

光质对三角褐指藻光保护过程的影响

王乐普^{1,2}, 解修俊^{3,4}, 王广策^{3,4}, 朱大玲^{1,2}

(1. 天津科技大学 化工与材料学院, 天津 300457; 2. 天津市卤水化工与资源生态化利用重点实验室, 天津 300457; 3. 中国科学院海洋研究所, 实验海洋生物学重点实验室, 山东 青岛 266071; 4. 青岛海洋科学与技术国家实验室 海洋生物学与生物技术功能实验室, 山东 青岛 266071)

摘要: 光能一方面驱动光合作用固定二氧化碳, 另一方面当光能过剩就会对光合细胞产生氧化性损伤, 甚至导致细胞死亡。硅藻等光合生物通过叶绿素荧光非光化学淬灭(NPQ)把过剩的光能转化为无害的热, 达到保护细胞的目的。硅藻 NPQ 的诱导受硅甲藻黄素循环调节, 并且与众多环境因子密切相关。作者通过对海洋环境的模拟, 研究了不同光质下三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)受到的影响测定并比较了红、绿、蓝 3 种单色光处理的三角褐指藻响应高光胁迫时的 NPQ 及硅甲藻黄素循环的差异。叶绿素荧光的结果显示, 在相同的胁迫性强光和胁迫时间内, 蓝光下处理的三角褐指藻形成的 NPQ 更高, 而且胁迫阶段淬灭的荧光在低光阶段恢复的更快。色素测定的结果显示, 3 种单色光下处理的三角褐指藻的硅甲藻黄素循环的环脱氧比(DEPS)与对照组没有显著差异。实验结果表明, 蓝光对三角褐指藻响应高光、形成 NPQ 至关重要。

关键词: 三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*); 非光化学淬灭; 硅甲藻黄素循环; 蓝光

中图分类号: Q41

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2019)06-0042-06

DOI: 10.11759/hyxx20190129004

硅藻是广泛分布的单细胞真核藻类, 贡献了大约全球海洋初级生产力的 40%, 在海洋碳循环过程中发挥重要作用^[1], 这与硅藻特殊的代谢机制和强大的适应能力密切相关。根据内共生理论, 硅藻的叶绿体是在二次吞噬过程中由一种原始红藻演化而来^[2, 3], 同时, 硅藻细胞还在不断接受来自其他细菌基因的水平转移^[4]。因此硅藻在核基因结构方面表现出不同的起源特征, 在某些代谢方式上似乎跟动物更类似。例如硅藻细胞具有尿素循环代谢途径, 因而能适应长期的氮限制逆境环境, 并在上升流期间实现快速增殖^[5]。

硅藻的高度适应能力表现在对环境变化, 特别是光的变化的快速响应上。众所周知, 光能一方面驱动光合作用固定二氧化碳, 另一方面当光能过剩时也可能引发氧化性损伤, 甚至导致细胞死亡^[6]。光合生物通过一种称为叶绿素荧光非光化学性淬灭(non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence, NPQ)的过程将吸收的过剩光能转化为无害的热^[7, 8]。NPQ 的形成主要受到类囊体腔酸化的激活, 类囊体膜上多种天线蛋白^[9, 10]以及叶黄素循环^[11, 12]构成了调控 NPQ 的复杂网络。硅甲藻黄素循环是调控硅藻 NPQ 的重要因素, 其正向和逆向反应非常迅速, 被认为

是硅藻成功适应环境光波动变化的关键^[13, 14]。目前对硅藻 NPQ 及硅甲藻黄素循环的研究主要集中在光强方面, 在响应环境光光谱变化的方面的研究还不多。

硅藻门(Bacillariophyta)、羽纹纲(Pennatae)的三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)是目前研究硅藻生理生化及分子生物学的模式物种^[4, 15]。作者以三角褐指藻为材料, 对不同光质下处理的三角褐指藻经历高光胁迫时的 NPQ 及硅甲藻黄素循环进行了研究, 研究结果表明蓝光对三角褐指藻 NPQ 的形成具有至关重要的作用。

收稿日期: 2019-01-29; 修回日期: 2019-03-04

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(41876160); 青岛海洋科学与技术国家实验室开放基金资助项目(0F2015N015); 天津滨海海洋经济发展与创新示范工程项目(BHSF2017-21); 科学号高端用户计划项目(KEXUE2017G04)

[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No.41876160; The Open Fund of Laboratory for Marine Biology and Biotechnology, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao, China, No.0F2015N015; Tianjin Binhai Demonstration Project for Innovative Development of Marine Economy, No. BHSF2017-21; The Senior User Project of RV KEXUE, No.KEXUE2017G04]

作者简介: 王乐普(1993-), 男, 安徽合肥人, 主要从事藻类生理学与发育调控研究, 电话: 15563963203, E-mail: wanglepu2010@163.com; 朱大玲, 通信作者, E-mail: zhudaling@tust.edu.cn; 解修俊, 同等贡献, E-mail: xjxie@qdio.ac.cn

1 材料与方法

1.1 材料培养及处理

三角褐指藻在三角瓶中培养, 初始浓度 OD(720 nm) 为 0.05, 培养温度为 $20 \pm 1^\circ\text{C}$, 光照强度约为 $80 \mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s}) \sim 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s})$, 光暗周期为 12 : 12。培养 4 d 到达指数生长期的三角褐指藻用于不同光质的处理和高光胁迫响应实验。实验中设置了 3 种不同波长的单色光 LED 光源, 分别为蓝光(B, 波长 450 nm)、绿光(G, 波长 520 nm)、红光(R, 波长 630 nm), 以及包括红、绿、蓝 3 种单色 LED 的组合光(RGB)。不同光的波长使用光谱仪(EVERFINE, PLA-20, China)测定得出。不同光质处理实验中通过调节 LED 灯珠的个数调节至相同光强($80 \mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s}) \sim 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s})$)。

1.2 叶绿素荧光的测定

收集处理不同时间的材料用于高光胁迫处理及叶绿素荧光的测定。不同光质处理的样品在实验前先测定藻液叶绿素 a 浓度, 测定方法参考文献[16]。测定叶绿素荧光前将不同处理组样品调整至相同叶绿素 a 浓度($10 \mu\text{g}/\text{mL}$)。使用 Imaging-PAM Maxi(Walz GmbH, Effeltrich, 德国)测定叶绿素荧光。将待测藻液注入比色皿中, 放在样品槽内暗适应 5 min。通过非常微弱的红色测量光($<0.01 \mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s})$)测定藻液的最小荧光(F_0), 通过饱和脉冲($10\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s})$)测定暗适应藻液的最大荧光(F_m)。然后打开光化光, 样品先后连续在高强度光化光($800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s})$)和低强度光化光下($80 \mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s})$)照射 30 min, 期间每隔 1 min 用饱和脉冲诱导处于照光状态下的材料的最大荧光(F_m'), 根据 F_m 和 F_m' 计算非光化学性淬灭(NPQ): $\text{NPQ} = (F_m - F_m')/F_m'$ [17]。将高光处理 30 min 的藻液以及低强度光化光恢复 30 min 后的藻液快速离心, 舍弃上层的培养液, 藻泥用液氮速冻, -80°C 保存, 用于提取色素。

1.3 色素提取及含量测定

从 -80°C 取出样品, 用预冷的甲醇: 丙酮(1 : 1)混合液在低光、低温下提取色素。样品加入提取液后, 在漩涡混合仪上剧烈震荡, 使沉淀的藻细胞充分悬浮, 然后置于 -20°C 黑暗浸提 30 min, 期间震荡 1~2 次。细胞悬液在 4°C 下离心($6\,000 \text{ g}$, 1 min), 离心管底部沉淀的细胞为白色。吸取上层的提取液, 经过针头式一次性尼龙滤器(孔径 $0.22 \mu\text{m}$)过滤后用于

HPLC 分析。利用 Rigol 高效液相色谱仪对提取的色素进行分离、定性和定量。色谱条件参考文献[18], 依据保留时间和硅甲藻黄素循环的激活状态以脱环氧比(de-epoxidation state, DEPS)表示, $\text{DEPS} = \text{Dtx}/(\text{Ddx} + \text{Dtx})$, 其中 Ddx 指的是硅甲藻黄素(diadinoxanthin), Dtx 指的是硅藻黄素(diatoxanthin)。

2 结果

本研究考察了三角褐指藻光合作用生理过程对环境光变化的响应, 使用了不同的单色光 LED 光源, 实验中所使用的 3 种单色光、组合光以及荧光灯管白光的光谱比较见图 1。由于 LED 光源与传统的荧光灯光源在光谱方面仍有一定差异, 因此在进行光质处理之前首先比较了普通荧光灯光源白光培养的三角褐指藻与红、绿、蓝单色 LED 光组合培养的三角褐指藻在光保护方面的差异, 结果见图 2 和图 3。在高光($800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s})$)胁迫处理 30 min 后, 白光组的叶绿素荧光非光化学性淬灭(NPQ)达到了 7.25 ± 0.31 , 而 RGB 组的 NPQ 值 7.56 ± 0.4 , 与白光组之间没有显著性差异($P > 0.05$)。低光($80 \mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s})$)恢复 30 min 后, NPQ 值分别降低至 2.04 ± 0.21 和 2.03 ± 0.15 (图 2)。在高光胁迫期间, 三角褐指藻的硅甲藻黄素循环被激活, 脱环氧比(DEPS)值分别升至 0.71 ± 0.01 (RGB 组)和 0.71 ± 0.06 (WL 组), 低光恢复 30 min 后该值均降至 0.15 ± 0.02 , 白光组和红绿蓝组之间没有显著性差异(图 3)。NPQ 和 DEPS 的结果说明红绿蓝组与普通白光组在高光响应方面没有显著性差别。

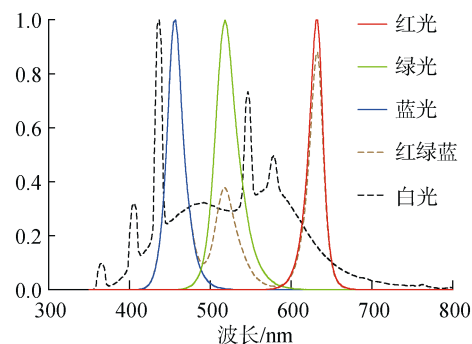


图 1 荧光灯管(白光)、3 种单色光以及组合光(红绿蓝)的光谱归一化比较

Fig. 1 Comparison of the spectra of fluorescent white light (WL), three different monochromatic lights, and the combination of red, green, and blue LED lights (RGB)

在不同光质下处理的三角褐指藻在强光和低光下的荧光淬灭及恢复情况见图 4。从图中可以看出, 3 种

不同波长单色光下适应的三角褐指藻对强光的响应(NPQ)明显不同。在红光和绿光下分别处理 1 d 的三角褐指藻在高光下形成的 NPQ 值与对照组没有显著差异,但是在高光下形成的 NPQ 在低光后的恢复比对照组更慢。相比之下,在蓝光下处理 1 d 的三角褐指藻在高光下形成的 NPQ 稍高于对照组,且在低光下的恢复与对照接近。光质对三角褐指藻光保护的影响在处理 3 d 后变得更加显著(图 4 中第二行)。与对照组相比,红光组和绿光组三角褐指藻形成 NPQ 的能力明显下降,且荧光的恢复更加缓慢,而蓝光组材料的荧光淬灭水平高于对照组,且在低光阶段荧光恢复得更快。处理至第 5 天,这种差异性仍然非常明显。

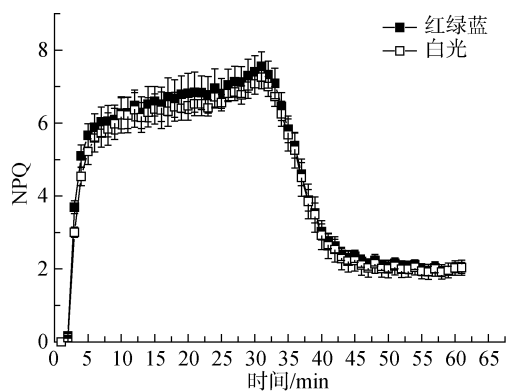


图 2 荧光灯白光(白光)、红绿蓝 3 种单色光组合(红绿蓝)培养的三角褐指藻 NPQ 的差异

Fig. 2 Comparison of the NPQ of *Phaeodactylum tricornutum* cultured under fluorescent white light (WL) and the combination of red, green, and blue LED lights (RGB)

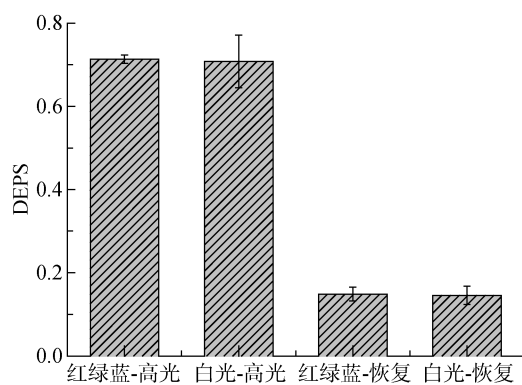


图 3 比较白光与红绿蓝 3 种单色光组合分别处理的三角褐指藻的硅甲藻黄素循环的差异

Fig. 3 Comparison of the diadinoxanthin cycle of *P. tricornutum* cultured under fluorescent white light and the combination of red, green, and blue LED lights

高光: 高光($800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)处理 30 min, 恢复: 高光 30 min 后在低光下($80 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)恢复 30 min

High light: Culture in $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ for 30 min. Recover: Culture in $80 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ for 30 min after high light

不同光质下培养的三角褐指藻其硅甲藻黄素对高光胁迫和低光恢复的响应见表 1。从表中的数据可以看出,与对照组相比,3 种光质下培养的三角褐指藻在高光胁迫后积累的 Dtx 的相对含量并没有显著性的差异。特别是蓝光组,虽然荧光淬灭的结果表明蓝光处理组在高光胁迫阶段形成的 NPQ 显著高于对照组,但是其 DEPS 值与对照组却非常接近(对照组为 0.75 ± 0.06 , 蓝光组为 0.68 ± 0.11)。

3 讨论

作者从非光化学性淬灭(NPQ)和硅甲藻黄素循环两个方面探讨了光质对三角褐指藻高光胁迫响应的影响。研究结果表明在不同单色光下培养的三角褐指藻响应高光胁迫时形成的 NPQ 具有显著的差异:红光及绿光下培养的三角褐指藻响应高光胁迫时形成的 NPQ 相对较低,蓝光下培养的三角褐指藻响应高光胁迫时形成的 NPQ 相对较高。然而,不同光质下培养的三角褐指藻在硅甲藻黄素循环方面却没有显著性差异。

硅藻与大型藻类多营固着性生长不同,硅藻在海水中的被动地随水流的运动不断移动。这一特征决定了硅藻细胞所处的环境始终处于多变的状态,多种环境因子如光强、光质、温度、盐度等是持续波动变化的^[19]。位于水体表层或上层时,抵达细胞表面的直射光强可能远远高于细胞的光饱和点,光能出现过剩;位于较深水层时,抵达细胞表面的光强可能远低于光补偿点,光能出现限制。特别是在河口附近,水体扰动频繁,海水透明度低,一次轻微的扰动都可能瞬间将硅藻细胞从光抑制(或光限制)环境推向光限制(或光抑制)环境。硅藻细胞必须既能在光抑制环境下耗散过剩光能,在光限制环境下高效捕获光能,同时又能在两种机制下快速切换,才能保证光合固碳的高效运行^[20]。

已有的研究报道表明,硅藻中特殊的光保护调控机制可能与其高光适应密切相关^[13, 14]。然而,自然水体中除了光强骤变以外,光质也经常发生变化。由于海水对不同波长光的吸收比率不同:对红光和远红光的吸收最强,对紫外、蓝光和绿光的吸收则较弱^[21],因此,处于水体较深处的硅藻细胞利用的光能主要是蓝光和绿光。我们的结果说明,与红光相比蓝光更加有利于三角褐指藻的光保护能力的维持。这一特性有助于三角褐指藻在从底层被动迁移至表层时仍然保持有形成足够热耗散能力从而免受水体表层强光所导致的光损伤。这一生理特性对于三角褐指藻

在自然界中更快速和更高效地利用光能进行光合固碳有积极作用。

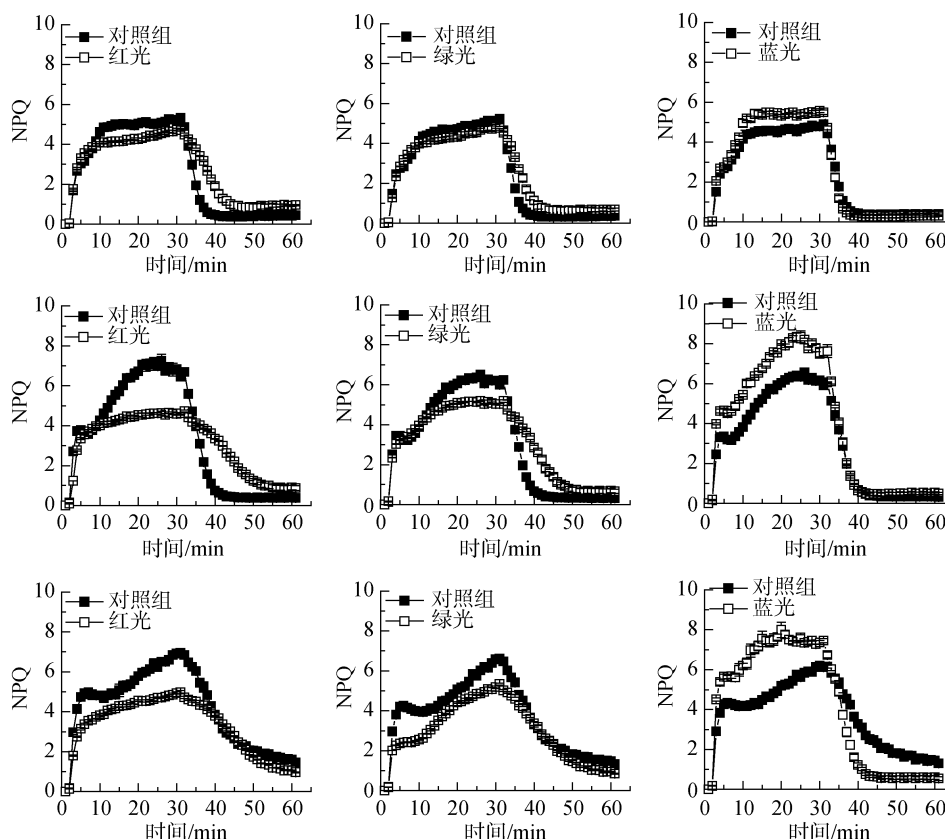


图4 不同光质下处理的三角褐指藻响应高光形成NPQ的比较

Fig. 4 Development and relaxation of NPQ in *P. tricornutum* treated under different light qualities

在红光(左侧的3幅图)、绿光(纵向中间的3幅图)以及蓝光(右侧的3幅图)下处理1 d(上面的3幅图)、3 d(中间的3幅图)以及5 d(下面的3幅图)后的材料在高光下($800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)和低光下($80 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)分别处理30 min, 以NPQ表征其光保护活性。每幅图中的黑色为对照组(RGB)

Phaeodendron tricornutum cultured under red light, green light and blue light was treated under high light and low light for 30 minutes respectively, its photoprotective activity was characterized by NPQ; The black part of each picture is the control group

表1 不同光质处理的三角褐指藻经强光胁迫和低光恢复后的DEPS比较

Tab. 1 Comparison of the de-epoxidation ratio of *P. tricornutum* treated under monochromatic light conditions

光质处理时间		RGB	R	RGB	G	RGB	B
第一天	高光	0.82 ± 0.06	0.86 ± 0.03	0.79 ± 0.06	0.81 ± 0.03	0.83 ± 0.06	0.77 ± 0.07
	低光恢复	0.07 ± 0.00	0.12 ± 0.00	0.06 ± 0.01	0.09 ± 0.01	0.06 ± 0.00	0.06 ± 0.00
第三天	高光	0.78 ± 0.07	0.85 ± 0.02	0.74 ± 0.1	0.81 ± 0.03	0.76 ± 0.11	0.80 ± 0.07
	低光恢复	0.05 ± 0.00	0.12 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.08 ± 0.01	0.05 ± 0.00	0.07 ± 0.10
第五天	高光	0.73 ± 0.07	0.81 ± 0.03	0.72 ± 0.07	0.64 ± 0.1	0.75 ± 0.06	0.68 ± 0.11
	低光恢复	0.13 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.09 ± 0.01	0.11 ± 0.00	0.07 ± 0.00

蓝光与植物和藻类的多种生理过程密切相关。Petroutsos 等^[22]发现蓝光受体参与了绿藻光合作用的调控过程, 参与高能态淬灭(qE)调控的关键因子 LHCSR3 的表达受蓝光受体调控。硅藻中没有 LHCSR 蛋白, 功能类似的调控蛋白是 LHCXs^[23]。我们的研究表明, 蓝光培养的三角褐指藻与红光、

绿光培养的三角褐指藻在硅甲藻黄素循环方面并没有显著性差异, 这暗示 NPQ 方面的差异可能与 LhcX 的表达有关。然而, 这一结论还需要蛋白及分子生物学方面进一步实验数据的验证。

参考文献:

[1] Bowler C, Vardi A, Allen A E. Oceanographic and bio-

- geochemical insights from diatom genomes[J]. Annual Review of Marine Science, 2010, 2: 333-365.
- [2] Keeling P J. The number, speed, and impact of plastid endosymbioses in eukaryotic evolution[J]. Annual Review of Plant Biology, 2013, 64: 583-607.
- [3] Gould S B, Waller R F, McFadden G I. Plastid evolution[J]. Annu Rev Plant Biol, 2008, 59: 491-517.
- [4] Bowler C, Allen A E, Badger J H, et al. The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes[J]. Nature, 2008, 456: 239-244.
- [5] Allen A E, Dupont C L, Obornik M, et al. Evolution and metabolic significance of the urea cycle in photosynthetic diatoms[J]. Nature, 2011, 473(7346): 203-209.
- [6] Niyogi K K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches[J]. Annual Review of Plant Biology, 1999, 50: 333-359.
- [7] Dall'Osto L, Cazzaniga S, Bressan M, et al. Two mechanisms for dissipation of excess light in monomeric and trimeric light-harvesting complexes[J]. Nat Plants, 2017, 3(5): 17033.
- [8] Ruban A V. Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage[J]. Plant Physiol, 2016, 170(4): 1903-16.
- [9] Dinc E L, Tian L, Roy M, et al. LHCSR1 induces a fast and reversible pH-dependent fluorescence quenching in LHClI in *Chlamydomonas reinhardtii* cells[J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2016, 113(27): 7673-7678.
- [10] Sacharz J, Giovagnetti V, Ungerer P, et al. The xanthophyll cycle affects reversible interactions between PsbS and light-harvesting complex II to control non-photochemical quenching[J]. Nature Plants, 2017, 3(2): 16225.
- [11] Lavaud J, Materna A C, Sturm S, et al. Silencing of the violaxanthin de-epoxidase gene in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* reduces diatoxanthin synthesis and non-photochemical quenching[J]. Plos One, 2012, 7(5): e36806.
- [12] Li Z R, Graham P, Dent R M, et al. Evolution of an atypical de-epoxidase for photoprotection in the green lineage[J]. Nature Plants, 2016, 2(10): 16140.
- [13] Goss R, Lepetit B. Biodiversity of NPQ[J]. Journal of Plant Physiology, 2015, 172: 13-32.
- [14] Wilhelm C, Jungandreas A, Jakob T, et al. Light acclimation in diatoms: from phenomenology to mechanisms[J]. Mar Genomics, 2014, 16: 5-15.
- [15] De Riso V, Raniello R, Maumus F, et al. Gene silencing in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*[J]. Nucleic Acids Res, 2009, 37: e96.
- [16] Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts-Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*[J]. Plant Physiology, 1949, 24(1): 1-15.
- [17] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51: 659-668.
- [18] Xie X, Gao S, Gu W, et al. Desiccation induces accumulations of antheraxanthin and zeaxanthin in intertidal macro-alga *Ulva pertusa* (Chlorophyta)[J]. Plos One, 2013, 8: e72929.
- [19] Schubert H, Forster R M. Sources of variability in the factors used for modelling primary productivity in eutrophic waters[J]. Hydrobiologia, 1997, 349: 75-85.
- [20] Macintyre H L, Kana T M, Geider R J. The effect of water motion on short-term rates of photosynthesis by marine phytoplankton[J]. Trends in Plant Science, 2000, 5(1): 12-17.
- [21] Depauw F A, Rogato A, d'Alcala M R, et al. Exploring the molecular basis of responses to light in marine diatoms[J]. J Exp Bot, 2012, 63(4): 1575-1591.
- [22] Petroutsos D, Tokutsu R, Maruyama S, et al. A blue-light photoreceptor mediates the feedback regulation of photosynthesis[J]. Nature, 2016, 537: 563-566.
- [23] Bailleul B, Rogato A, de Martino A, et al. An atypical member of the light-harvesting complex stress-related protein family modulates diatom responses to light[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(42): 18214-18219.

Effect of light quality on the photoprotection process of *Phaeodactylum tricornutum*

WANG Le-pu^{1, 2}, XIE Xiu-jun^{3, 4}, WANG Guang-ce^{3, 4}, ZHU Da-ling^{1, 2}

(1. College of Chemical Engineering and Materials Science, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China; 2. Tianjin Key Laboratory of Brine Chemical Engineering and Resource Eco-utilization, Tianjin 300457, China; 3. Key Laboratory of Experimental Marine Biology, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 4. Laboratory for Marine Biology and Biotechnology; Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China)

Received: Jan., 29, 2019

Key words: *Phaeodactylum tricornutum*; non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence; diadinoxanthin cycle; blue light

Abstract: Light is essential to drive photosynthetic carbon assimilation. However, light may also cause serious oxidative damage if photosynthetic organisms captured excessive light energy without being dissipated. Diatoms and other photosynthetic organisms dissipate excessive light energy into harmless heat by non-photochemical quenching (NPQ) of chlorophyll fluorescence. NPQ in diatoms is regulated by the diadinoxanthin cycle and influenced by various environmental conditions. This study investigated the effects of different light qualities on the photoprotection process of *Phaeodactylum tricornutum* by simulating the marine environment. Cells of *P. tricornutum* were treated under monochromatic light conditions (i.e., red, green, and blue lights) for days and stressed under high light. Then, the kinetics of NPQ were measured. The data indicate that NPQ of the blue light group was significantly higher than that of the other groups. Moreover, NPQ of chlorophyll fluorescence relaxed more rapidly during the subsequent low-light period. Meanwhile, the data show that there was no significant difference in the diadinoxanthin cycle among these groups. In conclusion, the data confirm that, compared with red and green lights, blue light is more beneficial and maintains the high potential of NPQ in *P. tricornutum*.

(本文编辑: 谭雪静)