

Kırmızı Deniz Yosunlarının Fotosentetik Performansı Üzerine Tuzluluğun Etkileri

Gamze YILDIZ¹, Şeyma TİRYAKİ¹

ÖZET: İntertidal bölgede yaşayan deniz yosunları yüksek ışık, kuruma, radyasyon, yüksek sıcaklık ve tuzluluk gibi çevresel streslere büyük oranda maruz kalmaktadır. Tuzluluk en önemli abiyotik streslerden biridir ve birçok açıdan deniz yosunlarının fizyolojisini etkilemektedir. Bu nedenle, bu çalışma tuzluluğun bazı kırmızı deniz yosunlarında fotosentetik performans üzerine etkilerini belirlemek amacıyla yapılmıştır. Örnekler Marmara Denizi'nin güney kıyılarından toplanmış ve farklı tuz derişimlerinde (23, 33 ve 43 ppt) kültüre alınmıştır. Örneklerin fotosentetik performansı fotosistem II'nin değişen klorofil floresansının ölçülmesiyle belirlenmiştir. Elde edilen veriler çalışılan türlerde tuzluluğun fotosentetik performansı önemli ölçüde etkilediğini göstermiştir. 43 ppt'de *Porphyra umbilicalis* haricinde çalışılan bütün türlerin maksimum elektron transfer oranı azalmıştır. Tuzluluğa karşı en yüksek fotosentetik tolerans *P. umbilicalis* türünde bulunmuştur.

Anahtar kelimeler: Klorofil floresansı, fotosentez, Rhodophyta, tuzluluk

The Effects of Salinity on the Photosynthetic Performance of Red Seaweeds

ABSTRACT: Macroalgae living in the intertidal zone are exposed to a wide range of environmental stress, such as high light, desiccation, radiation, high temperature and salinity. Salinity stress is one of the most significant abiotic stresses and affects to vary aspect of macroalgae physiology. Therefore, this study performed to investigate the effect of salinity on photosynthetic performance of some red seaweeds. The samples were collected from southern region of the Marmara Sea and cultivated in different salinity concentration (23, 33 and 43 ppt). Photosynthetic performance of samples were determined by measuring variable chlorophyll fluorescence of photosystem II. The results indicated that, salinity significantly influenced photosynthetic performance of studied species. Maximum electron transfer rate in the all studied species except for *Porphyra umbilicalis* were reduced at 43 ppt salinity. The highest salinity tolerance was found at *P. umbilicalis*.

Keywords: Chlorophyll fluorescence, photosynthesis, Rhodophyta, salinity

¹ Uludağ Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Bursa, Türkiye
Sorumlu yazar/Corresponding Author: Gamze YILDIZ, gamze@uludag.edu.tr

GİRİŞ

Intertidal bölgede yaşayan deniz yosunları dalga hareketleri nedeniyle hızla değişen fiziksel koşullara maruz kalmaktadır. Özellikle yüksek ışık, sıcaklık, kuruma, ultraviyole radyasyonu ve tuzluluk değişimleri intertidal deniz yosunlarının en sık maruz kaldığı ve bireylerde strese neden olan çevresel değişkenlerdir. Bunlar arasında tuzluluk değişimleri kıyısız alanlarda deniz yosunlarının dağılımını ve fizyolojisini etkileyen en önemli değişkenlerden biridir.

Açık okyanus sularında tuz derişimi az çok sabit iken (~33-35 ppt), kıyısız sularda yıl boyunca rüzgar, buharlaşma, yağış, tatlısu girdileri gibi nedenlerle dalgalanma göstermektedir (Karsten, 2012). Tuz derişimindeki bu dalgalanmalar hücre içerisinde osmolariteyi değiştirerek organizma üzerinde stres oluşturmaktadır. Tuzluluktaki derişim hücre hacmini ve turgor basıncını da etkileyerek osmotik gradient boyunca su akışına neden olmaktadır. Deniz yosunları hücre hacimlerini ve turgor basıncını dengede tutabilmek için hücrelerinin iyonik kompozisyonunda bir takım derişimler yaparak, tuzluluktaki dalgalanmalarla başa çıkabilir (Kirst, 1989). Hücrelerdeki su akışı ve iyonik kompozisyondaki derişimler önemli miktarda olduğunda geri dönüşü olmayan hasarlar oluşturabilir. Bunlar arasında hücre çeperinin tahrip olması ve membran geçirgenliğinin derişmesi geri dönüşü olmayan hasardır. Daha az stresli durumlarda ise enzim kinetiğindeki derişimler, iyon transportu (Na^+ , Ca^{2+} , K^+ ve Cl^-) ve organik osmolitlerin sentezindeki artış ile osmoregulasyon sağlanmaktadır (Kirst, 1990). Organik osmolitler sükröz, proline, sorbitol, mannitol gibi bileşiklerdir (Eggert et al., 2007a, b). Ancak, membrandan iyon transportu ve organik osmolitlerin sentezi enerji gerektirmektedir. Dolayısıyla tuzluluk derişimleri diğer metabolik faaliyetlerin azalmasına neden olabilmektedir.

Tuzluluk derişimlerinin deniz yosunları üzerine olan fizyolojik etkileri birçok çalışma ile araştırılmıştır. Çalışmalar tuz derişimindeki derişimlerin deniz yosunlarında büyüme (Lartigue et al., 2003; Bunsom and Prathep, 2012), spor salınımı (Imchen, 2012), fotosentetik performans (Sudhir and Murthy, 2004) ve pigment içeriği (Yıldız ve Dere, 2008) üzerine etkili olduğunu göstermektedir. Son zamanlarda yapılan çalışmalarda ise tuz stresinin özellikle fotosentetik

performans üzerine olan etkileri araştırılmaktadır (Liang et al., 2013; Gao et al., 2016).

Marmara Denizi, Karadeniz ve Ege Denizi arasındaki su derişimi sonucu oluşmuş 2 tabakalı bir akıntı rejimine sahiptir (Tuğrul ve Salihoğlu, 2000). Komşu denizlerdeki su yoğunluklarının farklı olması nedeniyle Marmara Denizi'nin ilk 15-20 m'lik üst tabakasında Karadeniz'in az tuzlu yüzey suları bulunurken, derinlerde Akdeniz'in tuzlu suları bulunmaktadır (Tuğrul ve Salihoğlu, 2000). Dolayısıyla Marmara Denizi kıyılarında yayılış gösteren deniz yosunları, normal deniz suyu tuzluluğu olarak bilinen %33'den daha düşük (yaklaşık %20-23) tuzluluk değerine maruz kalmaktadır. Bu nedenle çalışmamızda Marmara Denizi kıyılarında yayılış gösteren Rhodophyta üyelerinden *Dasya rigidula*, *Porphyra umbilicalis*, *Ceramium rubrum* ve *Polysiphonia elongata* türlerinin, kendi ortamlarından daha yüksek tuz derişimine maruz kaldıklarında, fotosentetik performanslarının nasıl etkileneceğini belirlemek amaçlanmıştır.

MATERYAL VE YÖNTEM

Çalışma materyali olan *Dasya rigidula*, *Porphyra umbilicalis*, *Ceramium rubrum* ve *Polysiphonia elongata* örnekleri Şubat-2014 tarihinde Bursa-Kumyaka kıyılarından toplanmıştır. Laboratuvara getirilen örnekler sentetik deniz suyu ile yıkanarak epifitleri temizlenmiş ve çalışma için sağlıklı bireyler seçilmiştir. Stres denemelerinden önce örneklerin yeni ortamlarına alışmaları için 2 gün beklenmiştir. Alışma sürecinden sonra her türe ait örnekler 1 kontrol (23 ppt; Marmara Denizi'nin doğal tuz derişimi olması sebebiyle kontrol olarak belirlenmiştir) ve 2 yüksek tuzluluk derişiminde (33 ve 43 ppt; bu derişimler Marmara Denizi'nin doğal tuz derişiminden yüksek olması nedeniyle seçilmiştir) 1 hafta süre ile 3 tekrarlı olarak kültüre alınmıştır. Kültür akvaryumlarına yaklaşık 3.5g örnek ve 10L sentetik deniz suyu konulmuş ve akvaryumların suyu iki günde bir değiştirilmiştir. Akvaryumların tuzluluğu deniz tuzu (Red Sea coral pro salt) ile istenilen derişimde hazırlanmıştır. Tuzluluk ölçümleri salinimetre ile (Hach Sension 5) yapılmıştır. Sentetik deniz suyu, 0.45µ göz açıklığına sahip filtrelerle (Whatman polycap GW) filtre edilmiş, provasoli çözeltisi ve biyotin, B_{12} , tiyamin vitaminleri

ile de zenginleştirilmiştir (Provasoli, 1968). Uygulama akvaryumlarının aydınlatılması 2 adet gün ışığı (Philips master TLD 90 deluxe 36W/950) lambası ile sağlanmıştır. Kültür denemeleri sıcaklık ve ışık

kontrollü kültür odasında, 18°C sıcaklık ve 12:12 aydınlık:karanlık ışık periyodunda yapılmıştır. Arazide ve kültür denemelerinde ölçülen deniz suyu değişkenleri Çizelge 1’de verilmiştir.

Çizelge 1. Arazide ve kültür akvaryumlarında ölçülen denizsuyu değişkenleri

Değişken	Arazi	23 ppt	33 ppt	43 ppt
Tuzluluk (ppt)	19.7	23	33	43
Sıcaklık (°C)	11.2	18	18	18
pH	8.31	8.19 - 8.32	8.11-8.18	8.13-8.22
İletkenlik	28.7	27.7 - 29.2	45.6 - 46.1	57.9 - 59.1
Toplam Çözünmüş Madde	14.36	14.4 - 14.6	22.8 - 23.0	29.0 - 32.5
FAR ($\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	150	100	100	100

FAR= Fotosentetik Aktif Radyasyon

Örneklerin fotosentetik performansı modülasyonlu klorofil florometre (Walz PAM 2500) ile Hanelt et al. (1997) tarafından belirtilen şekilde fotosistem II’nin (PSII) klorofil floresansının ölçülmesiyle belirlenmiştir. Örneklerin fizyolojik durumu hakkında bilgi veren F_v/F_m (PS II’nin maksimum kuantum ürünü) değerleri, PAM cihazı ile ölçüm esnasında anında kaydedilmiştir. Göreceli maksimum elektron transfer oranı (ETR_{max}) ise Eilers and Peeters (1988) tarafından önerilen model uygulanarak hesaplanmıştır. Ölçümlerde 10dk (ön denemeler doğrultusunda) karanlıkta bekletilen örnekler üzerine, kademeli olarak artan yoğunluklarda ışık uygulanmıştır. Yapılan ön denemeler doğrultusunda Klorofil floresan ölçümleri ile fotosentetik performansın belirlenmesinde kullanılacak ışık yoğunlukları 10 kademeli olarak belirlenmiştir. Her 30 saniyede bir, doyumluk atışı uygulanarak, fotosentezin etkili kuantum ürünü ($\Delta F/F_m'$) kaydedilmiştir. Sonrasında ışık yoğunluğu bir üst kademeye çıkacak şekilde ayarlama yapılarak ölçüm tamamlanmıştır.

Klorofil-a analizi için yaklaşık 0.2g örnek 3ml N,N-Dimetilformamid ile karanlık ortamda ekstrakte edilmiştir. Ekstrakt spektrofotometrik olarak ölçülerek Inskeep and Bloom (1985) tarafından belirtilen formül yardımıyla klorofil-a içeriği belirlenmiştir.

Çalışılan türlerde uygulamalar arasındaki farklılık tek yönlü varyans analizi ile belirlenmiştir. Çoklu

karşılaştırma testi olarak Tukey HSD testi kullanılmıştır. Tüm testler $\alpha < 0.05$ anlamlılık düzeyinde ve SPSS 17.0 paket programı ile yapılmıştır.

BULGULAR VE TARTIŞMA

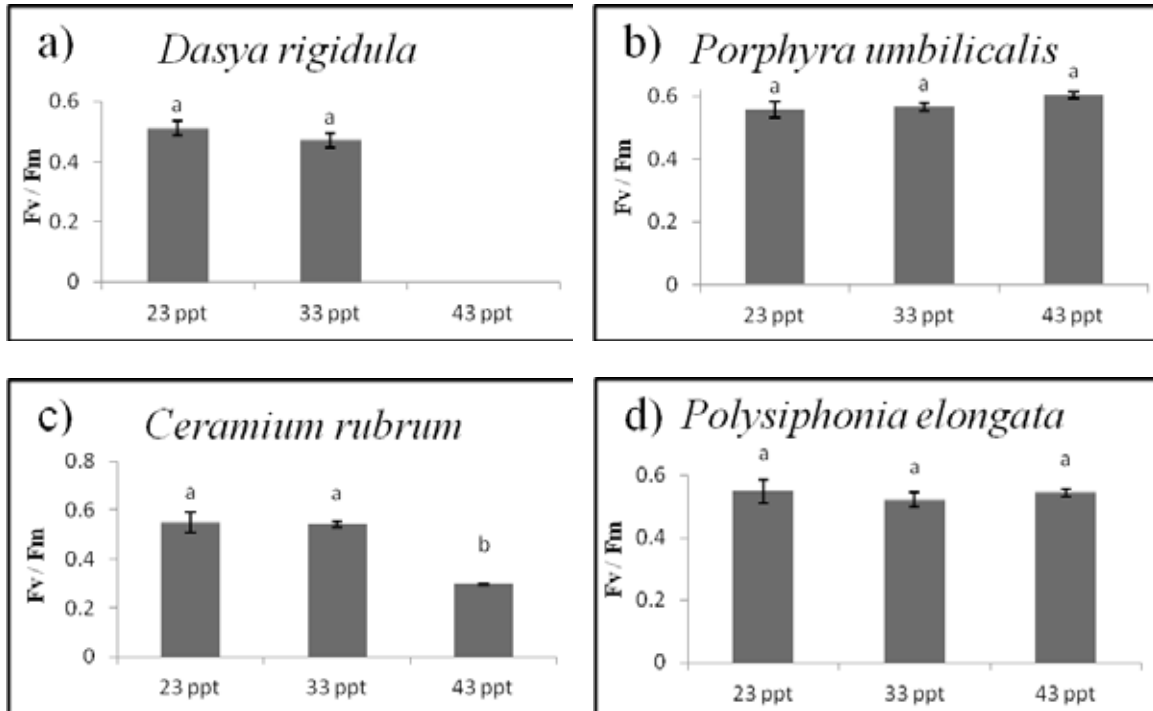
Son zamanlarda, Modülasyonlu Atış Genişliği Tekniği (PAM; Pulse Amplitude Modulation) ile klorofil floresansının ölçülmesi ekofizyolojik çalışmalarda yaygın olarak kullanılmaktadır (Maxwell and Johnson, 2000). Geleneksel yöntemlerle kıyaslandığında PAM klorofil floresan ölçümleri örnekte stres oluşturmadan ve hızlı bir şekilde fotosentetik aktiviteyi ölçmektedir. Bu sayede, klorofil floresan tekniği çok sayıda tekrarlı ölçümlere olanak sağlamaktadır.

Floresan parametreleri içerisinde özellikle PSII’nin maksimum fotokimyasal kuantum ürünü (F_v/F_m) ile PSII’nin etkili kuantum ürünü ($\Delta F/F_m'$) ekofizyolojik çalışmalarda en çok kullanılan parametrelerdir. F_v/F_m değeri ışık yakalama sistemlerinden tepkime merkezine enerji transferinin etkinliği dolayısıyla örneklerin fizyolojik durumları hakkında bilgi vermektedir. Bu çalışmada kontrol (23ppt) denemelerinde belirlenen F_v/F_m oranları tüm türlerde 0.511 - 0.556 arasında bulunmuştur. F_v/F_m oranının çeşitli alg gruplarında farklı ve sabit değerler gösterdiği bilinmektedir. Stres altında olmayan Rhodophyta üyelerinde bu oran

0.5 - 0.6 arasında olmaktadır (Dring and ark., 1996). Dolayısıyla kontrol grubu olarak değerlendirilen ve 23 ppt tuz derişiminde kültüre alınan örneklerin stres altında olmadığı anlaşılmaktadır.

Yüksek tuz derişiminde kültüre alınan *P. umbilicalis* ve *P. elongata* türlerinde de Fv/Fm oranlarının 0.5 - 0.6 arasında bulunması, absorbe edilen enerjinin fotokimyasal reaksiyonlarda kullanılma etkinliğinin değişmediğini, 33 ve 43 ppt tuz derişiminin bu türlerde fizyolojik olarak strese neden olmadığını göstermektedir (Şekil 1). Ancak, *D. rigidula* örneklerinde belirlenen Fv/Fm oranı, 23 ppt tuz derişimde kültüre alınan örneklerde 0.511 ± 0.024 iken, 33 ppt tuz derişiminde kültüre alınan örneklerde 0.471 ± 0.025 değerine gerilemiş, fakat bu gerileme istatistiksel olarak anlamlılık göstermemiştir ($F=1.386$; $p=0.304$). 43 ppt tuz derişiminde kültüre alınan *D. rigidula* örnekleri ise, bir haftalık yüksek tuz derişiminde hayatta kalamamış ve bu örneklerde herhangi bir ölçüm yapılamamıştır. Hipersalin çevreler deniz yosunlarına 2 şekilde etki etmektedir. Birincisi hücrelerin dehidrasyonu (plazmoliz) ile su potansiyelinin değişmesi, ikincisi de bazı inorganik iyonların yüksek derişim göstermesi nedeniyle

toksik etki oluşturmaktadır (Karsten, 2012). 43 ppt tuz derişiminde kültüre alınan *D. rigidula* örneklerinin, fizyolojik olarak sağlıklı bir ölçüm yapılamayacak durumda olması ve 23 ve 33 ppt tuz derişimlerinde elde edilen Fv/Fm oranlarının istatistiksel olarak farklılık göstermemesine rağmen azalma eğiliminde olması, 23 ppt'den daha yüksek tuz derişimlerinin *D. rigidula* örneklerinde toksik etki gösterdiğini düşündürmektedir. Benzer durum *C. rubrum* türünde de saptanmıştır. Farklı olarak *C. rubrum* örnekleri 43 ppt tuz derişiminde hayatta kalabilmiş ve ölçümler yapılabilmektedir. *C. rubrum* örneklerinde 23 ve 33 ppt tuz derişiminden elde edilen Fv/Fm oranları istatistiksel olarak birbiri ile farklılık göstermezken, 43 ppt tuz derişiminde kültüre alınan örneklerde istatistiksel olarak anlamlı bir azalma tespit edilmiştir ($F=33.883$; $p=0.001$). Krause ve Weis (1991) F_v/F_m değerindeki azalmanın, ışık yakalama sistemlerinde absorbe edilen enerjinin ısı olarak etrafa yayılma miktarındaki artışı yansıttığını belirtmiştir.

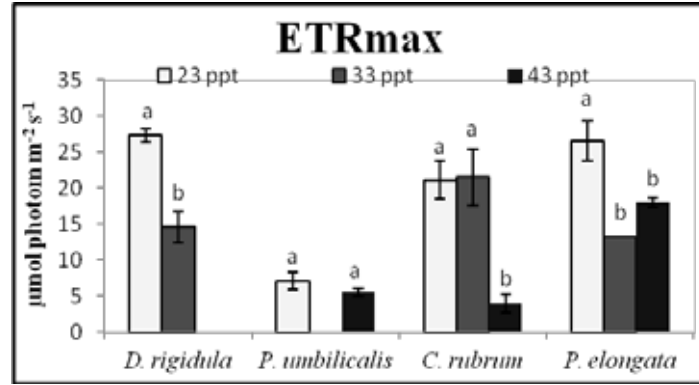


(± standart hata, sütunlar üzerindeki harfler, uygulamalar arasındaki farklılıkları göstermektedir)

Şekil 1. Farklı tuz derişimlerinde kültüre alınan örneklerin Fv/Fm oranları

D. rigidula ve *C. rubrum* örneklerinin maksimum elektron transfer oranları da yüksek tuz derişimi ile azalma göstermiştir (sırasıyla; $F=30.875$; $p=0.005$; $F=12.550$; $p=0.003$, Şekil 2). *C. rubrum* örneklerinde 43 ppt tuz derişimindeki azalma istatistiksel olarak anlamlı bulunurken, *D. rigidula* örneklerinde 33 ppt tuz derişimindeki azalma an-

lamlılık göstermiştir. 33 ppt tuz derişiminde kültüre alınan *D. rigidula* örneklerinde klorofil-a miktarının da azalma göstermesi ($F=14.393$; $p=0.005$), *D. rigidula* türünün yüksek tuz derişimine karşı toleransının yüksek olmadığını ve 23 ppt'nin üzerindeki tuz derişimlerinde fotosentetik performansının azaldığını göstermektedir (Şekil 3).



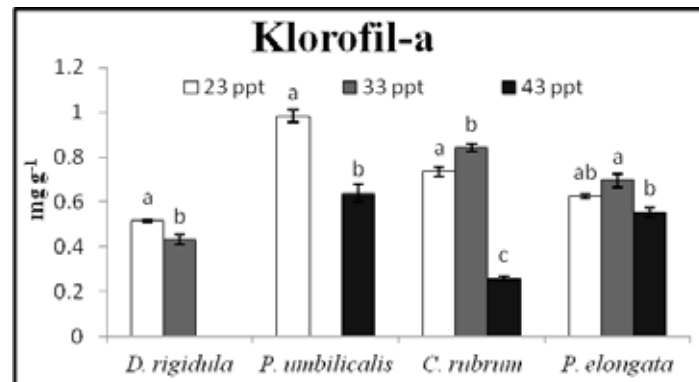
(± standart hata, sütunlar üzerindeki harfler, her tür için ayrı olarak uygulamalar arasındaki farklılıkları göstermektedir)

Şekil 2. Farklı tuz derişimlerinde kültüre alınan örneklerin ETRmax değerleri

Deniz suyunun tuzluluğu makroalglerin dağılımında önemli bir etken olmaktadır (Ramlov et al., 2012). Genel olarak intertidal bölgede yaşayan türler tuzluluk derişimlerine karşı subtidal bölgede yaşayan türlerden daha toleranslıdır (Karsten et al., 1991) Ancak bu çalışmada olduğu gibi, aynı bölgede yayılış gösteren türler de tuzluluk derişimlerine karşı birbirinden farklı fizyolojiler gösterebilmektedir.

Günümüze kadar yapılan birçok çalışmada deniz yosunlarının optimum gelişme gösterdiği tuzluluk derişimleri araştırılmıştır (Kirst, 1990).

Thomsen et al. (2007) *Gracilaria vermiculophylla* türünün geniş bir tuzluluk aralığında hayatta kalabildiğini belirtirken, Nejrup and Pedersen (2012) aynı türün 15 psu tuz değerinin üzerinde optimum büyüme gösterdiğini belirtmiştir. *Porphyra vietnamensis* türünün de 25 ppt tuzlulukta optimum gelişme gösterdiğini belirtilmiştir (Ruangchuay and Notoya, 2003). Benzer olarak bu çalışmada da *D. rigidula* türünün 23 ppt tuzlulukta fotosentetik performansının daha yüksek olduğu tespit edilmiştir. Ancak türün 43 ppt tuz derişiminde hayatta kalamadığı belirlenmiştir.



(± standart hata, sütunlar üzerindeki harfler, her tür için ayrı olarak uygulamalar arasındaki farklılıkları göstermektedir)

Şekil 3. Farklı tuz derişimlerinde kültüre alınan örneklerin klorofil-a miktarları

Farklı tuz derişimlerinde kültüre alınan *C. rubrum* örneklerinin klorofil-a miktarı tüm uygulamalar arasında farklılık göstermiştir ($F=398.304$; $p=0.000$). Ancak, 23 ve 33 ppt tuz derişiminde yüksek olan klorofil-a miktarı, 43 ppt'de kültüre alınan örneklerde ani bir azalma göstermiştir. Klorofil-a miktarı ile paralel olarak 43 ppt'de kültüre alınan *C. rubrum* örneklerinin ETRmax değeri de azalmıştır. 33 ppt tuz derişimi *C. rubrum* örneklerinde fotosentetik olarak strese neden olmazken, 43 ppt tuz derişimi stres oluşturmuştur. Bulgularımız 43 ppt tuz derişimine maruz kalan *C. rubrum* örnekleri tarafından absorbe edilen ışık enerjisinin, fotokimyasal reaksiyonlarda kullanılma oranının azaldığını göstermektedir.

Çalışılan türler arasında fotosentetik aktivite bakımından yüksek tuzluluğa karşı en toleranslı tür *P. umbilicalis* olarak belirlenmiştir. 43 ppt tuz derişiminde kültüre alınan *P. umbilicalis* örneklerinin klorofil-a miktarı önemli ölçüde azaldığı halde

($F=50.988$; $p=0.000$), örneklerin ETRmax değeri değişmemiştir ($F=1.350$; $p=0.310$).

SONUÇ

Çalışmadan elde edilen veriler, çalışılan türlerin fotosentetik aktivitelerinin tuz derişiminden etkilendiğini ve tuzluluk derişimlerine karşı hassasiyetlerinin de birbirinden farklı olduğunu göstermektedir.

Çalışılan türler arasında *D. rigidula* ve *P. elongata* türleri 23 ppt tuzluluk derişiminde optimum fotosentetik performans göstermiştir. 23 ppt'nin üzerindeki tuz derişimleri *D. rigidula* ve *P. elongata* türlerinde fotosentezi inhibe etmektedir. *C. rubrum* türü 23-33 ppt tuzluluk aralığında yüksek fotosentetik performans gösterirken, 43 ppt'de azalma tespit edilmiştir. *P. umbilicalis* türü ise tuzluluk derişimlerine karşı geniş bir tolerans göstermiş ve diğer türlere kıyasla osmoregulasyonunun daha yüksek olduğu tespit edilmiştir.

KAYNAKLAR

- Bunsom C, Prathep A, 2012. Effects of salinity, light intensity and sediment on growth, pigments, agar production and reproduction in *Gracilaria tenuistipitata* from Songkhla Lagoon in Thailand. *Phycological Research*, 60: 169-178.
- Dring MJ, Wagner A, Boeskov J, Lüning K, 1996. Sensitivity of intertidal and subtidal red algae to UVA and UVB radiation, as monitored by chlorophyll fluorescence measurements: influence of collection depth and season and length of irradiation. *European Journal of Phycology*, 31: 293-302.
- Eggert A, Nitschke U, West JA, Michalik D, Karsten U, 2007a. Acclimation of the intertidal red alga *Bangiopsis subsimplex* (Stylonematophyceae) to salinity changes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 343: 176-186.
- Eggert A, Raimund S, Michalik D, West J, Karsten U, 2007b. Ecophysiological performance of the primitive red alga *Dixoniella grisea* (Rhodellophyceae) to irradiance, temperature and salinity stress: growth responses and the osmotic role of mannitol. *Phycologia*, 46: 22-28.
- Eilers PHC, Peeters JCH, 1988. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Modelling*, 42: 199-215.
- Gao S, Huan L, Lu XP, Jin WH, Wang XL, Wu MJ, Wang GC, 2016. Photosynthetic responses to saline stress by the low intertidal macroalga, *Sargassum fusiforme* (Sargassaceae). *Photosynthetica*, DOI: 10.1007/s11099-015-0181-7
- Hanelt D, Melchersmann B, Wiencke C, Nultsch W, 1997a. Effects of high light stress on photosynthesis of polar macroalgae in relation to depth distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 149: 255-266.
- Imchen T, 2012. Effect of temperature, salinity and biofilm on the zoospores settlements of *Enteromorpha flexuosa* (Wulfen) J. Agardh. *Indian Journal of Geo-Marine Sciences*, 41(4): 355-358.
- Inskeep WP, Bloom PR, 1985. Extinction Coefficients of Chlorophyll a and b in N,N-Dimethylformamide and 80% Acetone. *Plant Physiology*, 77: 483-485.
- Karsten U, Wiencke C, Kirst GO, 1991. The effect of salinity changes upon the physiology of eulittoral green macroalgae from Antarctica and Southern Chile. I. Cell viability growth, photosynthesis and dark respiration. *Journal of Plant Physiology*, 138: 667-673
- Karsten U, 2012. Seaweed acclimation to salinity and desiccation stress, in: *Seaweed Biology*. Springer, pp. 87-107.
- Kirst GO, 1989. Salinity tolerance of eukaryotic marine algae. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41: 21-53.
- Kirst GO, 1990. Salinity tolerance of eukaryotic marine algae. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41: 21-53
- Krause GH, Weis E, 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42: 313-349.
- Lartigue J, Neill A, Hayden BL, Pulfer J, Cebrian J, 2003. The impact of salinity fluctuation on net oxygen production and inorganic nitrogen uptake by *Ulva lactuca* (Chlorophyceae). *Aquatic Botany*, 75(4): 339-350.
- Liang Z, Sun X, Wang F, Wang W, Liu F, 2013. Impact of environmental factors on the photosynthesis and respiration of young seedlings of *Sargassum thunbergii* (Sargassaceae, Phaeophyta). *American Journal of Plant Sciences*, 4: 27-33.

- Maxwell K, Johnson GN, 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51: 659-668.
- Nejrup LB, Pedersen MF, 2012. The effect of temporal variability in salinity on the invasive red alga *Gracilaria vermiculophylla*. *European Journal of Phycology*, 47(3): 254-263.
- Provasoli L, 1968. Media and prospects for the cultivation of marine algae: Cultures and collections of algae. Proceedings of the US-Japan Conference. Hakone. September 1966. The Japanese Society of Plant Physiologist, pp: 63-75.
- Ramlov F, Souza JMC, Farias A, Maraschin M, Horta PA, Yokoya NS, 2012. Effects of temperature, salinity, irradiance and nutrient on the development of carposporelings and tetrasporophytes in *Gracilaria domingensis* (Kütz.) Sonder ex Dickie (Rhodophyta. Gracilales). *Botanica Marina*, 55(3): 253-259.
- Ruangchuay R, Notoya M, 2003. Physiological responses of blade and conchocelis of *Porphyra vietnamensis* Tanaka et Pham-Hoang Ho (Bangiales. Rhodophyta) from Thailand in culture. *Algae*, 18(1): 21-28.
- Sudhir P, Murthy SDS, 2004. Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. *Photosynthetica*, 42(4): 481-486.
- Thomsen MS, Staehr PA, Nyberg CD, Schwaerter S, Krause-Jensen D, Silliman BR, 2007. *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss, 1967 (Rhodophyta. Gracilariaceae) in northern Europe, with emphasis on Danish conditions, and what to expect in future. *Aquatic Invasions*, 2: 83-94.
- Tuğrul S, Salihoğlu İ, 2000. Marmara Denizi ve Türk Boğazlar Sisteminin Kimyasal Oşinografisi, Marmara Denizi 2000 Sempozyumu Bildiriler Kitabı, 11-12 Kasım 2000, İstanbul.
- Yıldız G, Dere Ş, 2008. Effect of salinity stress on photosynthetic pigments in *Ulva rigida* (Chlorophyta). *International Journal of Phycology and Phycochemistry*, 4(2): 121-124.