

陶菊红,侯彬彬,周伟,等.条斑紫菜自由丝状体在不同光照度下的光能利用特征[J].江苏农业科学,2022,50(12):145-149.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.12.023

条斑紫菜自由丝状体在不同光照度下的光能利用特征

陶菊红^{1,3},侯彬彬¹,周伟²,沈宗根¹,陆勤勤²,朱建一¹,张涛¹

(1.苏州市应用藻类学重点实验室/常熟理工学院,江苏常熟 215500;

2.江苏省海洋水产研究所,江苏南通 226007; 3.江苏省常熟市农业科学研究所,江苏常熟 215500)

摘要:通过对光合色素及叶绿素荧光测定,研究了条斑紫菜“苏通2号”自由丝状体在不同光照度下光合生理特征。结果表明,随着光照度的上升,样品藻红蛋白、藻蓝蛋白和别藻蓝蛋白含量均呈下降趋势,且高光照度处理组要显著低于低光照度处理组,叶绿素a的变化与藻胆蛋白相似。藻红蛋白/叶绿素a(PE/Chl a)和藻蓝蛋白/叶绿素a(PC/Chl a)比值随处理光照度上升而下降,但别藻蓝蛋白/叶绿素a(APC/Chla)未有明显变化。高光照度处理组样品最大量子效率(F_v/F_m)显著低于低光照度处理组,且较低光照度处理组样品实际量子效率($\Delta F/F_m'$)日变化高于高光照度处理组。快速光曲线参数中,初始斜率(α)、最大相对电子传递速率($rETR_{max}$)均随光照度上升而下降,而半饱和和光照度(I_k)差异不明显。光化学猝灭(q_p)参数随光照度上升而降低,而非光化学猝灭(NPQ)结果与之相反。本研究提示,条斑紫菜“苏通2号”丝状体在较低的光照度下表现出活跃的生理状态,并能通过调节吸收光能分配以适应较高的光照度,这为该品种自由丝状体高效培养的环境设定提供基础参考。

关键词:条斑紫菜;自由丝状体;光照度;光能利用

中图分类号:S968.43⁺1 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)12-0145-05

紫菜(*Pyropia*)是一类原始大型红藻,其经济种类条斑紫菜是我国长江以北黄海沿海区域的重要栽培海藻^[1]。紫菜具有明显的2个生长世代,叶状体(配子体)为宏观世代,丝状体(孢子体)属微观世代,2个生活世代外观形态完全不同^[2-3],而且生长环境也有明显差别。叶状体世代主要生长期是10月至次年4月,丝状体世代主要生长期是4月至10月,生产上丝状体世代的培养被认为是种苗培育阶段^[4-5]。

条斑紫菜产业的发展与其独特的生物学特征密切相关,这表现在育种及种苗丝状体培育等多个方面。条斑紫菜育种由早期通过产量、形态选育的传统育种途径逐步发展到多种育种技术组合应用^[6-7],作为一种原始红藻,其诱变后能够获得较适合的突变率,结合无性生殖和无配生殖等生物学特点,我国近年培育出适用于黄海海区的条斑紫菜新

品种“苏通”系列。在新品种的应用方面,需要有配套的生产技术以充分发挥其优良性状,其中,种苗培育技术尤为关键。随着全球气候变化及生产需求,良种种苗由传统的果孢子采苗转变为果孢子结合自由丝状体组合方式,这一变化突出了自由丝状体培养的重要性,因此,如何培养获得足够生物量的良种自由丝状体成为种苗培育的关键。

丝状体作为紫菜的微观世代,其培养过程多是在室内进行,其中,光照度、温度等是影响丝状体生长的重要环境因子,以往的研究也表明,环境条件的改变能够影响丝状体的形态及生物量^[8-11]。光合作用与紫菜生物活性有密切关系,光合生理能够及时反映出紫菜生长状态,在光合生理研究中,叶绿素荧光技术因快速、准确、无损伤等特点,已成为环境因子对光合作用影响机制研究中的必备技术^[12-13]。有研究表明,紫菜偏向较低光强的适应性^[14],但针对不同生产种质的光适应能力研究尚有不足。本研究以条斑紫菜“苏通2号”品种为材料,通过光合色素、叶绿素荧光参数的测定,分析光照度对其丝状体光合生理的影响,旨在深入了解该品种的光适应机制,并为开发出配套高效丝状体培养技术提供基础数据。

收稿日期:2021-09-10

基金项目:江苏现代农业(紫菜)产业技术体系建设项目(编号:JATS[2020]464)。

作者简介:陶菊红(1981—),女,江苏苏州人,博士,农艺师,主要从事植物学研究。E-mail:taojuhong@126.com。

通信作者:张涛,博士,副研究员,主要从事植物学研究。E-mail:zhangtofy@163.com。

1 材料与方 法

1.1 材料及光照度处理

条斑紫菜“苏通 2 号”为常熟理工学院和江苏省海洋水产研究所共同育成的国家紫菜新品种,试验用自由丝状体取自国家级紫菜种质库,光照试验于 2021 年 4 月在常熟理工学院苏州应用藻类学重点实验室进行。

选择生长状态良好的自由丝状体,使用破壁机进行处理,将藻体打碎至约 100 μm 长度,过滤后加入新鲜高温灭菌海水,放置在 20 $^{\circ}\text{C}$ 、20 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右光照度下培养 48 h 后用于光照处理,期间更换 1 次灭菌海水。

1.2 试验条件

设定 4 个光照度,35、70、110、150 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,光—暗周期 12 h—12 h,温度 20 $^{\circ}\text{C}$,每个光照度设 3 组平行试验,处理周期为 7 d,在培养 5 d 时进行叶绿素荧光参数测定,7 d 时进行光合色素含量测定。

1.3 叶绿素荧光测定

1.3.1 最大量子效率 (F_v/F_m) 测定 光照处理 5 d,将样品经黑暗处理使得 PS II 处于完全开放状态,置于叶绿素荧光仪 (Water - PAM, 德国) 样品槽中进行测定。首先提供测量光 [约 0.3 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 测定样品最小荧光值 (F_0),之后照射 0.8 s 约 4 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 饱和脉冲光测定样品最大荧光值 (F_m), F_v/F_m 由公式计算: $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 。

1.3.2 实际量子效率 ($\Delta F/F_m'$) 的测定 在光照处理 5 d 进行 $\Delta F/F_m'$ 测定,自光照后 0.5 h 开始每隔 2 h 进行 1 次测定,活化光设定为 64 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,具体操作流程参考文献[14]。

1.3.3 快速光曲线测定 样品在光照处理 6 h 后,进行快速光曲线的测定。由 Water - PAM 依次提供 30、45、68、100、150、222、33、503 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 活化光,待所提供光强下荧光值 (F_t) 达稳定后 (约 15 s),提供 0.8 s 饱和脉冲光以测定该活化光下的最大荧光值 (F_m'),相对电子传递速率 (rETR) 按照以下公式计算:

$$rETR = (F_m' - F_t)/F_m' \times PAR \times A \times 0.5;$$

其中:PAR 表示光照度;A 表示样品的吸光系数,设定为 0.85;0.5 表示光能在 2 个光系统中平均分配。以光照度为 x 轴、rETR 为 y 轴,可制作出快速光曲线。采用 Eilers 等的方法^[15] 对样品快速光曲线进

行拟合并计算出快速光曲线的初始效率 (α)、最大电子传递速率 (ETR_m) 和半饱和光强 (I_k) 等参数。

1.3.4 诱导曲线测定 不同光照度处理 5 d 进行诱导曲线的测定,样品经暗处理 0.5 h 以上以确保 PS II 处于完全开放状态,随后由 Water - PAM 荧光仪提供测量光测得最小荧光值 F_0 ,然后提供 0.8 s 的饱和脉冲光测定最大荧光值 F_m ,随后关闭光源,40 s 后打开 64 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 活化光,每隔 20 s 提供饱和脉冲光直至该活化光下的最大荧光值 F_m' 达到稳定,按照公示计算相关荧光参数:

$$q_p = (F_m' - F_t)/(F_m' - F_0);$$

$$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'.$$

1.4 光合色素含量的测定

光照处理 5 d 后,进行藻红蛋白、藻蓝蛋白和别藻蓝蛋白及叶绿素 a 含量的测定。将自由丝状体过滤并吸干藻体表面水分,电子天平称质量后,加入 pH 值为 6.8 的磷酸缓冲液进行研磨,充分研磨至糊状后,转移至离心管中,缓冲液润洗研钵,汇入至离心管中,4 $^{\circ}\text{C}$,避光静置 30 min 以充分提取藻胆蛋白,随后 4 $^{\circ}\text{C}$ 条件下 8 000 r/min 离心 10 min,上清液为藻胆蛋白提取液,采用磷酸缓冲液定容后,参照 Bennet 等的方法^[16] 进行藻胆蛋白含量的测定和计算。在上述离心后的沉淀中加入 80% (体积分数) 丙酮,4 $^{\circ}\text{C}$ 黑暗条件下放置 24 h 以提取样品中叶绿素 a,4 $^{\circ}\text{C}$ 、8 000 r/min 离心 10 min,取上清液,定容后按照文献[17]方法进行叶绿素 a 含量的测定和计算。

1.5 统计分析

数据采用 t -检验分析,显著水平设为 0.05。

2 结果与分析

2.1 光照度对条斑紫菜自由丝状体藻胆蛋白含量的影响

不同光照度处理会影响条斑紫菜“苏通 2 号”藻胆蛋白含量。由图 1 可知,随着光照度上升,样品中藻红蛋白含量逐渐下降,35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度处理组显著高于 110 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 150 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组 ($P < 0.05$),下降约 40%;藻蓝蛋白含量变化更为明显,由 35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组的 1.60 显著下降至 150 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组的 0.72 ($P < 0.05$),下降约 55%;别藻蓝蛋白含量也随光照度上升而显著下降,110 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、150 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组均显著低于 35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组 ($P < 0.05$)。

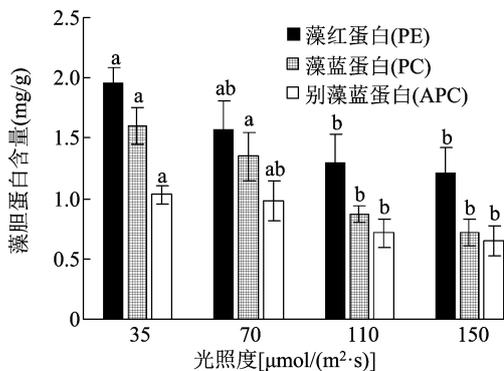


图1 不同光照度下条斑紫菜自由丝状体藻胆蛋白含量

2.2 光照度对条斑紫菜自由丝状体叶绿素 a 含量的影响

由图2可知,随着处理光照度上升,样品叶绿素 a 含量逐步下降,其中,110 μmol/(m²·s) 和 150 μmol/(m²·s) 光照度组样品较 35 μmol/(m²·s) 光照度组显著下降约 17% ($P < 0.05$)。

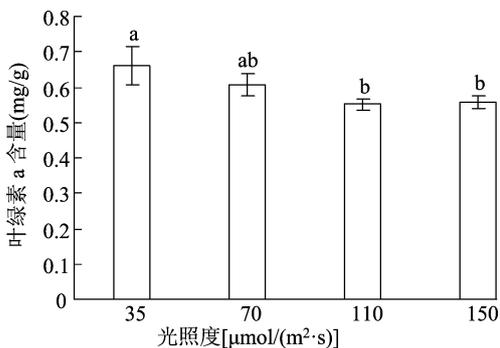
柱状图上不同小写字母表示光强处理间的差异显著($P < 0.05$)。下同

图2 不同光照度下条斑紫菜自由丝状体叶绿素 a 含量

2.3 光照度对条斑紫菜自由丝状体光合色素比值的影响

由表1可知,光照度上升使样品藻红蛋白/叶绿素 a (PE/Chl a)、藻蓝蛋白/叶绿素 a (PC/Chl a) 下降,其中,PE/Chl a 由 35 μmol/(m²·s) 光照度组的 2.98 显著下降至 150 μmol/(m²·s) 光照度组的 2.17 ($P < 0.05$)。35 μmol/(m²·s) 和 70 μmol/(m²·s) 光照度组样品 PC/Chl a 差异不显著 ($P > 0.05$),但二者均显著高于 110 μmol/(m²·s) 和 150 μmol/(m²·s) 光照度组 ($P < 0.05$);不同光照度下样品别藻蓝蛋白/叶绿素 a (APC/Chl a) 未表现出显著差异 ($P > 0.05$)。

2.4 光照度对条斑紫菜自由丝状体最大量子效率的影响

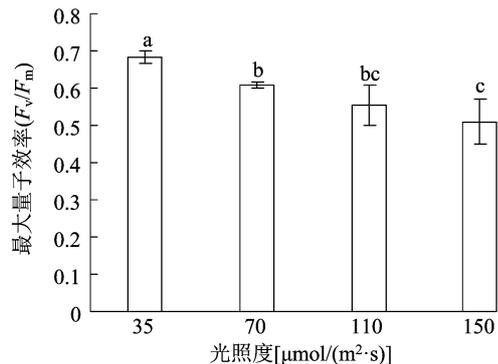
由图3可知,随着处理光照度上升, F_v/F_m 逐步下降,35 μmol/(m²·s) 光照度组显著高于其他光照

表1 不同光照度下条斑紫菜自由丝状体光合色素比值

光照度 [μmol/(m²·s)]	藻红蛋白/叶绿素 a (PE/Chl a)	藻蓝蛋白/叶绿素 a (PC/Chl a)	别藻蓝蛋白/叶绿素 a (APC/Chl a)
35	2.98 ± 0.34a	2.43 ± 0.25a	1.57 ± 0.18a
70	2.60 ± 0.39ab	2.22 ± 0.33a	1.61 ± 0.27a
110	2.36 ± 0.40ab	1.58 ± 0.17b	1.30 ± 0.20a
150	2.17 ± 0.32b	1.29 ± 0.16b	1.16 ± 0.19a

注:同列数据后不同小写字母表示光照度处理样品间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

度组 ($P < 0.05$),70 μmol/(m²·s) 光照度组显著高于 150 μmol/(m²·s) 光照度组 ($P < 0.05$),而 110 μmol/(m²·s) 和 150 μmol/(m²·s) 光照度组差异不显著 ($P > 0.05$)。

图3 不同光照度下条斑紫菜自由丝状体 F_v/F_m 比较

2.5 光照度对条斑紫菜自由丝状体实际量子效率日变化的影响

由图4可知,35、70 μmol/(m²·s) 光照度处理组样品在照光后 $\Delta F/F_m'$ 变化不明显,基本维持在 0.43 左右,而 150 μmol/(m²·s) 光照度处理组 $\Delta F/F_m'$ 在照光约 2.5 h 表现出显著下降,随后维持在 0.34 左右;比较不同光照度处理组可知,35、70 μmol/(m²·s) 光照度组样品在不同照光时间的 $\Delta F/F_m'$ 均显著高于对应的 110、150 μmol/(m²·s) 光照度组 ($P < 0.05$)。

2.6 光照度对条斑紫菜自由丝状体快速光曲线的影响

由图5可知,不同光照度处理组样品相对电子传递速率 (rETR) 随着活化光光照度的上升而快速上升,当光照度达约 400 μmol/(m²·s) 时,rETR 达最大值。不同光照度处理组在光曲线初始斜率、最大相对电子传递速率存在差异,35 μmol/(m²·s) 光照度处理组初始斜率要高于其他光照度处理组,而且当光照度超过 100 μmol/(m²·s) 时,rETR 值

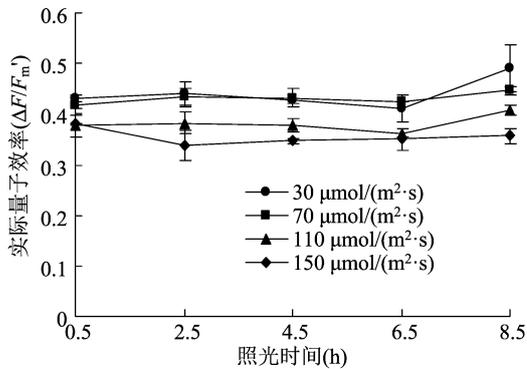


图4 不同光照度下条斑紫菜自由丝状体实际量子效率日变化

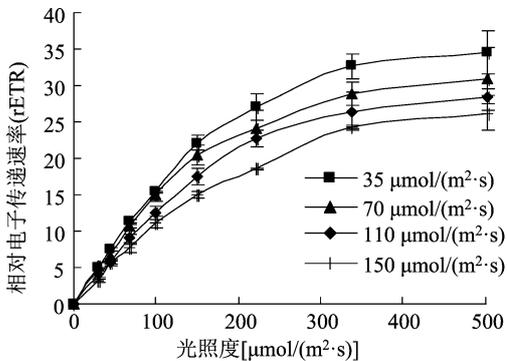


图5 不同光照度下条斑紫菜自由丝状体快速光曲线变化

表2 不同光照度下条斑紫菜自由丝状体快速光曲线参数变化

光照度 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	快速光曲线初始斜率	最大相对电子传递速率	半饱和光照度 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]
35	$0.17 \pm 0.01 \text{ a}$	$35.17 \pm 2.90 \text{ a}$	$212.83 \pm 10.84 \text{ a}$
70	$0.16 \pm 0.01 \text{ a}$	$30.90 \pm 3.73 \text{ ab}$	$203.81 \pm 5.12 \text{ a}$
110	$0.14 \pm 0.01 \text{ b}$	$28.96 \pm 1.86 \text{ b}$	$213.82 \pm 13.52 \text{ a}$
150	$0.11 \pm 0.00 \text{ c}$	$26.94 \pm 1.83 \text{ b}$	$238.49 \pm 20.27 \text{ a}$

表3 不同光照度下条斑紫菜自由丝状体光诱导曲线参数变化

光照度 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	光化学猝灭系数	非光化学猝灭系数
35	$0.77 \pm 0.01 \text{ ab}$	$0.17 \pm 0.02 \text{ a}$
70	$0.74 \pm 0.04 \text{ a}$	$0.18 \pm 0.01 \text{ ab}$
110	$0.68 \pm 0.02 \text{ b}$	$0.21 \pm 0.02 \text{ b}$
150	$0.71 \pm 0.03 \text{ ab}$	$0.19 \pm 0.01 \text{ b}$

的变化与 q_p 不同,35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组要显著低于 110、150 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组 ($P < 0.05$)。

3 讨论

我国是经济海藻生产大国,其中,条斑紫菜经过数十年的发展已形成育种、栽培、加工、销售完整的产业链。紫菜产业发展中,良种选育及配套的种苗培养技术是关键环节,我国近年育成“苏通”系列

随处理光照度上升而下降,如在 503 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 活化光处,35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 处理组 rETR 约 34.54,而 150 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 处理组 rETR 为 26.17,降低幅度达 24%。

对快速光曲线的拟合可得到快速光曲线初始斜率 (α)、最大相对电子传递速率 ($r\text{ETR}_{\text{max}}$) 和半饱和光照度 (I_k) 等参数,由表 2 可知,处理光照度的上升会引起 α 下降,35、70 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组要显著高于 110、150 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组; $r\text{ETR}_{\text{max}}$ 也随处理光照度的上升而下降,其中,35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组要显著高于 110、150 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度组;不同光照度处理组样品 I_k 值略有差异,但未达显著性差异 ($P > 0.05$)。

2.7 光照度对条斑紫菜自由丝状体光诱导曲线的影响

不同光照度下丝状体样品光诱导曲线参数的测定结果,由表 3 可知,110 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度处理组光化学猝灭系数 (q_p) 最低,而其他处理组间无显著性差异 ($P > 0.05$);非光化学猝灭系数 (NPQ)

新品种,在新品种的推广过程中,种苗培育被认为是重点。将丝状体培养成悬浮在液体介质中的自由生活状态^[18],可保存和大量培育良种种质,目前,自由丝状体被认为是紫菜生产的重要保障^[19],除可用来保存种质资源外,已成为接种贝壳丝状体的主要来源,因此自由丝状体的人工培养得到越来越多的重视。自由丝状体人工培养过程中,光照度是关键的环境因子,基于形态、生物量、生长速率等的研究表明,较低的光照度对丝状体的生长是适宜的^[8-9,11],本研究结果显示,条斑紫菜丝状体在 35、70 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度下具有较高的光能利用效率,Zhang 等的研究也表明紫菜丝状体具有低光照度下进行光合作用的能力^[20],此外低光照度下紫菜丝状体光合色素含量也处于较高水平,随着光照度上升,丝状体对光能的利用效率降低,说明条斑紫

菜“苏通 2 号”品种符合该物种适应于较低光照度的生物学特征。

条斑紫菜光合特性能够反映出不同光照度等环境条件下的生理状态,通过光合生理的测定表明,高温高光照度的逆境条件下,条斑紫菜营养藻丝光合作用被严重抑制^[21],即使在合适温度下,过高的光照度也会引起紫菜对光能利用效率降低^[22]。叶绿素荧光参数中, F_v/F_m 对外界胁迫敏感,当该值发生明显下降时表明 PS II 反应中心受到不同程度的功能损伤,本研究中不同光照度处理一定时间后,强光组紫菜丝状体 F_v/F_m 下降显著,说明此时样品 PS II 已受到明显功能损伤,实际量子效率、快速光曲线 α 值也表明样品对光能的利用效率降低, $rETR_{max}$ 参数的降低表明样品 PS II 电子传递能力因光照度过高而降低, q_p 值变化不明显可能与测定活化光照度度较低有关,但 NPQ 在高光照度环境下升高说明存在光保护机制, I_k 值的变化也支持了这一结果^[23],紫菜丝状体通过将吸收过多光能以热的形式耗散,降低对光能的利用效率,但保护 PS II 免受不可逆伤害。高光照度引起紫菜丝状体光能利用能力的降低与光合色素的变化也密切相关,作为捕光色素的藻胆蛋白,其含量随光照度的上升而逐步下降,而且藻红蛋白、藻蓝蛋白对光照度更加敏感,而别藻蓝蛋白、叶绿素 a 相对稳定,因此认为 PE 和 PC 含量显著下降是紫菜丝状体对光能的吸收利用效率降低的主要原因。

本研究通过光合色素、叶绿素荧光参数的测定,分析了不同光照度下条斑紫菜“苏通 2 号”自由丝状体对光能利用的特征,可为该品种高效的人工培养提供理论支撑。

参考文献:

[1] Tseng C K, Fei X G. Macroalgal commercialization in the orient[J]. *Hydrobiologia*, 1987, 151/152(1): 167–172.

[2] Kurogi M. Study of the life history of *Porphyra*: I. The germination and development of carpospores[J]. *Bulletin of Tohoku Regional Fisheries Research Laboratory*, 1953, 2: 67–103.

[3] 曾呈奎, 张德瑞. 紫菜的研究: III. 紫菜的有性生殖[J]. *中国植物学报(英文版)*, 1955(2): 153–166.

[4] 张学成, 秦松, 马家海, 等. 海藻遗传学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005.

[5] 许璞, 张学成, 王素娟. 中国主要经济海藻的繁殖与发育[M]. 北京: 中国农业出版社, 2013.

[6] 张涛, 沈宗根, 李家富, 等. 紫菜不同品系贝壳丝状体叶绿素荧光特性比较[J]. *江苏农业科学*, 2012, 40(11): 238–242.

[7] 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[J]. *南京师大学报(自然科学版)*, 2010, 33(2): 81–86.

[8] 汤晓荣, 费修纛. 光温与坛紫菜自由丝状体生长发育的关系[J]. *海洋与湖沼*, 1997, 28(5): 475–482.

[9] 骆其君, 卢冬, 费志清, 等. 生态因子对条斑紫菜自由丝状体生长的影响[J]. *水产科学*, 1999, 18(4): 6–9.

[10] Avila M, Santelices B, McLachlan J. Photoperiod and temperature regulation of the life history of *Porphyra columbina* (Rhodophyta, Bangiales) from central Chile[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1986, 64(9): 1867–1872.

[11] Waaland J R, Dickson L G, Carrier J E. Conchocelis growth and photoperiodic control of conchospore release in *Porphyra torta* (Rhodophyta)[J]. *Journal of Phycology*, 1987, 23(3): 399–406.

[12] Enríquez S, Borowitzka M A. The use of the fluorescence signal in studies of seagrasses and macroalgae [M]//Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: methods and applications. Dordrecht: Springer Netherlands, 2010: 187–208.

[13] 李家富, 张涛, 陆勤勤, 等. 不同温度条件下条斑紫菜叶绿素的荧光特征[J]. *江苏农业科学*, 2014, 42(1): 200–203.

[14] 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[J]. *海洋学报(中文版)*, 2011, 33(3): 140–147.

[15] Eilers P H C, Peeters J C H. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton[J]. *Ecological Modelling*, 1988, 42(3/4): 199–215.

[16] Bennett A, Bogorad L. Complementary chromatic adaptation in a filamentous blue-green alga[J]. *Journal of Cell Biology*, 1973, 58(2): 419–435.

[17] Wellburn A R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1994, 144(3): 307–313.

[18] McHugh D. World seaweed resources. An authoritative reference system[J]. *Botanica Marina*, 2006, 49(5/6): 456–457.

[19] 张美如, 陆勤勤, 朱建一. 条斑紫菜自由丝状体扩增的意义及影响因素[J]. *水产科技情报*, 2009, 36(2): 77–79.

[20] Zhang X C, Brammer E, Pedersen M, et al. Effects of light photon flux density and spectral quality on photosynthesis and respiration in *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. *Phycological Research*, 1997, 45(1): 29–37.

[21] 魏家慧, 李国梁, 汪文俊, 等. 条斑紫菜丝状体不同发育时期对光照和温度的光合适应能力[J]. *渔业科学进展*, 2020, 41(6): 115–124.

[22] Zhang T, Shen Z G, Xu P, et al. Analysis of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence characteristics of different strains of *Porphyra yezoensis*[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2012, 24(4): 881–886.

[23] White A J, Critchley C. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus[J]. *Photosynthesis Research*, 1999, 59(1): 63–72.