生物资源 2026,48(5):472～482
Biotic Resources

综述

DOI:10.14188/j.ajsh.20260027

胁迫培养调控微藻色素合成的研究进展

谭魏葳,李晓意,江民文,肖璐汶,周加境*

(四川大学 轻工科学与工程学院,四川 成都 610065)

摘要:当前全球食品工业正经历以天然色素替代人工合成色素为核心的结构性变革。消费者健康意识提升与全球监管政策趋严,为天然色素的发展提供了刚性的市场需求与发展机遇。微藻作为光合效率高、生长周期短、色素种类丰富的光合微生物,是天然色素规模化生产的核心细胞工厂,然而常规培养模式存在色素产量低、生产成本高的产业瓶颈。胁迫培养通过调控微藻的生长环境,触发细胞氧化应激与次生代谢重编程,是实现微藻色素定向高效积累的关键技术手段,已成为微藻生物技术领域的研究热点。系统梳理了光照、盐度、营养缺陷和植物激素四类核心胁迫条件的调控效应与作用机制,重点综述了胁迫培养在β-胡萝卜素、虾青素、叶黄素、岩藻黄素和藻胆蛋白5大微藻色素合成中的研究进展与应用现状,剖析了当前该领域存在的核心挑战,并对未来发展方向进行了展望,旨在为微藻色素的高效合成技术研发提供理论参考与技术支撑。

关键词:天然色素;微藻色素;胁迫培养;生物合成

中图分类号:Q935　　文献标志码:A　　文章编号:2096-3491(2026)05-0472-11

Progress on regulation of pigment biosynthesis in microalgae via stress cultivation

TAN Weiwei, LI Xiaoyi, JIANG Minwen, XIAO Luwen, ZHOU Jiajing*

(College of Biomass Science and Engineering, Sichuan University, Chengdu 610065, Sichuan, China)

Abstract: The global food industry is undergoing a structural transformation centered on replacing synthetic pigments with natural pigments. The rising health awareness and stringent global regulatory policies have provided rigid market demand and development opportunities for the natural pigment industry. As photosynthetic microorganisms with high photosynthetic efficiency, short growth cycles and rich pigment diversity, microalgae have become the core cell factories for large-scale production of natural pigments. However, the industrial bottlenecks of low pigment yield and high production cost persist under conventional cultivation modes. Stress cultivation, which regulates the growth environment of microalgae to trigger cellular oxidative stress and secondary metabolic reprogramming, is a key technical approach to achieve targeted and efficient accumulation of pigments, and has become a research hotspot in the field of microalgal biotechnology. This paper systematically reviews the regulatory effects and action mechanisms of four core stress conditions: light, salinity, nutrient deficiency and phytohormones. It specifically summarizes the research progress and application status of stress cultivation in the biosynthesis of five major microalgal pigments: β-carotene, astaxanthin, lutein, fucoxanthin and phycobiliproteins. Furthermore, it analyzes the key challenges existing in this field and prospects the future development directions, aiming to provide theoretical references and technical support for the research and development of efficient syn-

收稿日期:2026-06-01　修回日期:2026-07-20　接受日期:2026-09-02
作者简介:谭魏葳(1998-),女,博士生,研究方向为微藻资源利用,E-mail:Tanweiwei789@163.com
*通信作者:周加境(1989-),男,博士,研究员,研究方向为藻类资源化与3D打印,微藻先进材料与功能食品,E-mail:jjzhou@scu.edu.cn
基金项目:中央高校基本科研业务费专项资金(SCU2025D014);四川省自然科学基金项目(2024NSFSC0242)

引用格式:谭魏葳,李晓意,江民文,等.胁迫培养调控微藻色素合成的研究进展[J].生物资源,2026,48(5):472-482.
Tan W W, Li X Y, Jiang M W, et al. Progress on regulation of pigment biosynthesis in microalgae via stress cultivation [J]. Biotic Resources, 2026, 48(5): 472-482.

thesis technologies for microalgal pigments.

Key words: natural pigments; microalgal pigments; stress cultivation; biosynthesis

0 引 言

全球食品工业正经历以天然色素替代人工合成色素为核心的结构性变革。长期以来,人工合成色素凭借成本低廉、稳定性高和加工适配性强的优势,被广泛应用于食品、饮品和日化产品。然而,伴随消费者对食品安全与生态环境关注度的不断提升,人工合成色素的潜在安全问题及长期使用带来的健康风险受到持续关注[1]。目前,全球主要经济体正持续强化对人工合成色素的使用管控,并积极推进天然来源色素的替代策略。2025年4月22日,美国食品药品监督管理局同美国卫生与公众服务部公布一系列食品色素监管政策,其核心目标为至2026年12月31日,实现美国食品供应链内所有石油来源合成色素的全面淘汰[2]。此前,挪威、奥地利、芬兰等欧洲国家已全面禁止柠檬黄等多种偶氮类合成色素在食品中的使用。中国2025年发布的《食品安全国家标准 食品添加剂使用标准》(GB 2760—2024)[3],进一步限制合成色素的规定范围和使用限量。在此背景下,全球食品色素市场呈现快速增长态势,预计其规模将从2025年的23.79亿美元增长到2034年的41.14亿美元[4]。由此可见,天然色素将主导未来食品色素的市场格局,而高效开发兼具稳定性和安全性的天然色素,是当下亟待突破的重要方向。

天然色素主要来源于植物和微生物资源。植物源色素,例如花青素、类胡萝卜素等,来源广泛、应用历史悠久,是当前天然色素产业的主要组成部分。然而,植物色素的生产高度依赖大规模农业种植,易受季节、气候及土地资源限制,同时存在生长周期长、目标成分含量有限等问题[5]。因此,开发不依赖农业资源、生产过程可控且具有高度代谢调控潜力的天然色素生产平台具有重要价值。微藻是一类以光合自养为核心代谢特征的微生物,是地球演化史上最古老、光合转化效率最高的初级生产者之一,是水生生态系统物质循环与能量流动的基石,还是全球碳固定和氧气释放的重要贡献者[6-7]。微藻能够在光合生长的初生代谢与环境胁迫驱动的次生代谢过程中,合成一系列兼具光捕获与抗氧化功能的天然色素。依据化学结构与功能特性,微藻色素可系统地划分为3大核心类群:叶绿素类、类胡萝卜素类与藻胆蛋白类[8]。典型的微藻色素及应用如图1所示。其中,类胡萝卜素与藻胆蛋白因其优异的生物活性与广阔的应用场景,成为微藻生物制造领域学术研究和产业化开发的热点。类胡萝卜素的核心高附加值色素主要为虾青素、叶黄素、β-胡萝卜素与岩藻黄素;藻胆蛋白是一类水溶性的捕光色素-蛋白复合物,核心色素主要为藻蓝蛋白、藻红蛋白和别藻蓝蛋白[9]。

相较于高等植物来源的天然色素,微藻色素具备独特的竞争优势。首先,微藻生产效率与规模化潜力优势十分突出。其光能转化效率可达陆生植物的10~50倍,生长周期短至一周,远低于陆生植物长达数月的种植周期[10]。其次,微藻培养过程不与农业争地,不受季节与地域条件限制,可通过光生物反应器系统实现全年连续、可控的规模化生产[11]。同时,微藻的色素生产能力与生物活性优势显著。杜氏盐藻(*Dunaliella salina*)中β-胡萝卜素的最高积累量远高于胡萝卜中色素的含量[12],而雨生红球藻(*Haematococcus pluvialis*)中虾青素的积累量可达细胞干重的4%,且全部为具有最强抗氧化性能的左旋构型[13]。

更为重要的是,微藻细胞代谢具有高度可塑性,例如雨生红球藻、杜氏盐藻、小球藻(chlorella)等能够在高盐等逆境环境中大量积累类胡萝卜素。通过调控光、营养及盐度等胁迫因子以定向诱导微藻过量合成目标色素,已成为提升色素产量与调控色素组成的关键策略。本文以胁迫诱导微藻色素生物合成为核心,系统总结了不同胁迫策略诱导微藻色素积累的作用机制,进一步分析主要高价值色素的研究进展,旨在为未来精准、高效和可持续的微藻色素生物制造提供理论框架和技术参考。

1 胁迫培养

微藻色素合成是细胞在环境变化下,通过信号感知、代谢调整和资源重新分配后形成的一种适应性响应策略。环境刺激首先被细胞感知并转化为氧化还原等信号,随后通过调节转录改变光合作用、中心碳代谢、能量代谢以及次生代谢途径,使细胞资源由快速生长模式转向防御和储存模式。在这一过程中,色素不仅作为抗氧化分子,也是细胞维持能量稳态和环境适应的重要代谢产物。因此,深入解析胁迫条件下微藻细胞的代谢重构机制,是实现微藻色素高效生物制造的重要基础。目前,关于胁迫调控微藻色素合成的研究已取得重要进展。已有研究系统报道了高光、营养限制、高盐及植物激素等因素对

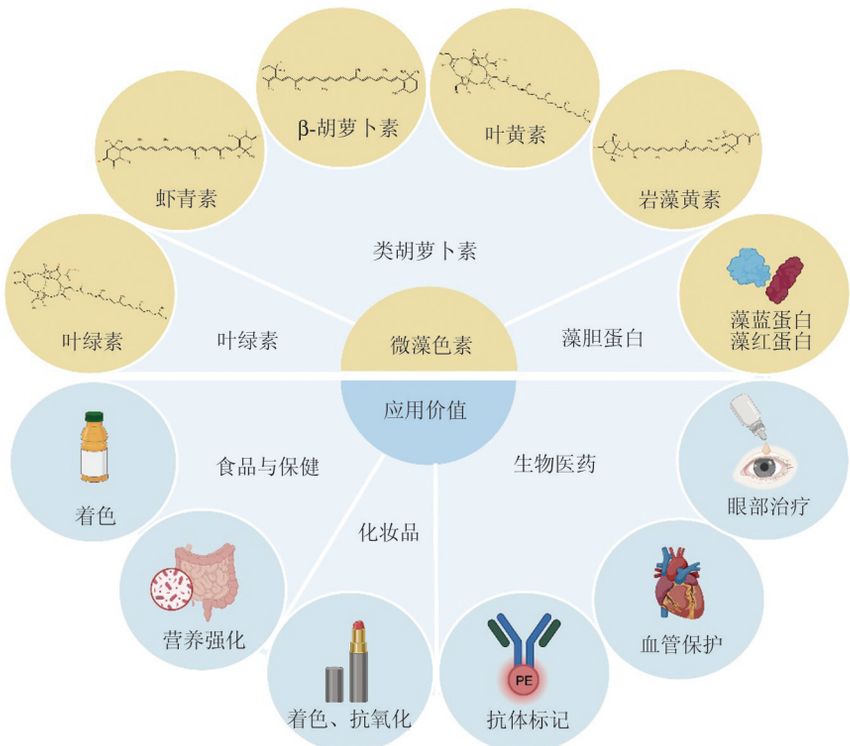


图1 微藻色素分类及其应用价值

Figure 1 Classification of microalgal pigments and their applications

不同微藻色素积累的作用,并形成了以“两阶段培养”和“复合胁迫诱导”为代表的生产策略。4种胁迫主要机制如图2所示。

1.1 光胁迫

光照是影响微藻生长和色素合成最直接的环境因素。适宜的光照能够促进微藻光合作用和生物量积累,而超过细胞光合承载能力的高光(通常>500 μmol/m^2/s),会使光合电子传递链过度还原,从而使光系统Ⅱ产生电子积累,并诱导活性氧(ROS)产生。尽管ROS积累代表光胁迫造成的氧化损伤,但适度ROS水平能够作为第二信使激活细胞保护机制,调节微藻细胞类胡萝卜素相关合成基因,从而促使微藻合成大量抗氧化色素,如虾青素、β-胡萝卜素等,以淬灭自由基并保护光系统[14]。同时,类胡萝卜素能通过非光化学淬灭耗散该过程的激发能,从而降低光系统受到光氧化损伤的风险。因此,光胁迫诱导下微藻色素积累是微藻细胞通过调整光能利用策略实现光合稳态维持的策略。此外,不同光质能够通过特异性光合受体调控色素蛋白合成。例如,红光是影响多数微藻生长代谢的重要光质,能够促进斜生栅藻、微拟球藻等多种微藻的细胞色素含量[15];蓝光波长短、能量高,且能够作用于光受体蛋白调控色素合成,已被证实有利于提升螺旋藻中藻蓝蛋白含量及纯度[16],也能促进杜氏盐藻积累类胡萝卜素[17];而低强度的中波紫外线能够通过诱导轻度氧化应激提高虾青素的产量[18]。因此,通过精准调控光强、光质组成和光周期,有望实现“促进生长”和“诱导色素积累”的动态平衡。

1.2 营养缺陷胁迫

营养缺陷胁迫是通过限制培养基中必需营养元素的供给,打破微藻初生代谢与次生代谢之间的平衡,从而驱动光合固碳从细胞增殖转向次生代谢产物积累[19]。营养胁迫涵盖氮、磷、硫及微量元素等多个维度,其中缺氮胁迫的应用最为广泛。氮元素作为蛋白质、核酸以及叶绿素的重要组成部分,其缺乏会直接抑制细胞增殖和蛋白质合成,使得碳代谢转向不含氮的储存通路(如淀粉、油脂)和次生代谢(类胡萝卜素)。同时,由于叶绿素合成受阻,光合电子传递链失衡,微藻细胞内氧化水平急剧升高,驱动类胡萝卜素的大量合成以应对氧化损伤[20-21]。然而,长期营养限制通常伴随生物量下降。目前生产逐渐采用两阶段培养策略,即第一阶段通过营养充足条件促进细胞增殖,第二阶段通过营养限制诱导微藻细胞进行色素积累,以兼顾生物量和色素产率。

1.3 盐胁迫

盐胁迫是调控微藻色素积累的重要环境因素,其机制主要涉及离子稳态维持、渗透压调节以及氧化还原平衡调整。环境盐浓度过高时,细胞受到渗

透压压力，调节碳代谢转向可溶性糖、甘油等渗透调节物质合成及类胡萝卜素等次生代谢通路，从而调整离子转运系统以维持细胞内稳态[22]。同时，盐胁迫使得光合电子传递链效率下降，ROS大量积累，进一步驱动具有强抗氧化活性的类胡萝卜素大量合成，以通过清除过量活性氧的方式抵御盐胁迫所造成的氧化损伤[23]。以氯化钠介导的盐胁迫在微藻功能性色素定向诱导中应用最为广泛，因其具有操作简便、成本低廉的显著优势，是目前杜氏盐藻、雨生红球藻等藻株色素高效积累调控的核心策略之一。

1.4 植物激素胁迫

植物激素胁迫是指通过外源施加植物生长激素调节微藻细胞信号转导、代谢流分配等途径，从而实现色素的定向积累。植物激素胁迫的作用机理包括3个维度：其一，外源激素能够作为信号分子结合细胞受体，激活胁迫信号级联反应，显著上调色素合成通路关键限速酶的编码基因转录与蛋白表达，直接加速类胡萝卜素等色素的生物合成；其二，激素能够适度提高细胞内活性氧水平，触发抗氧化防御系统，从而驱动色素大量合成以维持光合系统稳态；其三，激素能够调控细胞碳代谢转向色素合成途径[24]。常用的植物激素包括茉莉酸甲酯、脱落酸、水杨酸等，可在较低剂量下实现调控，且对细胞生长的抑制作用显著低于营养限制胁迫和盐胁迫，是目前微藻色素生物合成调控的重要研究方向[25-26]。同时，植物激素胁迫也常与盐胁迫、光胁迫等策略耦合，实现生物量与色素积累的多阶段调控。

2 胁迫调控不同高价值微藻色素的研究进展

基于以上胁迫策略，国内外学者针对不同微藻色素的生物合成调控机制展开了深入研究，其中类胡萝卜素和藻胆蛋白因具有显著的抗氧化活性、光保护功能以及商业应用价值，成为目前微藻生物制造领域的重点目标产物。尽管不同类胡萝卜素在结构和生理功能上存在差异，但合成过程具有一定程度的代谢关联性，例如虾青素、β-胡萝卜素和叶黄素等均来源于共同的异戊二烯前体供应途径[22]。因

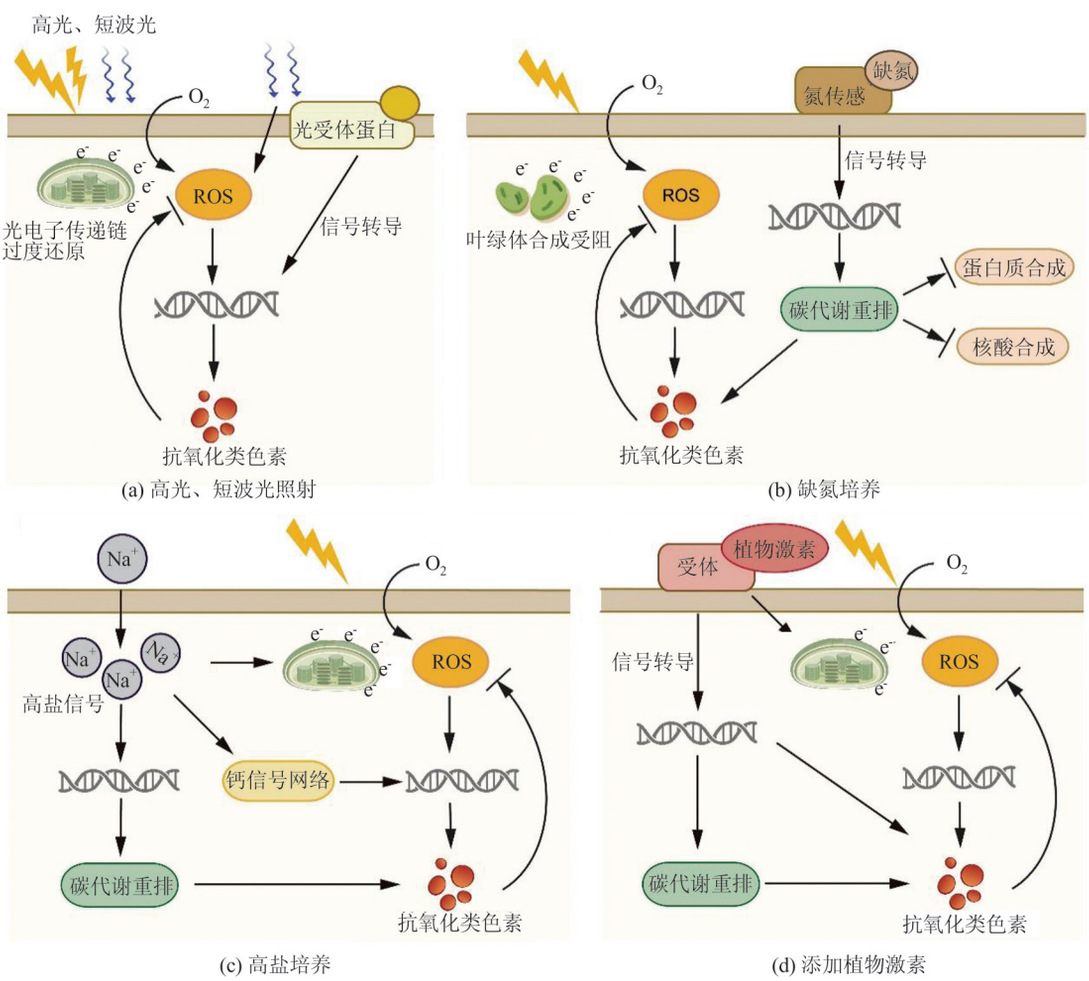


图2 胁迫培养微藻积累色素的主要机制

Figure 2 Main mechanisms of pigment accumulation in microalgae under stress cultivation

此,胁迫诱导色素积累并非简单作用于单一色素的合成步骤,而是通过影响中心碳代谢、氧化还原平衡等,改变整体色素代谢网络的通量分配。由于不同微藻种类具有特异性的色素组成和环境适应性,其对胁迫条件的响应模式存在明显差异。例如,虾青素、β-胡萝卜素等强抗氧化性色素主要响应高光、高盐和营养限制等胁迫条件[27];叶黄素主要参与光捕获复合物调节,其过程更依赖光环境优化;岩藻黄素的合成与硅藻等藻种光适应过程密切相关[28];藻胆蛋白作为蛋白结合型捕光色素,其积累高度依赖氮供应和光质调控[29]。因此,针对不同产色素微藻建立适宜的胁迫组合和培养策略,是实现高价值色素定向生产的关键。

2.1 β-胡萝卜素

β-胡萝卜素(β-carotene)是一种广泛存在于微藻中的类异戊二烯化合物,不仅具有较强的抗氧化性,也是主要视觉色素视黄醛和维生素A的合成前体,主要用于食品着色和保健品等领域。目前,全球β-胡萝卜素年需求量约为1 500 t,以每年7%~9%的速度递增,而来自微藻的β-胡萝卜素占比天然市场的40%。β-胡萝卜素是微藻类胡萝卜素代谢网络中的关键分支节点,也是虾青素、叶黄素等多种高价值色素合成的重要前体。其合成起始于中心碳代谢产生的丙酮酸和甘油醛-3-磷酸,二者进入甲基赤藓醇磷酸(MEP)途径,经多步反应最终形成异戊烯焦磷酸(IPP)和二甲基烯丙基焦磷酸(DMAPP),IPP和DMAPP经过多种关键酶催化形成β-胡萝卜素[30]。环境胁迫能够通过改变中心代谢网络,提高前体供应能力,并促进碳流由生长相关代谢转向类胡萝卜素合成途径,是诱导β-胡萝卜素积累的重要机制。

杜氏盐藻是β-胡萝卜素的最佳天然来源之一,所生产的β-胡萝卜素主要由9-顺式和全反式异构体组成,最高可占细胞干重的14%[12]。盐胁迫是促进杜氏盐藻积累β-胡萝卜素的最典型环境刺激,高盐环境下杜氏盐藻能够快速调节细胞内甘油含量以维持渗透平衡,并通过大量积累β-胡萝卜素增强其对环境的适应能力及对ROS的防御能力[31]。此外,有关激素对盐生杜氏藻代谢调控的研究表明,肌醇、吲哚乙酸、脱落酸为关键促生长激素。经响应面法优化后,三者合适的配比可使藻体生物量显著提升,且高浓度下该三种激素均可显著促进盐生杜氏藻β-胡萝卜素的积累[32]。水杨酸也被证实能够上调杜氏藻FACHB-815的类胡萝卜素合成通路中关键酶基因,如八氢番茄红素合成酶(PSY)和八氢番茄红素脱氢酶(PDS),这不仅能够让高盐环境下杜氏藻β-胡萝卜素含量明显增加,也能够使其顺式异构体比例显著提升[33]。ROS作为信号分子,也能够上调β-胡萝卜素合成关键基因。有研究表明,外源添加活性氧(如2.0 mmol/L H_2O_2)可直接诱导盐生杜氏藻β-胡萝卜素含量从1.38%提升到9.25%[34]。总体而言,β-胡萝卜素作为类胡萝卜素代谢网络的重要节点,其积累反映了微藻在环境胁迫条件下的代谢综合调节。因此,提高β-胡萝卜素生产效率的关键,在于如何通过调控MEP途径、中心碳代谢以及胁迫响应网络,实现前体供应和色素合成之间的协同优化[35]。

2.2 虾青素

虾青素是酮式次生类胡萝卜素,其分子核心为长共轭不饱和双键骨架,两端连有活性氧羟基与酮基[36]。该特殊结构赋予虾青素强自由基清除能力与抗氧化能力,因此被广泛应用于食品、化妆品及医药等多个领域,能够起到抗疲劳、抗衰老、抗炎和免疫调节等作用。微藻是天然虾青素的最重要来源,藻源虾青素具有高稳定性、安全性和生物活性。

雨生红球藻是目前自然界中积累虾青素能力最强的微藻,其胞内虾青素含量可高达细胞干重的4%以上,是商业化生产天然虾青素的核心藻种[23]。雨生红球藻具有两阶段性生命周期,即在适宜条件下以绿色游动细胞为主,而在遭遇胁迫时迅速转化为厚壁不动孢子,同时启动次生代谢途径,大量合成并积累虾青素。高盐、高光、营养限制、植物激素添加等多种条件的复合作用,是胁迫雨生红球藻产生虾青素的主要策略。采用白藜芦醇与儿茶酚分步处理的策略,在高光胁迫条件下实现雨生红球藻虾青素含量占细胞干重高达7.09%[37],是目前报道的雨生红球藻胁迫培养下虾青素细胞含量的最高水平。除传统环境胁迫策略外,调节胞内能量分配也是提高虾青素产量的新方向。研究者发现消除鞭毛运动的能量消耗对虾青素合成具有正向调节作用,即通过pH冲击法去除雨生红球藻鞭毛,消除其运动消耗的ATP与NADPH,能够促使胞内碳流和能量重新分配,显著促进虾青素合成[38]。此外,一项利用海藻酸盐水凝胶膜固定化胁迫培养雨生红球藻的研究表明,光诱导条件下实现虾青素产率峰值达256.3 mg/L/d,较悬浮培养对照组提升70.8%,为固定化胁迫微藻生产虾青素提供了全新技术方案[39]。

佐芬根绿球藻(*Chromochloris zofingiensis*)是一种兼具快速生长特性与虾青素合成能力的微藻。与雨生红球藻相似,佐芬根绿球藻也能够在高光、缺

氮、高盐的条件下积累虾青素。独特的是，佐芬根绿球藻能够在异养培养下实现高生物量积累，且培养基中碳氮比与细胞内虾青素合成紧密相关。高碳氮比是通过氮源限制与碳源过剩的耦合效应，介导中心碳代谢流重定向、氧化胁迫信号触发及脂代谢协同适配等，实现虾青素合成的正向调控[40]。当葡萄糖浓度从5 g/L提升至50 g/L时，细胞内虾青素含量可从0.44 mg/g升至1.01 mg/g[41]。目前，优化虾青素生产的首选方法是两阶段培养法，即先利用葡萄糖发酵培养增加细胞生物量，随后诱导胞内虾青素定向积累[42]。对佐芬根绿球藻进行12 d的异养培养，收获的最高生物量为235 g/L，并通过高碳氮比(180∶1)、高盐胁迫(11 g/L NaCl)以及赤霉素添加(10 mg/L)3种条件联合调控，最终获得的虾青素体积产量高达318 mg/L[43]，是目前佐芬根绿球藻异养培养下虾青素含量的最高纪录。虾青素生产已经形成较成熟的“生物量积累——胁迫诱导”技术路线，佐芬根绿球藻与雨生红球藻胁迫培养生产虾青素的相关研究如表1所示。

2.3 叶黄素

叶黄素是一种碳四十羟基类胡萝卜素，是微藻光捕获复合体的重要组成部分，参与光能吸收和光系统维持[52]。叶黄素具有强抗氧化性，能够在人视网膜黄斑区大量富集，被广泛应用于视网膜病变、白内障、阿尔兹海默症等多种疾病[53]。目前，叶黄素的工业化生产主要依赖万寿菊，但受季节、地域及加工提取条件等因素制约。利用微藻(小球藻、栅藻等)生产叶黄素是一种可持续且经济的策略，即通过优化微藻培养条件和胁迫策略实现叶黄素的积累。在微藻细胞中，叶黄素主要承担光保护作用，其积累通常与光环境调节和光适应性过程密切相关[54]。叶黄素由β-胡萝卜素通过羟化修饰形成，其积累不仅依赖类胡萝卜素前体供应，也受到光质、光强及营养条件的控制。目前叶黄素生产策略主要集中于优化光环境、培养模式以及营养供应，通过轻度刺激促进光保护代谢，而非诱导严重胁迫。采用两阶段培养策略对栅藻进行培养，通过第一阶段强化CO_2固定实现高效生物量积累，第二阶段利用光盐复合胁迫，最终实现叶黄素产率达2.30 mg/L/d[55]。用先兼养、后自养的两阶段培养策略培养索罗金小球藻(*Chlorella sorokiniana*)MB-1，最大生物量和叶黄素产率分别为1.98 g/L/d和7.62 mg/L/d[56]。此外，一项胁迫佐芬根绿球藻同步产虾青素和叶黄素的研究表明，氮剥夺与高光强的急性组合处理，能够打破微藻中虾青素与叶黄素“此消彼长”的权衡效应，藻体叶黄素干重含量接近30 mg/g，虾青素含量超7 mg/g[57]。微藻作为叶黄素生产的替代来源展现出显著潜力，通过精准调控光环境、营养供给及胁迫策略，可有效打破传统叶黄素生产的时空限制，并有望同步实现高价值副产物的协同累积。胁迫微藻产叶黄素的研究如表2所示。

2.4 岩藻黄素

岩藻黄素是一种丙二烯型类胡萝卜素，在抗氧化、抗炎、抗肿瘤、抗糖尿病及降脂等方面展现出显著的生物活性[64]。岩藻黄素主要存在于硅藻、金藻等海洋光合微藻中，能够参与捕光复合体形成，其功能与光能捕获和光保护密切相关[65]。岩藻黄素的积累体现为微藻对光环境和营养状态变化的适应性调节。在低光环境中，硅藻通常需要增加捕光色素含量以提高光能利用效率，而在营养变化或环境压力下，细胞则通过调整碳流分配和光合代谢维持生长与色素合成之间的平衡[66]。

表1 胁迫雨生红球藻和佐芬根绿球藻生产虾青素的研究情况

Table 1 Astaxanthin production of *Haematococcus pluvialis* and *Chromochloris zofingiensis* under stress conditions

藻种		培养方式	胁迫条件	虾青素产量/($mg\cdot L^{-1}$)	虾青素产率/($mg\cdot L^{-1}\cdot d^{-1}$)	参考文献
Haematococcus pluvialis	ZY-18	三段式培养	高光、氮饥饿	—	6.40	[44]
	UTEX 2505	两阶段	高光、高CO_2	—	7.95	[45]
	CCMA-451	培养-转化-积累	高盐、营养贫乏、高光	116.90	—	[46]
	KM115647.1	两阶段	高光、氮饥饿、外源诱导剂	66.50	6.10	[47]
	CCAP 34/8	两阶段	营养贫乏、高光	77.00	4.40	[48]
Chromochloris zofingiensis	ATCC30412	两阶段	高光、氮饥饿、碳源补充	73.30	5.24	[42]
	ATCC30412	两阶段	高光、氮饥饿	194.50	9.90	[49]
	ATCC 30412	异养补料发酵	碳源补充	32.40	2.20	[43]
	ATCC 30412	两阶段	蓝光、外源诱导剂	—	39.00	[50]
	ATCC 30412	两阶段	碳源补充	56.10	5.60	[51]

表2 胁迫微藻生产叶黄素的研究情况

Table 2 Lutein production of microalgae under stress conditions

藻种	培养方式	胁迫条件	叶黄素产量/(mg•g^{-1})	叶黄素产率/(mg•L^{-1}•d^{-1})	参考文献
Chlamydomonas sp. JSC4	自养	光源	4.24	—	[58]
Scenedesmus obliquus	自养	光源、光强	5.50	4.08	[59]
Chlorella vulgaris UTEX 265	自养	光照、低温	7.99～9.82	3.91～11.98	[60]
Coccomyxa onubensis	自养	光源、盐度	7.80	—	[61]
Acutodesmus sp.	自养	植物激素	17.44	46.50	[62]
Chlorella sorokiniana FZU60	混/自养	光强	11.22	8.25	[63]

氮供应是影响岩藻黄素积累的重要因素,适宜氮水平能够维持较高的蛋白合成能力和光合活性,为色素积累提供基础。研究了不同初始氮浓度对三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)UTEX 646积累岩藻黄素的影响,发现高氮条件下通过延长指数生长期来增加生物量积累窗口期,并上调合成相关关键基因的表达,将低光与高氮条件组合后,岩藻黄素生产率达到9.82±0.56 mg/(L•d)[67]。此外,两阶段培养策略也逐渐应用于岩藻黄素的生产。开发了异养-自养两阶段培养海洋硅藻,即第一阶段异养培养实现17.25 g/L的高细胞密度,第二阶段经白蓝光组合光诱导,最终岩藻黄素生产率达16.5 mg/(L•d)[68]。盐度适应也是调控微藻岩藻黄素积累的重要方向。利用渐进式盐度递增胁迫证实盐度驯化可显著拓宽硅藻等盐度耐受范围,且岩藻黄素积累与生物量生产率呈显著正相关,并筛选出一株微藻能在45‰盐度下积累岩藻黄素含量达2.92 mg/L[69]。总体而言,岩藻黄素的生产与虾青素等绿藻类胡萝卜素的生产存在明显差异,其核心调控目标并非最大程度诱导胁迫,而是在维持微藻光合活性的基础上优化捕光系统和碳流分配。

2.5 藻胆蛋白

藻胆蛋白是微藻中特征性的捕光色素蛋白复合体,是一类由蛋白质骨架和线性四吡咯发色团组成的水溶性色素复合物,主要存在于蓝藻、红藻及部分隐藻中[70]。根据组成结构不同,藻胆蛋白主要包括藻蓝蛋白(phycocyanin,PC)、别藻蓝蛋白(allophycocyanin,APC)和藻红蛋白(phycoerythrin,PE),因其优异的荧光特性和抗氧化活性,在食品、化妆品和医学诊断领域具有广阔的应用前景[71]。藻蓝蛋白的规模化生产以蓝藻为绝对核心,主要藻株为螺旋藻、集胞藻等;藻红蛋白的主流生产藻株为红藻,包括紫球藻和红毛藻等。

与类胡萝卜素不同,藻胆蛋白的合成高度依赖氮源,氮饥饿时微藻会主动分解藻红蛋白。因此,氮的充足供应是合成藻胆蛋白的必要前提条件。在光合过程中,藻胆蛋白主要承担辅助捕光功能,能够吸收叶绿素难以利用的光波区段,并将能量传递至光系统Ⅱ,提高细胞在不同光环境下的利用效率[72]。因此,光胁迫是调控藻胆蛋白积累最有效的环境手段之一,其原理在于不同光质通过调节藻胆体的组装状态和基因转录水平,改变藻胆蛋白的合成效率。考察了不同光质对钝顶螺旋藻光合生长和藻胆蛋白组成的影响,发现在蓝光条件下藻蓝蛋白浓度最高,白光次之,红光优于绿光,且红光最有利于细胞生长和生物量积累[73]。通过系统评估两株紫球藻的藻胆蛋白合成特性,证实两株藻可分别定向高产藻红蛋白与藻蓝蛋白,占干重分别为69.37 mg/g和81.10 mg/g,而白光培养可通过促进生物量积累实现两类色素体积产率的最大化,最终产量分别达169.61 mg/L与216.92 mg/L[74]。由于钝顶螺旋藻生长与蛋白合成光强需求存在矛盾,通过两阶段培养策略并优化氮补给,使藻蓝蛋白体积产率达59.72 mg/(L·d)[75]。低盐度也被证实是诱导藻胆蛋白积累的有效途径。低盐度(10 psu)能够显著提高紫球藻藻红蛋白含量至8.39%,产量达160 mg/L;优化后半连续培养30 d可使藻红蛋白产量达641.47 mg[76]。一项盐度与光照对蓝藻(*Phormidium* sp.)生长及藻胆蛋白合成的研究表明,低盐低光能大幅促进藻蓝蛋白、藻红蛋白与别藻蓝蛋白的积累,其中藻蓝蛋白含量高达22.66 mg/g,为高光组的269倍[77]。

3 总结与展望

微藻作为具有代谢可塑性的光合生物资源,在天然色素的生成中具有重要应用价值。近年来,研究者们围绕光胁迫、营养限制、盐度胁迫及外源信号调控的胁迫策略,系统揭示了诱导微藻色素积累的机制,包括氧化还原信号、碳流重新分配、色素合成途径激活等过程。然而,胁迫诱导是细胞对生长、防御和能量进行综合、精细的调节策略,如何将已有机制进一步转化为高效、稳定和可规模化的生产策略,

仍是微藻色素产业化发展的关键挑战。目前，研究对象集中于少数模式藻种，而藻红蛋白等新兴色素研究相对滞后；同时，胁迫条件下生物量积累与色素富集之间的矛盾，以及复合胁迫体系在规模化培养过程中的稳定性，限制了微藻色素生产效率的进一步提升。

未来研究将进一步关注色素积累与细胞生长之间的平衡关系。藻种选育需精准选育高产耐胁迫藻种，结合诱变育种与适应性进化等方法，从源头提升色素合成效率。同时，深度解析胁迫调控机制，利用转录组、代谢组等多组学联合分析，挖掘关键靶点与全局调控网络，以实现色素定向合成。更优的策略需构建低能耗复合胁迫体系，破解生长与色素积累的矛盾，同时发展固碳、治污、产色素多联产技术，降低培养成本。除传统环境胁迫外，改变细胞行为状态和培养微环境的新型策略也是微藻生产领域的重要探索方向。例如，固定化培养通过限制细胞运动和优化培养传质条件，有望促进细胞生物量积累与目标代谢物前体供应。这些基于细胞行为的调控模式，为缓解色素积累与微藻生长受限之间的矛盾提供了新的思路。从更长远来看，研究视角应从单一目标产物转向多组分协同生产。胁迫驱动的代谢编程使碳流不仅进入色素合成途径，还可重新分配至脂质、多糖等储能物质，例如，虾青素积累伴随甘油三酯的同步储存、岩藻黄素的生成与多不饱和脂肪酸的联产。通过深入解析胁迫驱动的代谢重编程规律，并结合培养工程优化，有望推动微藻成为兼具天然色素、功能脂质和其他高价值产物生产能力的绿色生物制造平台。

参考文献

[1] Martins N, Roriz C L, Morales P, et al. Food colorants: challenges, opportunities and current desires of agro-industries to ensure consumer expectations and regulatory practices [J]. Trends in Food Science & Technology, 2016, 52: 1-15.

[2] U.S. Food and Drug Administration. Tracking food industry pledges to remove petroleum based food dyes [R]. 2025. https://www.fda.gov/food/color-additives-information-consumers/tracking-food-industry-pledges-remove-petroleum-based-food-dyes

[3] 国家卫生健康委员会，市场监管总局. 食品安全国家标准 食品添加剂使用标准：GB 2760-2024 [S/OL]. 2024.
National Health Commission, State Administration for Market Regulation. National Food Safety Standard for Food Additives: GB 2760-2024 [S/OL]. 2024.

[4] Grand View Research. Natural food colors market (2026—2033) [R]. https://www.grandviewresearch.com/industry-analysis/natural-food-colors-market, 2025.

[5] Sigurdson G T, Tang P P, Giusti M M. Natural colorants: food colorants from natural sources [J]. Annual Review of Food Science and Technology, 2017, 8: 261-280.

[6] 王松，吴莎，江亚男，等. 微藻光合作用的优化升级助力“双碳”目标[J]. 合成生物学，2022，3(5)：915-931.
Wang S, Wu S, Jiang Y N, et al. Optimization and upgradation of microalgal photosynthesis for carbon peak and carbon neutrality goals [J]. Synthetic Biology Journal, 2022, 3(5): 915-931.

[7] 张维，王田田，徐纪龙，等. 微藻生物矿化作用及其应用前景[J]. 生物资源，2024，46(5)：422-427.
Zhang W, Wang T T, Xu J L, et al. Biomineralization of microalgae and its application prospects [J]. Biotic Resources, 2024, 46(5): 422-427.

[8] Chen Z X, Wu W H, Wen Y X, et al. Recent advances of natural pigments from algae [J]. Food Production, Processing and Nutrition, 2023, 5(1): 39.

[9] Gholipour-Varnami K, Mohamadnia S, Tavakoli O, et al. A review on the biological activities of key carotenoids: structures, sources, market, economical features, and stability [J]. Food Bioscience, 2025, 68: 106529.

[10] 周文广，阮榕生. 微藻生物固碳技术进展和发展趋势[J]. 中国科学(化学)，2014，44(1)：63-78.
Zhou W G, Ruan R S. Biological mitigation of carbon dioxide via microalgae: recent development and future direction [J]. Scientia Sinica Chimica, 2014, 44(1): 63-78.

[11] 于殿江，施定基，何培民，等. 微藻规模化培养研究进展[J]. 微生物学报，2021，61(2)：333-345.
Yu D J, Shi D J, He P M, et al. Progress in large-scale culture of microalgae [J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(2): 333-345.

[12] 王波. 利用杜氏盐藻生产β-胡萝卜素的研究以及光合反应器的开发[D]. 沈阳：沈阳农业大学，2020.
Wang B. Growth of *Dunaliella salina* and production of β-carotene in a photobioreactor [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020.

[13] 樊飞. 雨生红球藻异养细胞光诱导生产虾青素之光生物反应器的放大与优化 [D]. 上海：华东理工大学，2021.
Fan F. Scaling-up and optimization of photobioreactor for astaxanthin production using heterotrophic *Haematococcus pluvialis* [D]. Shanghai: East China University of Science and Technology, 2021.

[14] 李腊梅. 光照对雨生红球藻生长和虾青素积累的影响及机理研究[D]. 合肥:中国科学技术大学, 2023.
Li L M. Effects and mechanism of light on the growth and astaxanthin accumulation of *Haematococcus pluvialis* [D]. Hefei: University of Science and Technology of China, 2023.

[15] Amaro H M, Pagels F, Azevedo I C, et al. Light-emitting diodes: a plus on microalgae biomass and high-value metabolite production[J]. Journal of Applied Phycology, 2020, 32(6): 3605-3618.

[16] 谢佳文, 徐佩伦, 韩佩, 等. LED混合光对螺旋藻生长及藻蓝蛋白积累的影响[J]. 生物学杂志, 2023, 40(2): 58-64.
Xie J W, Xu P L, Han P, et al. Effects of LED mixed light on growth and phycocyanin accumulation of *Spirulina*[J]. Journal of Biology, 2023, 40(2): 58-64.

[17] Li Y X, Cai X H, Gu W H, et al. Transcriptome analysis of carotenoid biosynthesis in *Dunaliella salina* under red and blue light[J]. Journal of Oceanology and Limnology, 2020, 38(1): 177-185.

[18] 许文鑫, 朱琴, 朱梅, 等. UV-B对雨生红球藻生长及虾青素积累的影响[J]. 水生生物学报, 2021, 45(6): 1281-1290.
Xu W X, Zhu Q, Zhu M, et al. Ultraviolet-b radiation enhances the growth and astaxanthin production in *Haematococcus pluvialis*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2021, 45(6): 1281-1290.

[19] Sun X M, Ren L J, Zhao Q Y, et al. Microalgae for the production of lipid and carotenoids: a review with focus on stress regulation and adaptation[J]. Biotechnology for Biofuels, 2018, 11(1): 272.

[20] Goiris K, Van Colen W, Wilches I, et al. Impact of nutrient stress on antioxidant production in three species of microalgae[J]. Algal Research, 2015, 7: 51-57.

[21] Gauthier M R, Senhorinho G N A, Scott J A. Microalgae under environmental stress as a source of antioxidants[J]. Algal Research, 2020, 52: 102104.

[22] Lemoine Y, Schoefs B. Secondary ketocarotenoid astaxanthin biosynthesis in algae: a multifunctional response to stress[J]. Photosynthesis Research, 2010, 106(1): 155-177.

[23] Ren Y Y, Sun H, Deng J Q, et al. Carotenoid production from microalgae: biosynthesis, salinity responses and novel biotechnologies[J]. Marine Drugs, 2021, 19(12): 713.

[24] 张欣玮. 水杨酸及PIF3对异养佐夫色球藻虾青素积累的调控机制[D]. 保定: 河北大学, 2024.
Zhang X W. Regulatory mechanisms of salicylic acid and PIF3 on astaxanthin accumulation in the heterotrophic *Chromochloris zofingiensis*[D]. Baoding: Hebei University, 2024.

[25] 吴亚伟, 王方忠, 陈磊, 等. 外源添加剂对微藻生长和高价值生物产物积累的影响[J]. 生物工程学报, 2025, 41(1): 173-198.
Wu Y W, Wang F Z, Chen L, et al. Effects of exogenous additives on growth and high-value bioproducts accumulation of microalgae[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2025, 41(1): 173-198.

[26] 邓敬文, 杨泽雄, 魏东. 植物激素组合促进兼养三角褐指藻高产岩藻黄素[J]. 现代食品科技, 2025(5): 184-193.
Deng J W, Yang Z X, Wei D. The combination of phytohormones promotes high-yield fucoxanthin production by mixotrophic *Phaeodactylum tricornutum* [J]. Modern Food Science and Technology, 2025(5): 184-193.

[27] Minhas A K, Hodgson P, Barrow C J, et al. A review on the assessment of stress conditions for simultaneous production of microalgal lipids and carotenoids [J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 546.

[28] Leong Y K, Chen C Y, Varjani S, et al. Producing fucoxanthin from algae – Recent advances in cultivation strategies and downstream processing[J]. Bioresource Technology, 2022, 344: 126170.

[29] Pagels F, Guedes A C, Amaro H M, et al. Phycobiliproteins from cyanobacteria: chemistry and biotechnological applications [J]. Biotechnology Advances, 2019, 37(3): 422-443.

[30] Félix-Castro M B, Arredondo-Vega B O, Rojas M, et al. Synthesis of β-carotene in *Dunaliella*: from genome analysis to metabolic engineering[J]. Algal Research, 2023, 72: 103135.

[31] Chen H, Jiang J G, Wu G H. Effects of salinity changes on the growth of *Dunaliella salina* and its isozyme activities of glycerol-3-phosphate dehydrogenase [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2009, 57(14): 6178-6182.

[32] Lü H X, Wang Q E, Wang S L, et al. Enhancing biomass production of *Dunaliella salina* via optimized combinational application of phytohormones[J]. Aquaculture, 2019, 503: 146-155.

[33] Xiang S C, Qiu X T, Yan X J, et al. Salicylic acid improved the growth of *Dunaliella salina* and increased the proportion of 9-*cis*-β-carotene isomers[J]. Marine Drugs, 2025, 23(1): 18.

[34] Xi Y M, Kong F T, Chi Z Y. ROS induce β-carotene biosynthesis caused by changes of photosynthesis efficiency and energy metabolism in *Dunaliella salina* un-

der stress conditions[J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 2021, 8: 613768.

[35] Guedes A C, Amaro H M, Malcata F X. Microalgae as sources of carotenoids[J]. Marine Drugs, 2011, 9(4): 625-644.

[36] Higuera-Ciapara I, Félix-Valenzuela L, Goycoolea F M. Astaxanthin: a review of its chemistry and applications[J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2006, 46: 185-196.

[37] Qiu J F, Yang Y C, Li R Y, et al. Synergistic and stepwise treatment of resveratrol and catechol in *Haematococcus pluvialis* for the overproduction of biomass and astaxanthin[J]. Biotechnology for Biofuels and Bioproducts, 2024, 17(1): 80.

[38] Hou Y Y, Guo Z L, Liu Z Y, et al. Enhancement of astaxanthin accumulation via energy reassignment by removing the flagella of *Haematococcus pluvialis*[J]. Bioresources and Bioprocessing, 2024, 11(1): 78.

[39] Zhang Y T, Wang X X, Su D, et al. Enhancing astaxanthin accumulation in immobilized *Haematococcus pluvialis* via alginate hydrogel membrane[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2025, 292: 139145.

[40] Li Y T, Huang J C, Sandmann G, et al. Glucose sensing and the mitochondrial alternative pathway are involved in the regulation of astaxanthin biosynthesis in the dark-grown *Chlorella zofingiensis* (Chlorophyceae)[J]. Planta, 2008, 228(5): 735-743.

[41] Ip P F, Chen F. Production of astaxanthin by the green microalga *Chlorella zofingiensis* in the dark[J]. Process Biochemistry, 2005, 40(2): 733-738.

[42] Zhang Z, Huang J J, Sun D Z, et al. Two-step cultivation for production of astaxanthin in *Chlorella zofingiensis* using a patented energy-free rotating floating photobioreactor (RFP)[J]. Bioresource Technology, 2017, 224: 515-522.

[43] Chen Q H, Chen Y, Xu Q, et al. Effective two-stage heterotrophic cultivation of the unicellular green microalga *Chromochloris zofingiensis* enabled ultrahigh biomass and astaxanthin production[J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 2022, 10: 834230.

[44] Wan M X, Zhang Z, Wang J, et al. Sequential heterotrophy - dilution - photoinduction cultivation of *Haematococcus pluvialis* for efficient production of astaxanthin[J]. Bioresource Technology, 2015, 198: 557-563.

[45] Christian D, Zhang J, Sawdon A J, et al. Enhanced astaxanthin accumulation in *Haematococcus pluvialis* using high carbon dioxide concentration and light illumination[J]. Bioresource Technology, 2018, 256: 548-551.

[46] Guo S, Pan F, Li F, et al. Innovative cultivation-transformation-accumulation strategy for *Haematococcus pluvialis*: integrated research from small-scale optimization to pilot-scale validation and environmental-economic sustainability assessment[J]. ACS Sustainable Chemistry & Engineering, 2025, 13(42): 18006-18017.

[47] Yu C L, Wang H P, Yu X Y. The associative induction of succinic acid and hydrogen sulfide for high-producing biomass, astaxanthin and lipids in *Haematococcus pluvialis*[J]. Bioresource Technology, 2022, 358: 127397.

[48] López M C G, Del Río Sánchez E, López J L C, et al. Comparative analysis of the outdoor culture of *Haematococcus pluvialis* in tubular and bubble column photobioreactors[J]. Journal of Biotechnology, 2006, 123(3): 329-342.

[49] Sun Z, Zhang Y, Sun L P, et al. Light elicits astaxanthin biosynthesis and accumulation in the fermented ultrahigh-density *Chlorella zofingiensis*[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(19): 5579-5586.

[50] Wang Y X, Zhao W Y, Wang J, et al. Enhancing astaxanthin production from *Chromochloris zofingiensis* via blue light and exogenous inducers in plate photobioreactors[J]. Bioresource Technology, 2025, 420: 132106.

[51] Liu J, Sun Z, Zhong Y, et al. Utilization of cane molasses towards cost-saving astaxanthin production by a *Chlorella zofingiensis* mutant[J]. Journal of Applied Phycology, 2013, 25(5): 1447-1456.

[52] Iwamoto H, Soccol C R, Molina-Aulestia D T, et al. Lutein from microalgae: an industrial perspective of its production, downstream processing, and market[J]. Fermentation, 2024, 10(2): 106.

[53] Fu Y L, Wang Y N, Yi L B, et al. Lutein production from microalgae: a review[J]. Bioresource Technology, 2023, 376: 128875.

[54] Niyogi K K, Björkman O, Grossman A R. The roles of specific xanthophylls in photoprotection[J]. PNAS, 1997, 94(25): 14162-14167.

[55] Li J W, Zhao X Q, Chang J S, et al. A two-stage culture strategy for *Scenedesmus* Sp. FSP3 for CO_2 fixation and the simultaneous production of lutein under light and salt stress[J]. Molecules, 2022, 27(21): 7497.

[56] Chen C Y, Liu C C. Optimization of lutein production with a two-stage mixotrophic cultivation system with *Chlorella sorokiniana* MB-1[J]. Bioresource Tech-

nology, 2018, 262: 74-79.

[57] Morales-Pineda M, García-González M, García-Gómez M E, et al. Acute combination of nitrogen deprivation and high irradiance induces the simultaneous accumulation of astaxanthin and lutein in continuous cultures of the microalga *Chromochloris zofingiensis*[J]. Plants, 2026, 15(6): 902.

[58] Zhao X R, Ma R J, Liu X T, et al. Strategies related to light quality and temperature to improve lutein production of marine microalga *Chlamydomonas* sp. [J]. Bioprocess and Biosystems Engineering, 2019, 42(3): 435-443.

[59] Ho S H, Chan M C, Liu C C, et al. Enhancing lutein productivity of an indigenous microalga *Scenedesmus obliquus* FSP-3 using light-related strategies[J]. Bioresource Technology, 2014, 152: 275-282.

[60] Gong M Y, Bassi A. Investigation of *Chlorella vulgaris* UTEX 265 cultivation under light and low temperature stressed conditions for lutein production in flasks and the coiled tree photo-bioreactor (CTPBR) [J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2017, 183(2): 652-671.

[61] Bermejo E, Ruiz-Domínguez M C, Cuaresma M, et al. Production of lutein, and polyunsaturated fatty acids by the acidophilic eukaryotic microalga *Coccomyxa onubensis* under abiotic stress by salt or ultraviolet light [J]. Journal of Bioscience and Bioengineering, 2018, 125(6): 669-675.

[62] Zhu L Y, Gao H, Li L P, et al. Promoting lutein production from the novel alga *Acutodesmus* sp. by melatonin induction[J]. Bioresource Technology, 2022, 362: 127818.

[63] Ma R J, Zhang Z, Ho S H, et al. Two-stage bioprocess for hyper-production of lutein from microalga *Chlorella sorokiniana* FZU60: effects of temperature, light intensity, and operation strategies[J]. Algal Research, 2020, 52: 102119.

[64] Sun B B, Zhao C J, Chen X, et al. Fucoxanthin: a comprehensive review on digestion, biotransformation, microbiome interaction, and targeted delivery[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2026, 74(13): 10605-10623.

[65] Wang S, Wu S, Yang G P, et al. A review on the progress, challenges and prospects in commercializing microalgal fucoxanthin [J]. Biotechnology Advances, 2021, 53: 107865.

[66] Khaw Y S, Yusoff F M, Tan H T, et al. Fucoxanthin production of microalgae under different culture factors: a systematic review [J]. Marine Drugs, 2022, 20 (10): 592.

[67] Truong T Q, Park Y J, Winarto J, et al. Understanding the impact of nitrogen availability: a limiting factor for enhancing fucoxanthin productivity in microalgae cultivation[J]. Marine Drugs, 2024, 22(2): 93.

[68] Lu X, Sun H, Zhao W Y, et al. A hetero-photoautotrophic two-stage cultivation process for production of fucoxanthin by the marine diatom *Nitzschia laevis*[J]. Marine Drugs, 2018, 16(7): 219.

[69] Ishika T, Moheimani N R, Bahri P A, et al. Halo-adapted microalgae for fucoxanthin production: effect of incremental increase in salinity [J]. Algal Research, 2017, 28: 66-73.

[70] Grossman A R, Schaefer M R, Chiang G G, et al. The phycobilisome, a light-harvesting complex responsive to environmental conditions [J]. Microbiological Reviews, 1993, 57(3): 725-749.

[71] 陈新美, 梅兴国, 房伟, 等. 培养条件对螺旋藻生长和藻胆蛋白含量的影响[J]. 氨基酸和生物资源, 2003 (1): 21-25.
Chen X M, Mei X G, Fang W, et al. Effect of culture conditions on growth of *S. platensis* and phycobiliprotein content [J]. Amino Acids & Biotic Resources, 2003(1): 21-25.

[72] Chang L F, Liu X W, Li Y B, et al. Structural organization of an intact phycobilisome and its association with photosystem Ⅱ [J]. Cell Research, 2015, 25 (6): 726-737.

[73] Jung C H G, Waldeck P, Sykora S, et al. Influence of different light-emitting diode colors on growth and phycobiliprotein generation of *Arthrospira platensis* [J]. Life, 2022, 12(6): 895.

[74] Ji L, Zhao C N, He Y L, et al. Exploring *Porphyridium purpureum* and *Porphyridium aerugineum* as alternative resources for phycobiliprotein production [J]. Bioresource Technology, 2025, 416: 131800.

[75] Yu Y Z, Hou X Y, Yu Q, et al. A novel two-stage culture strategy to enhance the C-phycocyanin productivity and purity of *Arthrospira platensis* [J]. Lwt, 2023, 184: 115010.

[76] Li C L, Wu H B, Wu H L, et al. Enhancing phycoerythrin production of marine red microalga *Porphyridium purpureum* with low salinity and semi-continuous culture strategy[J]. Marine Drugs, 2025, 23(9): 361.

[77] Hotos G N. Culture growth of the cyanobacterium *Phormidium* sp. in various salinity and light regimes and their influence on its phycocyanin and other pigments content[J]. Journal of Marine Science and Engineering, 2021, 9(8): 798.