

# 高盐胁迫对坛紫菜 (*Pyropia haitanensis*) 叶状体光合作用的影响

陈天翔, 徐 严, 王文磊, 徐 燕, 纪德华, 许 凯, 陈昌生, 谢潮添

(集美大学水产学院, 福建 厦门 361021)

**[摘要]** 坛紫菜 (*Pyropia haitanensis*) 具有极强的耐高盐胁迫能力, 但其耐盐机理尚不明确。检测了不同高盐 (100、110) 胁迫处理不同时间 (0, 4, 8, 24 h) 时坛紫菜 Z-61 藻体的最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 和净光合作用, 并选取高盐胁迫 4 h 后的藻体提取 RNA, 采用第二代高通量测序技术分析正常盐度 (对照组, 30) 与高盐胁迫处理的坛紫菜叶状体转录组数据, 探究坛紫菜响应高盐胁迫过程中的光合生理机制。结果发现: 盐度 100 对坛紫菜藻体  $F_v/F_m$  无显著影响; 而盐度 110 下, 藻体  $F_v/F_m$  逐渐下降至 0, 但转移至对照海水后其仍能恢复到初始水平, 可将 110 称之为“亚致死” (sub-lethal) 盐度; 当盐度增加至 120 时, 藻体  $F_v/F_m$  急剧下降至 0, 且转移到对照海水中不能恢复, 即 120 是致死的盐度。转录组数据显示, 高盐胁迫下的转录本与对照组有很大差异, 光合作用相关基因在高盐胁迫下显著上调表达, 包括多条碳酸酐酶基因和天线蛋白基因, 并且在盐度 100 胁迫下其上调趋势更为明显。以上结果说明: 坛紫菜在耐受盐度 100 条件下可以通过积极提高光合作用相关基因的表达, 维持光合活性, 为藻体生长提供物质和能量; 而在亚致死盐度 110 条件下, 坛紫菜光合活性逐渐下降, 光合基因表达受到抑制, 活性氧的产生减少, 避免藻体细胞遭受过氧化损伤。这说明坛紫菜可以通过积极响应调节光合系统来应答高盐胁迫。

**[关键词]** 坛紫菜; 高盐胁迫; 转录组; 光合作用

**[中图分类号]** S 963

## The Effect of Hypersaline Stress on Photosynthesis of *Pyropia haitanensis*

CHEN Tianxiang, XU Yan, WANG Wenlei, XU Yan, JI Dehua, XU Kai, CHEN Changsheng, XIE Chaotian

(Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China)

**Abstract:** Although *Pyropia haitanensis* has stronger capacity to resist hypersaline stress, the underlying mechanism is still unclear. In the present study, the effects of hypersaline (100 and 110) stresses on the maximum photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ), net photosynthetic rate and comparative transcriptome analysis of *P. haitanensis* thalli were studied in order to explore photosynthetic mechanism of the *P. haitanensis* thalli at different time period (0, 4, 8, and 24 h) of hypersaline stress. The results revealed that 100 salinity had no significant effect on the  $F_v/F_m$  of *P. haitanensis*, while the  $F_v/F_m$  gradually decreased to 0 under the 110 salinity, but it could still return to the initial level after transferring to the control seawater. More seriously, the  $F_v/F_m$  of *P. haitanensis* fell to 0 and could not be recovered when the salinity increased to 120. Therefore, we refer to 110 as

**[收稿日期]** 2018-12-25

**[基金项目]** 福建省自然科学基金青年创新基金项目 (2018J05069); 福建省科技计划区域发展示范项目 (2017N3016); 现代农业产业技术体系专项资金资助项目 (CARS-50)

**[作者简介]** 陈天翔 (1993—), 男, 硕士生。通信作者: 谢潮添 (1977—), 男, 教授, 从事海藻生物技术研究。E-mail: ctxie@jmu.edu.cn

a “sub-lethal” salt concentration and 120 as a lethal salt concentration. Transcriptome analysis showed that there was obvious difference between hypersaline stress and control group. The genes involved in the photosynthetic metabolic pathway were up-regulated under high salt stress, including multiple carbonic anhydrase and antenna proteins-related genes. Moreover, the up-regulated trend was more obvious at 100. All the results above showed that *P. haitanensis* was able to maintain photosynthetic activity, and provide material and energy for growth by actively increasing the expression of photosynthesis-related genes under 100. However, in order to reduce the production of reactive oxygen species and avoid the cell from being damaged by peroxidation, the photosynthetic activity of *P. haitanensis* gradually decreased and the photosynthetic genes expression was inhibited. This indicated that *P. haitanensis* could respond to high salt stress by actively responding to photosynthetic systems. This study provided a new idea and theoretical basis for clarifying the mechanism of high salt tolerance in *P. haitanensis*.

**Keywords:** *Pyropia haitanensis*; hypersaline stress; transcriptome; photosynthesis

## 0 引言

紫菜 (*Pyropia*) 具有极高的经济价值、社会价值与生态价值<sup>[1]</sup>。2017 年我国栽培紫菜产量已超过 173 305 t (干重), 栽培面积达 79 607 hm<sup>2</sup><sup>[2]</sup>。其中, 坛紫菜 (*Pyropia haitanensis*) 是我国特有种, 主要栽培于福建、浙江和广东等长江以南地区, 其产量占我国总产量的 70% 以上<sup>[3]</sup>。

坛紫菜生长于潮间带, 伴随潮汐变化, 藻体会经历周期性低潮失水与高潮复水的环境变化。在退潮的过程中, 藻体遭遇阳光暴晒, 周围水分逐渐蒸发, 表面甚至析出白色晶体, 盐度急剧升高, 此时藻体受高盐胁迫。然而, 在高潮复水后, 坛紫菜仍能恢复正常生长状态, 说明他们已进化出独特的响应机制来应对高盐胁迫。研究发现, 紫菜藻体在高盐胁迫下, 光系统 II (PS II) 活性下降, 胞内活性氧 (ROS) 积累, MDA 含量增加, 导致膜系统受损, 但藻体可以通过激活抗氧化防御系统, 增加细胞内抗氧化酶活性和抗氧化剂含量, 以清除机体内过多的 ROS<sup>[4]</sup>。然而, 坛紫菜藻体在高盐胁迫下光合放氧效率如何变化以及光合固碳相关基因如何响应尚不明确。

光合作用是植物利用光能将 CO<sub>2</sub> 同化为碳水化合物过程, 是植物最重要的生理过程之一, 同时也是对胁迫响应最敏感的生理过程。在盐生植物中, 适当的 NaCl 能够显著提高净光合速率 (photosynthetic rate), 植株长势更好<sup>[5]</sup>, 而对于盐敏感性植物, 盐胁迫会抑制其光合作用, 盐胁迫程度与光合作用抑制率呈正相关<sup>[6]</sup>。此外, 盐胁迫能抑制植物的碳同化能力, 小麦、拟南芥、菠菜在盐胁迫下光合作用均明显下降, 这主要是由于气孔导度降低或气孔关闭, 减少了对二氧化碳的利用率, 从而影响碳固定<sup>[7-8]</sup>。此外, 叶绿体是绿色植物以及藻类等进行光合作用的基本细胞器, 而盐胁迫会破坏其叶绿体的结构与功能等, 导致光合作用下降<sup>[9-10]</sup>。已有研究表明, 条斑紫菜 (*Pyropia yezoensis*) 的光合作用和呼吸速率均受高盐度海水的显著影响<sup>[11]</sup>。因此, 本实验从光合固碳角度出发, 结合光合生理指标测定和转录组水平分析, 探究高盐胁迫对坛紫菜光合固碳的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料培养

选用福建省坛紫菜种质资源库<sup>[14]</sup>已有的经人工杂交选育获得的坛紫菜 Z-61 品系叶状体。培养条件为: 温度 (21 ± 1) °C, 光照强度 50 ~ 60 μmol/ (m<sup>2</sup> · s), 光照周期 12 L: 12 D, 每 2d 更换一次新鲜的培养液, 并充气培养。选取长至 15 ~ 18 cm, 表面光合平整, 呈披针状, 无破损、扭曲、烂点的 Z-61 叶状藻体进行后续实验。

### 1.2 高盐胁迫处理

在从厦门海域取回的过滤海水 (对照组, 盐度 30) 的基础上, 分别加入 NaCl 调配盐度, 用盐度

比重计精确测至盐度 100(HSS\_100)、110(HSS\_110)和 120, 90 ℃ 消毒, 冷却后实验备用。选取长度和生长质量合格的健康藻体, 置于 500 mL 的培养瓶中进行不同浓度高盐胁迫处理, 每瓶放置 3 株, 正常光照、温度、充气和光周期培养, 胁迫时间为 0、2、4、8、12、24 h。每个处理组设置 3 个生物学重复。

1.3 光合参数的测定

1.3.1 PSII 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 测定

采用德国 Walz 公司生产的光合作用参数测定仪 DIVING – PAM 对 PSII 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 参数进行测定。测定前, 将高盐胁迫处理不同时间的坛紫菜叶状体样品暗适应 10 min, 之后按照 DIVING – PAM 说明书的操作要求进行测定。

1.3.2 光合放养呼吸测定

用黑白瓶法测定叶状体的光合速率和呼吸速率。每个高盐胁迫处理设置 3 个重复, 每个重复样品分别设置 1 个白瓶和 1 个黑瓶, 白瓶放在生长光强下培养 4 h, 黑瓶则在暗处 4 h, 培养温度恒定在 21 ℃。不同盐度的海水的初始氧浓度记为  $O_0$ , 培养 4 h 后的白瓶和黑瓶的氧浓度记为  $O_L$  和  $O_D$ 。 $O_D$  和  $O_0$  的差值即为藻体呼吸作用消耗的氧气, 用于计算呼吸速率; 而  $O_L$  和  $O_0$  的差值即为净光合作用消耗的氧气, 用于计算净光合速率。培养结束后, 迅速用试剂固定, 然后采用电位滴定仪 G20 (METTLER – TOLEDO) 测定净光合速率。

1.4 转录组光合数据分析

利用 OMEGA 生物科技公司生产的 E. Z. N. Z 植物提取试剂盒对高盐胁迫 (100、110) 下样品的 RNA 进行提取。将完整性均好且无杂质污染的 RNA 样品, 送去上海美吉生物医药科技有限公司进行转录组的测序、组装以及注释, 具体方法参考文献 [15]。采用 FPKM 法 (fragments per kb per million reads) 计算基因表达量  $F = 10^6 C / (NL10^3)$  ( $C$  为唯一比对到基因的 fragments 数;  $N$  为唯一比对到参考基因的总 fragments 数;  $L$  为基因的长度)。差异表达基因定义为  $FDR < 0.05$  且倍数差异在 1 倍及以上的基因 ( $FDR < 0.05 \ \& \ | \log_2 (FC) | \geq 1$ ,  $FDR$  为伪发现率 (false discovery rate))<sup>[16]</sup>。

1.5 数据分析

以上实验均设置 3 个生物学重复, 采用作图软件 Excel 和统计分析软件 SPSS 22.0 对实验数据进行统计分析, 根据单因素方差分析 (one – way ANOVA, LSD) 比较不同处理数据间的差异性,  $P < 0.05$  表示差异显著。

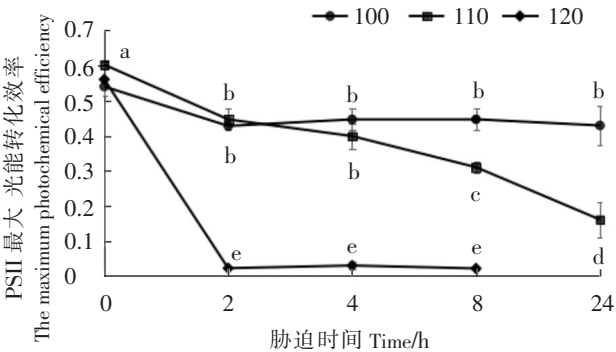
2 结果

2.1 高盐胁迫对坛紫菜叶状体  $F_v/F_m$  的影响

将坛紫菜 Z – 61 叶状体置于不同盐度梯度 (100、110、120) 下, 检测光合参数 PSII 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 的变化趋势。结果发现: 在高盐 100 胁迫下, 藻体  $F_v/F_m$  随胁迫时间保持稳定, 几乎不受影响; 而在高盐 110 胁迫下,  $F_v/F_m$  随着时间的不断增加, 呈现出逐渐下降的趋势, 在 24 h 下降到最低值 0.161, 仅为对照组的 26.8% ( $P < 0.05$ ); 在高盐 120 胁迫下,  $F_v/F_m$  在短时间 (2 h) 内几乎下降至 0 ( $P < 0.05$ ), 受到极端致死的胁迫 (见图 1)。

2.2 高盐胁迫对坛紫菜叶状体净光合速率的影响

坛紫菜叶状体在正常条件下的净光合速率维



说明: 上标无相同字母表示显著差异。  
Note: Superscripts represent significant difference among treatments.

图 1 不同高盐 (100、110、120) 胁迫下坛紫菜叶状体的光合参数  $F_v/F_m$  变化  
Fig.1 Comparisons of photosynthesis parameters in blades of *P. haitanensis* under high salt stress

持在  $3.8 \text{ mg} \cdot (\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$  左右, 而高盐 (100、110) 胁迫会显著抑制藻体的净光合作用, 尤其在盐度 110 胁迫下更为严重 (见图 2a)。藻体在盐度 110 下净光合速率抑制率在 12 h 时近 100%, 而在盐度 100 下抑制率约为 50%, 显著低于盐度 110 胁迫 ( $P < 0.05$ ) (见图 2b)。

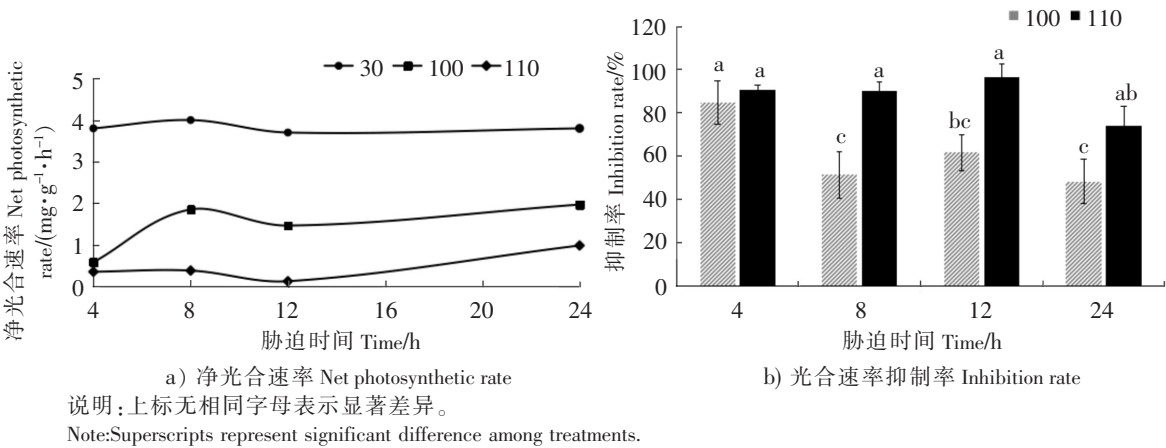


图 2 不同高盐胁迫下坛紫菜叶状体的净光合速率及光合速率抑制率  
Fig.2 Comparisons of net photosynthetic rate and the inhibition of photosynthetic rate in blades of *P. haitanensis* under high salt stress

2.3 高盐胁迫转录组光合作用相关基因表达模式分析

对高盐胁迫 (100、110) 转录组获得 unigene 的 pathway 进行富集分析得知, 高盐胁迫下共有 23 条 unigene 注释到光合作用相关代谢通路, 主要包括光系统 I (photosystem I)、光系统 II (photosystem II)、细胞色素 b6/f 复合体 (cytochrome b6/f complex)、光系统电子传递 (photosynthetic electron transport) 以及 F 型 ATP 酶 (F-type ATPase) 五部分。这 23 条 unigene 的差异表达谱情况如图 3 所示。

高盐 100 胁迫 4 h 后, 光系统 I 中 *psaK*、*psaA*、*psaL*、*psaD* 相关基因上调, 光系统 II 中 *psbO*、*psbU*、*petH* 相关基因同样上调, 其中 *psbU* 相关基因表达水平可高达 11 807.25。高盐 110 胁迫 4 h 后, 光系统 I 中 *psaA*、*psaD* 相关基因上调; 光系统 II 中 *psbC*、*psbO*、*psbU*、*psbQ* 以及 *psbA* 基因表达也显著上调, 其中 *psbO* 相关基因的表达水平可高达 5 432.85。同时, 细胞色素复合体相关的 *petB* 基因及 ATP 酶相关的基因显著上调表达。

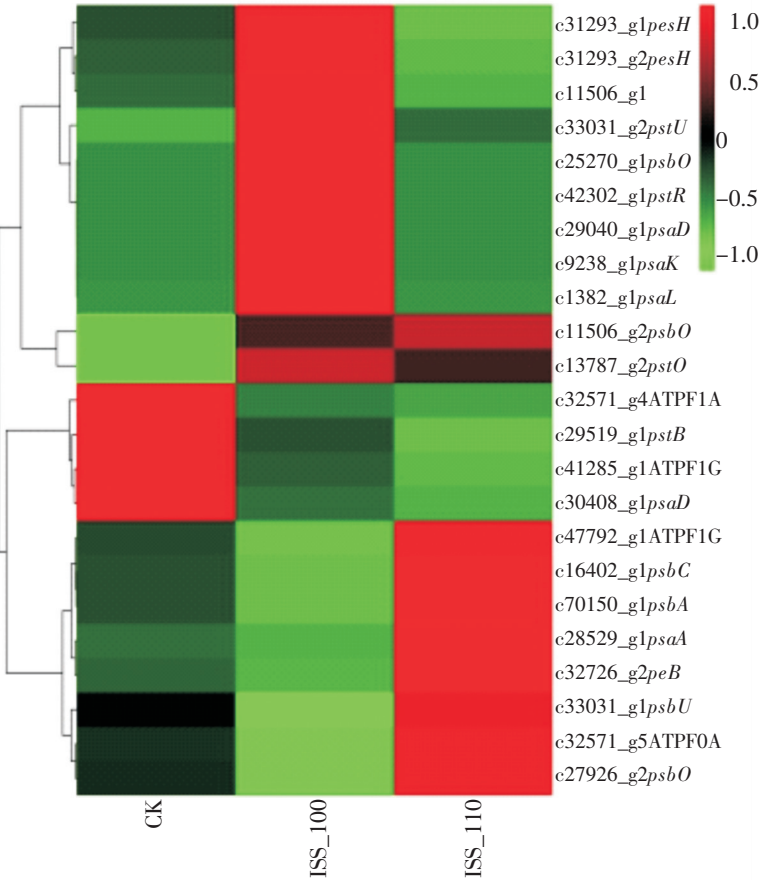


图 3 高盐胁迫光合作用相关基因的聚类分析  
Fig.3 Clustering analysis of the differentially expressed genes in photosynthetic system



本研究在坛紫菜高盐胁迫的转录组中还注释到了大量与碳酸酐酶 (carbonic anhydrase, CA) 相关的基因, 其表达情况如表 1 所示。大部分 CA 在高盐胁迫下呈现为上调表达, 且在高盐 100 胁迫下上调趋势更明显。

除此之外, 天线蛋白也在植物的光合作用中发挥重要作用。为了探究该代谢通路对坛紫菜光合作用的影响, 对相关基因进行了统计分析。结果如表 2 所示: 高盐胁迫会激活相关基因的表达, 且相对于高盐 110, 盐度 100 胁迫天线蛋白代谢通路中相关基因的表达水平更高。这与两种高盐胁迫下光合作用相关基因的表达情况一致。

表 1 碳酸酐酶基因的相对表达水平  
Tab. 1 The differentially expressed genes of carbonic anhydrase

Gene ID	CK	HSS_100	HSS_110
c31080_g2	1471.06	2987.51	1808.23
c30573_g2	8.19	2.23	4.04
c24098_g1	4.37	0.05	0.84
c25980_g1	1.29	0.55	0.57
c26705_g1	0.89	1.85	2.12
c32949_g2	1108.04	9589.7	1534.71
c29758_g1	94.75	138.41	121.57
c31080_g2	1471.06	2987.51	1808.23
c33048_g1	614.78	707.98	649.84

表 2 天线蛋白相关基因的相对表达水平  
Tab. 2 Clustering analysis of the differentially expressed genes of antenna proteins

KEGG_Gene	CK	HSS_100	HSS_110	KEGG_Gene	CK	HSS_100	HSS_110
LHCA1	719.06	2095.81	1899.72	cpcC	397.59	0	957.40
LHCA1	1679.46	5104.62	4921.33	cpcB	14.02	1.50	33.47
LHCA1	1076.87	4583.94	2822.12	cpcC	397.59	0	957.40
LHCA1	1201.87	4869.42	3150.38	cpeC,mpeC	3490.34	0	7398.85
LHCA1	1.99	4.46	0	cpcE	0.20	8.44	0
LHCA1	374.44	0	994.71	cpcF	2.55	8.19	0
LHCA1	2351.11	0	7094.46	cpcG	2.95	0.55	15.11
LHCA1	453.58	13 276.18	0	cpeD,mpeD	258.98	1347.50	1066.87
LHCA4	15.07	291.50	0	cpeD,mpeD	85.59	230.06	227.38
LHCB2	0	0.83	0	cpeD,mpeD	428.97	0	927.05
LHCB1	0	1.17	0	cpeD,mpeD	85.59	0	227.38
LHCB5	0	0.46	0	cpeY	0.65	25.28	0
apcC	789.89	2344.74	2564.80	cpeU,mpeU	0	17.21	0
apcE	0.67	0	5.98	cpeB,mpeB	6.84	2.38	36.76
apcF	0.92	0	9.46				

3 讨论

在植物中, 光合作用不仅是将光能转化为化学能的关键过程, 还作为一种能显著受到不同胁迫影响的环境传感器<sup>[17-18]</sup>。光合参数  $F_v/F_m$  是光合性能的敏感指标, 当植物受到胁迫时,  $F_v/F_m$  值会显著下降<sup>[19]</sup>。研究表明, 鼠尾藻 (*Sargassum thunbergii*) 在高盐胁迫下, 其  $F_v/F_m$  会明显降低, 在恢复到正常海水培养时又能迅速恢复到正常水平<sup>[20]</sup>。而脐形紫菜 (*Porphyra umbilicalis*) 生长最适盐度范围在 7~52, 并能够存活于 6 倍盐度的海水中<sup>[21]</sup>。

本研究中, 坛紫菜 Z-61 叶状体在高盐 100 胁迫下, 光合参数  $F_v/F_m$  几乎不发生变化 (见图 1), 表明盐度 100 胁迫对藻体并未产生生存危害, 但紫菜的净光合速率受到显著性抑制, 生长受到一定程度的影响 (见图 2)。此外, 在高盐 110 胁迫下, 藻体  $F_v/F_m$  和净光合速率受到更为显著的抑制, 抑制程度随胁迫时间的增加而加大 (见图 1、2), 并且净光合速率抑制率平均达 90% 以上 (见图 2b)。这说明坛紫菜对高盐胁迫具有极强的耐受性, 能够耐受盐度 100 胁迫, 但在盐度 110 下受到较大程度

的伤害。

本研究发现在高盐胁迫下转录组中光合作用相关基因显著上调表达 (见图 3), 但在高盐 110 胁迫下, 注释到的差异基因较少, 基因水平较低。为了探究造成该现象的具体原因, 本研究对 CA 基因和天线蛋白相关基因进行了分析 (见表 1 和表 2)。CA 是植物光合作用中催化二氧化碳和碳酸盐水合反应中重要的金属酶。邹定辉等<sup>[22]</sup>研究表明, CA 在紫菜等大型海藻光合固碳中起着重要作用。藻类在不同培养过程中表现出不同的光合特性, 可能与无机碳利用相关<sup>[23]</sup>。本研究中, 高盐 100 胁迫诱导了坛紫菜 CA 基因的上调表达 (见表 1)。这与杜氏盐藻应答盐胁迫的研究结果<sup>[24]</sup>基本一致。将 NaCl 加入杜氏盐藻的培养基中, 其 CA 的 mRNA 水平和蛋白表达量均增加<sup>[24]</sup>。但当盐度升高至 110 时, 坛紫菜 CA 基因表达水平开始下降, 推测与细胞内积累的  $\text{Cl}^-$  浓度有关, 因为 NaCl 对 CA 活性的影响主要体现在  $\text{Cl}^-$ , 而非  $\text{Na}^+$ <sup>[25]</sup>。因此推测, 在高盐 100 胁迫下, 坛紫菜藻体通过上调 CA 促进无机碳在细胞中的利用和积累, 伴随着 ATP 合成的增加, 增强坛紫菜叶状体在盐胁迫下的光合作用以适应高盐 100 胁迫。

天线蛋白能够捕获太阳能, 并将其光能的 95% 输送至光合反应中心, 经一系列反应将其储存, 从而驱动光合作用<sup>[26]</sup>。本研究在坛紫菜高盐胁迫的转录组中发现了天线蛋白代谢通路, 包含了大量的 *LHCA*、*cpe*、*cpe* 基因, 其中 9 条 *LHCA* 基因中, 有 7 条在盐度 100 胁迫下大幅上调表达 (见表 2)。已有研究发现, 甘蔗在多种非生物胁迫下都会引起 *LHCA* 基因的上调表达, 这可能与该基因在逆境胁迫下的保护作用相关<sup>[27]</sup>。同时, 本研究中注释到的 8 条 *cpe* 基因在盐度 110 和 100 胁迫下分别有 5 条、6 条上调, 且 *cpc* 基因在盐度 110 胁迫下特异性上调表达, 提高光合作用, 产生足够的能量和物质来满足盐胁迫下的各种代谢需求。这一结论与钝顶螺旋藻盐胁迫结果<sup>[28]</sup>类似。因此, 与高盐 110 相比, 在盐度 100 胁迫下碳酸酐酶和天线蛋白相关基因的表达水平更高, 坛紫菜叶状体太阳能的捕获和传递效率更高, 能量代谢加快, 能进一步提高藻体光合作用以积极应答高盐胁迫。

## 4 结论

本研究发现, 坛紫菜能在耐受盐度 (100) 胁迫下显著提高光合作用相关基因的表达, 维持藻体光合活性, 进而为机体提供能量和物质以维持生存, 并为复水后恢复快速生长做准备。而在亚致死盐度 (110) 条件下, 藻体光合作用相关基因上调表达受到抑制, 藻体光合活性减弱, 生长受到抑制。由此可以说明, 光合系统在坛紫菜响应耐盐过程中起着重要作用。

## [ 参 考 文 献 ]

- [1] BLOUIN N A, BRODIE J A, GROSSMAN A C, et al. Porphyra: a marine crop shaped by stress [J]. Trends in Plant Science, 2011, 16(1): 29-37.
- [2] 农业部渔业局. 中国渔业统计年鉴 2018 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2018.
- [3] 曾呈奎, 相建海. 海洋生物技术 [M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1998: 8-1.
- [4] 徐严, 王文磊, 许凯, 等. 不同盐度对坛紫菜 (*Pyropia haitanensis*) 叶状体生理指标的影响 [J]. 应用海洋学学报, 2018, 37(3): 380-386.
- [5] PAN Y Q, GUO H, WANG S M, et al. The photosynthesis,  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  homeostasis and osmotic adjustment of *atriplex canescens* in response to salinity [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 848.
- [6] 许祥明, 叶和春, 李国凤. 植物抗盐机理的研究进展 [J]. 应用与环境生物学报, 2000, 6(4): 379-387.
- [7] 张娟, 姜闯道, 平吉成. 盐胁迫对植物光合作用影响的研究进展 [J]. 农业科学研究, 2008, 29(3): 74-80.
- [8] DAVIES W J, KUDOYAROVA G, HARTUNG W. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2005, 24(4): 285.
- [9] SILVEIRA J A, CARVALHO F E. Proteomics, photosynthesis and salt resistance in crops: an integrative view [J].

Journal of Proteomics, 2016, 143: 24-35.

- [10] BARHOUMI Z, DJEBALI W, CHAÏBI W, et al. Salt impact on photosynthesis and leaf ultrastructure of *Aeluropus litoralis* [J]. Journal of Plant Research, 2007, 120(4): 529-537.
- [11] 周向红, 易乐飞, 徐军田, 等. 高盐下条斑紫菜光合特性和 S-腺苷甲硫氨酸合成酶基因表达的变化 [J]. 生态学报, 2013, 33(20): 6730-6735
- [12] ENDO T, SCHREIBER U, ASADA K. Suppression of quantum yield of photosystem II by hyperosmotic stress in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. Plant & Cell Physiology, 1995, 36(7): 1253-1258.
- [13] LU C, VONSHAK A. Effects of salinity stress on photosystem II function in cyanobacterial *Spirulina platensis* cells [J]. Physiologia Plantarum, 2002, 114(3): 405-413.
- [14] CHEN C S, JI D H, XIE C T, et al. Preliminary study on selecting the high temperature resistance strains and economic traits of *Porphyra haitanensis* [J]. Acta Oceanologica Sinica, 2008, 30(5): 100-106.
- [15] WANG W, TENG F, LIN Y, et al. Transcriptomic study to understand thermal adaptation in a high temperature-tolerant strain of *Pyropia haitanensis* [J]. PloS One, 2018, 13(4): e0195842.
- [16] AUDIC S, CLAVERIE J M. The significance of digital gene expression profiles [J]. Genome Research, 1997, 7(10): 986-995.
- [17] PFANNSCHEIDT T. Chloroplast redox signals: how photosynthesis controls its own genes [J]. Trends in Plant Science, 2003, 8(1): 33-41.
- [18] BR UTIGAM K, DIETZEL L, KLEINE T, et al. Dynamic plastid redox signals integrate gene expression and metabolism to induce distinct metabolic states in photosynthetic acclimation in arabidopsis [J]. Plant Cell, 2009, 21(9): 2715.
- [19] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659-668.
- [20] GAO S, HUAN L, LU X P, et al. Photosynthetic responses of the low intertidal macroalga *Sargassum fusiforme* (Sargassaceae) to saline stress [J]. Photosynthetica, 2016, 54(3): 430-437.
- [21] WIENCKE C. The response of pyruvate kinase from the intertidal red alga *Porphyra umbilicalis* to sodium and potassium ions [J]. Journal of Plant Physiology, 1984, 116(5): 447-453.
- [22] 邹定辉, 高坤山. 大型海藻类光合无机碳利用研究进展 [J]. 海洋通报, 2001, 20(5): 83-90.
- [23] GORDILLO F J. Inorganic carbon utilisation by freshwater and marine photosynthetic microorganisms [J]. Physiologia Plantarum, 2008, 133(1): 1-3.
- [24] FISHER M, GOKHMAN I, PICK U, et al. A salt-resistant plasma membrane carbonic anhydrase is induced by salt in *Dunaliella salina* [J]. Journal of Biological Chemistry, 1996, 271(30): 17718-17723.
- [25] DIONISIO-SESE M L, MIYACHI S. The effect of sodium chloride on carbonic anhydrase activity in marine microalgae [J]. Journal of Phycology, 1992, 28(5): 619-624.
- [26] 黄潇. 光合细菌捕光色素蛋白复合体 LH2 的结构与功能 [J]. 科技情报开发与经济, 2009, 19(11): 125-127.
- [27] STANELONI R J, RODRIGUEZ-BATILLER M J, et al. Absciscic acid, high-light, and oxidative stress down-regulate a photosynthetic gene via a promoter motif not involved in phytochrome-mediated transcriptional regulation [J]. Molecular Plant, 2008, 1(1): 75-83.
- [28] 杨艳梅. QPCR 检测盐胁迫下钝顶螺旋藻盐相关基因 mRNA 的表达差异 [D]. 温州: 温州医学院, 2012.

(责任编辑 朱雪莲 英文审校 黄力行)