

紫菜抗逆境生理与调控机制研究进展

张忠山^{1*}, 王晓梅¹, 刘峰^{2,3}, 杨志红¹, 吴湘¹

¹湖州师范学院生命科学院, 浙江湖州313000

²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

³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266237

摘要: 逆境胁迫生理是当前植物生理学研究的热点领域。作为世界上重要的经济海藻之一, 紫菜养殖量逐年增加。但是由于紫菜主要生长于潮间带或者低潮带区域, 海水环境中各种非生物胁迫是影响紫菜产量的重要威胁。近年来, 随着mRNA差异显示、抑制消减杂交、cDNA代表性差异分析等技术的发展, 国内外学者围绕紫菜抗逆生理的基因调控机制展开了一系列的研究, 取得一定的科学认知。本文综述了紫菜在高低温、干出、光照、营养盐与重金属等胁迫因子影响下的生理生化特征及其抗逆调控机制等方面的主要研究进展, 提出了研究展望。本研究拟为今后改良紫菜抗逆性的遗传育种工作提供参考。

关键词: 紫菜; 抗逆境胁迫; 调控机制

藻类产业是当前极具前景的产业, 包括藻类栽培繁育、藻类生态修复、藻类资源开发、微藻生物能源等诸多相关子产业, 被誉为朝阳产业(韩杨等2017)。随着养殖环境的不断变化, 研究海藻抗逆机理与培育抗逆品种成为当前海藻养殖业亟待解决的问题。

紫菜是一类重要的经济海藻, 全球约45种, 分布在红藻门(Rhodophyta)红毛菜科(Bangiaceae)下的两个属——赤菜属(*Pyropia*)和紫菜属(*Porphyra*)。前者主要包括条斑紫菜(*P. yezoensis*)、坛紫菜(*P. haitanensis*), 后者主要包括甘紫菜(*P. tenera*)、圆紫菜(*P. suborbiculata*)等(Sutherland等2011)。紫菜主要生长于潮间带或者低潮带的岩礁上, 同高等植物一样, 当紫菜面临着高盐、干旱、光照及温度胁迫等非生物因子胁迫时, 体内会产生各种响应来应对环境的变化, 在生理代谢、遗传发育方面都形成了一定的耐受力。同时, 这些胁迫诱导紫菜特异基因表达, 表达产物包括渗透调节剂、渗透调节蛋白及抗氧化蛋白等, 这些响应在紫菜抗逆过程中起了重要的作用(Blouin等2010)。本文就近年来在紫菜抗逆生理及其调控机制的研究状况作一综述。

1 抗高温胁迫

高温是紫菜生长中不可避免的环境压力, 是影响紫菜健康养殖的一个重要因素。侯和胜等(2008)研究了条斑紫菜丝状体的耐受温度范围, 发

现细胞膜在较高温度的刺激下可出现显著损伤, 还发现其中的可溶性蛋白和糖增多, 认为可能存在一定的保护作用。丝状体的耐受温度为30°C, 滕亚娟等(2007)则发现紫菜体细胞的最适生长温度为20°C。

高温胁迫下, 紫菜中的营养成分和化学物质会有相应变化。Nakano等(1995)发现条斑紫菜的过氧化氢酶(catalase, CAT)在30°C和pH 6.0~11.0条件下活性最强, 认为胁迫后期藻体中抗氧化酶系统会被触发清除多余的活性氧(reactive oxygen species, ROS)。Yang等(2013)发现坛紫菜的锰超氧化物歧化酶(manganese superoxide dismutase, Mn-SOD)的表达水平在高温刺激后恢复培养的3 h内逐渐增加。宋悦等(2017a, b)发现当胁迫温度由低温逐渐升高至35°C时, 坛紫菜中的总脂肪酸、总游离不饱和脂肪酸和挥发性物质含量逐渐减少, 还发现坛紫菜通过促进生长类激素和胁迫抑制类激素可以在高温刺激下展开防御调控, 这些内源性物质的含量调整正是坛紫菜在高温环境下维持自身生长的一种保护机制。张元等(2011)发现坛紫菜在高温胁迫2~10 d后, 其膜脂受到损害。王淑刚等(2013)也得到上述类似结果, 并且发现饱和脂肪酸

收稿 2018-04-17 修定 2018-06-04

资助 国家自然科学基金(31700307)、浙江省自然科学基金(LQ16D060005)、山东省重点研发计划项目(2016GSF-115041)和中国科学院青年创新促进会基金(2015S164)。

* 通讯作者(01959@zjhu.edu.cn)。

增加, 多不饱和脂肪酸减少, 与宋悦等(2017a, b)研究结果相反。Chen等(2016)研究了坛紫菜丝状体中一些糖苷和活性氧以及部分酶在高温刺激下的表达水平状况, 发现均处于高水平表达。叶状体的物质变化也有类似结果, 并具有同其他藻类和陆地植物相似的防御机制, 比如启动H₂O₂爆发、上调热休克蛋白相关基因等。

针对紫菜克服高温胁迫的生理反应, Zhang等(2011)总结提出以下模式: 高温胁迫后紫菜细胞中ROS含量升高, 对细胞膜造成损害。此时紫菜细胞中丙二醛(malonaldehyde, MDA)增加, 其抗氧化机制和渗透调节系统启动, 这样多余的ROS被清除掉, 自由基水平降低, 以此达到防御高温胁迫的目的。

在光合特征变化方面, 姚春燕等(2011)通过调制叶绿素荧光仪研究温度胁迫对条斑紫菜、坛紫菜和皱紫菜(*P. crispata*)丝状体叶绿素光特性的影响, 发现高温胁迫后, 丝状体类囊体膜中光合系统II (photosystem II, PSII)受到损伤, 但如果转入常温恢复培养的话, 基本可以回到正常状态, 说明PSII轻度失活是可逆的。在低温状态下, 该光合系统的光能利用效率和非光化学淬灭(non-photochemical quenching, NPQ)被强烈抑制, 认为可能未启动热耗散。

在抗高温基因筛选方面的研究颇多。Choi等(2013)筛选出了列紫菜(*P. seriata*)和甘紫菜在不同培养条件下的部分差异基因, 从其中也得到了目前被广泛研究的热休克蛋白(heat shock protein, HSP)基因, 但大部分基因仍无法获得详细信息。Kim等(2011)和Park等(2012)进一步通过抑制性消减杂交(suppression subtractive hybridization, SSH)和表达序列标签(expressed sequence tag, EST)技术, 获得并克隆了部分列紫菜在高温胁迫条件下的差异相关基因。目前学者主要集中在HSP家族基因的深入研究上。Michael等(1991)的结果表明脐形紫菜(*P. umbilicalis*)的*hsp70*基因在热激情况下的表达较对照组增加了7倍。赖晓娟等(2014)采用基于高通量测序的数字基因表达谱(digital gene expression profiling, DGE)技术研究了坛紫菜在高温胁迫下的基因表达差异, 发现高温胁迫下坛紫菜中有256个非重复序列基因(universal gene, unigene)上调表达, 其中包括HSP、核糖体蛋白L12、延伸因子EF-Tu

及部分光合作用相关基因; 3 820个unigene下调表达, 主要为核酸、蛋白以及糖类等合成代谢相关基因。刘伟等(2012)对坛紫菜*hsp70*基因进行了克隆与表达, 发现该基因对热激应答极为迅速, 该基因表达的蛋白在热应激过程中参与了防御与损伤修复的过程。陈玉婷等(2015)克隆获得了坛紫菜2种小分子HSP (small HSP, sHSP)的全长基因*PhHsp22*和*PhDnaJ*, 发现两个基因在高温胁迫初期表达水平显著上调, 随着胁迫程度的加深, 两者表达水平开始逐渐下降, 表现出相一致的抗高温胁迫表达模式, 认为该模式可能是反馈调节机制。

还有其他一些与温度胁迫相关酶基因研究的报道。仵燕青等(2016)采用cDNA末端快速扩增(rapid amplification of cDNA ends, RACE)技术克隆获得了坛紫菜*CAT*基因的全长, 被命名为*PhCAT*, 发现此基因在高温胁迫条件下上调表达, 是高温胁迫应答基因。Lai等(2015)研究了坛紫菜中甘油-3-磷酸(glyceraldehyde 3-phosphate, G3P)和红藻糖苷在激发子诱导及热胁迫条件下的含量变化, 发现两者均参与坛紫菜的热胁迫响应, 并克隆得到与热应激相关的G3P合成的两个关键基因*PhN-HOI*和*PhGPDH*。此外杨俊卿等(2016)从条斑紫菜中克隆了一个水通道蛋白基因*PyAQP1*, 发现从-8°C开始处理一直到紫菜正常生长温度时, 基因的表达量随着温度的升高显著增加, 认为此通道蛋白基因在条斑紫菜的温度调控应答中起到重要作用。史健志等(2015)采用RACE技术克隆获得坛紫菜的3条*TPS*基因序列*PhTPS1*、*PhTPS2-1*和*PhTPS2-2*, 高温胁迫条件下, 3条基因的表达模式基本一致, 均表现为先上调后下调再上调的趋势。梅高尚等(2012)获得一条在高温胁迫条件下表达水平显著降低的基因片段, 命名为*Phrps15a*; 谢潮添等(2011)也采用该技术克隆得到了一条坛紫菜基因*Phrps7*, 发现该基因也与高温胁迫应答密切相关。

2 抗失水胁迫

作为生长在潮间带的大型藻类, 紫菜由于潮汐作用经常周期性地处于暴露在空气中和沉没于海水中两种状态。一旦处于干出状态, 必然面临许多不利因子比如失水、高渗、强光等胁迫, 对自身生长造成影响(Blouin等2010)。谢佳等(2014)发现坛紫菜叶状体干露在空气中8 h后, 失水率达

90%以上,复水后藻体仍健康生长,而生长在潮间带水沼中的半叶紫菜(*P. katadi*)耐受失水胁迫的临界点为42%~46% (Wang等2016),这说明紫菜体内必然具有独特的抗失水胁迫能力。

前人研究发现,失水主要会造成紫菜抗氧化系统与光合作用受到影响。谢佳等(2014)发现坛紫菜失水率低于60%时,细胞内的活性氧成分主要是 H_2O_2 等毒性较低的成分,其他抗氧化酶和活性氧因子变化不显著。一旦超过这个分水岭,细胞内的高毒性活性氧成分超氧阴离子自由基(O_2^-)显著增加,伴随着谷胱甘肽还原酶活性、抗坏血酸含量和还原型谷胱甘肽含量也极显著上升。研究认为三者是坛紫菜细胞应对高度失水胁迫作为清除剂来清除产生的过量活性氧的成分,这与高等植物抗干旱胁迫机制一致(丁顺华等2016)。Zou和Gao (2002)研究发现适度干出时,紫菜叶状体的 CO_2 因为水分损失造成扩散障碍减小,导致光合作用活性增大,但是随着失水程度加深,其光合速率和光合效率降低。紫外辐射(ultraviolet radiation, UVR)可以抑制干出状态下的藻体中的叶绿素 a 和类胡萝卜素合成,还会对藻体PSII的有效光化学效率和光合固碳速率产生显著抑制,失水越多,光合活性的抑制作用越大。李晓蕾等(2017)发现条斑紫菜PSII原初光能转化效率(optimal/maximal quantum yield of PSII, F_v/F_m)在失水率60%左右时降至最低值,失水早期,一些抗氧化酶比如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、CAT和过氧化物酶(peroxidase, POD)显著增多,起着关键的清除自由基作用。在失水程度加大后,藻体的藻胆蛋白(R-PE和R-PC)与可溶性蛋白(soluble protein, SP)比值先下降后上升,藻胆蛋白的抗逆作用逐渐显现,对维持光合膜的完整性和抑制细胞内活性氧的过度累积起到重要作用。

目前关于紫菜失水应答相关基因的报道较少。杨俊卿等(2016)发现条斑紫菜的*PyAQPI*基因随着失水率的增加而逐渐降低,表达量随着高度失水后的复水处理时间的延长而增加。Wang等(2009)利用cDNA芯片技术研究了条斑紫菜在不同失水水平下的基因表达谱变化,获得一批与失水胁迫有关的调控基因,发现随着失水率的增加(从10%到60%),下调的基因比例逐渐减少(从7.89%到4.05%),结果表明:轻度失水有利于条斑紫菜的生

长,而失水时间延长对条斑紫菜的有害。史健志等(2015)得到的坛紫菜的3条6-磷酸海藻糖合成酶(trehalose-6-phosphate synthase, TPS)基因序列中*PhTPS1*和*PhTPS2-1*基因在中低水平的失水条件下,其表达水平均没有发生显著变化,只在高度失水胁迫下显著上调;而*PhTPS2-2*基因表达水平在中高度失水条件下显著上调,认为*PhTPS*基因可能只在坛紫菜严重失水胁迫下才能进行应激调控作用。Wang等(2013)通过分析坛紫菜中度失水胁迫条件下基因响应的表达谱特征和总体模式,发现1681个基因差异显著表达,还首次发现了多种新基序类型的丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK),其中新的TQA酶基序类型参与了失水胁迫响应信号转导的过程。此外HSP家族基因中的10个分子伴侣/共陪伴蛋白基因(包括*HSP90*和*HSP70*家族成员以及*HSP70*共陪伴蛋白)在中度失水胁迫下上调表达,结果还发现藻体抗氧化系统中的过氧化物氧化还原酶(peroxiredoxin, PRX)和铁超氧化物歧化酶(iron-containing superoxide dismutase, Fe-SOD)呈现组成性表达来清除SOD;中度失水胁迫下的氧化性损伤修复由蛋白质二硫化异构酶上调表达来参与。

3 抗高光照/紫外辐照胁迫

当海水退潮后,紫菜处于高光照射状态,为避免生长发育的损害,必然要通过一定的光保护机制来消除多余光照带来的影响。前人研究认为,坛紫菜得到碳源的重要生理途径是通过细胞外的碳酸酐酶将海水中 HCO_3^- 催化转化为藻体光合作用所需的 CO_2 (郇丽等2014)。陈陆丹等(2016)通过测定坛紫菜叶状体在不同光强强度胁迫下的抗氧化酶和抗氧化剂含量,发现其细胞内存在一套活性氧清除机制来应答高光胁迫,其中抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)发挥着重要作用。一旦光强超过 $500 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时,坛紫菜细胞内羟自由基($\cdot OH$)迅速积累,自有的活性氧清除机制难以满足需要,就会引起细胞膜脂的严重损伤。

光照胁迫往往与其他因素耦合影响紫菜生理状态。徐智广等(2007)发现在N饥饿 \rightarrow N加富过程中,光照下坛紫菜硝酸还原酶活性(nitrate reductase activity, NRA)比黑暗中要高; NO_3^- -N的加富能提高NRA,且在光照下比黑暗中NRA达到最大值时

间要短。姜恒等(2018)发现坛紫菜在低CO₂处理和低日光条件下具有较高的碳酸酐酶活性,而且后者能够提高藻体最大碳饱和和光合放氧速率(V_{max}),说明两种低度处理条件下坛紫菜通过提高光合无机碳利用能力来适应短期温度变化,这种能力与海藻所处光照环境有关。冯子慧等(2011)发现条斑紫菜藻体不同部位光合生理特性存在较大差异,推测条斑紫菜应对紫外辐射的策略有遮蔽作用,积累紫外吸收物质和动态光抑制作用。徐军田和高坤山(2013)发现坛紫菜在CO₂培养条件下,如果有可见光或者同时有紫外线存在的话才能显著促进藻体的生长;但在全波长辐射处理下,这种促长作用不明显,说明高CO₂导致的生长优势被紫外辐射的负面效应所抵消。Liu等(2009)发现大气CO₂浓度升高对高氮营养盐生长条件下坛紫菜生长与光合特性具有促进作用,藻体中硝基还原酶活性显著增高。

由于射线辐照在植物新品育种方面的重要作用,专家也研究了紫菜在射线辐照下的生理特征。匡梅等(1997)发现紫菜对 γ 射线具有极强的耐受力,即使在1 800 Gy的大剂量辐射下,仍有近半数细胞能存活。纪德华等(2005)和陈昌生等(2005)发现条斑紫菜对 γ 射线辐照的敏感性比坛紫菜高得多,丝状体经辐照后表现出了明显的生长差异,为培养快长速生型品种提供了资料。

4 抗营养盐与重金属胁迫

同高低等植物一样,营养盐元素尤其是N和P元素是紫菜生长所必需的,两者也是紫菜细胞蛋白质和核酸合成与代谢过程中的重要成分。近年来,由于高密度的紫菜栽培,造成海区N、P缺乏,这对藻体的健康生长和发育影响很大(柳佩娟等2009)。

学者就氮磷比例对紫菜的影响展开了较多研究。孟庆俊等(2010)研究发现随着营养盐浓度的升高,坛紫菜对N、P的吸收速率也随之增高,坛紫菜对N的吸收速率随着N:P比值的增大而增大,而对P的吸收速率随着N:P比值的增大而减小;当P浓度较低($12 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)时,坛紫菜的生长速率和藻红蛋白含量随着P浓度的升高而增加,但若高于此浓度时,则不会出现此情况。李信书等(2012)发现同时添加N和P对条斑紫菜的促长效果要比单独添加

P的效果更加明显,如单独添加硝态N,条斑紫菜生长和光合作用未见变化,但同时解除N、P限制,条斑紫菜生长迅速,同时品质也得到提升。吴海一等(2015)研究发现在所试验的氮浓度条件下高盐度胁迫均能够抑制坛紫菜的生长和光合作用,这种影响不随氮浓度的变化而变化,但是低盐胁迫并没有与高盐胁迫对藻体生长和光合作用的抑制效果一致,反而出现对藻体生长的促进。这些结果为紫菜的栽培和对富营养化海水的修复提供了一定的理论参考。

在总结前人报道的基础上,周巍巍等(2011)推测坛紫菜叶状体应答低N、P胁迫的生理过程为:胁迫产生时,藻体内活性氧含量上升,带来大量膜脂过氧化物产生,细胞中的这种过量活性氧信号迫使藻体启动抗氧化系统和渗透压调节系统来响应这种胁迫,结果使自由基含量下降。上述过程是针对耐低N、P品种来说的,而野生型品种只能启动渗透调节系统。

随着海洋环境的污染日益严峻,紫菜的重金属胁迫生理成为目前关注的方向。邵世光等(2006)研究发现在较低浓度的Cd²⁺胁迫处理下,条斑紫菜中的叶绿素含量、光合作用强度以及相关酶如SOD、POD的活性发生一定程度地提高,但是如果Cd²⁺上升到一定程度,这种保护作用将被破坏,从而使藻体细胞的生理状态发生破坏,说明条斑紫菜对重金属具有一定的耐受作用。邵世光等(2009)还研究了Cr⁶⁺、Pb²⁺、Cd²⁺胁迫下条斑紫菜保护酶系统的响应,发现条斑紫菜对重金属污染有较强的耐受性,相比较而言,Cd²⁺的毒性最高,Pb²⁺次之,Cr⁶⁺最弱。总抗氧化力(total antioxidant capacity, TAC)和相关酶SOD、POD可以作为条斑紫菜应答重金属污染胁迫的生化生理指标。冯琛等(2004)根据条斑紫菜在盐和Cu²⁺离子胁迫处理下甘露醇和丙二醛含量变化,认为后者可以作为自由基清除系统中应答抗逆反应的重要指标。

在营养盐与重金属胁迫相关基因方面,前人也有所研究。周向红等(2011)采用实时荧光定量PCR技术测量了S-腺苷甲硫氨酸合成酶基因(命名为PySAMS)的表达变化,发现高盐度海水对PySAMS基因表达量也产生了显著影响,40和50盐度的海水诱导了PySAMS表达,但60~80盐度的海水却不同程度地抑制了PySAMS表达,据此认为,条斑紫菜

叶状体在较高盐度胁迫时逐步降低体内新陈代谢以适应不良环境。Kakinuma等(2008)探讨了条斑紫菜叶状体在低氮磷胁迫下基因的表达变化,通过构建抑制性消减cDNA文库和微阵列芯片分析的方法,克隆并鉴定分析了相关候选基因。陈旻升等(2014)克隆了条斑紫菜APX基因的cDNA序列。佟少明等(2017)采用RACE-PCR方法首次克隆了条斑紫菜的微粒体谷胱甘肽巯基转移酶(*glutathione S-transferase*, GST)基因的全长,命名为*PyMGST3*,结果表明超表达*PyMGST3*蛋白的重组大肠杆菌菌株提高了其对抗 Cd^{2+} 和 Cu^{2+} 毒害的能力。这些结果暗示*PyMGST3*基因很可能在条斑紫菜遭遇重金属等引起的氧化胁迫时起到了重要的保护作用。Jia等(2013)在研究坛紫菜在不同世代和不同胁迫条件下基因表达变化时发现了一个环孢素A受体基因(命名为*PhCYP18*),检测结果表明该受体在丝状孢子体中能积累更多。而如果配子体受到多因素胁迫比如高盐强光处理时,*PhCYP18*的表达失调,并且表达量与胁迫程度没有一定线性关系。

5 抗逆内参基因与酶基因

对于紫菜抗逆相关内参基因的研究,前人也有所报道。Wu等(2012)研究发现了坛紫菜在不同发育世代中的实时定量PCR分析最适内参基因*TUB*,但在不同光照强度下*TUB*基因的表达水平并不稳定;Li等(2014)对坛紫菜不同品系、发育时期以及在环境胁迫处理条件下最适内参基因进行了筛选,得到最稳定的内参基因*UBC*和最不稳定的内参基因*GADPH*。昌晶等(2017)研究得到的最适内参基因*UBC*与Li等(2014)结果一致。Wang等(2017)筛选得到高盐胁迫下坛紫菜中稳定的内参基因*EF3*和*18S*,以及高光胁迫内参基因 α -微管蛋白基因和*18S*。这些内参基因为下一步研究坛紫菜抗逆生理机制提供了基础。

为研究紫菜抗逆抗病的分子机制,一些学者还克隆了其他相关酶基因,比如条斑紫菜Mn-SOD基因组(王荣等2006)、S-腺苷甲硫氨酸合成酶(*S-adenosyl-L-methionine synthetase*, SAMS)基因(易乐飞等2009)、甘油醛-3-磷酸脱氢酶(*glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase*, GAPD)基因(马凌波等2004)、*APX*基因(马凌波等2005; 张晓龙等

2010)、*HSP90*基因(周向红等2010)等,为探讨这些酶基因在紫菜抗逆性中的功能提供了基础(表1和图1)。

6 抗逆育种

基础理论的研究对于指导选育紫菜耐高温品种具有重要意义。目前,多位学者成功培育出抗高温紫菜新品种(王婷等2013),比如在国家高技术研究发展计划(863计划)支持下,一些单位联合研发的坛紫菜申福系列新品系申福1号和申福2号,具有色泽好、生长快、成熟晚、产量高、品质等优点,为解决高温地区栽培和烂菜问题起到了积极作用(宋武林2010, 2016)。何培民和吴维宁(2003)应用单细胞培养技术和抗高温实验,筛选出了具耐高温特性的条斑紫菜新品系HB。严兴洪和马少玉(2007)为抗高温紫菜新品种选育做出了巨大贡献,筛选获得耐高温品系YZ23和耐低盐品系YZ27,其工作获得2011年度国家科技进步二等奖,有效推动了我国耐高温紫菜育种工作更快发展。褚茂兵等(2016)通过控温控光和控制海水pH,在11、12月份进行果孢子采集,其增产效果非常明显,值得推广。刘瑜和纪培福(2007)通过严格控制条斑紫菜丝状体温度的方法,使光照强度相对恒定,缩短育苗时间,综合技术指标良好,具有较大发展前景。

培育抗高光照品系也具有重要意义。常熟理工学院将高光诱变和胁迫定向选育技术结合,成功培育出具有抗高光照的条斑紫菜系列新品种(朱建一等2015),被认为是紫菜育种领域的一次创新。

此外多个耐盐或低氮磷新品种已经栽培成功(檀应华等2014; 严兴洪和陈敏2008),成为目前抗逆新品系研究的重要方向。比如陈昌生等(2009)将人工杂交选育的新品系与野生型对照进行耐逆遗传性状比较,分别从中筛选出了两个坛紫菜耐高温优良品系Z-26和Z-61,一个耐低盐品系和两个耐低氮磷品系。

在良种保存方面,江苏海洋水产研究所国家级紫菜种质库、宁波大学海藻生物技术研究室等机构均保存了优良紫菜品种(包括自然和改良种)上千种,为我国紫菜品种改良提供了物质基础和条件(杨锐2009)。

表1 紫菜抗逆相关调控机制归纳
Table 1 Summary of regulation mechanism of laver under stresses

胁迫因素	渗透调节因子调控	抗氧化调控	基因调控
高温胁迫	可溶性蛋白和糖↑ 脂肪酸和挥发性物质↓ 丙二醛↓	活性氧↓ CAT↑ Mn-SOD↑	HSP家族基因↑ CAT基因↑ TPS基因↑ 水通道蛋白基因↑ RPS基因↓
失水胁迫	藻胆蛋白↑ 抗坏血酸↑	谷胱甘肽还原酶↑ 还原型谷胱甘肽↑ SOD↑ CAT↑ CAT↑	水通道蛋白基因 <i>PyAQP1</i> ↓ TPS基因 <i>PhTPS1</i> 和 <i>PhTPS2-1</i> ↑ <i>HSP70</i> 、 <i>90</i> 基因↑
高光照/紫外辐照胁迫	抗氧化剂↑	APX↑ 硝酸还原酶↑ 碳酸酐酶↓	
营养盐与重金属胁迫	叶绿素↑ 甘露醇和MDA↑	CAT↑ SOD↑	SAMS基因↓ <i>PyMGST3</i> 基因↑ 环孢素A受体基因↑

↑: 含量增加或基因表达上调; ↓: 含量减少或基因表达下调。

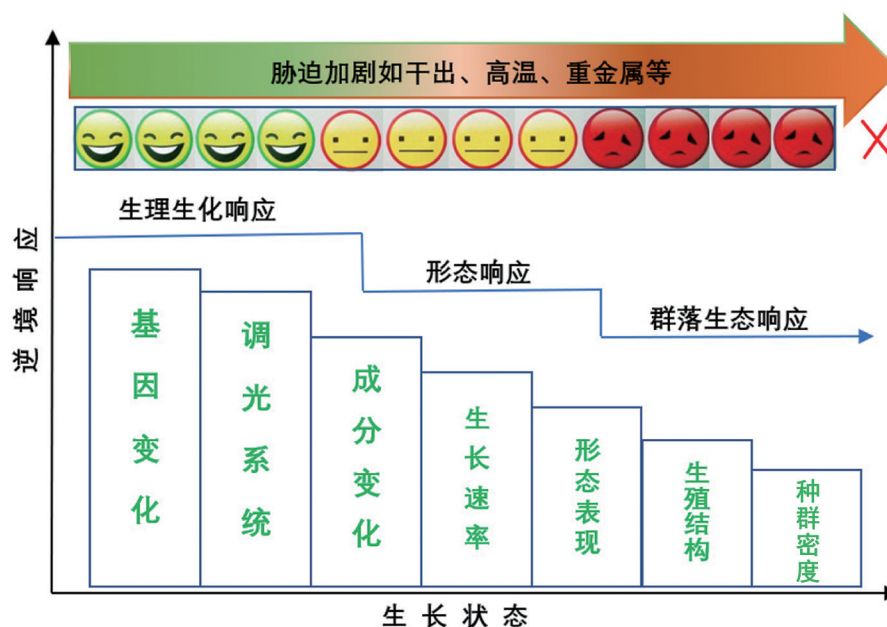


图1 紫菜抗逆相关生理变化与可能调控机制

Fig.1 Physiology and regulation mechanism of laver under stresses

参考Collier等(2012)文献并略作修改。

7 讨论与展望

近年来, 学者对高等植物的逆境胁迫的耐(抗)性机制做了大量研究, 并总结出在基因组成、表达调控及信号转导方面的共性。主要抗逆机制表

现为离子平衡与渗透调节、抗氧化防御系统、胁迫相关蛋白、信号转导与转录因子调控等。此外一些在抗逆中起作用的化合物如多(寡)糖、多酚等也取得积极进展(余劲聪等2016; 徐国前等2011)。与高等植物相比, 紫菜的抗逆机制研究仍

然比较零散。总结前人的成果发现,紫菜抗性生理特征研究占比重较多,主要涉及光合作用特征、蛋白质含量、脂肪酸含量、渗透因子变化等,但对于紫菜中的主要成分半乳聚糖、红藻淀粉在应答抗逆中的作用几乎很少涉及,应引起重视。紫菜抗逆机制方面研究最详细的是抗氧化酶防御系统,其过程与高等植物是一致的(尹永强等2007),均是通过启动抗氧化系统和渗透压调节系统来响应这种胁迫,结果使自由基含量下降。对于抗逆基因,在紫菜中主要有HSP家族基因、水通道蛋白基因、TPS基因等,这些基因在高等植物和其他海藻中亦是报道最多的(陈哲等2009)。值得关注的是,TPS是海藻糖合成途径中的关键酶,在高等植物和海带中均发现有该酶合成的产物海藻糖的存在(张雯等2016)。在紫菜中至今未发现海藻糖的存在,但是却存在着TPS基因(Wang等2010),其在紫菜的糖代谢途径中的作用也是值得研究的。

此外,目前在植物非生物胁迫研究中,转录因子研究已经逐渐成为热点,当前研究较多的有bZIP、MYB/MYC、DREB转录因子(王冰和程宪国2017;李健等2017)。在紫菜中是否也存在这些胁迫相关转录因子需要进一步研究。作为植物内源性非编码RNA,小分子RNA(microRNA, miRNA)在转录后水平负调控靶基因的表达,参与植物的生长发育、信号转导和逆境响应等众多生理过程(熊伟姣等2018)。目前在高等植物和藻类中均发现有在逆境胁迫调控网络中发挥着重要作用的miRNA,比如与冷冻、干旱、盐害有关的miR393,受干旱、冷冻和高盐诱导上调的miR402(Sunkar和Zhu 2004),受重金属诱导表达抑制的miR159和miR396等(曾幼玲和杨瑞瑞2016)。虽然有学者通过对胁迫条件下条斑紫菜和坛紫菜的深度测序获得一系列参与生物代谢、物质转运及信号转导过程的miRNA(Liang等2010),但是哪些序列对应具体的逆境响应仍然不清楚,此方面研究应值得关注。

相对于较多报道的非生物胁迫抗逆生理与机制研究,对紫菜的生物因素胁迫的响应研究仍然较少。比如对紫菜赤腐病菌的研究多集中于发病前的环境预防和发病后的对策,对转抗病基因紫菜的研究目前较少。日本学者曾从海洋细菌中纯

化出抗紫菜赤腐病蛋白,并将此蛋白基因导入紫菜,开发具有抗病性的紫菜(孙国凤1997)。除此之外,杂藻也是紫菜养殖过程中的一个重要隐患,紫菜叶状体上极易附生的杂藻导致其迅速衰老,口感降低(文茜等2012)。运用化学生物学等手段探索紫菜应答杂藻的响应机制也将为紫菜栽培养殖提供依据。

综上所述,生态环境问题已经成为当前紫菜养殖过程中不可避免的重要问题,紫菜研究与育种专家应借助于高等植物的抗逆机制的研究手段和成果,积极探索上述一系列未知因素,全面阐述紫菜抗逆机制,积极关注通过遗传工程生产抗逆品质的稳定性,加大新品种的应用范围。同时,需进一步分离检测更多紫菜信号受体和逆境响应基因,搞清这些基因的调控机理,为利用转录因子进行紫菜抗逆基因工程改良提供理论依据。

参考文献(References)

- Blouin NA, Brodie JA, Grossman AC, et al (2011). *Porphyra*: a marine crop shaped by stress. *Trends Plant Sci*, 16 (1): 29–37
- Chang J, Chen L, Xu Y (2017). Selection of the internal control gene for expression analyses of *Pyropia haitanensis* under high light stress by quantitative real-time PCR. *J Fish China*, 41 (7): 1064–1072 (in Chinese with English abstract) [昌晶, 陈陆丹, 徐燕等(2017). 高光胁迫下坛紫菜定量PCR内参基因的筛选. *水产学报*, 41 (7): 1064–1072]
- Chen CS, Ji DH, Xie CT, et al (2009). Breeding selection and comparison of the economic traits on the low salinity resistant stains of *Porphyra haitanensis*. *J Jimei Univ-Nat Sci*, 14 (1): 1–7 (in Chinese with English abstract) [陈昌生, 纪德华, 谢潮添等(2009). 坛紫菜耐低盐品系的选育及经济性状的比较. *集美大学学报(自然科学版)*, 14 (1): 1–7]
- Chen CS, Ji DH, Ye HL, et al (2005). Study on ^{60}Co - γ rays irradiation and culture of free-living conchocelis of *Porphyra haitanensis*. *J Oceanogr Taiwan Strait*, 24 (2): 165–170 (in Chinese with English abstract) [陈昌生, 纪德华, 叶红莲等(2005). 坛紫菜自由丝状体的 γ 射线辐照及培养的研究. *台湾海峡*, 24 (2): 165–170]
- Chen J, Li M, Yang R, et al (2016). Profiling lipidome changes of *Pyropia haitanensis* in short-term response to high-temperature stress. *J Appl Phycol*, 28 (3): 1903–1913
- Chen LD, Xu K, Xu Y, et al (2016). Analysis of physiological indexes in blades of *Pyropia haitanensis* under high light stress. *J Appl Oceanogr*, 35 (3): 399–404 (in Chinese with

- English abstract) [陈陆丹, 许凯, 徐燕等(2016). 坛紫菜应答高光胁迫的生理指标分析. 应用海洋学学报, 35 (3): 399–404]
- Chen Y, Xu Y, Ji D, et al (2015). Cloning and expression analysis of two small heat shock protein (sHsp) genes from *Pyropia haitanensis*. J Fish China, 39 (2): 182–192 (in Chinese with English abstract) [陈玉婷, 徐燕, 纪德华等(2015). 坛紫菜两种小分子热激蛋白(sHSP)基因的克隆及表达特征分析. 水产学报, 39 (2): 182–192]
- Chen YS, Xi HX, Tong SM, et al (2014). Cloning and bioinformatics analysis of ascorbate peroxidase gene in *Porphyra yezoensis*. Tianjin Agr Sci, 20 (4): 8–10 (in Chinese with English abstract) [陈昶升, 席海秀, 佟少明等(2014). 条斑紫菜抗坏血酸过氧化酶基因的克隆及生物信息学分析. 天津农业科学, 20 (4): 8–10]
- Chen Z, Kong X, Zhang F, et al (2009). Research progress of gene engineering in plant stress tolerance. Anhui Agr Sci Bull, 15 (7): 77–78 (in Chinese with English abstract) [陈哲, 孔祥翔, 张斐斐等(2009). 植物抗逆性基因工程研究进展. 安徽农学通报, 15 (7): 77–78]
- Choi S, Hwang MS, Im S, et al (2013). Transcriptome sequencing and comparative analysis of the gametophyte thalli of *Pyropia tenera* under normal and high temperature conditions. J Appl Phycol, 25 (4): 1237–1246
- Chu MB, Xiao XJ, Chen GF, et al (2016). Screening free varieties of *Porphyra haitanensis* by using free filamentous culture method. J Aquacult, 37 (11): 40–41 (in Chinese with English abstract) [褚茂兵, 肖徐进, 陈高峰等(2016). 应用自由丝状体培育法筛选坛紫菜良种. 水产养殖, 37 (11): 40–41]
- Collier CJ, Waycott M, Ospina AG (2012). Responses of four Indo-West Pacific seagrass species to shading. Mar Poll Bull, 65 (4–9): 342–354
- Ding SH, Chen S, Lu CM (2016). Research progress on functions of glutathione reductase in chloroplasts of plants. Plant Physiol J, 52 (11): 1703–1709 (in Chinese with English abstract) [丁顺华, 陈珊, 卢从明(2016). 植物叶绿体谷胱甘肽还原酶的功能研究进展. 植物生理学报, 52 (11): 1703–1709]
- Feng C, Lu X, Yu W (2004). Biochemical and physiological effects of adversity stress on *Porphyra yezoensis*. Trans Oceanol Limnol, (3): 22–26 (in Chinese with English abstract) [冯琛, 路新枝, 于文功(2004). 逆境胁迫对条斑紫菜生理生化指标的影响. 海洋湖沼通报, (3): 22–26]
- Feng ZH, Li XS, Wei H, et al (2011). Effects of UVR on the photochemical efficiency and photosynthetic pigment content of different blade parts in *Porphyra yezoensis*. J Fish China, 35 (3): 387–394 (in Chinese with English abstract) [冯子慧, 李信书, 魏华等(2011). 紫外辐射对条斑紫菜不同部位藻体光化学效率和光合色素含量的影响. 水产学报, 35 (3): 387–394]
- Han Y, Sun H, Zhao M, et al (2017). Development situation and countermeasures of seaweed industry in China. Agr Outlook, 13 (1): 32–37 (in Chinese with English abstract) [韩杨, 孙慧武, 赵明军等(2017). 中国海藻产业发展形势与对策. 农业展望, 13 (1): 32–37]
- He PM, Wu WN (2003). Establishment and cultivation of cell line HB with high temperature resistance and fast growth in *Porphyra yezoensis*. Acta Biol Exp Sin, 36 (3): 191–196 (in Chinese with English abstract) [何培民, 吴维宁(2003). 条斑紫菜抗高温和快速生长细胞株系HB的建立及栽培. 实验生物学报, 36 (3): 191–196]
- Hou HS, He WJ, Li HY, et al (2008). Effects of high temperature stress on growth and physiology of conchocelis of *Porphyra yezoensis*. J Liaoning Norm Univ-Nat Sci, 31 (4): 487–490 (in Chinese with English abstract) [侯和胜, 何文君, 李洪艳等(2008). 高温胁迫对条斑紫菜丝状体的生长和生理影响. 辽宁师范大学学报(自然科学版), 31 (4): 487–490]
- Huan L, Jia ZJ, Zhang BY, et al (2014). Gene cloning, expression and enzyme activity analysis of the carbonic anhydrase from *Porphyra haitanensis* (Rhodophyta). Mar Sci, 38 (8): 8–15 (in Chinese with English abstract) [郇丽, 贾兆君, 张宝玉等(2014). 坛紫菜碳酸酐酶基因的克隆、表达及酶活性分析. 海洋科学, 38 (8): 8–15]
- Ji DH, Chen CS, Zheng WG, et al (2005). Study of ^{60}Co - γ irradiation and monoclonal culture in thallus of *Porphyra haitanensis*. J Oceanogr Taiwan Strait, 24 (2): 171–177 (in Chinese with English abstract) [纪德华, 陈昌生, 郑伟刚等(2005). ^{60}Co - γ 射线辐照坛紫菜叶状体及单克隆培养的研究. 台湾海峡, 24 (2): 171–177]
- Jia Z, Niu J, Huan L, et al (2013). Cyclophilin participates in responding to stress situations in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta). J Phycol, 49 (1): 194–201
- Jiang H, Zou DH, Lou WY (2018). Effects of inorganic carbon supplies and light on photosynthetic functions of *Pyropia haitanensis*. Chin J Appl Ecol, 29 (2): 515–521 (in Chinese with English abstract) [姜恒, 邹定辉, 娄文勇(2018). 无机碳供应与光照条件对坛紫菜光合功能的影响. 应用生态学报, 29 (2): 515–521]
- Kakinuma M, Coury DA, Nakamoto C, et al (2008). Molecular analysis of physiological responses to changes in nitrogen in a marine macroalga, *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta). Cell Biol Toxicol, 24 (6): 629–639
- Kim E, Park HS, Jung Y, et al (2011). Identification of the high-temperature response genes from *Porphyra seriata* (Rhodophyta) expression sequence tags and enhancement of heat tolerance of *Chlamydomonas* (Chlorophyta) by expression of the *Porphyra HTR2* gene. J Phycol, 47 (4): 821–828
- Kuang M, Xu P, Wang SJ (1997). Preliminary study of the mutagenesis of γ -rays on *Porphyra yezoensis* and *P. haitanensis*. J Shanghai Fish Univ, 6 (4): 241–245 (in Chinese with English abstract) [匡梅, 许璞, 王素娟(1997). γ -

- 射线对条斑紫菜和坛紫菜诱变作用的初步研究. 上海水产大学学报, 6 (4): 241–245]
- Lai X, Yan X, Yang R, et al (2014). Digital gene expression profiling analysis of *Pyropia haitanensis* (Rhodophyta) under high temperature stress. *Acta Oceanol Sin*, 36 (6): 104–111 (in Chinese with English abstract) [赖晓娟, 严小军, 杨锐等(2014). 高温胁迫下坛紫菜的数字基因表达谱研究. 海洋学报, 36 (6): 104–111]
- Lai XJ, Yang R, Luo QJ, et al (2015). Glycerol-3-phosphate metabolism plays a role in stress response in the red alga *Pyropia haitanensis*. *J Phycol*, 51 (2): 321–331
- Li B, Chen C, Xu Y, et al (2014). Validation of housekeeping genes as internal controls for studying the gene expression in *Pyropia haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) by quantitative real-time PCR. *Acta Oceanol Sin*, 33 (9): 152–159
- Li J, Wang YQ, Liu Y, et al (2017). The important function of CBF transcription factors in plant stress tolerance, growth and development. *Plant Physiol J*, 53 (12): 2045–2056 (in Chinese with English abstract) [李健, 王雅晴, 刘洋等(2017). CBF转录因子在植物抗逆和生长发育中的重要功能. 植物生理学报, 53 (12): 2045–2056]
- Li X, Wang W, Liang Z, et al (2017). Antioxidant physiological characteristics of wild *Pyropia yezoensis* under desiccation stress. *Prog Fish Sci*, 38 (5): 156–163 (in Chinese with English abstract) [李晓蕾, 汪文俊, 梁洲瑞等(2017). 野生条斑紫菜(*Pyropia yezoensis*)叶状体对干出胁迫的抗氧化生理响应特征. 渔业科学进展, 38 (5): 156–163]
- Li XS, Fu GH, Chen BY, et al (2012). Effects of nitrogen and phosphorus enrichment on growth and biochemical composition of laver *Porphyra yezoensis*. *Fish Sci*, 31 (9): 544–548 (in Chinese with English abstract) [李信书, 伏光辉, 陈百尧等(2012). 氮、磷加富对条斑紫菜生长及生化组成的影响. 水产科学, 31 (9): 544–548]
- Liang C, Zhang X, Zou J, et al (2010). Identification of miRNA from *Porphyra yezoensis* by high-throughput sequencing and bioinformatics analysis. *PLoS ONE*, 5 (5): e10698
- Liu PJ, Ji DH, Xie CT, et al (2009). Study on selection of low N and P resistant strains in *Porphyra haitanensis*. *J Jimei Univ-Nat Sci*, 14 (2): 97–104 (in Chinese with English abstract) [柳佩娟, 纪德华, 谢潮添等(2009). 坛紫菜耐低氮磷品系选育的研究. 集美大学学报(自然科学版), 14 (2): 97–104]
- Liu W, Yang R, Xu LN, et al (2012). Cloning and expression of *hsp70* for *Porphyra haitanensis*. *J Ningbo Univ-NS-EE*, 25 (2): 17–25 (in Chinese with English abstract) [刘伟, 杨锐, 徐丽宁等(2012). 坛紫菜*hsp70*基因克隆与表达. 宁波大学学报(理工版), 25 (2): 17–25]
- Liu Y, Ji PF (2007). Seed-rearing technique of new variety *Porphyra yezoensis*. *Shandong Fish*, 24 (12): 18–19 (in Chinese with English abstract) [刘瑜, 纪培福(2007). 新品种条斑紫菜的养殖技术. 齐鲁渔业, 24 (12): 18–19]
- Ma LB, Zhang FY (2004). cDNA cloning and sequence characterization of the cytosolic glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase from the marine red alga *Porphyra yezoensis*. *Mar Fish*, 26 (4): 300–305 (in Chinese with English abstract) [马凌波, 张凤英(2004). 条斑紫菜细胞质甘油醛-3-磷酸脱氢酶的cDNA克隆和序列分析. 海洋渔业, 26 (4): 300–305]
- Ma LB, Zhang FY, Ma CY, et al (2005). cDNA cloning and sequence characterization of an ascorbate peroxidase from marine red alga *Porphyra yezoensis*. *J Fish Sci Chin*, 12 (3): 281–287
- Mei GS, Ji DH, Li B, et al (2012). Molecular cloning and expression analysis under high temperature stress of ribosomal protein *S15a* gene from *Porphyra haitanensis*. *J Fish Chin*, 36 (12): 1826–1833 (in Chinese with English abstract) [梅高尚, 纪德华, 李兵等(2012). 坛紫菜核糖体蛋白*S15a*基因的克隆及高温胁迫表达分析. 水产学报, 36 (12): 1826–1833]
- Meng QJ, Lin SZ, Xiang BB, et al (2010). Effect of nutrient availability on nitrogen and phosphorus uptake rate, growth rate and the content of phycoerythrin in *Porphyra haitanensis*. *J Shanghai Ocean Univ*, 19 (2): 214–218 (in Chinese with English abstract) [孟庆俊, 林少珍, 项彬彬等(2010). 营养盐可得性对坛紫菜氮磷吸收、生长及藻红蛋白含量的影响. 上海海洋大学学报, 19 (2): 214–218]
- Nakano T, Watanabe M, Sato M, et al (1995). Characterization of catalase from the seaweed *Porphyra yezoensis*. *Plant Sci*, 104 (2): 127–133
- Park HS, Jeong WJ, Kim EC, et al (2012). Heat shock protein gene family of the *Porphyra seriata* and enhancement of heat stress tolerance by *PsHSP70* in *Chlamydomonas*. *Mar Biotechnol*, 14 (3): 332–342
- Shao SG, Yan BL, Li TY (2009). Effects of the stress of Cr^{6+} , Pb^{2+} , Cd^{2+} on protective enzyme system in *Porphyra yezoensis*. *J Hydroecol*, 2 (4): 94–97 (in Chinese with English abstract) [邵世光, 阎斌伦, 李廷友等(2009). Cr^{6+} 、 Pb^{2+} 、 Cd^{2+} 胁迫下条斑紫菜保护酶系统的响应. 水生态学杂志, 2 (4): 94–97]
- Shao SG, Yan BL, Xu YH, et al (2006). Effect of Cd^{2+} stress on *Porphyra Yezoensis*. *J Henan Norm Univ-Nat Sci*, 34 (2): 113–116 (in Chinese with English abstract) [邵世光, 阎斌伦, 许云华等(2006). Cd^{2+} 对条斑紫菜的胁迫作用. 河南师范大学学报(自然科学版), 34 (2): 113–116]
- Shi J, Xu Y, Ji D, et al (2015). Cloning and expression analysis of trehalose-6-phosphate synthase (TPS) family genes from *Pyropia haitanensis*. *J Fish China*, 39 (4): 485–495 (in Chinese with English abstract) [史健志, 徐燕, 纪德华等(2015). 坛紫菜6-磷酸海藻糖合成酶(TPS)家族基因的克隆及表达特征分析. 水产学报, 39 (4): 485–495]
- Song W (2016). Study on high-temperature-resistance of the

- new varieties “Shenfu No. 1” and “Shenfu No. 2” of *Porphyra haitanensis* by cultivation at sea area. *J Shanghai Ocean Univ*, 25 (4): 522–527 (in Chinese with English abstract) [宋武林(2016). 坛紫菜新品种“申福1号”和“申福2号”耐高温性中试研究. *上海海洋大学学报*, 25 (4): 522–527]
- Song WL (2010). Research on cultivation technology for new lines of *Porphyra haitanensis*. *J Fujian Fish*, 32 (4): 29–34 (in Chinese with English abstract) [宋武林(2010). 坛紫菜新品系“申福1、2号”规模化养殖技术研究. *福建水产*, 32 (4): 29–34]
- Song Y, Cui X, Chen J, et al (2017a). The profiling of eleven phytohormones in *Pyropia haitanensis* under different high-temperature environments. *J Fish China*, 41 (10): 1578–1587 (in Chinese with English abstract) [宋悦, 崔晓山, 陈娟娟等(2017a). 不同高温胁迫条件下的坛紫菜中植物激素分析. *水产学报*, 41 (10): 1578–1587]
- Song Y, Zhuo X, Chen J, et al (2017b). Analysis of fatty acids and volatile organic compounds of *Pyropia haitanensis* under heat shock at different temperatures. *Food Sci*, 38 (10): 191–198 (in Chinese with English abstract) [宋悦, 卓馨, 陈娟娟等(2017b). 不同胁迫温度条件下坛紫菜中脂肪酸和挥发性物质分析. *食品科学*, 38 (10): 191–198]
- Sun G (1997). Purification of anti-*Pythium porphyrae* from marine bacteria. *Biotechnol Bull*, 13 (3): 36–37 (in Chinese) [孙国凤 (1997). 从海洋细菌中纯化出抗紫菜赤腐病蛋白. *生物技术通报*, 13 (3): 36–37]
- Sunkar R, Zhu JK (2004). Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16 (8): 2001–2019
- Sutherland JE, Lindstrom SC, Nelson WA, et al (2011). A new look at an ancient order: generic revision of the Bangiales (Rhodophyta). *J Phycol*, 47 (5): 1131–1151
- Tan YH, Huang LB, Yan XH (2014). Selection and characterization of a low-salinity tolerant strain in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta). *Oceanol Limnol Sin*, 45 (3): 504–512 (in Chinese with English abstract) [檀应华, 黄林彬, 严兴洪(2014). 坛紫菜耐低盐品系的选育与特性分析. *海洋与湖沼*, 45 (3): 504–512]
- Teng Y, Wang X, Wang P, et al (2007). Effects of temperature and nutrients on the growth of somatic cells in *Pyropia yezoensis*. *Fish Econ Res*, (5): 37–40 (in Chinese with English abstract) [滕亚娟, 王兴强, 王萍等(2007). 温度和营养盐对条斑紫菜体细胞生长发育的影响. *渔业经济研究*, (5): 37–40]
- Tong SM, Chen YX, Zhang J, et al (2017). Expression and functional analysis of microsomal glutathione S-transferase gene in *Porphyra yezoensis* under heavy metal stresses. *Oceanol Limnol Sin*, 48 (2): 343–350 (in Chinese with English abstract) [佟少明, 陈禹先, 张晶等(2017). 条斑紫菜PyMGST3基因克隆、表达及功能分析. *海洋与湖沼*, 48 (2): 343–350]
- Wang B, Cheng XG (2017). Physiological responses and regulatory pathways of transcription factors in plants under drought, high-salt, and low temperature stresses. *J Plant Nutr Fert*, 23 (6): 1565–1574 (in Chinese with English abstract) [王冰, 程宪国(2017). 干旱、高盐及低温胁迫下植物生理及转录因子的应答调控. *植物营养与肥料学报*, 23 (6): 1565–1574]
- Wang G, Zhao G, Feng Y, et al (2010). Cloning and comparative studies of seaweed trehalose-6-phosphate synthase genes. *Mar Drugs*, 8 (7): 2065–2079
- Wang L, Mao Y, Kong F, et al (2013). Complete sequence and analysis of plastid genomes of two economically important red algae: *Pyropia haitanensis* and *Pyropia yezoensis*. *PLoS ONE*, 8 (5): e65902
- Wang M, Mao Y, Zhuang Y, et al (2009). Cloning and analysis of calmodulin gene from *Porphyra yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta). *J Ocean Univ China*, 8 (3): 247–253
- Wang R, Liu T, Zhou X, et al (2006). Cloning and sequence analysing of Mn-SOD gene from *Porphyra yezoensis* Ueda. *High Technol Lett*, 16 (5): 522–528 (in Chinese with English abstract) [王荣, 刘涛, 周晓君等(2006). 条斑紫菜锰超氧化物歧化酶基因克隆与序列分析. *高技术通讯*, 16 (5): 522–528]
- Wang SG, Yang R, Zhou XQ, et al (2013). Utilization of inorganic carbon in *Pyropia haitanensis* (Rhodophyta) under heat stress. *Oceanol Limnol Sin*, 44 (5): 1378–1385 (in Chinese with English abstract) [王淑刚, 杨锐, 周新倩等 (2013). 高温胁迫下坛紫菜对无机碳的利用. *海洋与湖沼*, 44 (5): 1378–1385]
- Wang T, Xu Y, Xie C, et al (2013). Construction of multiplex PCR in variety identification of *Porphyra haitanensis* “Z-26” based on SCAR markers. *J Fish China*, 37 (5): 688–695 (in Chinese with English abstract) [王婷, 徐燕, 谢潮添等(2013). 基于SCAR标记的坛紫菜“闽丰1号”多重PCR鉴定技术的建立. *水产学报*, 37 (5): 688–695]
- Wang WJ, Sun XT, Liu FL, et al (2016). Effect of abiotic stress on the gametophyte of *Pyropia katadae* var. *hemiphylla* (Bangiales, Rhodophyta). *J Appl Phycol*, 28: 469–479
- Wang X, Feng J, Huang A, et al (2017). Identification of potential internal control genes for real-time PCR analysis during stress response in *Pyropia haitanensis*. *Chin J Oceanol Limnol*, 35 (6): 1432–1441
- Wen Q, Ma JH, Liu YM (2012). Morphological characteristics and distribution of epiphytic diatoms on *Porphyra haitanensis* in Fujian province. *Guangdong Agr Sci*, 39 (16): 142–145 (in Chinese with English abstract) [文茜, 马家海, 刘一萌(2012). 坛紫菜附着硅藻的形态特征及在福建省的分布. *广东农业科学*, 39 (16): 142–145]
- Wu HY, Ding G, Xu ZG (2015). Effects of salt stress on

- growth and photosynthesis of *Porphyra haitanensis* (Rhodophyta) cultured under different nitrogen conditions. *Oceanol Limnol Sin*, 46 (5): 1210–1217 (in Chinese with English abstract) [吴海一, 丁刚, 徐智广(2015). 不同氮浓度下盐胁迫对坛紫菜(*Pyropia haitanensis*)生长和光合作用的影响. 海洋与湖沼, 46 (5): 1210–1217]
- Wu X, Niu J, Huang A, et al (2012). Selection of internal control gene for expression studies in *Porphyra haitanensis* (Rhodophyta) at different life-history stages. *J Phycol*, 48 (4): 1040–1044
- Wu Y, Xiao H, Xu K, et al (2016). Cloning and expression pattern analysis of catalase (*CAT*) gene from *Pyropia haitanensis*. *J Fish China*, 40 (10): 1576–1585 (in Chinese with English abstract) [仵燕青, 肖海东, 许凯等(2016). 坛紫菜过氧化氢酶基因的克隆及表达特征. 水产学报, 40 (10): 1576–1585]
- Xie CT, Zhang Y, Chen CY, et al (2011). Molecular cloning and expression analysis of ribosomal protein S7 gene from *Porphyra haitanensis*. *J Fish China*, 35 (12): 1814–1821 (in Chinese with English abstract) [谢潮添, 张元, 陈昌生等(2011). 坛紫菜核糖体蛋白S7基因的克隆与表达分析. 水产学报, 35 (12): 1814–1821]
- Xie J, Xu Y, Ji D, et al (2014). Physiological response of the antioxidant system in *Pyropia haitanensis* to desiccation stress. *J Fish Sci Chin*, 21 (2): 405–412 (in Chinese with English abstract) [谢佳, 徐燕, 纪德华等(2014). 坛紫菜叶状体对失水胁迫的抗氧化生理响应. 中国水产科学, 21 (2): 405–412]
- Xiong W, Wang Y, Yao S, et al (2018). Progress in studying mechanism of microRNA in stress response in higher plants. *Crops*, (1): 1–8 (in Chinese with English abstract) [熊伟姣, 王亚伦, 姚绍嫦等(2018). MicroRNA在高等植物逆境响应中的作用机制研究进展. 作物杂志, (1): 1–8]
- Xu GQ, Zhang ZW, Guo AQ, et al (2011). Progress on the stress-resistant ecological function of plant polyphenols. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 31 (2): 423–430 (in Chinese with English abstract) [徐国前, 张振文, 郭安鹊等(2011). 植物多酚抗逆生态作用研究进展. 西北植物学报, 31 (2): 423–430]
- Xu J, Gao K (2013). Co-effects of CO₂ solar UVR on the growth and photosynthetic performance of the economic red macroalga *Porphyra haitanensis*. *Acta Oceanol Sin*, 35 (5): 184–190 (in Chinese with English abstract) [徐军田, 高坤山(2013). CO₂升高和阳光紫外辐射对坛紫菜生长和光合特性的耦合效应. 海洋学报, 35 (5): 184–190]
- Xu ZG, Zou DH, Zhang X, et al (2007). Effect of light and different forms of nitrogen on the activity of nitrate reductase of *Porphyra haitanensis* (Rhodophyta). *J Fish China*, 31 (1): 90–96 (in Chinese with English abstract) [徐智广, 邹定辉, 张鑫等(2007). 光照和不同形态氮营养盐供应对坛紫菜硝酸还原酶活性的影响. 水产学报, 31 (1): 90–96]
- Yan XH, Chen M (2008). Selection of low-salinity resistant improved varieties in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta). *J Shanghai Fish Univ*, 17 (3): 316–320 (in Chinese with English abstract) [严兴洪, 陈敏(2008). 坛紫菜耐低盐优良品系的筛选. 上海水产大学学报, 17 (3): 316–320]
- Yan XH, Ma SY (2007). Selection of a high-temperature resistant strain of *Porphyra haitanensis* (Rhodophyta). *J Fish China*, 31 (1): 112–119 (in Chinese with English abstract) [严兴洪, 马少玉(2007). 坛紫菜抗高温品系的筛选. 水产学报, 31 (1): 112–119]
- Yang JQ, Kong FN, Li C, et al (2016). Cloning and expression pattern analysis of *PyAQPI* in *Pyropia yezoensis*. *Period Ocean Univ China*, 46 (8): 79–86 (in Chinese) [杨俊卿, 孔凡娜, 李超等(2016). 条斑紫菜水通道蛋白*PyAQPI*基因的克隆及功能分析. 中国海洋大学学报, 46 (8): 79–86]
- Yang R (2009). Genetic breeding and application of seaweeds. *Trans Oceanol Limnol*, (1): 113–122 (in Chinese with English abstract) [杨锐. 大型海藻的遗传育种及应用. 海洋湖沼通报, (1): 113–122]
- Yang R, Liu W, Zhang XL, et al (2013). Sequences of *Mn-sod* gene from *Pyropia haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) and its expression under heat shock. *Bot Mar*, 56 (3): 249–259
- Yao C, Jiang H, Zhu J, et al (2011). Effects of temperature stress on the chlorophyll fluorescence of conchocelis of *Porphyra*. *Jiangsu Agr Sci*, 39 (1): 277–282 (in Chinese) [姚春燕, 姜红霞, 朱建一等(2011). 温度胁迫对紫菜丝状体叶绿素荧光特性的影响. 江苏农业科学, 39 (1): 277–282]
- Yi L, Wang P, Zhou X, et al (2009). cDNA cloning and bioinformatic analysis of SAMS gene from *Porphyra yezoensis*. *China Biotechnol*, 29 (7): 43–49 (in Chinese with English abstract) [易乐飞, 王萍, 周向红等(2009). 条斑紫菜 SAMS基因克隆与生物信息学分析. 中国生物工程杂志, 29 (7): 43–49]
- Yin Y, Hu J, Deng M (2007). Latest development of antioxidant system and responses to stress in plant leaves. *Chin Agr Sci Bull*, 23 (1): 105–110 (in Chinese with English abstract) [尹永强, 胡建斌, 邓明军(2007). 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展. 中国农学通报, 23 (1): 105–110]
- Yu JC, He SY, Lin KM (2016). Research progress on plant stress resistance induced by marine oligosaccharides. *J Agr Sci Technol*, 18 (4): 44–51 (in Chinese with English abstract) [余劲聪, 何舒雅, 林克明(2016). 海洋寡糖诱导植物抗逆性的研究进展. 中国农业科技导报, 18 (4): 44–51]
- Zeng YL, Yang RR (2016). Biological characteristics of plant

- microRNAs and actions in environmental stresses. *Sci Agr Sin*, 49 (19): 3671–3682 (in Chinese with English abstract) [曾幼玲, 杨瑞瑞(2016). 植物miRNA的生物学特性及在环境胁迫中的作用. *中国农业科学*, 49 (19): 3671–3682]
- Zhang W, Wang YF, Guo YP (2016). Review on crosstalk regulation involving in trehalose-6-phosphate signal in plant. *Plant Physiol J*, 52 (4): 394–400 (in Chinese with English abstract) [张雯, 王宇斐, 郭延平(2016). 高等植物6-磷酸海藻糖信号调控研究进展. *植物生理学报*, 52 (4): 394–400]
- Zhang XL, Yang R, Yi QQ, et al (2010). Molecular cloning and characterization analysis of cytosolic ascorbate peroxidase gene from *Porphyra haitanensis*. *Acta Oceanol Sin*, 32 (5): 165–174 (in Chinese with English abstract) [张晓龙, 杨锐, 仪茜茜等(2010). 坛紫菜胞质型抗坏血酸过氧化物酶基因的克隆及特征分析. *海洋学报*, 32 (5): 165–174]
- Zhang Y, Xie CT, Chen CS, et al (2011). Physiological responses of gametophytic blades of *Porphyra haitanensis* to rising temperature stresses. *J Fish China*, 35 (3): 379–386 (in Chinese with English abstract) [张元, 谢潮添, 陈昌生等(2011). 高温胁迫下坛紫菜叶状体的生理响应. *水产学报*, 35 (3): 379–386]
- Zhou WW, Xie CT, Chen CS, et al (2011). Effects on physiological and biochemical indexes of gametophytic blades of *Porphyra haitanensis* under low nitrogen and phosphorus stress. *J Fish China*, 35 (4): 543–550 (in Chinese with English abstract) [周巍巍, 谢潮添, 陈昌生等(2011). 低氮、磷胁迫对坛紫菜叶状体生理生化特征的影响. *水产学报*, 35 (4): 543–550]
- Zhou XH, Li XS, Wang P, et al (2010). Molecular cloning and expression analysis of *HSP90* gene from *Porphyra yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta). *J Fish China*, 34 (12): 1844–1852 (in Chinese with English abstract) [周向红, 李信书, 王萍等(2010). 条斑紫菜*HSP90*基因的克隆与表达分析. *水产学报*, 34 (12): 1844–1852]
- Zhou XH, Yi LF, Li XS, et al (2011). Molecular cloning and expression pattern of glutathione S-transferase gene in *Porphyra yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta). *J Fish China*, 35 (9): 1354–1361 (in Chinese with English abstract) [周向红, 易乐飞, 李信书等(2011). 条斑紫菜谷胱甘肽S-转移酶基因的克隆与表达分析. *水产学报*, 35 (9): 1354–1361]
- Zhu JY, Lu QQ, Zhou W, et al (2015). *Porphyra yezoensis* “Sutong 2”. *China Fish*, (11): 60–62 (in Chinese) [朱建一, 陆勤勤, 周伟等(2015). 条斑紫菜“苏通2号”. *中国水产*, (11): 60–62]
- Zou D, Gao K (2002). Effects of desiccation and CO₂ concentrations on emersed photosynthesis in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta), a species farmed in China. *Eur J Phycol*, 37 (4): 587–592

Advances in physiology and regulation mechanism of laver under stresses

ZHANG Zhong-Shan^{1,*}, WANG Xiao-Mei¹, LIU Feng^{2,3}, YANG Zhi-Hong¹, WU Xiang¹

¹*School of Life Science, Huzhou University, Huzhou, Zhejiang 313000, China*

²*Key Laboratory of Experimental Marine Biology, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, Shandong 266071, China*

³*Laboratory for Marine Biology and Biotechnology, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao, Shandong 266237, China*

Abstract: Adversity stress is one of the hot topics in plant physiology research at present. Since laver has been one of the most important economic algae in the world, the cultivation of which has been increasing year after year. However, because laver mainly grows in intertidal zone or lower intertidal zone, abiotic stress is an important threat to seaweed yield in seawater environment. In recent years, with the development of the technology of mRNA differential display (DDRT-PCR), suppression subtractive hybridization (SSH) and cDNA representative differential analysis (cDNA RDA), scholars at home and abroad have carried out a series of studies on the mechanism of gene regulation in laver resisting to adverse conditions, and the results made a certain contribution to scientific cognition. In this paper, the main research progress on the physiological and biochemical characteristics of laver under the stresses of temperature, drought, nutrient, salt and heavy metal, as well as the regulation mechanism of adversity were reviewed. This paper could give a reference to genetic breeding for improving the resistance of laver.

Key words: laver; physiology under stress resistance; regulation mechanism

Received 2018-04-17 Accepted 2018-06-04

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31700307), the Natural Science Foundation of Zhejiang Province (LQ16D060005), the Key Project of Research and Development of Shandong Province (2016GSF115041), and the Youth Innovation Promotion Association of the Chinese Academy of Sciences (2015164).

*Corresponding author (01959@zjhu.edu.cn).