

DOI: 10.19666/j.rlfed.202411231

光谱对雨生红球藻固碳过程影响的多角度 动态分析

王新焯¹, 李珂¹, 宋鑫博¹, 储菲菲²

(1.浙江科技大学能源与环境系统工程系, 浙江 杭州 310023;

2.中国计量大学标准化学院, 浙江 杭州 310018)

[摘要] 光谱调控是促进雨生红球藻固碳增长的有效途径。实验对比了在不同光照情况下雨生红球藻的固碳状况, 研究不同比例红蓝混合光对雨生红球藻固碳的影响, 通过对比不同生长阶段基因, 分析了雨生红球藻代谢在时间尺度上的动态变化。结果表明: 红光条件下的固碳速率比蓝光条件下高40%; 通过雨生红球藻全基因转录组对比, 从分子层面多角度分析了雨生红球藻对不同光质的代谢响应, 包括生物量积累、能量传递、光合作用、应激性和转录; 红光条件下, 雨生红球藻的代谢和能量传递比蓝光条件下更活跃; 在生长早期, 红光条件下的细胞更倾向于积累调节物质而不是储能物质, 参与糖酵解途径、三羧酸循环(TCA)和AMPK(AMP-activated protein kinase)途径的基因均有所上调; 而蓝光条件下, 细胞应激反应较红光条件下表现更好。

[关键词] 雨生红球藻; 光谱调控; 转录组; 微藻固碳; 代谢; 固碳速率

[引用本文格式] 王新焯, 李珂, 宋鑫博, 等. 光谱对雨生红球藻固碳过程影响的多角度动态分析[J]. 热力发电, 2025, 54(6): 55-63. WANG Xinye, LI Ke, SONG Xinbo, et al. Multi-aspect dynamic analysis for the effect of spectrum on carbon fixation process of haematococcus pluvialis[J]. Thermal Power Generation, 2025, 54(6): 55-63.

Multi-aspect dynamic analysis for the effect of spectrum on carbon fixation process of haematococcus pluvialis

WANG Xinye¹, LI Ke¹, SONG Xinbo¹, CHU Feifei²

(1.Department of Energy and Environment System Engineering, Zhejiang University of Science and Technology, Hangzhou 310023, China;
2.College of Standardization, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China)

Abstract: Light spectrum regulation is an effective way to promote carbon fixation of haematococcus pluvialis. The carbon fixation capacity of haematococcus pluvialis was compared under different light conditions, and the effects of the mixed red and blue light with different spectral ratios on the carbon fixation performance of haematococcus pluvialis were studied. Gene expressions at different vegetative stages were compared to figure out the dynamic changes of haematococcus pluvialis metabolism on the time scale. The results show that, the carbon fixation rate in red light was 40% higher than that in blue light. By comparing the whole-genome transcriptome of the haematococcus pluvialis, the metabolic responses of the haematococcus pluvialis to different light qualities, including biomass accumulation, energy transfer, photosynthesis, stress and transcription, were analyzed at the molecular level. The metabolism and energy transfer of the haematococcus pluvialis were more active in red light than that in blue light. At the early growth stage, cells under the red light dominant condition tended to accumulate regulatory substances rather than energy storage substances, and genes involved in glycolysis/ gluconeogenesis pathway, tricarboxylic acid cycle (TCA) and AMP-activated protein kinase (AMPK) pathway were up-regulated. Cells under the blue light dominant condition performed better in stress response.

收稿日期: 2024-11-26 网络首发日期: 2025-04-16

基金项目: 浙江科技大学基本科研业务费专项资金项目(2023QN028); 国家自然科学基金项目(51906219)

Supported by: Fundamental Research Funds of Zhejiang University of Science and Technology (2023QN028); National Natural Science Foundation of China (51906219)

第一作者简介: 王新焯(1999), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为燃煤烟气污染物控制与碳减排技术, 136922965@qq.com.

通信作者简介: 李珂(1987), 女, 博士, 副教授, 主要研究方向为生物固碳、碳中和技术, 118011@zust.edu.cn.

Key words: haematococcus pluvialis; spectrum regulation; transcriptome; microalgae carbon sequestration; metabolism; carbon sequestration rate

光合微藻在碳减排和可再生能源原料利用方面均具有巨大潜力。微藻的生长速度很快, 每天生物质的增长量可达 1~3 倍, 光合作用的效率高达 12%, 是陆上植物的 20~100 倍^[1]。通过光合作用储存的生物质可以转换成柴油、肥料等高附加值产品, 减轻对化石能源的依赖^[2]。

微藻固碳效率和生物量积累受光强和光谱调控^[3-4]。一般认为, 红光和蓝光对微藻的生长、形态和代谢影响最大^[5]。红蓝光的调节作用因微藻种类和生长阶段不同而异^[6-7]。红光有利于细胞分裂, 而蓝光则有利于细胞个体的增大^[8-9]。红光和蓝光的能量传递作用不同^[10]。与蓝光相比, 红光在电子传递链上的量子效率更高^[11]; 与红光相比, 蓝光更有利于叶绿素的积累和提高电子传递速率^[12]。一方面, 蓝光条件下较高的活性氧 (ROS) 水平可能导致细胞分裂抑制剂相关基因 *minD* 的表达上调^[8]; 另一方面, 较高的 ROS 水平却有利于刺激次生代谢物 (如油和色素) 的合成。因此, 随着微藻的生长, 将光从一种波长转换为另一种波长, 可以产生更多的生物量或代谢产物^[13]。基于红光和蓝光在微藻生长和代谢过程中的不同作用, 例如, 红光可增强补充全称 PSII (光系统 II), 而蓝光可增强补充全称 PSI (光系统 I)^[14], 混合光较单色光能更好地促进微藻生长, 但其效果受红蓝光比例影响较大^[15-17]。然而, 微藻对不同混合光谱的代谢响应尚未得到很好的研究。

雨生红球藻是虾青素的最佳天然来源, 分子和细胞层面上的研究均已表明其生长阶段和虾青素积累阶段对光质的需求不同^[17-18]。在分子水平上的研究大多集中在虾青素和脂肪酸的生物合成上^[19-20]。强光对虾青素和脂肪酸代谢、MEP 途径、细胞壁成分生物合成、光合天线蛋白等相关基因的表达均有影响^[21-23]。高浓度 CO₂ 可增强光合作用、固碳和糖酵解途径^[24]。添加有机碳源可以上调参与三羧酸 (TCA) 循环、ROS 清除和细胞壁生物合成多种基因的表达^[25-26]。此外, 在分子水平上评价蓝光和红光作用的研究大多集中在雨生红球藻的孢子化阶段^[3,27]。光谱对雨生红球藻生长阶段的影响尚未得到很好的研究^[28]。本文实验对比了在不同光照情况下雨生红球藻的固碳状况, 研究出不同比例红蓝混合光对雨生红球藻固碳的影响, 并通过对比不同生长阶段基因, 分析了雨生红球藻代谢在时间尺度上

的动态变化。

1 实验材料与方法

1.1 雨生红球藻培养与收获

本研究所使用的雨生红球藻从中国科学院水生生物研究所购得。雨生红球藻在 BG11 培养基中, 培养过程中以 40 mL/min 的流速持续通入体积分数 4% 的 CO₂。分别将雨生红球藻置于红蓝灯泡数比为 4:1 (以下简称红光) 和红蓝灯泡数比为 1:4 (以下简称蓝光) 的红蓝混合光下培养。混合光的光谱分布如图 1 所示, 光照强度见表 1。生物量干重采用分光光度法测定。采用离心法收获培养第 3 天和第 7 天的雨生红球藻细胞, 收获后的细胞在液氮里放置 10 min 后, 冷冻保存用于转录组测序分析。

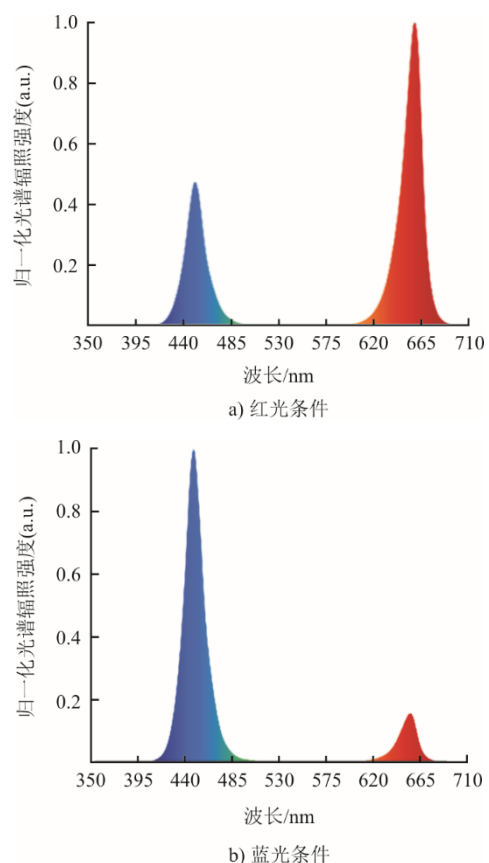


图 1 红蓝混合光光谱分布

Fig.1 Light spectra distribution of red and blue mixed light

表 1 红蓝混合光光照强度
Tab.1 The intensity of red and blue light

项目	红光条件	蓝光条件
光合有效辐射 PAR/(mW·cm ⁻²)	0.807	0.979
光量子通量密度/(μmol·(m ² ·s) ⁻¹)	39.709	38.872

1.2 转录组测序分析方法

本文通过转录组测序和注释,阐述不同光谱对雨生红球藻生长和代谢的影响。转录组测序分析委托生工生物工程(上海)股份有限公司完成。利用 Illumina HiSeq™ 测序仪进行转录组测序,测序原始数据通过可视化评估和质量剪切后,得到相对准确的有效数据,用于组装成转录样本。使用 Trinity (2.4.0 版本) 拼接得到 Transcript 序列,之后通过聚类去冗余延伸得到最终的基因序列数据库,作为后续分析的参考序列。利用 NCBI Blast+ (2.60 版本) 将转录样本与 CDD、KOG、COG、NR、NT、PFAM 等多个数据库进行比对,得到其功能注释信息。采用 Salmon 计算基因表达量,并采用 DESeq2 进行基因表达差异分析。将差异基因映射到 STRING 蛋白互作网络数据库 (<http://string-db.org/>) 上进行蛋白互作网络构建。使用 TopGO 进行 GO 富集分析,使用 ClusterProfiler 进行 KEGG 通路和 KOG 分类富集分析。

2 实验结果与讨论

2.1 光谱对雨生红球藻生长固碳的影响

在雨生红球藻生长的不同阶段,红、蓝光质对微藻生长的促进程度存在差异。为此,测定了雨生红球藻对不同波段可见光的吸收光谱,结果如图 2 所示。由图 2 可见,随着微藻细胞逐渐成熟和微藻细胞浓度的增加,微藻对可见光的需求逐渐增加,但对不同波段的吸收规律不尽相同。随着可见光波长的增加,雨生红球藻对光的吸收总体呈下降趋势,但在 650~750 nm 波段有 1 个吸收峰。雨生红球藻对 400~500 nm 波段的光具有较高的吸收,尤其是在 447 nm 处有 1 个吸收峰。在 447 nm 和 684 nm 这 2 个波段上均有吸收峰,这主要是由于叶绿素 a 和 b 吸收了此波段的可见光。随着培养天数的增加,雨生红球藻对 447 nm 和 684 nm 波段的吸收均呈上升趋势,在雨生红球藻生长初期,对红光(684 nm)的吸收较高,随着生长时间延长,雨生红球藻对蓝光波段(447 nm)的吸收速率显著提高。然而,雨生红球藻对蓝光的强烈吸收会导致光在光合生物反应器中的强烈衰减^[28]。笔者前期研究结果表明,随着红蓝混合光中蓝光比例的上升,光在反应器中的辐射路径逐渐变短,并且,微藻细胞浓度越高,其衰减程度越高^[15],由于到达反应器中心的光子数减少,蓝光作用下生物质的积累反而不如吸收较少的红光。有研究表明^[9],有效光合吸收光谱与微藻

的光吸收之间有显著差异。虽然绿藻门小球藻对蓝光波段的吸收较红光波段强烈,但红光波段基于氧气产量的有效光合吸收光谱显著高于蓝光波段。红光和蓝光条件下培养雨生红球藻,红蓝光谱对微藻生长的影响如图 3 所示。红光条件下的雨生红球藻第 3 天的生长速率为 0.079 g/(L·d),较蓝光条件下雨生红球藻的生长速率高 40%。

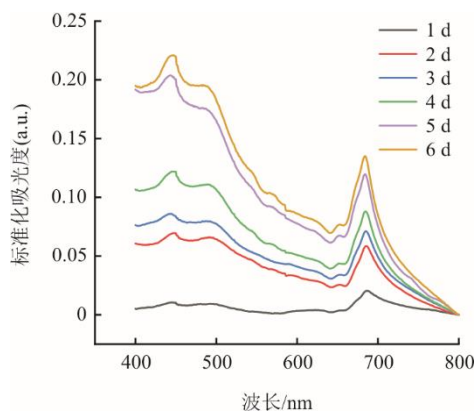


图 2 雨生红球藻对不同波段可见光的吸收光谱
Fig.2 The absorption spectra of haematococcus pluvialis to visible light with different wavelengths

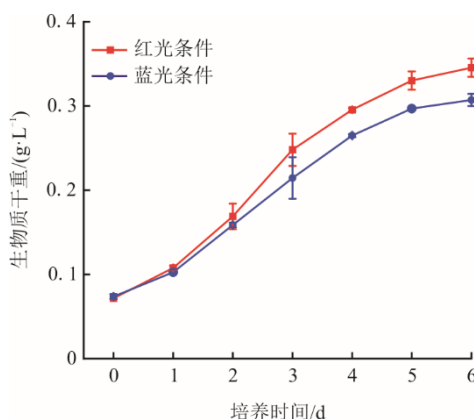


图 3 红蓝光谱对微藻生长的影响
Fig.3 Effect of red and blue light spectra on microalgae growth

2.2 光谱调控对雨生红球藻代谢的影响

在雨生红球藻生长初期,不同光谱作用下已出现部分基因表达差异,但差异表达的基因之间区别程度较小;在生长后期,相比于蓝光条件下,红光条件下表达上调基因由 3 211 个增加到 3 365 个,表达下调基因由 1 064 个降低到 867 个,相比于生长前期,生长后期的上调基因表达差异显著增加。在蓝光条件下,随着生长时间延长,有 4 357 条基因表达上调,1 866 条基因表达下调;在红光条件下,随着生长时间的延长,有 1 208 条基因表达下调,有 3 687 条基因表达上调,并且上调基因差异

显著。表达差异基因涉及有机物合成、繁殖、电子转移等过程。

在生长初期阶段,与蓝光相比,红光对雨生红球藻的多种生物学过程均具有显著促进作用。如:种子发育、种子萌发、激素水平调控、细胞代谢过程调控、形态发生相关发育生长、生长素运输过程、氮化合物代谢过程调控、金属离子运输、以及运动鞭毛发育等。这说明红光条件下细胞代谢活跃,激素调节和物质传输水平较高,细胞繁殖发育较旺盛,红光作用下雨生红球藻细胞质能传递与细胞发育过程更活跃。此外,红光条件下运动鞭毛发育过程更活跃,说明红光条件下更容易形成具有双鞭毛的游动细胞,细胞运动性更佳。而在蓝光作用下,生物过程包括细胞质转运、蛋白修饰,细胞器结构形态发生损伤应激、次级代谢过程等,较红光条件下更活跃。说明蓝光条件下的雨生红球藻细胞较同时期红光条件下的细胞更成熟,具有更强的次级代谢产物合成能力和抗损伤能力。

雨生红球藻生长后期,红光条件下与细胞发育和形态发生过程相关的基因表达较蓝光条件下显著上调。表达上调差异基因涉及的生物学过程主要为多细胞生物过程、多细胞生物发育、发育过程、细胞结构发育、细胞结构形态发生、生殖系统发育、芽系统形态发生、次生代谢过程、胚胎后植物形态发生等;主要细胞定位在细胞壁、细胞膜、细胞外围、ATPase 酶复合体、外部包封结构、叶绿体类囊体;主要分子功能为作用于糖基键的水解酶、主要活性跨膜转运蛋白、耦合跨膜移动的 ATPase 酶、P-P 键水解酶、纤维素酶、跨膜转运蛋白。与蓝光条件下相比,红光作用下有机氮化合物生物合成过程相关基因表达下调,蛋白质折叠、核糖体结构、核苷磷酸结合、碳水化合物衍生物等分子功能相关基因表达也较蓝光下调,说明红光作用下蛋白质等合成和积累过程较蓝光作用下减弱。

综上所述,在雨生红球藻整个绿色生长阶段,红光作用下的代谢过程和质能传递过程均较蓝光活跃,红光细胞发育相比与蓝光具有滞后性。在生长初期,红光条件下的细胞具有较高的激素水平,繁殖活动旺盛,细胞形态以具有双鞭毛的游动细胞为主;而蓝光条件下的细胞繁殖缓慢,但细胞发育完善,细胞较同时期红光条件下的细胞更成熟,具有较高的次级代谢水平和抗损伤能力。在生长后期,红光条件下的细胞则由旺盛繁殖阶段转入细胞发育阶段,质能传递过程活跃,但蛋白质和碳水化

合物合成较蓝光条件下略缓慢。所以,红光更有利于种群的扩张,而蓝光则更有利于细胞个体生长。

在红光作用下,随着生长时间的延长,细胞质体、叶绿体类囊体及非膜细胞器上均出现基因表达下调,具体表现为转录过程、细胞氮化合物生物合成过程、氨基化合物生物合成过程、核糖核蛋白复合体组装、肽合成和代谢过程等相关基因表达下调。在生长后期,次生代谢过程、生殖系统发育、孢子发育过程相关基因表达上调。与红光条件下不同,蓝光条件下随生长时间延长表达下调基因主要出现在具膜细胞器上,类囊体上差异表达基因居多,并且,次生代谢过程和孢子发育等过程相关基因表达在生长前期较高,但差异不明显。蓝光条件下,生长后期的雨生红球藻细胞生物调节、化学内稳态、代谢过程的调节功能均强于生长初期。

2.3 代谢途径对光谱调控的响应机制

2.3.1 生长前期雨生红球藻对光谱的响应

绿色生长前期红蓝光质对雨生红球藻代谢基因表达的影响如图 4 所示。红光和蓝光光质条件下,雨生红球藻生长前期在生物质积累、能量传递、光合作用、转录和应激性等方面表现出显著差异。在生物质积累方面,红光作用下缬氨酸、亮氨酸、异亮氨酸、精氨酸和脯氨酸等氨基酸的代谢途径活跃,其中 *mmsA*、*ilvE*、*PCD* 和 *PRODH* 等基因表达均较蓝光作用下提高 12 倍以上。但红光条件下淀粉与蔗糖代谢较蓝光略有降低。在能量传递方面,红光作用下的雨生红球藻表达显著高于蓝光,具体表现在糖酵解途径、三羧酸(TCA)循环、氧化磷酸化途径、丙酮酸代谢途径和辅酶 Q 合成途径相关基因表达上调,其中在糖酵解途径上, *TPI* 表达上调 14.78 倍。*TPI* 是一种催化甘油醛-3-磷酸(G3P)和磷酸二羟基丙酮(DHAP)之间相互转化的酶^[29], *TPI* 含量的增加有助于维持 G3P 与 DHAP 之间的动态平衡,稳定能量代谢通路^[30]。TCA 循环作为 1 个中枢代谢途径,是有氧条件下提供细胞能量的主要来源^[31]。柠檬酸合成酶(CS)催化 TCA 和乙醛酸循环的第 1 个反应,在 TCA 循环中具有重要作用。红光条件下, *CS* 表达上调 13.45 倍。在氧化磷酸化途径上, *SdhA* 表达上调 14.35 倍。此外, *SdhA* 蛋白还发挥着 TCA 酶的作用,还与硫代谢通信,参与调节氧化还原稳态^[32],其表达量影响细胞生长。在辅酶 Q 合成途径上 *pchA* 基因表达上调 2.6 倍;在丙酮酸代谢途径上,二氢硫辛酰胺脱

氢酶 (dihydrolipoamide dehydrogenase, dld) 基因表达上调 13.62 倍。生长前期, 红光和蓝光条件下光合作用差异较小, 且集中在光反应阶段。类囊体上, 在能量转换中起重要作用的 ATPF0C 基因, 在红光条件下表达较蓝光条件下上调 2.08 倍, 而 D1 蛋白基因 psba 则表达下调 24%, 说明蓝光作用下 PSII 的放氧活性略高于红光。红光条件下, 核糖体的生物合成途径、核糖体途径和核糖核酸 RNA 转运途径相关基因均较蓝光条件下表达上调, 说明在红光作用下, 细胞分裂繁殖较为旺盛。在应激性方

面, AMPK (AMP-activated protein kinase) 信号途径相关基因 S6K 在红光条件下较蓝光表达上调 13.04 倍。AMPK 是细胞代谢的中心调节因子之一, 在调节生长和重编程代谢中起着至关重要的作用^[33]。核糖体蛋白 S6 激酶 S6K, 基因可以应答诸多环境信号进而调控植物的生长发育^[34]。蓝光条件下, 外源性物质代谢途径相关基因较红光条件下表达略高, 如 ROS 清除相关的 ferritin 基因, 说明蓝光会让细胞的发育更完善, 提高其次级代谢水平。

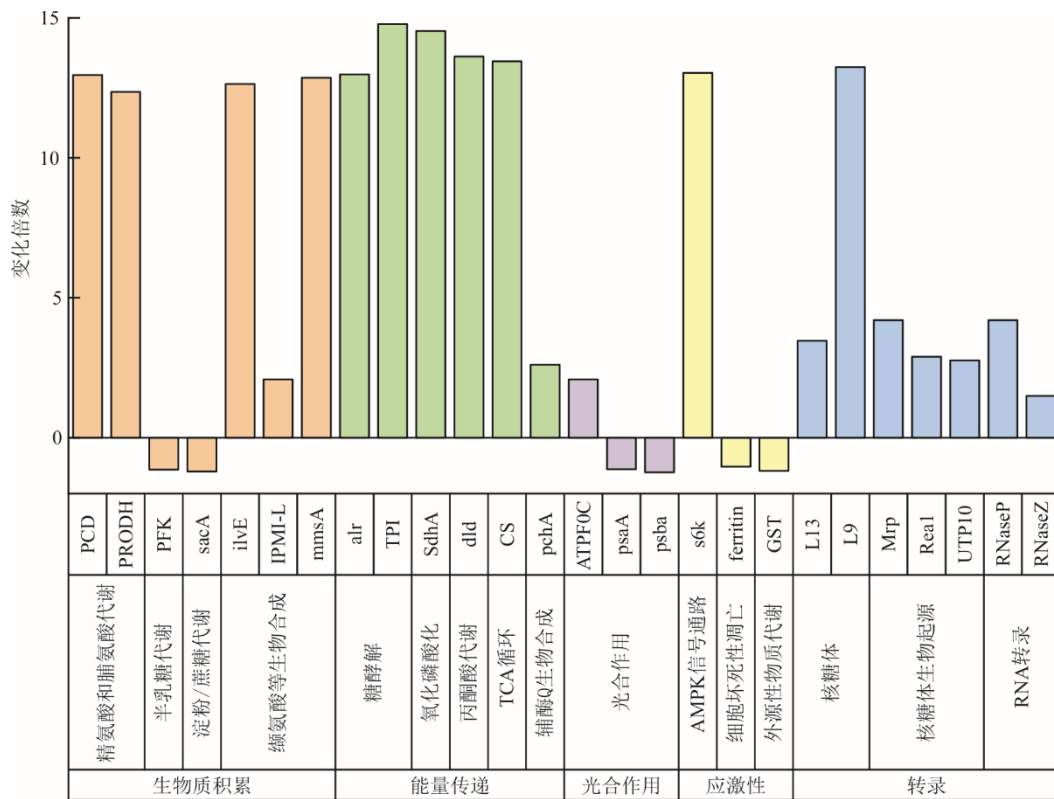


图 4 绿色生长前期红蓝光质对雨生红球藻代谢基因表达的影响

Fig.4 Effect of red and blue light spectra on gene transcript expression of haematococcus pluvialis at the early stage of growth

2.3.2 生长后期雨生红球藻对光谱的响应

绿色生长后期, 红蓝光质对雨生红球藻代谢基因表达的影响如图 5 所示。由图 5 可见, 生长后期, 红光条件下的雨生红球藻在生物质积累和转录方面均较蓝光条件下显著下调。在生物质积累方面, 精氨酸和脯氨酸代谢途径 PGAM 基因表达下调 15.61 倍, 甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢途径 psSA 基因表达下调 14.78 倍, AMT 基因下调 4.23 倍, 缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸生物代谢途径 ilvC 基因表达下调 13.11 倍, mmsA 基因表达下调 3.39 倍, 脯氨酸、缬氨酸和异亮氨酸可作为有机渗透剂, 说明在蓝光条件下雨生红球藻细胞具有更强的渗透

调节能力^[35]。红光条件下, 嘌呤代谢途径 PFAS 基因表达下调 14.46 倍, 嘧啶代谢途径二氢乳清酸脱氢酶 DHODH, 基因表达下调 15.24 倍。由此可见, 雨生红球藻后期, 蓝光条件下有机氮化合物的代谢较红光条件下活跃。雨生红球藻与淀粉和蔗糖代谢、脂肪酸合成代谢相关基因表达上调, 如 ACSL、FAB2 等基因。雨生红球藻生长后期, 红光下的能量传递过程仍较蓝光活跃。糖酵解途径的 PK 基因表达上调 4.6 倍。PK 是糖酵解的最终酶, 它将磷酸烯醇式丙酮酸 PEP, 不可逆地转化为丙酮酸, 同时产生腺苷三磷酸 ATP^[36]。氧化磷酸化途径的 cyob 基因 (将氢醌氧化为醌) 表达上调 14.53 倍。在光

合作用方面, 生长后期的雨生红球藻在固碳途径和光反应途径上均表现出光质作用的差异。在固碳途径中, 丙酮酸被丙酮酸磷酸双激酶 **PPDK**, 基因催化生成磷酸烯醇丙酮酸 (PEP), 充足的光照可以促进 **PPDK** 的表达^[37]。红光条件下 **PPDK** 表达量是蓝光条件下的 4.98 倍。**PPDK** 的上调可能预示着生长

后期蓝光光照不足。生长后期, 红光增加了光捕获复合体 **LHC**, 向 **PSI** 和 **PSII** 的能量转移, **PSII** 相关基因在红光下上调 5.1 倍。光系统 I 捕光复合体 1 **LHCA1**, 捕光复合物相关基因在红光下下调。蓝光则促进了隐花色素的表达, 从而触发叶绿素合成、光收集复合物和氮代谢^[14]。

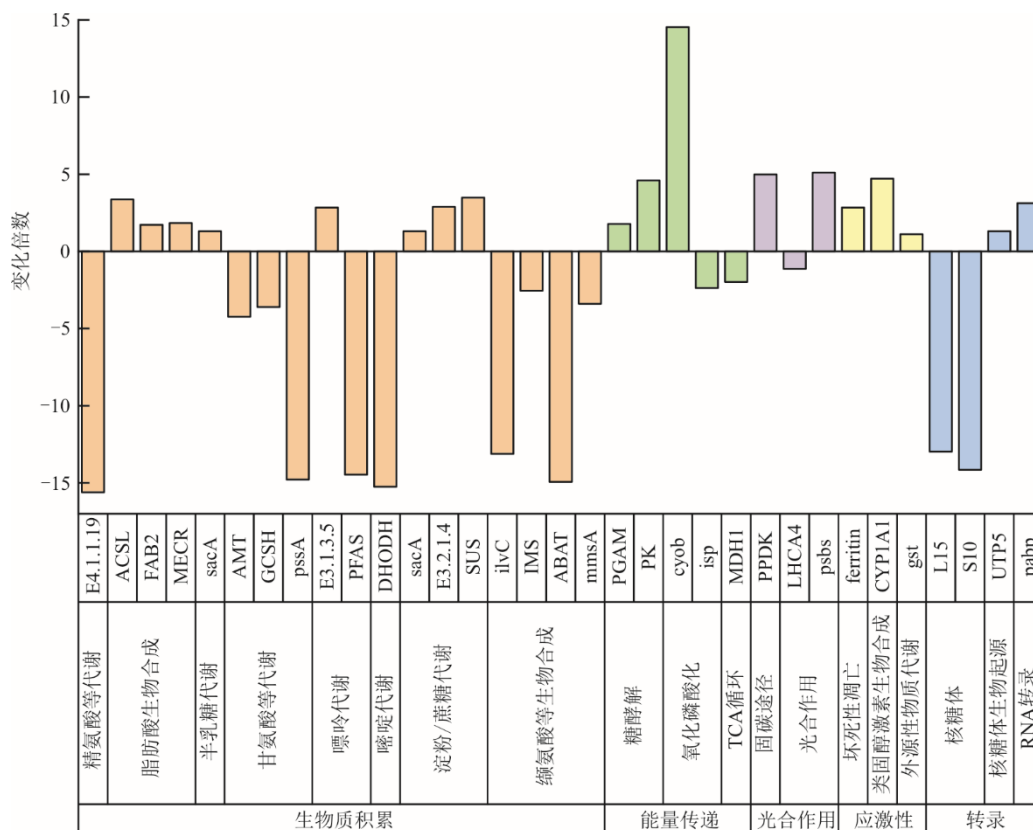


图 5 绿色生长后期红蓝光质对雨生红球藻代谢基因表达的影响

Fig.5 Effect of red and blue light spectra on gene transcript expression of haematococcus pluvialis at the late stage of growth

2.3.3 红光条件下雨生红球藻对光谱调控的差异响应

红光条件下生长前期与后期雨生红球藻代谢基因表达差异如图 6 所示。总体上, 红光条件下雨生红球藻生长前期的能量转化、光合作用和转录水平均高于生长后期, 但生物质的积累水平却较后期低, 脂肪酸合成、淀粉和蔗糖代谢途径相关基因均呈现不同程度的下调。这说明红光作用下生长前期个体生长较后期缓慢, 能量主要用于细胞发育与繁殖。生长前期, 氧化磷酸化代谢和丙酮酸代谢活跃, 其中, **dld** 基因表达上调 13.62 倍, **F** 型 **ATPase** 相关基因 **atpF** 和 **atpB** 表达分别上调 2.34 和 3.75 倍。**F** 型腺苷三磷酸酶 **ATPase**, 基因是氧化磷酸化偶联因子, 通过合成和水解 **ATP** 在维持细胞能量水平方面起着关键作用^[38]。而在生长后期, 糖酵解和 **TCA** 循环代谢则更为活跃。生长前期 **PK** 和 **PPDK** 的表

达量较后期均下调 3 倍以上。在光合作用方面, 除了 **D1** 蛋白相关 **PsbA** 基因在前期表达略低于后期外, 其余生长前期 **PSII** 相关基因表达均高于后期, 此外, **PSI** 相关基因表达量上调 15.58 倍。生长前、后期转录水平的差异主要体现在核糖体途径上, 相关基因表达上调倍数在 1.75~13.73。

2.3.4 蓝光条件下雨生红球藻对光谱调控的差异响应

蓝光条件下, 随生长时间延长雨生红球藻代谢基因表达差异如图 7 所示。总体而言, 蓝光条件下雨生红球藻生长前期的生物质积累、能量转化、应激性和转录水平均低于生长后期, 但光合作用水平高于后期。生长前后时期, 生物质积累差异主要由蛋白质代谢差异产生。在生长前期, 甘氨酸、丝氨酸、苏氨酸、缬氨酸、亮氨酸、异亮氨酸、精氨酸和脯氨酸等氨基酸代谢途径相关基因表达均较生

长后期下调，下调倍数均在 10 以上。淀粉和蔗糖 代谢相关基因 MGAM 下调 14.86 倍。

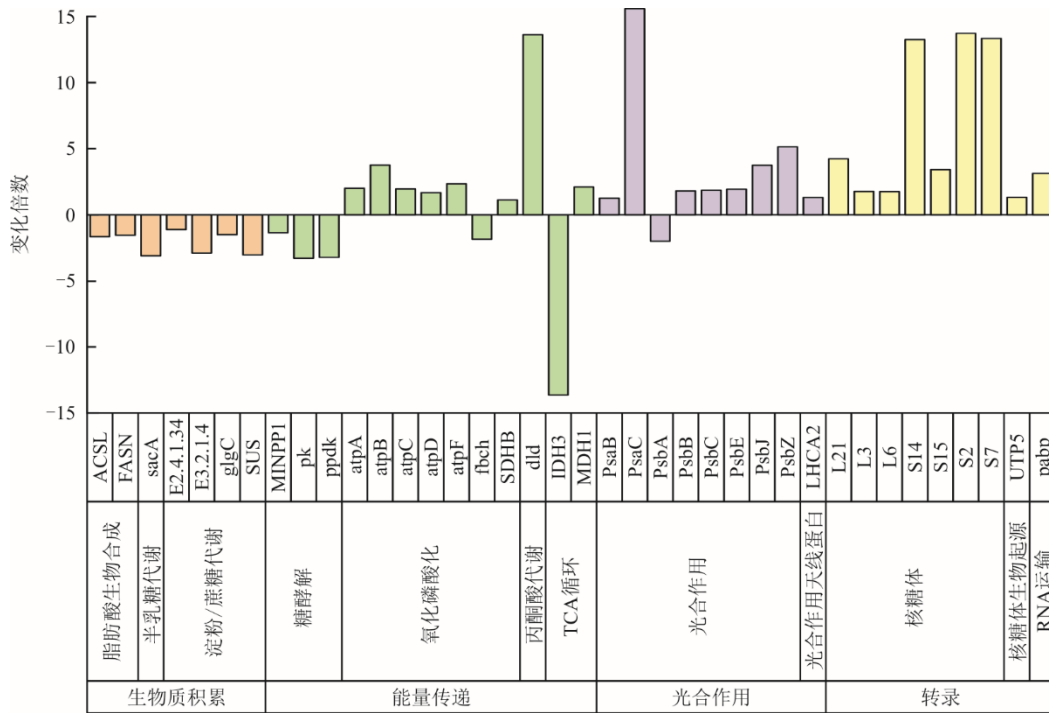


图 6 红光条件下生长前期与后期雨生红球藻代谢基因表达差异
 Fig.6 Changes of gene transcript expression of haematococcus pluvialis with growth in red light

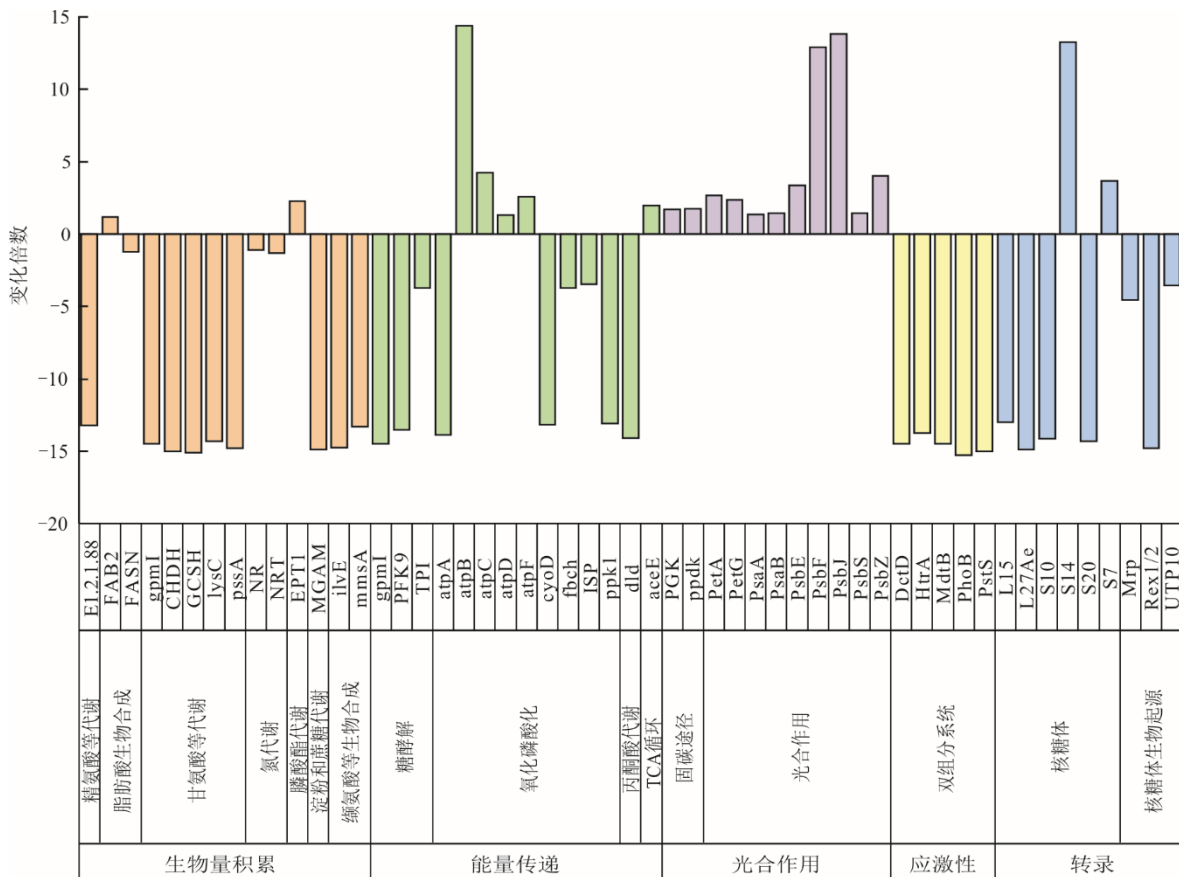


图 7 蓝光条件下随生长时间延长雨生红球藻代谢基因表达差异
 Fig.7 Changes of gene transcript expression of haematococcus pluvialis with growth in blue light

氮代谢途径相关基因 *NRT* 下降 1.32 倍。能量转化方面, 生长前期较后期糖酵解相关基因 *TPI* 表达下调 3.7 倍, 丙酮酸代谢相关 *dld* 基因表达下调 14.06 倍, 氧化磷酸化途径 F 型 ATPase 相关基因表达略有上调, 多磷酸盐激酶 *ppk1* 和细胞色素 *o* 泛醇氧化酶亚基 *cyoD* 基因表达均下调 13 倍以上。在生长后期, 光合作用活性显著低于生长前期, 尤其是在 PSII 系统和细胞色素 *b/f* 复合物上表达差异尤为显著, 如前期光系统 II 细胞色素 *b559* 亚基 β PsbF 基因表达上调 12.92 倍, 光系统 II PsbJ 蛋白 PsbJ 基因表达上调 13.8 倍, 细胞色素 *b6-f* 复合体亚基 *PetG* 基因表达上调 2.34 倍。应激方面, 生长前、后期表达差异主要体现在二元组分系统上。二元组分信号转导系统使细胞能够感知、响应和适应环境或细胞内状态的变化。每个二元组分系统由 1 个传感器蛋白组氨酸激酶(HK)和 1 个反应调节器(RR)组成。在典型的双组分通路中, 传感器 HK 磷酸化其自身的保守 His 残基, 以响应环境中的信号。随后, HK 的磷酸化基转移到 RR 上的特定 Asp 残基上。激活的 RR 可以影响细胞生理学的变化, 通常是通过调节基因表达。因此, 双组分通路通常通过诱导转录的变化, 使细胞感知并对刺激做出反应。在生长后期, 二元组份系统的活性远高于生长前期, 说明细胞化学内稳态, 代谢过程的调节功能有所提升。

3 结 论

本文通过对比不同红蓝光配比条件下, 雨生红球藻的生长固碳效率, 得到最佳光谱比例, 利用高通量转录组测序, 从分子层面揭示了雨生红球藻生长固碳对光质变化的动态响应过程, 从生物量积累、能量传递、光合作用、胁迫响应和转录水平等方面全面描述了雨生红球藻对光谱调节的响应机制。结果表明, 雨生红球藻在营养生长过程中对光质的需求是变化的。在生长前期, 需要光照强度较低的红光为主的红蓝混合光促进生长繁殖; 在生长后期, 需要光照强度较大的蓝光为主的红蓝混合光提高储能物质积累和细胞 ROS 应激性, 以保障进一步强光条件下绿色细胞向红色细胞高效转变, 促进虾青素等高附加值次级代谢产物的积累。以上研究为大规模培养雨生红球藻, 提高固碳效率提供了光质调节的可靠理论依据, 为雨生红球藻固碳和生物质多联产的工业化应用提供了有益指导。

[参 考 文 献]

- [1] 沈宇. 微藻光合固碳转化制取生物柴油研究[D]. 苏州: 苏州大学, 2023: 1.
SHEN Yu. Biodiesel production by photosynthetic carbon sequestration by microalgae[D]. Suzhou: Suzhou University, 2023: 1.
- [2] 孙鑫艳, 江雨生, 马东强, 等. 微藻的工业应用及固碳强化措施[J]. 当代石油石化, 2023, 31(9): 36-42.
SUN Xinyan, JIANG Yusheng, MA Dongqiang, et al. Industrial application of microalgae and strengthening measures for carbon sequestration[J]. Contemporary Petroleum and Petrology, 2023, 31(9): 36-42.
- [3] BIALEVICH V, ZACHLEDER V, BISOVA K. The effect of variable light source and light intensity on the growth of three algal species[J]. Cells, 2022, 11(8): 1293-1293.
- [4] RITCHIE R J, SMA-AIR S. Microalgae grown under different light sources[J]. Journal of Applied Phycology, 2023, 35(2): 551-566.
- [5] HWANG J H, MAIER N. Effects of LED-controlled spatially-averaged light intensity and wavelength on *Neochloris oleoabundans* growth and lipid composition[J]. Algal Research-Biomass Biofuels and Bioproducts, 2019, 41: 101573-101573.
- [6] TAN X, ZHANG D, DUAN Z, et al. Effects of light color on interspecific competition between *Microcystis aeruginosa* and *Chlorella pyrenoidosa* in batch experiment[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2020, 27(1):344-352.
- [7] RA C H, SIRISUK P, JUNG J-H, et al. Effects of light-emitting diode (LED) with a mixture of wavelengths on the growth and lipid content of microalgae[J]. Bioprocess and Biosystems Engineering, 2017, 41(4): 457-465.
- [8] KIM D G, LEE C, PARK S M, et al. Manipulation of light wavelength at appropriate growth stage to enhance biomass productivity and fatty acid methyl ester yield using *Chlorella vulgaris*[J]. Bioresource Technology, 2014, 159: 240-248.
- [9] OOMS M D, DINH C T, SARGENT E H, et al. Photon management for augmented photosynthesis[J]. Nature Communications, 2016, 7(1): 12699-12699.
- [10] UENO Y, AIKAWA S, KONDO A, et al. Adaptation of light-harvesting functions of unicellular green algae to different light qualities[J]. Photosynthesis Research, 2019, 139(1/3): 145-154.
- [11] BIALON J, RATH T. Growth rates and photon efficiency of *Chlorella vulgaris* in relation to photon absorption rates under different LED-types[J]. Algal Research, 2018, 31: 204-215.
- [12] MARQUES R, CRUZ S, CALADO R, et al. Effects of photoperiod and light spectra on growth and pigment composition of the green macroalga *Codium tomentosum*[J]. Journal of Applied Phycology, 2021, 33(1): 471-480.
- [13] WONDRACZEK L, BATENTSCHUK M, SCHMIDT M A, et al. Solar spectral conversion for improving the photosynthetic activity in algae reactors[J]. Nature Communications, 2013, 4(1): 2047.
- [14] BAER S, HEINING M, SCHWERNER P, et al. Optimization of spectral light quality for growth and product formation in different microalgae using a continuous photobioreactor[J]. Algal Research-Biomass Biofuels and Bioproducts, 2016, 14: 109-115.
- [15] LI K, YE Q, LI Q Y, et al. Effects of the spatial and

- spectral distribution of red and blue light on *Haematococcus pluvialis* growth[J]. *Algal Research-Biomass Biofuels and Bioproducts*, 2020, 51: 102045.
- [16] PEREIRA S, OTERO A. *Haematococcus pluvialis* bioprocess optimization: effect of light quality, temperature and irradiance on growth, pigment content and photosynthetic response[J]. *Algal Research-Biomass Biofuels and Bioproducts*, 2020, 51: 102027.
- [17] ZHAO K, LI Y H, YAN H L, et al. Regulation of light spectra on cell division of the unicellular green alga *haematococcus pluvialis*: insights from physiological and lipidomic analysis[J]. *Cells*, 2022, 11(12): 1956-1956.
- [18] AHIRWAR A, MEIGNEN G, KHAN M J, et al. Light modulates transcriptomic dynamics upregulating astaxanthin accumulation in *haematococcus*: a review[J]. *Bioresource Technology*, 2021, 340: 125707-125707.
- [19] MA R J, THOMAS-HALL S R, CHUA E T, et al. Gene expression profiling of astaxanthin and fatty acid pathways in *haematococcus pluvialis* in response to different LED lighting conditions[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 250: 591-602.
- [20] WANG X D, MENG C X, ZHANG H, et al. Transcriptomic and proteomic characterizations of the molecular response to blue light and salicylic acid in *haematococcus pluvialis*[J]. *Marine Drugs*, 2022, 20(1): 1.
- [21] HE B X, HOU L L, DONG M M, et al. Transcriptome analysis in *haematococcus pluvialis*: astaxanthin induction by high light with acetate and Fe^{2+} [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(1): 175-175.
- [22] HU Q J, HUANG D Q, LI A G, et al. Transcriptome-based analysis of the effects of salicylic acid and high light on lipid and astaxanthin accumulation in *haematococcus pluvialis*[J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2021, 14(1): 82-82.
- [23] HU C Y, CUI D D, SUN X, et al. Transcriptomic analysis unveils survival strategies of autotrophic *haematococcus pluvialis* against high light stress[J]. *Aquaculture*, 2019, 513: 734430-734430.
- [24] LI K, CHENG J, LU H X, et al. Transcriptome-based analysis on carbon metabolism of *haematococcus pluvialis* mutant under 15% CO_2 [J]. *Bioresource Technology*, 2017, 233: 313-321.
- [25] DU F C, HU C Y, SUN X, et al. Transcriptome analysis reveals pathways responsible for the promoting effect of sucrose on astaxanthin accumulation in *haematococcus pluvialis* under high light condition[J]. *Aquaculture*, 2021, 530: 735757.
- [26] DU F C, HU C Y, SUN X, et al. Transcriptome analysis reveals the promoting effect of trisodium citrate on astaxanthin accumulation in *Haematococcus pluvialis* under high light condition[J]. *Aquaculture*, 2021, 543: 736978.
- [27] LEE C, AHN J W, KIM J B, et al. Comparative transcriptome analysis of *Haematococcus pluvialis* on astaxanthin biosynthesis in response to irradiation with red or blue LED wavelength[J]. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2018, 34(7): 96-96.
- [28] MATTOS E R, SINGH M, CABRERA M L, et al. Enhancement of biomass production in *scenedesmus bijuga* high-density culture using weakly absorbed green light[J]. *Biomass & Bioenergy*, 2015, 81: 473-478.
- [29] ZAFFAGNINIA M, MICHELET L, SCIABOLINI C, et al. High-resolution crystal structure and redox properties of chloroplastic triosephosphate isomerase from *chlamydomonas reinhardtii*[J]. *Molecular Plant*, 2014, 7(1): 101-120.
- [30] WEN J, WANG W L, XU K, et al. Comparative analysis of proteins involved in energy metabolism and protein processing in *pyropia haitanensis* at different salinity levels[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7: 415-415.
- [31] NISHIO K, MIZUSHIMA T. Structural and biochemical characterization of mitochondrial citrate synthase 4 from *arabidopsis thaliana*[J]. *Acta Crystallographica Section F-Structural Biology Communications*, 2020, 76: 109-115.
- [32] LEE D S, PARK J S, KIM Y, et al. *Corynebacterium glutamicum* *sdhA* encoding succinate dehydrogenase subunit a plays a role in *cysR*-mediated sulfur metabolism[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2014, 98(15): 6751-6759.
- [33] BROWN K K. AMPK CA(R)Sts a new light on amino acid sensing[J]. *Embo Journal*, 2021, 40(21): e109575-e109575.
- [34] 孙林啸. 水稻核糖体蛋白 S6 激酶受 TOR/RAPTOR2 介导调控类囊体膜形成和植物生长[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016: 56-57.
SUN Linxiao. Rice ribosomal protein S6 kinase is mediated by TOR/RAPTOR2 to regulate thylakoid membrane formation and plant growth[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016: 56-57.
- [35] LEE S Y, KIM S H, HYUN S H, et al. Fatty acids and global metabolites profiling of *Dunaliella tertiolecta* by shifting culture conditions to nitrate deficiency and high light at different growth phases[J]. *Process Biochemistry*, 2014, 49(6): 996-1004.
- [36] SHTAIDA N, KHOZIN-GOLDBERG I, BOUSSIBA S. The role of pyruvate hub enzymes in supplying carbon precursors for fatty acid synthesis in photosynthetic microalgae[J]. *Photosynthesis Research*, 2015, 125(3): 407-422.
- [37] SHAO Z R, WANG W L, ZHANG P Y, et al. Genome-wide identification of genes involved in carbon fixation in *Saccharina japonica* and responses of putative C-4-related genes to bicarbonate concentration and light intensity[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 137: 75-83.
- [38] SALUNKE R, MOURIER T, BANERJEE M, et al. Highly diverged novel subunit composition of apicomplexan F-type ATP synthase identified from *Toxoplasma gondii*[J]. *Plos Biology*, 2018, 16(7): e2006128.

(责任编辑 杨嘉蕾)