蓝藻和真核藻类占比  $P_{\text{Cy}}$  和  $P_{\text{Eu}}$ , 利用藻类占比计算出混合藻类光合尺寸单元  $n'_{\text{PSII}}$ :

$$n'_{\text{PSII}} = 0.0038 \times P_{\text{Cy}} + 0.0017 \times P_{\text{Eu}}. \quad (5)$$

蓝藻和真核藻类的激发荧光光谱分类测量方法

如下: 利用 469, 520, 624 nm 波长光源分别激发光样品, 获得 680 nm 波段的藻类激发荧光光谱, 首先测量纯种藻类, 分别获得单位叶绿素浓度下的蓝藻激发荧光光谱  $A = [a_1, a_2, a_3]$  和真核藻类激发荧光光谱  $B = [b_1, b_2, b_3]$ ; 再测量样品藻类, 获得激发荧光光谱  $C = [c_1, c_2, c_3]$ ; 通过纯种藻类激发荧光光谱, 对样品藻类激发荧光光谱进行多元线性回归计算, 得到样品蓝藻和真核藻类的叶绿素 a 浓度  $n_{\text{chla}, \text{Cy}}$  和  $n_{\text{chla}, \text{Eu}}$ 。具体的计算公式为

$$C = A \cdot n_{\text{chla}, \text{Cy}} + B \cdot n_{\text{chla}, \text{Eu}} + \epsilon, \quad (6)$$

式中:  $\epsilon$  为残差。对蓝藻占比分别为 10%、20%、30%、40%、50% 的蓝藻和绿藻混合样品进行测量的结果表明, 激发荧光光谱法测量的藻类叶绿素浓度与藻类占比与实际值一致, 5 种混合样品中蓝藻占比测量结果的相对误差均小于 3.1%。

### 2.3 实验条件

以蓝藻门铜绿微囊藻、绿藻门蛋白核小球藻和甲藻门利玛原甲藻为实验对象, 利用荧光法和光合放氧法对藻类纯种样品和混合样品初级生产力进行同步测量, 每组样品设置 0, 50, 100, 200, 300, 400  $\mu\text{mol} \cdot \text{photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  六个不同强度的环境光照, 为保证测量结果的可靠性, 每组样品设置三组平行样。

实验中所用蓝藻为铜绿微囊藻、绿藻为蛋白核小球藻, 来自中国科学院淡水藻种库, 采用 BG-11 无菌培养基培养; 所用甲藻为利玛原甲藻, 采用 F/2 无菌培养基培养。以上藻种置于 22 °C 的恒温箱内, 在光照强度为 100  $\mu\text{mol} \cdot \text{photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 光照和黑暗比为 12:12 的条件下进行培养; 在测量前 4 天将 10 mL 藻液转移到 100 mL 新鲜培养基中, 确保测量时藻处于指数生长期。

荧光法测量藻类初级生产力的实验系统如图 2 所示, 主要由激发单元、荧光探测单元、主控单元组成。首先利用该系统测量样品藻类荧光动力学曲线, 结合滑动窗口斜率判断法、线性最小二乘算法和

迭代离散算法反演荧光动力学曲线,得到光合荧光参数  $F_o, F_m, F_v/F_m, \sigma_{PSII}, F'_q/F'_m$  [17], 其中  $F_o$  为暗适应条件下的最小荧光产率,  $F_m$  为暗适应条件下的最大荧光产率。光合荧光参数是藻类初级生产力计算的基础,同时也是水体环境胁迫程度的重要指标 [18-19]。其次利用 469, 520, 624 nm 波长光源激发

待测藻类样品,获得激发荧光光谱,结合多元线性回归算法获得蓝藻和真核藻类叶绿素 a 浓度  $n_{chl.a,Cy}$  和  $n_{chl.a,Eu}$  及占比  $P_{Cy}$  和  $P_{Eu}$ 。最后利用校正后模型 (3) 式计算藻类光合电子传递速率  $P_e$ , 通过 0.25 的转换系数将藻类光合电子传递速率  $P_e$  转换为光合放氧速率  $P'_{O_2}$ 。

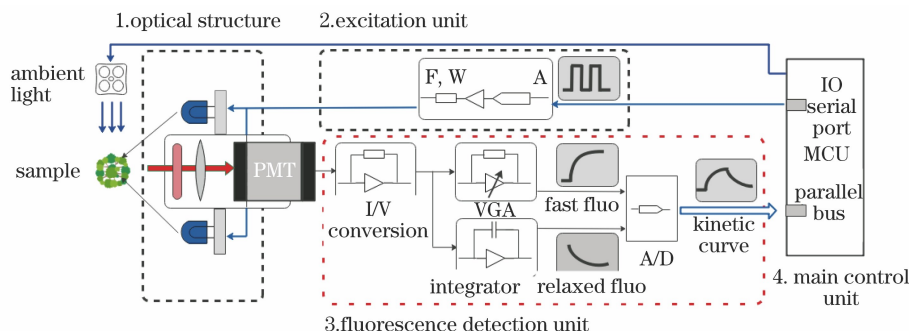


图 2 藻类叶绿素荧光测量系统示意图

Fig. 2 Schematic of measurement system of algae chlorophyll fluorescence

使用 Clark 液相氧电极 (Chlorolab II 型, Hansatech 公司) 测量藻类光合放氧速率。通过设置 Clark 仪器内部自带 LED 光源产生不同强度光照,来模拟环境光,促使藻样品进行光合作用,记录每个环境光强度下放氧量的斜率,即该光强下对应的的光合放氧速率,也即净光合放氧速率。为了与光合电子传递速率进行比较,需要测量藻在黑暗条件下的呼吸速率,总光合放氧速率  $P_{O_2}$  为净光合放氧速率与呼吸速率之和。

培养体的总光合放氧速率  $P_{O_2}$ , 以此作为初级生产力标准值;使用过滤后的培养基将三种藻类纯种培养体稀释相同倍数后,利用藻类叶绿素荧光测量系统测量稀释后样品在不同强度环境光照下的光合电子传递速率  $P_e$ ;再利用藻类光合电子传递速率与光合放氧速率转换系数结合样品稀释倍数,计算出校正前后荧光法测得的纯种培养体初级生产力  $P'_{O_2}$ 。结果如图 3 所示。

### 3 结果与讨论

#### 3.1 纯种藻类实验

在不同强度的环境光照下,选择蓝藻、绿藻和甲藻三种纯种藻类,利用 Clark 液相氧电极测量纯种

由图 3 可以看出:光合放氧法与荧光法测量的初级生产力均随着环境光照强度增加而增加;但较光合放氧法,校正前荧光法测量的绿藻和甲藻样品的初级生产力略微偏高,测量的蓝藻样品的初级生产力偏低;校正后荧光法与光合放氧法测量的初级生产力结果趋于一致。纯种蓝藻、绿藻、甲藻样品的

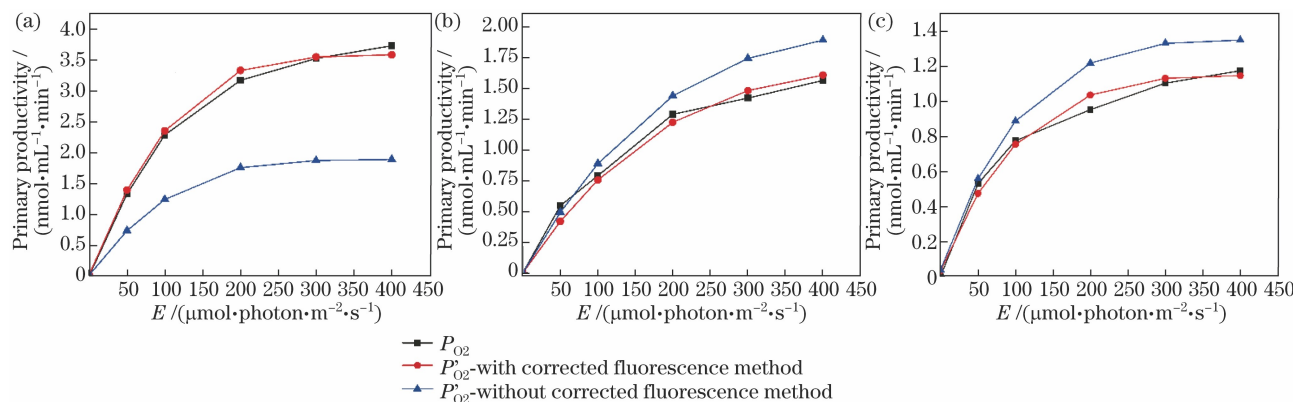


图 3 光合放氧法与荧光法校正前后测量的藻类初级生产力。(a) 蓝藻;(b) 绿藻;(c) 甲藻

Fig. 3 Primary productivity results of algae measured by photosynthetic oxygen evolution method and fluorescence method with and without correction. (a) Cyanobacteria; (b) chlorophyta; (c) pyrrhophyta

初级生产力测量误差分别由校正前的 38.8%、14.3%、13.2% 下降至 3.9%、4.1%、5.2%。

### 3.2 混合藻类实验

分别配置蓝藻占比为 18.9%、31.8%、43.8%

的蓝藻和绿藻混合样品, 蓝藻占比为 20.0%、33.3%、42.9% 的蓝藻和甲藻混合样品。校正前和校正后的混合样品初级生产力与光合放氧法测量的初级生产力的比较如图 4、5 所示。

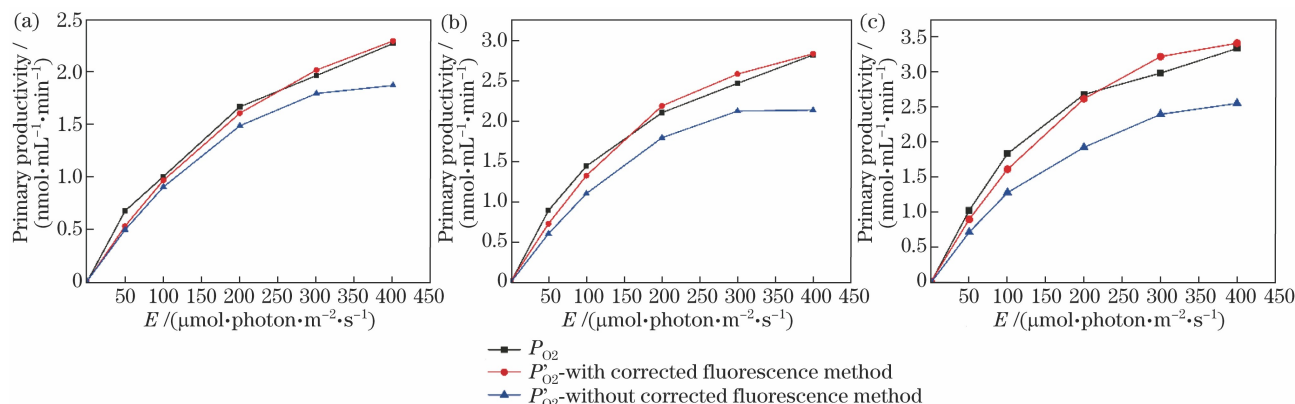


图 4 不同蓝藻占比下,校正前后荧光法与光合放氧法测量的蓝藻和绿藻混合样品初级生产力。

(a) 18.9%; (b) 31.8%; (c) 43.8%

Fig. 4 Primary productivity results of cyanobacteria and chlorophyta mixed samples measured by photosynthetic oxygen evolution method and fluorescence method with and without correction under different proportion of cyanobacteria.

(a) 18.9%; (b) 31.8%; (c) 43.8%

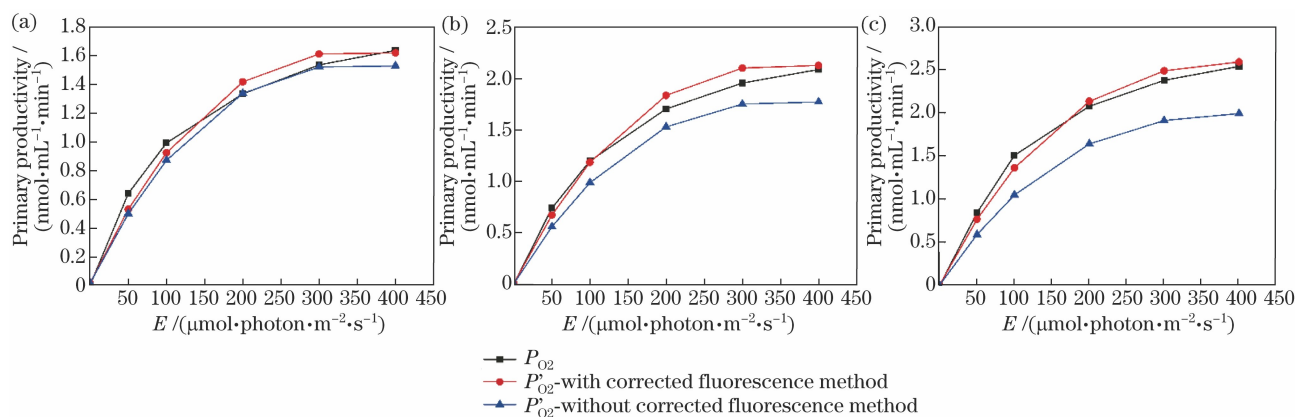


图 5 不同蓝藻占比下,校正前后荧光法与光合放氧法测量的蓝藻和甲藻混合样品初级生产力。

(a) 20.0%; (b) 33.3%; (c) 42.9%

Fig. 5 Primary productivity results of cyanobacteria and pyrrhophyta mixed samples measured by photosynthetic oxygen evolution method and fluorescence method with and without correction under different proportion of cyanobacteria.

(a) 20.0%; (b) 33.3%; (c) 42.9%

由图 4、5 可以看出,光合放氧法与荧光法测量的初级生产力均随着环境光照强度增加而增加;但较光合放氧法,校正前荧光法测量的蓝藻和甲藻混合样品的初级生产力结果整体偏低,且随着混合样品中蓝藻占比的增加,被低估的初级生产力也呈逐渐增加趋势;校正后荧光法与光合放氧法的初级生产力测量结果趋于一致。混合样品在校正前和校正后的测量误差如图 6 所示。

从图 6 可以看出:校正后荧光法测量的混合藻类初级生产力的准确性得到明显提升;蓝藻和绿藻

混合样品的初级生产力最大和平均测量误差由校正前的 21.2% 和 17% 下降至 6.2% 和 5.8%;蓝藻和甲藻混合样品的初级生产力最大和平均测量误差由校正前的 20.4% 和 13.4% 下降至 4.5% 和 4.6%。

## 4 结 论

提出一种基于光合尺寸单元校正的水体藻类初级生产力准确测量方法,并开展了基于荧光法和光合放氧法的比测验证实验。结果表明:纯种蓝藻、绿藻和甲藻样品的初级生产力测量误差由校正前的

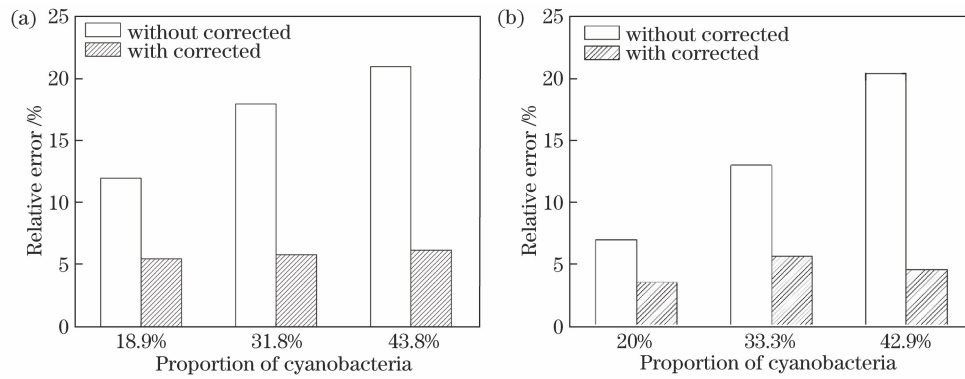


图 6 不同蓝藻占比混合样品在校正前和校正后的测量误差。(a)蓝藻和绿藻混合样品;(b)蓝藻和甲藻混合样品

Fig. 6 Measurement errors of mixed samples with different percentages of cyanobacteria before and after calibration.

(a) Mixed sample of cyanobacteria and chlorophyta; (b) mixed sample of cyanobacteria and pyrrhophyta

38.8%、14.3%和13.2%下降至3.9%、4.1%和5.2%;混合样品的初级生产力最大和平均测量误差由校正前的20.4%和15.2%下降至4.5%和5.2%。所提方法解决了光合尺寸单元使用固定值带来的水体藻类初级生产力测量结果偏差问题,尤其是水体中蓝藻初级生产力被低估问题,为水体藻类初级生产力的准确测量提供了参考。

### 参 考 文 献

- [1] Hancke K, Dalsgaard T, Sejr M K, et al. Phytoplankton productivity in an arctic fjord (West Greenland): estimating electron requirements for carbon fixation and oxygen production [J]. *PLoS One*, 2015, 10(7): e0133275.
- [2] Zhu Y L, Suggett D J, Liu C G, et al. Primary productivity dynamics in the summer Arctic Ocean confirms broad regulation of the electron requirement for carbon fixation by light-phytoplankton community interaction[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2019, 6: 275.
- [3] Wei Y Q, Zhao X W, Sun J, et al. Fast repetition rate fluorometry (FRRF) derived phytoplankton primary productivity in the bay of Bengal [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1164.
- [4] Kolber Z S, Prášil O, Falkowski P G. Measurements of variable chlorophyll fluorescence using fast repetition rate techniques: defining methodology and experimental protocols[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1998, 1367(1/2/3): 88-106.
- [5] Suggett D J, Moore C M, Hickman A E, et al. Interpretation of fast repetition rate (FRR) fluorescence: signatures of phytoplankton community structure versus physiological state [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 376: 1-19.
- [6] Chen S, Yin G F, Zhao N J, et al. Measurement of primary productivity of phytoplankton based on photosynthetic electron transport rate [J]. *Acta Optica Sinica*, 2018, 38(11): 1126001.  
陈双, 殷高方, 赵南京, 等. 基于光合电子传递速率的浮游植物初级生产力测量[J]. *光学学报*, 2018, 38(11): 1126001.
- [7] Melrose D C, Oviatt C A, O' Reilly J E, et al. Comparisons of fast repetition rate fluorescence estimated primary production and  $^{14}\text{C}$  uptake by phytoplankton[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 311: 37-46.
- [8] Figueroa F L, Conde-Álvarez R, Gómez I. Relations between electron transport rates determined by pulse amplitude modulated chlorophyll fluorescence and oxygen evolution in macroalgae under different light conditions[J]. *Photosynthesis Research*, 2003, 75(3): 259-275.
- [9] Simis S G, Huot Y, Babin M, et al. Optimization of variable fluorescence measurements of phytoplankton communities with cyanobacteria[J]. *Photosynthesis Research*, 2012, 112(1): 13-30.
- [10] Robinson C, Suggett D J, Cherukuru N, et al. Performance of fast repetition rate fluorometry based estimates of primary productivity in coastal waters [J]. *Journal of Marine Systems*, 2014, 139: 299-310.
- [11] Suggett D J, Moore C M, Geider R J. Estimating aquatic productivity from active fluorescence measurements [M] // Suggett D J, Prášil O, Borowitzka M A. *Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: methods and applications*. Developments in applied phycology. Dordrecht: Springer, 2010, 4: 103-127.
- [12] Kolber Z, Falkowski P G. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis *in situ* [J]. *Limnology and Oceanography*, 1993, 38(8): 1646-

- 1665.
- [13] Suggest D J, Kraay G, Holligan P, et al. Assessment of photosynthesis in a spring cyanobacterial bloom by use of a fast repetition rate fluorometer [J]. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(4): 802-810.
- [14] Moore C M, Lucas M I, Sanders R, et al. Basin-scale variability of phytoplankton bio-optical characteristics in relation to bloom state and community structure in the Northeast Atlantic[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2005, 52(3): 401-419.
- [15] Zhu Y L, Ishizaka J, Tripathy S C, et al. Relationship between light, community composition and the electron requirement for carbon fixation in natural phytoplankton[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2017, 580: 83-100.
- [16] Oxborough K, Moore C M, Suggest D J, et al. Direct estimation of functional PSII reaction center concentration and PSII electron flux on a volume basis: a new approach to the analysis of fast repetition rate fluorometry (FRRf) data [J]. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2012, 10(3): 142-154.
- [17] Qin Z S, Zhao N J, Yin G F, et al. Inversion method of plant photosynthesis parameter based on fast phase and relaxation fluorescence kinetics[J]. *Acta Optica Sinica*, 2017, 37(7): 0730002.  
覃志松, 赵南京, 殷高方, 等. 快相与弛豫荧光动力学植物光合作用参数反演方法[J]. *光学学报*, 2017, 37(7): 0730002.
- [18] Chen M, Yin G F, Zhao N J, et al. Response of photosynthetic activity parameters of algae under phenol stress[J]. *Acta Optica Sinica*, 2019, 39(12): 1217002.  
陈敏, 殷高方, 赵南京, 等. 苯酚胁迫下藻类光合活性参数的响应规律[J]. *光学学报*, 2019, 39(12): 1217002.
- [19] Hu L, Yin G F, Zhao N J, et al. Response of photosynthetic fluorescence parameters of *Chlorella pyrenoidosa* to  $\text{Cu}^{2+}$  toxicity[J]. *Acta Optica Sinica*, 2020, 40(12): 1217001.  
胡丽, 殷高方, 赵南京, 等. 蛋白核小球藻光合荧光参数对  $\text{Cu}^{2+}$  毒性响应特性研究[J]. *光学学报*, 2020, 40(12): 1217001.