

## 海草分子生物学研究进展\*

# A Review of Current Status of Molecular Biology in Seagrass Biology

陈思婷, 邱广龙

CHEN Siting, QIU Guanglong

(广西科学院广西红树林研究中心, 广西红树林保护与利用重点实验室, 广西北海 536000)

(Guangxi Key Lab of Mangrove Conservation and Utilization, Guangxi Mangrove Research Center, Guangxi Academy of Sciences, Beihai, Guangxi, 536000, China)

**摘要:** 分子生物学技术已从模式生物的研究逐渐扩展到海草的研究, 为解决海草床衰退问题提供了一种新的思路, 有助于阐明海草适应气候变化的分子机制。与模式生物相比, 海草的分子生物学研究起步较晚, 目前已经进行全基因组测序的海草有两种, 分别为大叶藻 (*Zostera marina*) 及 *Zostera muelleri*。本文综述海草分子生物学的主要研究进展, 并展望了该领域未来的发展方向。

**关键词:** 海草 遗传多样性 基因组测序 转录组

**中图分类号:** Q178 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-9164(2017)05-0448-05

**Abstract:** Molecular biology technology has been gradually extended from the study of model organisms to the study of seagrass, providing a new train of thought for solving the problem of decline of seagrass beds, and it has contributed to elucidate the molecular mechanism of adaptation to climate change of seagrass. Compared with the model organisms, the molecular biology of seagrass started relatively late. At present, there are two types of seagrasses have been sequenced in the whole genome. They are *Zostera marina* and *Zostera muelleri*, respectively. In this paper, the main research progress of molecular biology of seagrass is reviewed, and the future development direction of this field is prospected.

**Key words:** seagrass, genetic diversity, genome sequencing, transcriptomics

## 0 引言

海草床是全球四大海洋自然生态系统之一, 是近海海水的生物净化场, 是海洋动物觅食、繁殖和生长的重要海底栖息地, 维持着近海海域环境生态和海洋渔业资源的安全<sup>[1]</sup>。譬如, 中国温带海草床是刺参的

生长地和天鹅的捕食地, 南方海草床是儒艮(俗称美人鱼, *Dugong dugon*)、海马(*Hippocampus* spp.) 及鲎(*Tachypleus* spp.) 的取食地或幼体的生长地<sup>[1]</sup>。Waycott 等<sup>[2]</sup>于 2009 年对全球 255 个海草研究点进行评估, 发现 1908 年以来全球海草以每年 110 km<sup>2</sup> 的速度丧失, 1879 年以来所记录的海草面积已消失 29%。海草床衰退的原因除了人类活动对海草床生境的直接侵占及干扰外, 另一个深层次因素可能是全球气候变化及污染改变了海草床的水体环境。目前仍缺乏关于海草的分子生物学知识, 海草如何适应全球气候变化仍不明确。与模式植物相比, 海草分子生物学研究尚处于起步阶段。

模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) 是第

收稿日期: 2017-04-11

修回日期: 2017-06-10

作者简介: 陈思婷(1986-), 女, 助理研究员, 主要从事海草生态学, E-mail: c105043041@126.com。

\* 广西红树林保护与利用重点实验室基金课题(GKLMC-16A01)资助。

一个进行基因组测序的植物<sup>[3]</sup>,此后,植物的基因组测序技术得到飞速发展。截止2013年,已经有50种植物进行了基因组测序<sup>[4]</sup>。至今许多重要的作物已经进行过基因组测序<sup>[5-11]</sup>,但是直到2016年才有两种海草(大叶藻<sup>[12]</sup>及*Zostera muelleri*<sup>[13]</sup>)的基因组得到测序。除了基因组测序,海草的转录组、蛋白质组及代谢组学研究也十分必要。加拿大英属哥伦比亚大学(UBC)教授 Michael Deyholos 发起了国际“千种动植物转录组测序计划(1KP)”,促进了转录组的发展。目前海草的转录组研究已经取得了一定的进展<sup>[14-16]</sup>。围绕海草开展的分子生物学研究有助于深入了解海草如何应对全球气候变化及人类活动对其生境的干扰。本文综述分子生物学技术在海草研究中的应用,如遗传多样性、基因组测序及转录组,并对未来海草在分子生物学领域需开展的工作进行了展望。

## 1 海草遗传多样性

海草起源于约一亿年前的白垩纪<sup>[4]</sup>,是生长在浅海中的单子叶植物,单种或多种海草植物构成了海草床<sup>[17]</sup>。全球海草分为九大区系:温带北大西洋区系、温带南大西洋区系、温带东太平洋区系、温带西太平洋区系、地中海区系、加勒比海区系、印度-太平洋区系、南澳大利亚区系和新西兰区系<sup>[18]</sup>。从适温性看,中国海草在分类学上可分为3个类群:热带性海草植物有海菖蒲属(*Enbalus*)、泰来藻属(*Thalassia*)、海神草属(*Cymodocea*)、聚伞藻属(*Posidonia*)和全楔草属(*Thalassodendron*)5个属;泛热带亚热带性海草植物有喜盐草属(*Halophila*)、二药藻属(*Halodule*)和针叶藻属(*Syringodium*)3个属;温带性海草植物有大叶藻属(*Zostera*)和虾形藻属(*Phyllospadix*)2个属<sup>[17]</sup>。

物种的遗传多样性是长期进化的产物,是其生存适应及发展进化的前提<sup>[19]</sup>,遗传多样性越高或遗传变异越丰富,对环境变化的适应能力就越强<sup>[20]</sup>,反之,遗传多样性低的物种更容易受到环境变化的影响。因此,通过研究遗传多样性,不仅可以了解物种的进化历史,还可以分析物种的进化潜力并预测物种的进化方向。遗传多样性的研究依赖于分子标记。从20世纪80年代开始,海草生物学家开始利用分子标记来研究海草的遗传多样性,最初使用的分子标记是同工酶<sup>[21-22]</sup>。随着聚合酶链式反应(Polymerase Chain Reaction,PCR)方法及分子生物学技术的发展,分子标记的使用日渐普遍,出现了限制性内切酶片段长度多态性(Restriction Fragment Length Pol-

ymorphism,RFLP)、随机扩增多态性DNA片段(Random Amplified Polymorphic DNA,RAPD)及扩增片段长度多态性(Amplified Fragment Length Polymorphism,AFLP)标记。RAPD标记的缺点是分辨率低且重复性差<sup>[23-24]</sup>。为了解决这些问题,出现了高分辨率的简单序列重复标记(Simple Sequence Repeat,SSR)<sup>[25]</sup>。如今学者广泛应用核及质体编码的标记,如*ITS*、*rbcL*及*matK*序列来研究海草的遗传多样性,特别是应用于海草分类<sup>[26-27]</sup>。孙典荣等<sup>[19]</sup>采用4对微卫星引物对大叶藻的7个地理居群进行了遗传多样性分析,扩增了148株大叶藻,得到57个等位基因,每个位点平均等位基因数为6,大叶藻居群的平均期望杂合度(*He*)为0.687,平均观测杂合度(*Ho*)为0.417。Zhang等<sup>[28]</sup>对中国南方及北方的矮大叶藻的*matK*及*ITS*序列进行测序。

## 2 海草基因组测序

大叶藻是首个进行基因组测序的海草,在进化的过程中,大叶藻丢失了气孔基因、合成萜类化合物的基因、乙烯信号传导相关基因、紫外保护基因及感受远红外光的光敏色素基因,获得了耐盐基因<sup>[12]</sup>。陆生植物细胞壁含有的多糖在大叶藻的细胞壁中都有发现,此外,大叶藻的细胞壁还有一些特征与大型藻类相似,如含有低甲基化水平的果胶及硫酸半乳糖,该特征对维持离子稳态、摄取营养物及通过叶片表皮细胞进行O<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub>交换很重要<sup>[12]</sup>。大叶藻基因组信息对深入理解在全球变暖的气候条件下海草如何适应海洋生态环境有重大帮助<sup>[29-30]</sup>,有助于揭示海草在高盐度环境下渗透调控的分子机制,对提高盐碱地作物耐盐性的基因工程改良有重大启示作用<sup>[12]</sup>。第2种进行全基因组测序的海草是*Zostera muelleri*。这是一种南半球温带性海草植物,与陆生植物及浮性水生植物相比,*Zostera muelleri*丢失了许多基因,还有许多基因发生了变化,这些基因包括激素生物合成及信号传导基因,细胞壁分解代谢基因<sup>[13]</sup>。为了在高盐、低二氧化碳,潮汐导致的可用光能变化,水流变化及温度变化的环境中生存,海草进化出独特的基因来应对海洋生态环境,而独特的基因表达模式又导致了海草独特的形态特征,如进化出根状茎,丢失了气孔及保卫细胞,通过离子通道维持离子稳态<sup>[4]</sup>。波喜荡草(*Posidonia oceanica*)基因组中存在许多长末端重复(Long-terminal-repeat,LTR)逆转录转座子<sup>[15]</sup>。这些研究为海草表观遗传学研究提供了重要信息。对大叶藻及波喜荡草基因组进行分析可以了解海草基因组的非编码区<sup>[12-31]</sup>。

在海草中开展 CHIP-Seq 研究,表观调控如组蛋白修饰可能成为海草分子生物学研究的热门领域。大叶藻基因组为 202.3 Mbp<sup>[12]</sup>,有趣的是,波喜荡草的基因组为大叶藻的 5 倍<sup>[31]</sup>,表明海草植物之间在分子水平上差异甚大,这是海草不同于其他植物的一个特点。在同样的沿海生态环境中,不同种类的海草之间基因组差别值得进一步研究及探索。而且由于海草基因组信息的缺乏,更多的海草植物需要测序,加之测序技术的改进及测序成本的降低,使海草基因组测序变得更为方便。

### 3 海草转录组研究

转录组研究应用于海草是海草研究领域的一场技术革命,该技术可以大规模筛选差异表达基因,能够从分子水平上揭示海草和陆生植物的相似性及差异。海草转录组研究主要针对大叶藻及波喜荡草<sup>[4]</sup>,目前主要集中在热响应,部分关注光响应,而人为及气候胁迫因子鲜有报道。在海草热胁迫研究中,大部分的研究集中于胁迫响应,很少关注热胁迫的恢复过程。海草转录组研究主要关注的是信使 RNA(Messenger RNA, mRNA),目前仍未见关于海草表观遗传学的报道。转座子(Transposon)、micro-RNA<sup>[32]</sup>、sRNA 及非编码 RNA(Non-coding RNA, ncRNA)能帮助理解不同环境条件下基因组的编码区如何进行差异表达,未来海草的分子生物学研究有必要关注表观遗传学。

### 4 海草感受及响应光的分子机制

与陆生植物相比,海草的光合速率相对低<sup>[33]</sup>。这种低的光合速率首先与海草的叶绿素含量较陆生植物更低有关,这是沉水植物的一个共同特点。其次,与其沉水生活有关,是对低光和低 CO<sub>2</sub> 浓度的一种适应。水质变差引起的低光曾经导致大面积的海草死亡<sup>[4]</sup>。海水富营养化及附生藻类使海草死亡问题的解决变得更加迫切。目前仅在分子水平上研究了大叶藻<sup>[16]</sup>、*Zostera muelleri*<sup>[34]</sup>及波喜荡草<sup>[35-38]</sup>的光合作用。Dattolo 等<sup>[37]</sup>对不同深度的波喜荡草构建表达序列标签(Expressed Sequence Tags, EST)文库,并进行了蛋白组分析,发现差异表达基因主要集中在能量代谢、运输及遗传信息加工。Mazucca 等<sup>[35]</sup>对取自浑浊的水中的波喜荡草及取自清澈的水中的波喜荡草的叶片进行了蛋白组分析,筛选到 26 个差异表达蛋白,在低光条件下采集的叶片中, RuBisCo 大亚基的蛋白水平下调了 30%,而 1-果糖-二磷酸醛缩酶、核苷二磷酸激酶及  $\beta$ -淀粉酶在低光条

件下上调。Kong 等<sup>[39]</sup>在 EST 库中筛选大叶藻(*Zostera marina* L.)的 *Lhca* 及 *Lhcb* 基因家族,找到了 13 个 unigene,其中 6 个属于 *Lhca* 家族,另外 7 个属于 *Lhcb* 家族,*ZmLhca* 及 *ZmLhcb* 含有保守的 LHC 结构域,实时荧光定量 PCR(Real Time Fluorescence Quantitative PCR, qRT-PCR)分析表明,*ZmLhca* 及 *ZmLhcb* 家族的不同基因响应不同的胁迫,如盐、温度、光强及光质。大叶藻与陆生植物最大的差别在于大叶藻只有两个光敏色素基因(*PHYA* 及 *PHYB*),这表明海草可能缺失 *PHYC* 基因,这可能是由于海草在水下生活造成的<sup>[40]</sup>。Ralph 等<sup>[41]</sup>研究了大叶藻的光合作用,用叶绿素 a 荧光作为光合活性的指标,用 HPLC 测定光合色素含量,发现黄质、玉米黄质及花药黄质的含量和非光化学猝灭(Non-Photochemical Quenching, NPQ)相关,光照强度增大时玉米黄质及花药黄质的含量也随之升高,而在黑暗条件下黄质含量升高,这些结果表明在高光条件下叶黄素启动大叶藻的光保护响应。

### 5 海草响应热胁迫的分子机制

Winters 等<sup>[42]</sup>研究了大叶藻在热胁迫条件下的基因表达,发现超氧化物歧化酶表达上调。Reusch 等<sup>[43]</sup>比较了大叶藻的几个 EST 库以研究大叶藻适应温度胁迫的分子遗传学基础,发现在热胁迫条件下有 63 个基因差异表达,其中三分之一的基因参与了模式植物拟南芥的胁迫响应,基因表达的改变表明大叶藻适应温度胁迫的机制包括光合作用组分,包含捕光复合体、PS I 及 PS II 核心亚基及暗反应组分的变化,还鉴定到热激蛋白及活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)清除剂。Bergmann 等<sup>[44]</sup>研究大叶藻不同种群在热胁迫下的基因表达,检测了 12 个胁迫相关基因在热胁迫时和热胁迫恢复期的表达水平,发现大叶藻不同种群的基因表达模式差别很大。Marsa 等<sup>[45]</sup>研究潮间带海草诺氏大叶藻(*Zostera noltii*)在热胁迫恢复期的基因表达模式,比较了 5 个 EST 库,分别在 4 个恢复时间点(3 002 min, 202 h, 402 h 及 2 402 h)及对照组,筛选到 51 个差异表达基因,其中 19 个(37.3%)为分子伴侣,在热胁迫恢复期的早期表达量极高,但是在热胁迫恢复的晚期表达量逐渐下降,12 个(23.5%)为光合基因,在热胁迫恢复期表达量下调。

### 6 总结与展望

近十年来分子生物学技术在海草领域得到了发展,其中贡献最大的是大叶藻的基因组测序及各种海

草转录组研究,这使得人们对海草进化及其应对环境变化的分子机制有了更深的认识。目前仅有大叶藻<sup>[12]</sup>及 *Zostera muelleri*<sup>[13]</sup>进行了基因组测序,而海草植物之间在分子水平上差异甚大<sup>[31]</sup>,所以未来需要对更多的海草植物进行基因组测序。目前进行的海草转录组测序大部分为 mRNA 测序,缺乏非编码 RNA 的研究。而高等生物绝大多数 RNA 为 ncRNA,甚至,ncRNA 在生物发育的过程中有着不亚于蛋白质的重要作用。一部分 ncRNA 发挥管家作用,一部分 ncRNA 发挥调控作用,还有一部分 ncRNA 的调控作用仍有待研究。海草的表现遗传学领域仍有待研究。在海草基因表达研究领域,qRT-PCR 技术应用很广泛,而内参基因的选择对 qRT-PCR 定量分析的数据校正起关键作用,即选择合适的内参基因非常重要,但目前仍有许多海草植物没有相关内参基因的报道。海草除了进行转录组研究,还需要进行基因克隆及生理功能研究。进行海草遗传学研究的一个关键技术是遗传转化技术,而目前未见相关报道,可能与海草组培困难有关,海草组培愈伤组织诱导率较低、质量较差,进而影响了分化培养效果。目前关于海草有性生殖的分子机制的研究很少。对于海草植物中的入侵物种,需要开展分子生物学方面的研究,这些工作将有助于理解入侵物种为何能更好地适应环境。与其他非模式生物相似,海草的生物信息学资源很有限,有必要建立海草的数据库。迄今为止,海草只有一个含有大叶藻及波喜荡草的 EST 数据库<sup>[46]</sup>。另外,海草信息资源网站应参照高等植物数据库如 TAIR<sup>[47]</sup>、PLAZA DB<sup>[48]</sup>及红树林转录组数据库(Mangrove Transcriptome Database,MT-DB)<sup>[49]</sup>来建立。

#### 参考文献:

[1] 李森,范航清,邱广龙,等.海草床恢复研究进展[J].生态学报,2010,30(9):2443-2453.  
LI S,FAN H Q,QIU G L,et al. Review on research of seagrass beds restoration[J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30(9):2443-2453.

[2] WAYCOTT M,DUARTE C M,CARRUTHERS T J,et al. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems[J]. Proc Natl Acad Sci USA,2009,106(30):12377-12381.

[3] The Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana* [J]. Nature,2000,408(6814):796-815.

[4] DAVEY P A,PERNICE M,SABLOK G,et al. The emergence of molecular profiling and omics techniques in 广西科学 2017年10月 第24卷第5期

seagrass biology; furthering our understanding of seagrasses[J]. Funct Integr Genomics,2016,16(5):465-480.

[5] YU J,HU S N,WANG J,et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. Indica) [J]. Science, 2002,296(5565):79-92.

[6] JAILLON O,AURY J M,NOEL B,et al. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla[J]. Nature,2007,449(7161):463-467.

[7] PATERSON A H,BOWERS J E,BRUGGMANN R,et al. The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses[J]. Nature,2009,457(7229):551-556.

[8] SCHNABLE P S,WARE D,FULTON R S,et al. The B73 maize genome: Complexity, diversity, and dynamics [J]. Science,2009,326(5956):1112-1115.

[9] SCHMUTZ J,CANNON S B,SCHLUETER J,et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean [J]. Nature,2010,463(7278):178-183.

[10] CHALHOUB B,DENOEUDE F,LIU S Y,et al. Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome [J]. Science, 2014, 345(6199): 950-953.

[11] MAYER K F X,ROGERS J,DOLEŽEL J,et al. A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum*) genome [J]. Science, 2014,345(6194):1251788.

[12] OLSEN J L,ROUZÉ P,VERHELST B,et al. The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation to the sea [J]. Nature, 2016, 530(7590):331-335.

[13] LEE H,GOLICZ A A,BAYER P E,et al. The genome of a southern hemisphere seagrass species (*Zostera muelleri*) [J]. Plant Physiol,2016,172(1):272-283.

[14] GU J,WEBER K,KLEMP E,et al. Identifying core features of adaptive metabolic mechanisms for chronic heat stress attenuation contributing to systems robustness[J]. Integr Biol,2012,4(5):480-493.

[15] FRANSEN S U,GU J,WINTERS G,et al. Genome-wide transcriptomic responses of the seagrasses *Zostera marina* and *Nanozostera noltii* under a simulated heat-wave confirm functional types [J]. Mar Genomics, 2014,15:65-73.

[16] KONG F N,LI H,SUN P P,et al. De novo assembly and characterization of the transcriptome of seagrass *Zostera marina* using Illumina paired-end sequencing [J]. PLoS One,2014,9(11):e112245.

[17] 范航清,彭胜,石雅君,等.广西北部湾沿海海草资源与研究状况[J]. 广西科学,2007,14(3):289-295.

- FAN H Q, PENG S, SHI Y J, et al. The situations of seagrass resources and researches along Guangxi coasts of Beibu Gulf[J]. Guangxi Science, 2007, 14(3): 289-295.
- [18] HEMMINGA M A, DUARTE C M. Seagrass ecology [M]. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2000.
- [19] 孙典荣, 李渊, 李文涛, 等. 大叶藻居群微卫星遗传多样性研究[J]. 水生生物学报, 2013, 37(1): 82-89.  
SUN D R, LI Y, LI W T, et al. Genetic diversity in populations of *Zoster marina* L. inferred from nuclear *ssr* markers[J]. Acta Hydrobiol Sin, 2013, 37(1): 82-89.
- [20] HUENNEKE L F. Ecological implications of genetic variation in plant populations [M]//FALK D A, HOLSINGER K E (eds.). Genetics and Conservation of Rare Plants. New York: Oxford University Press, 1991: 31-44.
- [21] LES D H. Breeding systems, population structure, and evolution in hydrophilous angiosperms[J]. Ann Missouri Bot Garden, 1988, 75(3): 819-835.
- [22] WAYCOTT M, PROCACCINI G, LES D H, et al. Seagrass evolution, ecology and conservation: A genetic perspective[M]//LARKUM A W D, ORTH R J, DUARTE C M (eds.). Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Dordrecht: Springer, 2007: 25-50.
- [23] REUSCH T B H. New markers-old questions: Population genetics of seagrass[J]. Mar Ecol Prog Ser, 2001, 211: 261-274.
- [24] PROCACCINI G, OLSEN J L, REUSCH T B H. Contribution of genetics and genomics to seagrass biology and conservation[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 2007, 350(1/2): 234-259.
- [25] LITT M, LUTY J A. A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene[J]. Am J Hum Genet, 1989, 44(3): 397-401.
- [26] LUCAS C, THANGARADJOU T, PAPENBROCK J. Development of a DNA barcoding system for seagrasses; Successful but not simple[J]. PLoS One, 2012, 7(1): e29987.
- [27] COYER J A, HOARAU G, KUO J, et al. Phylogeny and temporal divergence of the seagrass family Zosteraceae using one nuclear and three chloroplast loci[J]. Syst Biodiv, 2013, 11(3): 271-284.
- [28] ZHANG X M, ZHOU Y, XUE D X, et al. Genetic divergence of the endangered seagrass *Zostera japonica* Ascherson & Graebner between temperate and subtropical coasts of China based on partial sequences of *matK* and *ITS*[J]. Biochem Syst Ecol, 2016, 68: 51-57.
- [29] FRANSSSEN S U, GU J, BERGMANN N, et al. Transcriptomic resilience to global warming in the seagrass *Zostera marina*, a marine foundation species[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108(48): 19276-19281.
- [30] MAZZUCA S, BJÖRK M, BEER S, et al. Establishing research strategies, methodologies and technologies to link genomics and proteomics to seagrass productivity, community metabolism, and ecosystem carbon fluxes[J]. Front Plant Sci, 2013, 4: 38.
- [31] BARGHINI E, MASCAGNI F, NATALI L, et al. Analysis of the repetitive component and retrotransposon population in the genome of a marine angiosperm, *Posidonia oceanica* (L.) Delile[J]. Mar Genomics, 2015, 24: 397-404.
- [32] LORENZETTI A P R, DE ANTONIO G Y A, PASCHOAL A R, et al. PlanTE-MIR DB: A database for transposable element-related micro RNAs in plant genomes[J]. Funct Integr Genomics, 2016, 16(3): 235-242.
- [33] 范航清, 郑杏雯. 海草光合作用研究进展[J]. 广西科学, 2007, 14(2): 180-185, 192.  
FAN H Q, ZHENG X W. Review on research of seagrass photosynthesis[J]. Guangxi Sciences, 2007, 14(2): 180-185, 192.
- [34] SCHLIEP M, PERNICE M, SINUTOK S, et al. Evaluation of reference genes for RT-qPCR studies in the seagrass *Zostera muelleri* exposed to light limitation[J]. Sci Rep, 2015, 5: 17051.
- [35] MAZZUCA S, SPADAFORA A, FILADORO D, et al. Seagrass light acclimation: 2-DE protein analysis in *Posidonia* leaves grown in chronic low light conditions[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 2009, 374(2): 113-122.
- [36] GRECO M, CHIAPPETTA A, BRUNO L, et al. Effects of light deficiency on genome methylation in *Posidonia oceanica* [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2013, 473: 103-114.
- [37] DATTOLO E, GU J, BAYER P E, et al. Acclimation to different depths by the marine angiosperm *Posidonia oceanica*: Transcriptomic and proteomic profiles[J]. Front Plant Sci, 2013, 4: 195.
- [38] DATTOLO E, RUOCCO M, BRUNET C, et al. Response of the seagrass *Posidonia oceanica* to different light environments; Insights from a combined molecular and photo-physiological study [J]. Mar Environ Res, 2014, 101: 225-236.
- [39] KONG F N, ZHOU Y, SUN P P, et al. Identification of light-harvesting chlorophyll a/b-binding protein genes of *Zostera marina* L. and their expression under different environmental conditions[J]. J Ocean Univ China, 2016, 15(1): 152-162.

(下转第 461 页 Continue on page 461)

WANG X J, ZHANG H B, HAN G X. Carbon cycle and "blue carbon" potential in China's coastal zone[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2016, 31(10):1218-1225.

[49] 周晨昊,毛覃愉,徐晓,等. 中国海岸带蓝碳生态系统碳汇潜力的初步分析[J]. 中国科学:生命科学,2016,46(4):475-486.

ZHOU C H, MAO Q Y, XU X, et al. Preliminary analysis of C sequestration potential of blue carbon ecosystems on Chinese coastal zone[J]. Scientia Sinica Vitae, 2016, 46(4):475-486.

[50] THOMAS S. Blue carbon: Knowledge gaps, critical issues, and novel approaches[J]. Ecological Economics, 2014, 107:22-38.

[51] GUO H Y, WEAVER C, CHARLES S P, et al. Coastal regime shifts: Rapid responses of coastal wetlands to changes in mangrove cover[J]. Ecology, 2017, 98(3):762-772.

[52] SIMPSON L T, FELLER I C, CHAPMAN S K. Effects of competition and nutrient enrichment on *Avicennia germinans* in the salt marsh-mangrove ecotone[J]. Aquatic Botany, 2013, 104:55-59.

[53] HENRY K M, TWILLEY R R. Soil development in a

coastal Louisiana wetland during a climate-induced vegetation shift from salt marsh to mangrove[J]. Journal of Coastal Research, 2013, 29(6):1273-1283.

[54] YANDO E S, OSLAND M J, WILLIS J M, et al. Salt marsh-mangrove ecotones: Using structural gradients to investigate the effects of woody plant encroachment on plant-soil interactions and ecosystem carbon pools[J]. Journal of Ecology, 2016, 104(4):1020-1031.

[55] OSLAND M J, DAY R H, HALL C T, et al. Mangrove expansion and contraction at a poleward range limit: Climate extremes and land-ocean temperature gradients[J]. Ecology, 2017, 98(1):125-137.

[56] COLDREN G A, BARRETO C R, WYKOFF D D, et al. Chronic warming stimulates growth of marsh grasses more than mangroves in a coastal wetland ecotone[J]. Ecology, 2016, 97(11):3167-3175.

[57] SAINTILAN N, WILSON N C, ROGERS K, et al. Mangrove expansion and salt marsh decline at mangrove poleward limits[J]. Global Change Biology, 2014, 20(1):147-157.

(责任编辑:米慧芝)

(上接第 452 页 Continue from page 452)

[40] FRANKLIN K A, DAVIS S J, STODDART W M, et al. Mutant analyses define multiple roles for phytochrome C in Arabidopsis photomorphogenesis[J]. Plant Cell, 2003, 15(9):1981-1989.

[41] RALPH P J, POLK S M, MOORE K A, et al. Operation of the xanthophyll cycle in the seagrass *Zostera marina* in response to variable irradiance[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 2002, 271(2):189-207.

[42] WINTERS G, NELLE P, FRICKE B, et al. Effects of a simulated heat wave on photophysiology and gene expression of high- and low-latitude populations of *Zostera marina* [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2011, 435:83-95.

[43] REUSCH T B H, VERON A S, PREUSS C, et al. Comparative analysis of expressed sequence tag (EST) libraries in the seagrass *Zostera marina* subjected to temperature stress[J]. Mar Biotechnol, 2008, 10(3):297-309.

[44] BERGMANN N, WINTERS G, RAUCH G, et al. Population-specificity of heat stress gene induction in northern and southern eelgrass *Zostera marina* populations under simulated global warming[J]. Mol Ecol, 2010, 19(14):2870-2883.

[45] MASSA S I, PEARSON G A, AIRES T, et al. Expressed sequence tags from heat-shocked seagrass *Zostera noltii* (Hornemann) from its southern distribution range[J]. Mar Genomics, 2011, 4(3):181-188.

[46] WISSLER L, DATTOLO E, MOORE A D, et al. Dr. Zompo: An online data repository for *Zostera marina* and *Posidonia oceanica* ESTs [J]. Database, 2009, 2009:bap009.

[47] SWARBRECK D, WILKS C, LAMESCH P, et al. The Arabidopsis information resource (TAIR): Gene structure and function annotation[J]. Nucleic Acids Res, 2008, 36:D1009-D1014.

[48] PROOST S, VAN BEL M, STERCK L, et al. PLAZA: A comparative genomics resource to study gene and genome evolution in plants[J]. Plant Cell, 2009, 21(12):3718-3731.

[49] DASSANAYAKE M, HAAS J S, BOHNERT H J, et al. Comparative transcriptomics for mangrove species: An expanding resource[J]. Funct Integr Genomics, 2010, 10(4):523-532.

(责任编辑:米慧芝)