

坛紫菜色素突变体光合作用效率的比较研究

刘 瞰, 许 凯, 徐 燕, 纪德华, 陈昌生, 谢潮添

(集美大学水产学院, 福建 厦门 361021)

[摘要] 以野生型和5种不同色泽的坛紫菜色素突变体为研究对象,通过水下饱和脉冲荧光仪(DIVING-PAM)测定了不同色素突变体的光合作用参数,并测定了相应品系坛紫菜叶状体的4种主要光合色素(叶绿素(Chl. a)、藻红蛋白(PE)、藻蓝蛋白(PC)和别藻蓝蛋白(APC))的质量比。结果表明:坛紫菜不同色素突变体的光化学最大量子效率(F_v/F_m)、有效荧光产率($Y(II)$)、光化学淬灭系数(Q_p)和非光化学淬灭系数(Q_N)均表现出不同程度的差异,且没有明显的规律性,其中坛紫菜各品系藻体的 F_v/F_m 值均介于0.65~0.75之间,而 $Y(II)$ 值则随着光照强度的逐渐增强呈现为快速下降的趋势。光合作用参数和光合色素质量比的相关性分析结果则表明坛紫菜 F_v/F_m 值与各色素蛋白的质量比没有相关关系,却与 $w(Chl. a)/w(PC)$ 和 $w(APC)/w(PC)$ 极显著正相关;而 $Y(II)$ 除与 $w(Chl. a)/w(PC)$ 和 $w(APC)/w(PC)$ 极显著正相关外,还与 $w(PC)$ 、 $w(APC)$ 和 $w(Chl. a)$ 极显著负相关。

[关键词] 坛紫菜;色素突变体;光合色素;荧光;光合作用

[中图分类号] S 917.3

Comparative Study of the Photosynthetic Efficiency in Pigment Mutants of *Pyropia haitanensis*

LIU Tun, XU Kai, XU Yan, JI De-hua, CHEN Chang-sheng, XIE Chao-tian

(Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China)

Abstract: The photosynthetic parameters of the wild type and five pigment mutants in *Pyropia haitanensis* were measured using DIVING-PAM, and the contents of 4 major photosynthetic pigments (Chlorophyll a (Chl. a), Phycoerythrin (PE), Phycocyanin (PC) and Allophycocyanin (APC)) had been analyzed. The results indicated that the maximum quantum yields (F_v/F_m), effective quantum yields ($Y(II)$), photochemical quenching coefficient (Q_p) and non-photochemical quenching coefficient (Q_N) varied among different pigment mutants, but without clear trends. Overall, the F_v/F_m values of different strains of *P. haitanensis* varied from 0.65 to 0.75, and values of $Y(II)$ rapidly decreased with the increasing light intensity. Correlation analysis between photosynthetic parameters and pigment contents indicated that the F_v/F_m values were did not correlate with the pigment protein contents, but had a significantly positive correlation with $w(Chl. a)/w(PC)$ and $w(APC)/w(PC)$. The $Y(II)$ values were positively associated with $w(Chl. a)/w(PC)$ and $w(APC)/w(PC)$, but negatively correlated with $w(PC)$, $w(APC)$ and $w(Chl. a)$.

Keywords: *Pyropia haitanensis*; pigment mutant; photosynthetic pigment; fluorescence; photosynthetic

[收稿日期] 2016-01-05

[修回日期] 2016-02-26

[基金项目] 国家自然科学基金项目(41276177);福建省种业创新与产业化工程资助项目(2014S1477-10);福建省自然科学基金项目(2014J05041, 2014J07006)

[作者简介] 刘瞰(1990—),男,硕士生,从事坛紫菜遗传育种研究。通信作者:谢潮添(1977—),男,教授,从事海藻生物技术研究。E-mail:ctxie@jmu.edu.cn。

0 引言

紫菜 (*Pyropia*), 是一种原始大型红藻, 其光合作用捕光色素系统不同于高等植物, 含有叶绿素 a (Chlorophyll a, Chl. a), 缺少叶绿素 b, 并含有重要的捕光色素蛋白——藻胆蛋白 (Phycobiliprotein, PB)^[1]。藻胆蛋白主要由藻红蛋白 (Phycoerythrin, PE)、藻蓝蛋白 (Phycocyanin, PC) 和别藻蓝蛋白 (Allophycocyanin, APC) 组成。其中, PE 在捕光色素系统中首先捕获光能, 然后传递给 PC, 再传递给 APC, 最后传递给反应中心色素 Chl. a^[2]。不同株系的色素蛋白含量和比例差异, 非常明显地反映在藻体的色泽上, 由此可筛选出各种色泽的紫菜色素突变体^[3]。自从三浦沼雄等^[4]首次分离出红色型和绿色型条斑紫菜色素突变体后, 国内外多个课题组采用化学诱变、射线辐照或杂交等方法获得了一系列各种色泽的条斑紫菜 (*Pyropia yezoensis*) 和坛紫菜 (*Pyropia haitanensis*) 色素突变体^[5-11]。这些色素突变体的获得, 为研究紫菜光合作用与色素蛋白含量 (或比例) 之间的关系提供了理想的实验材料。赵小波等^[12]在 7 个条斑紫菜品系的光合效率比较研究中发现光合色素含量与光合效率之间没有相关性, 而姚春燕等^[13]比较了 10 个条斑紫菜品系的光能利用效率与其色素含量及比例的关系, 认为紫菜藻体对光能的利用率与其主要光合色素的比值具有相关性。

坛紫菜是世界上两个主要的紫菜栽培种类之一, 是我国特有的暖温带性品种, 其产量占全国紫菜总产量的 75% 以上^[14]。目前对其色素突变体中色素蛋白含量及比例与光合作用效率的研究尚未见报道, 而坛紫菜光合作用效率的研究对于提高坛紫菜的栽培产量, 指导坛紫菜的遗传育种等均具有十分重要的意义。因此本研究测定了 6 种不同色泽的坛紫菜色素突变体的光合色素含量和光合效率, 以探究坛紫菜光合色素含量及比例与光合效率的相关性, 为后续坛紫菜栽培良种的选育提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 实验材料

坛紫菜不同色泽突变体 (褐绿色、翠绿色、红色、红棕色、紫色) 均为本实验室通过诱变或杂交选育^[12], 野生型品系则由采自平潭牛山岛的野生紫菜选育纯化而来^[15]。这些坛紫菜品系均以纯系丝状体形式保存于福建省坛紫菜种质资源库中。

将坛紫菜各纯系丝状体分别促熟、促壳孢子放散和幼苗充气培养, 待藻体生长至长度为 10 ~ 20 cm 时, 根据实验室已有的各藻体生长数据, 结合实际培养情况, 挑选处于旺盛生长期的藻体进行实验^[16]。藻体培养条件为: 温度 $(21 \pm 1)^\circ\text{C}$, 光照强度 $50 \sim 60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 昼夜光周期 12 h: 12 h, 每 3 天更换一次新鲜培养液。

1.2 藻体叶绿素荧光参数的测定

每个坛紫菜品系挑选 6 株生长均一、健康的藻体, 用水下调制叶绿素荧光测定仪 DIVING-PAM (德国 WALZ 公司) 和数据采集软件 Wincontrol 进行叶绿素荧光诱导曲线测定。测定温度 21°C , 叶片经暗适应 15 min 后, 打开叶夹, 开启检测光 ($0.15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 得到最小荧光值 F_0 , 由饱和光强度 $4000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (0.8 s) 测得最大荧光值 F_m , 光化光强度设定为 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光照射 10 s, 再经饱和脉冲光和检测光重复测定 13 次, 最后测得真实稳定的实时荧光值 F_t 和饱和荧光值 F_m' 。分别测定藻体的基部、中部和末端, 取平均值进行品系间比较。计算公式为:

$$\begin{aligned} \text{光化学最大量子效率 } F_v/F_m &= (F_m - F_0)/F_m, & \text{光化学淬灭系数 } Q_p &= (F_m' - F_t)/(F_m' - F_0), \\ \text{有效量子产率 } Y(\text{II}) &= (F_m' - F_t)/F_m', & \text{非光化学淬灭系数 } Q_N &= (F_m - F_m')/(F_m - F_0). \end{aligned}$$

1.3 快速光响应曲线测定

用 DIVING-PAM 和数据采集软件 wincontrol 测定藻体的快速光响应曲线。藻体经暗适应 10 s 后, 打开叶夹, 开启检测光 ($0.15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 得到 F_0 , 再由饱和脉冲光 ($4000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 0.8 s) 得到 F_m ; 随后, 逐渐开启光强度分别为 28、120、191、282、477、755、107、1627 $\mu\text{mol} \cdot$

$\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光化光, 每个强度的光化光照射 10s 后, 经检测光和饱和脉冲光测得 F_i 和 F_m' 。计算公式为: 有效荧光产率 $Y(\text{II}) = (F_m' - F_i) / F_m'$, 相对电子传递速率 $\text{ETR} = (F_m' - F_i) / F_m' \times \text{PAR} \times A \times 0.5$, 其中: PAR 为光合有效辐射强度; A 表示样品的吸光系数, 一般设定为 0.84; 0.5 表示光能由 2 个光系统平均分配。分别测定藻体的基部、中部和末端, 取平均值进行比较。以光照强度为 x 轴, $Y(\text{II})$ 为 y 轴, 制作 $Y(\text{II})$ 的快速光曲线 (RLC); 同样, 以光照强度为 x 轴, rETR 为 y 轴, 制作 rETR 的 RLC 曲线^[17]。

1.4 藻体藻胆蛋白和叶绿素 a 含量的测定

坛紫菜藻体藻胆蛋白和 Chl. a 含量的测定方法参照文献 [18] 的方法进行测定。

1.5 数据分析

本实验使用 Excel 和 SPSS13.0 软件进行数据统计及数据差异性分析, 不同处理间的差异性采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 来比较, 各组间的差异显著性设置为 $P < 0.05$ (显著)。同时, 各色素突变体中光合作用参数和相应色素蛋白含量及比例采用 Excel 软件进行线性相关回归分析。

2 结果

2.1 坛紫菜藻体最大量子效率 (F_v/F_m) 的比较

F_v/F_m 是植物潜在最大光合能力的反映, 由图 1a 可以看出, 坛紫菜各品系藻体的 F_v/F_m 均介于

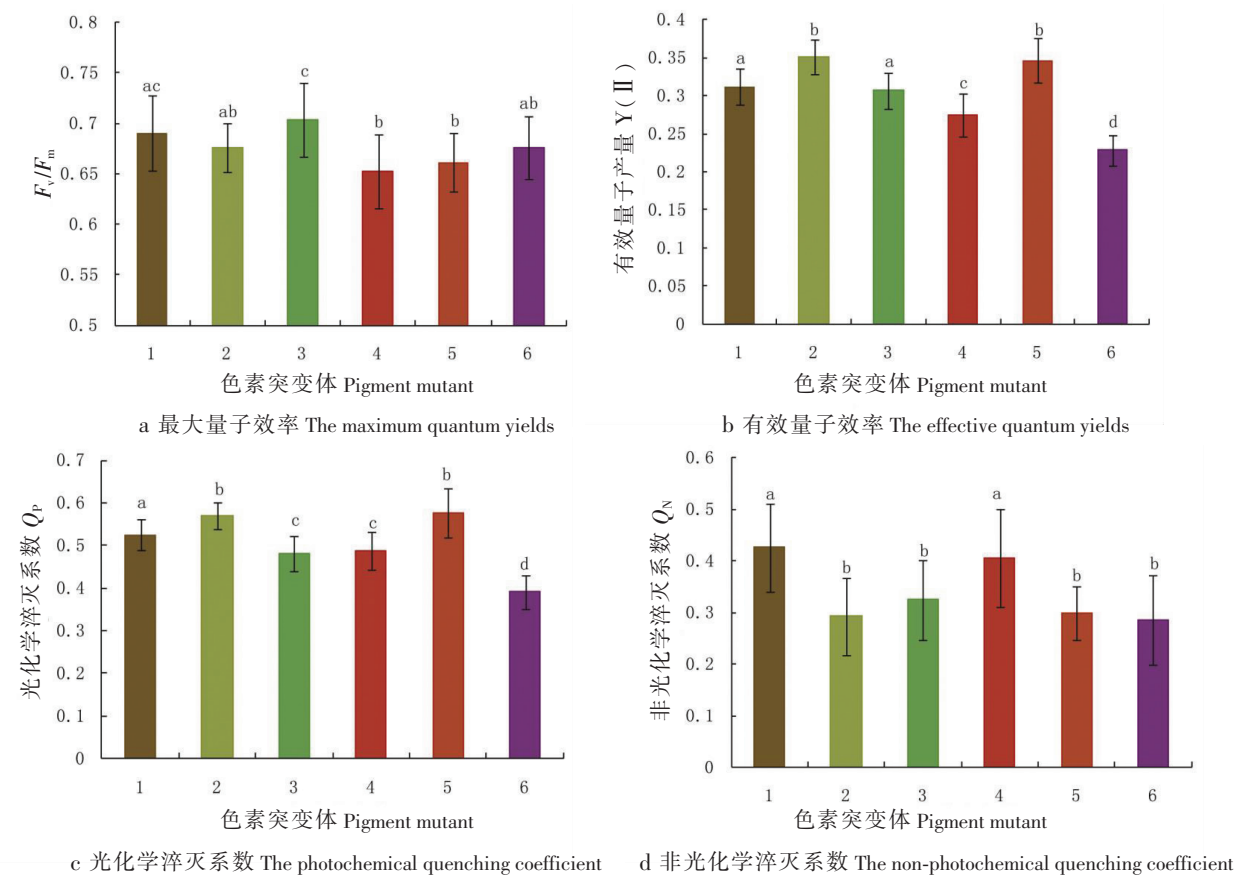


图 1 坛紫菜不同品系藻体的光合参数

Fig.1 Photosynthetic parameters in different strains of *P.haitanensis*

0.65~0.75 之间，其中：翠绿色藻体的 F_v/F_m 最高，显著高于其他色泽突变体 ($P < 0.05$)，但与野生色藻体没有显著差异 ($P > 0.05$)；红色、红棕色、褐绿色和紫色藻体的 F_v/F_m 较低，四者间没有显著差异 ($P > 0.05$)。

2.2 坛紫菜藻体光合荧光参数的比较

由图 1b 可以看出，同一光照强度下，坛紫菜不同色素突变体间的 Y (Ⅱ) 依次为：褐绿色 > 红棕色 > 野生色 > 翠绿色 > 红色 > 紫色。褐绿色和红棕色藻体的 Y (Ⅱ) 显著高于其他品系 ($P < 0.05$)，而紫色藻体的 Y (Ⅱ) 显著低于其他品系 ($P < 0.05$)。

由图 1c 可以看出，坛紫菜不同色素突变体间的 Q_p 依次为：红棕色 > 褐绿色 > 野生色 > 红色 > 翠绿色 > 紫色。褐绿色和红棕色藻体的 Q_p 同样显著高于其他品系，紫色藻体的 Q_p 显著低于其他品系 ($P < 0.05$)。

由图 1d 可以看出，坛紫菜不同色素突变体间的 Q_N 依次为：褐绿色 < 紫色 < 红棕色 < 翠绿色 < 红色 < 野生色。野生色和红色藻体的 Q_N 显著高于其他品系 ($P < 0.05$)，褐绿色、翠绿色、红棕色和紫色藻体的 Q_N 之间没有显著差异 ($P > 0.05$)。

2.3 坛紫菜藻体色素蛋白含量的测定及其与光合参数的相关性分析

Chl. a、PE、PC、APC 是坛紫菜藻体中含有的主要色素蛋白。由表 1 可以看出：除翠绿色和褐绿色藻体外，其他品系藻体的 $w(\text{PE})$ 均高于 $w(\text{PC})$ 和 $w(\text{APC})$ ；而从 $w(\text{PC})$ 和 $w(\text{APC})$ 来看，各品系藻体的 $w(\text{APC})$ 均低于 $w(\text{PC})$ ；而 $w(\text{Chl. a})$ ，除红棕色藻体外，其他品系的 $w(\text{Chl. a})$ 均低于 $w(\text{PE})$ 、 $w(\text{PC})$ 和 $w(\text{APC})$ 。

表 1 坛紫菜不同品系藻体的色素蛋白含量
Tab.1 Pigment contents in different strains of *P. haitanensis*

色素突变体 Pigment mutant	(mg · g ⁻¹)			
	$w(\text{PE})$	$w(\text{PC})$	$w(\text{APC})$	$w(\text{Chl. a})$
野生色 Wild	40.73 ± 3.30	23.86 ± 1.38	11.98 ± 0.76	6.96 ± 0.19
褐绿色 Breen	16.46 ± 0.99	19.82 ± 0.66	9.88 ± 0.24	7.08 ± 0.24
翠绿色 Emerald	9.47 ± 1.12	37.05 ± 1.06	19.21 ± 1.29	8.46 ± 0.16
红色 Red	55.38 ± 2.52	16.75 ± 0.82	9.25 ± 0.52	7.10 ± 0.53
红棕色 Red-brown	45.31 ± 2.35	4.78 ± 0.29	1.60 ± 0.27	6.39 ± 0.14
紫色 Purple	53.86 ± 1.50	27.58 ± 0.57	13.16 ± 0.95	5.88 ± 0.21

表 2 的相关性分析结果表明： F_v/F_m 和 Y (Ⅱ) 均与 $w(\text{Chl. a})/w(\text{PC})$ 和 $w(\text{APC})/w(\text{PC})$ 表现为极显著正相关，其中 Y (Ⅱ) 还与 $w(\text{PC})$ 、 $w(\text{APC})$ 和 $w(\text{Chl. a})$ 显著负相关，但与 $w(\text{PE})$ 不相关； F_v/F_m 则与各色素蛋白的含量不相关。

表 2 坛紫菜色素蛋白含量和光合参数的相关性分析
Tab.2 Correlation analysis between photosynthetic parameters and pigment contents

光合参数 Photosynthetic parameters	$w(\text{PE})$	$w(\text{PC})$	$w(\text{APC})$	$w(\text{Chl. a})$	$w(\text{Chl. a})/w(\text{PE})$	$w(\text{Chl. a})/w(\text{PC})$	$w(\text{APC})/w(\text{PC})$
F_v/F_m	-0.259 *	-0.082	0.053	-0.201	0.114	0.423 **	0.501 **
Y (Ⅱ)	-0.183	-0.657 **	-0.536 **	-0.442 **	-0.072	0.793 **	0.730 **

说明：* 显著相关 ($P < 0.05$)；** 极显著相关。
Notes：* Significant correlation；** Extremely significant correlation.

2.4 坛紫菜藻体快速光响应曲线的比较

RLC 是 rETR 和 Y (Ⅱ) 随光照强度增强的变化曲线。由图 2a 可以看出，随着光照强度的增强，坛紫菜各藻体的 Y (Ⅱ) 值均快速下降，当光照强度超过 1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，各藻体的 Y (Ⅱ)

值均趋近于零。由图 2b 可以看出, 各色泽藻体 rETR 的 RLC 表现一致, 当光照强度由 0 逐渐增强到 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, rETR 表现为先增强后下降的趋势; 当光照强度超过 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, rETR 又表现为先缓慢增强而后又缓慢下降的趋势。

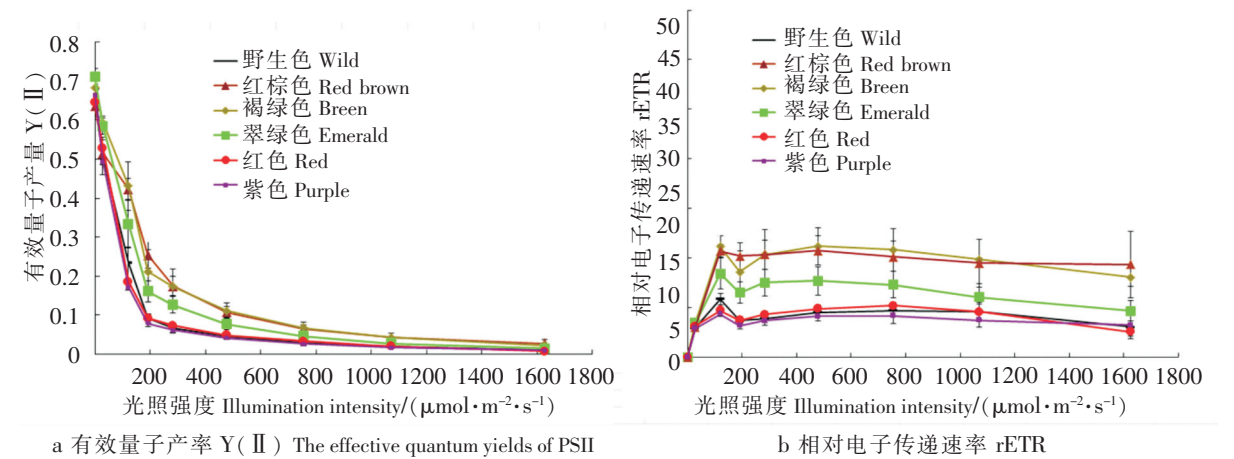


图 2 坛紫菜不同品系藻体的快速光响应曲线
Fig. 2 Rapid light response curves of different strains of *P.haitanensis*

3 讨论

在叶绿素荧光的各项参数中, F_v/F_m 反映的是植物 PS II 潜在的最大光化学量子产率, 即 PS II 对光能最大可能的利用效率; 而 $Y(II)$ 表示的是一定光照强度下 PS II 的实际光化学效率, 即 PS II 反应中心在部分关闭情况下的实际光能捕获效率。这两个参数是植物叶绿素荧光测定中最重要的参数。在本研究中, 坛紫菜各品系藻体的 F_v/F_m 介于 0.65 ~ 0.75 之间, 低于陆生高等植物^[19], 但要高于条斑紫菜^[12-13]。这一结果与张涛等^[20]对条斑紫菜和坛紫菜叶绿素荧光参数的研究结果是一致的, 说明坛紫菜对光能的利用率要弱于陆生高等植物, 但要高于条斑紫菜。这与坛紫菜的生物量增长速度要快于条斑紫菜的实际生产情况也是相符的。进一步从 $Y(II)$ 的 RLC 曲线 (图 2a) 中可以看出, 坛紫菜各品系藻体随着光照强度的逐渐增强, $Y(II)$ 值快速下降, 当光照强度超过 $1000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 各藻体的 $Y(II)$ 值均趋近于零, 说明坛紫菜藻体的生长趋向于弱光, 当光照强度过强时, 就会造成光抑制, 使得藻体的光合效率急剧下降, 这与条斑紫菜^[12-13,20]中的实验结果也是一致的。

对紫菜藻体光能利用率和色素蛋白的关系, 赵晓波等^[12]认为藻胆蛋白含量与光合效率之间没有必然联系, 姚春燕等^[13]则认为紫菜藻体对光能的利用率与其主要光合色素的比值具有相关性。王高鸿等^[21]认为藻类细胞中捕光色素蛋白的比例能够影响波长的吸收效果, 与光合作用有关。在本研究中, 坛紫菜的 F_v/F_m 与各色素蛋白的含量没有相关关系, 却与 $w(\text{Chl. a})/w(\text{PC})$ 和 $w(\text{APC})/w(\text{PC})$ 极显著正相关。翠绿色和野生色突变体相较于其他品系具有较高的 $w(\text{Chl. a})/w(\text{PC})$ (0.22, 0.29) 和较高的 $w(\text{APC})/w(\text{PC})$ (0.51, 0.50) 且数据相近, 因此, 推测在坛紫菜中一定的捕光色素蛋白比例能够决定品系的最大光化学量子产率。 $Y(II)$ 除与 $w(\text{Chl. a})/w(\text{PC})$ 和 $w(\text{APC})/w(\text{PC})$ 极显著正相关外, 还与 $w(\text{PC})$ 、 $w(\text{APC})$ 和 $w(\text{Chl. a})$ 极显著负相关。褐绿色和红棕色品系的实际光化学效率要高于其他品系, 其 $w(\text{Chl. a})/w(\text{PC})$ 和 $w(\text{APC})/w(\text{PC})$ 高于除野生色和红色外的其他品系。野生色和红色的 $w(\text{APC})/w(\text{PC})$ 远高于其他品系但其实际光化学效率却不高, 由此推测其中可能存在一个光合色素蛋白阈值的问题, 在阈值内坛紫菜的 $w(\text{Chl. a})/w(\text{PC})$ 和 $w(\text{APC})/w(\text{PC})$ 越大, 其光合效率越高; 当坛紫菜的 $w(\text{Chl. a})/w(\text{PC})$ 和 $w(\text{APC})/w(\text{PC})$ 高于阈值时则会降低其光合效率, 这与赵晓波等^[12]的研究结果一致。

[参 考 文 献]

- [1] 韩博平, 韩志国, 付翔. 藻类光合作用机理与模型. 北京: 科学出版社, 2003: 27-78.
- [2] SAMSONOFF W A, MACCOLL R. Biliproteins and phycobilisomes from cyanobacteria and red algae at the extremes of habitat. *Archives of microbiology*, 2001, 176(6): 400 - 405. DOI:10.1007/s002030100346.
- [3] 张海波, 侯和胜. 紫菜色素突变体研究进展. *生物技术通讯*, 2007, 18(2): 353-356. DOI:10.3969/j.issn.1009-0002.2007.02.053.
- [4] MIURA A. Color variants and heredity of color in *Porphyra*. *Iden (Heredity)*, 1978, 32(8): 11-16.
- [5] NIWA K, MIURA A, SHIN J, et al. Characterization and genetic analysis of the violet type pigmentation mutant of *Porphyra yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta). *Journal of Korean society phycology*, 1993, 8(2): 217-230.
- [6] 许璞, 费修缙, 张学成, 等. 紫菜色素突变体诱导的研究. *海洋通报*, 2002, 21(5): 19-25; 2003, 22(1): 24-29.
- [7] 严兴洪, 田中次郎, 有贺佑胜. 条斑紫菜色彩突变体的诱导、分离和特性分析. *水产学报*, 2000, 6(5): 221-228. DOI:10.3321/j.issn:1000-0615.2000.03.005.
- [8] 严兴洪, 梁志强, 宋武林, 等. 坛紫菜人工色素突变体的诱变与分离. *水产学报*, 2005, 29(2): 166-170. DOI:10.3321/j.issn:1000-0615.2005.02.005.
- [9] 严兴洪, 张淑娟, 黄林彬. 60Co- γ 射线对条斑紫菜 (*Porphyra yezoensis*) 的诱变效果与色素突变体分离. *海洋与湖沼*, 2009, 40(1): 56-62.
- [10] 徐燕, 谢潮添, 纪德华, 等. 坛紫菜品系间杂交分离色素突变体及其特性的初步研究. *中国水产科学*, 2007, 14(3): 466-472. DOI:10.3724/SP.J.1231.2013.38319.
- [11] LI Y X, WANG G C, XU P, et al. Induction and characterization of green pigmentation mutant in *Porphyra yezoensis* Ueda. *Aquaculture*, 2008, 282(1): 117-123. DOI:10.3724/SP.J.1231.2013.3819.
- [12] 赵小波, 张学成, 许璞. 不同品系条斑紫菜光合效率比较研究. *中国海洋大学学报 (自然科学版)*, 2010, 40(2): 57-62. DOI:10.3969/j.issn.1672-5174.2010.02.007.
- [13] 姚春燕, 张涛, 姜红霞, 等. 条斑紫菜不同品系藻体光合色素及叶绿素荧光参数比较. *南京师大学报 (自然科学版)*, 2010, 33(2): 81-86. DOI:10.3969/j.issn.1001-4616.2010.02.017.
- [14] 严兴洪. 坛紫菜的遗传与育种//王清印. *海水养殖生物的细胞工程育种*. 北京: 海洋出版社, 2007: 314.
- [15] 纪德华, 谢潮添, 陈昌生, 等. 野生坛紫菜的选育及经济性状的研究. *海洋学报*, 2008, 30(1): 140-146. DOI:10.3321/j.issn:0253-4193.2008.01.020.
- [16] 黄惠珍, 谢潮添, 纪德华, 等. 坛紫菜色素突变体色素基因的表达定量分析. *水产学报*, 2012, 36(6): 884-892. DOI:10.3724/SP.J.1231.2012.27758.
- [17] RALPH P J, GADEMANN R. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic botany*, 2005, 82(3): 222-237. DOI:10.1016/j.aquabot.2005.02.006.
- [18] 史修周, 徐燕, 梁艳, 等. 坛紫菜藻胆蛋白及叶绿素 a 的测定与分析. *集美大学学报 (自然科学版)*, 2008, 13(3): 221-226. DOI:10.3969/j.issn.1007-7405.2008.03.006.
- [19] SCHREIBER U, BILGER W, NEUBAUER C. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis [M]. *Ecophysiology of photosynthesis*. Berlin: Springer - Verlag, 1995: 49-70. DOI:10.1007/978-3-642-79354-7_3.
- [20] 张涛, 沈宗根, 姚春燕, 等. 基于叶绿素荧光技术的紫菜光适应特征研究. *海洋学报*, 2011, 33(3): 140-147.
- [21] 王高鸿, 陈兰洲, 李根保, 等. 改变捕光色素比例用于提高微藻光合效率. *科学通报*, 2005, 50(14): 1475-1479. DOI:10.3321/j.issn:0023-074X.2005.14.011.

(责任编辑 朱雪莲 英文审校 马 英)