



· 综述 ·

鲍高温胁迫响应机制的研究进展

张克烽¹, 王艺磊², 张子平^{3*}

(1. 泉州市水产技术站, 福建 泉州 362000;

2. 集美大学水产学院, 农业农村部东海海水健康养殖重点实验室, 福建 厦门 361021;

3. 福建农林大学海洋学院, 福建省海洋生物技术重点实验室, 福建 福州 350002)

摘要: 鲍是重要的海水养殖经济贝类之一。近年来, 受夏季高温胁迫, 养殖鲍时常发生大规模死亡, 给养殖业者带来了巨大的经济损失。本文回顾了近年来发生的养殖鲍大规模死亡事件, 并从鲍的生长、繁育、存活、代谢和酶的活性等生理生化指标, 细胞免疫、抗氧化系统、热休克蛋白、调控细胞凋亡、NF- κ B 信号通路、PI3K-AKT 信号通路等相关基因的表达, 及 DNA 甲基化和遗传多样性等方面总结了鲍高温胁迫响应机制的研究进展。现有研究表明, 高温胁迫会引起鲍的摄食、新陈代谢等生理生化的异常, 破坏其机体内环境的稳态, 降低其抵抗病原入侵的能力和应对外部环境刺激的能力, 从而对其生长、免疫等产生不良的影响, 最终降低其生长速率、繁殖效率, 甚至导致鲍的死亡。在此基础上, 本文提出了鲍养殖生产中高温胁迫的预防调控措施, 以期为了解鲍对高温胁迫的响应机制、开展鲍的耐高温品种选育研究、预防鲍夏季高温大规模死亡的发生等提供参考。

关键词: 鲍; 高温胁迫; 响应机制

中图分类号: S 968.3

文献标志码: A

鲍俗称鲍鱼, 属软体动物门 (Mollusca) 腹足纲 (Gastropoda) 前鳃亚纲 (Prosobranchia) 原始腹足目 (Archaeogastropoda) 鲍科 (Haliotidae) 鲍属 (*Haliotis*), 是重要海水养殖经济贝类之一。因其味道鲜美、营养丰富, 深受消费者的喜爱。鲍种类繁多, 其中皱纹盘鲍 (*H. discus hannai*)、杂色鲍 (*H. diversicolor diversicolor*)、西盘鲍 [*H. sieboldii* (♀)×*H. discus hannai* (♂)] 和绿盘鲍 [*H. discus hannai* (♀)×*H. fulgens* (♂)] 等是我国目前养殖的主要经济种类。近年来, 随着养殖规模的逐步扩大和养殖集约化程度的不断提高, 尤其是在皱纹盘鲍南移成为南方的主要养殖种类后, 养殖鲍时常发

生大规模的死亡^[1-3], 给养殖业者带来了巨大的经济损失。病害、种质退化、特别是环境胁迫等因素都会引起鲍的死亡。环境胁迫中, 以高温胁迫引起养殖鲍大量死亡的现象较为典型。如自 1989 年以来, 法国先后暴发的几次大规模鲍死亡事件均发生在夏季高温期^[4]。2009—2015 年, 我国福建省罗源湾、平潭、连江等地的养殖鲍也出现了高温期大规模死亡的现象, 有的死亡率高达 60%。对高温胁迫导致养殖鲍大规模死亡的现象, 学者们已进行了深入研究^[5-7]。

本文从鲍的生长、繁育、存活、代谢和酶活性等生理生化指标, 细胞免疫、抗氧化系统、热

收稿日期: 2021-08-27 修回日期: 2022-01-18

资助项目: 科技部重点研发项目 (2018YFD0900304-5, 2021YFE0106100)

第一作者: 张克烽 (照片), 从事水产养殖技术与推广研究, E-mail: 154141002@qq.com

通信作者: 张子平, 从事水产动物功能基因组学研究, E-mail: zhangziping@hotmail.com



休克蛋白、调控细胞凋亡、NF- κ B 信号通路、PI3K-AKT 信号通路等相关基因的表达, DNA 甲基化和遗传多样性等方面总结了鲍高温胁迫响应机制的研究进展, 并提出了鲍养殖过程中高温胁迫的预防调控措施, 以期了解鲍高温胁迫响应机制、开展鲍的耐高温遗传改良研究、预防鲍夏季高温大规模死亡现象的发生等提供参考。

1 高温胁迫对鲍生理生化指标的影响

1.1 高温胁迫对鲍生长、存活的影响

鲍属变温动物, 高温胁迫对鲍影响的直观表现就是引起鲍的生长发育变缓、停滞, 甚至引起鲍的死亡。现将部分研究结果总结于表 1。

不同种类鲍的耐高温能力不同。如陈志森^[16]报道西盘鲍的度夏存活率比绿盘鲍和皱纹盘鲍都高, 绿盘鲍次之, 皱纹盘鲍最低。Alter 等^[17]报道绿黑鲍 [(*H. rubra* (♀) × *H. laevigata* (♂))] 对高温胁迫有比亲本更强的适应能力, 且长速较快, 表现出杂种优势, 这与 22 °C 高温胁迫下红鲍 (*H. rufescens*) 的生长和存活受到抑制, 而粉红鲍 [(*H. rufescens* (♀) × *H. corrugata* (♂))] 的生长和存活率则显著提高的报道^[18]相似。即使是同种鲍, 但不同规格, 其对高温胁迫的耐受力也不同, 养殖时间较长的鲍更易受高温胁迫的影响而死亡。Stone 等^[19]报道 26 °C 高温胁迫下, 2 龄的绿唇鲍 (*H. laevigata*) 的成活率比 3 龄的高。Travers 等^[7]报道成鲍更易受高温胁迫的影响。同种类不同群体的鲍对高温胁迫的耐受性能也不同, Xu 等^[20]报道 31 °C

急性热应激下, 不同群体的皱纹盘鲍幼体的存活率显著不同, 低温适应群体的存活率显著低于高温适应群体。

1.2 高温胁迫对鲍心率的影响

高温胁迫下鲍的心率随温度的升高呈先升高后降低的变化趋势, 利用线性回归分析对其心率的上升和下降阶段进行直线拟合, 从而求出交点温度即阿伦尼乌斯拐点温度 (Arrhenius break temperatures, ABT), 可用以表示鲍的耐高温性能 (图 1)。鲍的 ABT 越高, 表明其耐高温性能越强。林思恒等^[21]报道耐高温性能不同的 2 个皱纹盘鲍群体的 ABT 存在显著差异, 耐高温性能强的皱纹盘鲍群体的 ABT 显著高于不耐高温群体的。Chen 等^[22]报道西盘鲍、西氏鲍 (*H. sieboldii*) 和皱纹盘鲍的 ABT 分别为 (32.50±0.71)、(31.30±1.52) 和 (30.00±1.23) °C, 可见西盘鲍的耐高温性能比西氏鲍的强, 皱纹盘鲍的最差。Alter 等^[17]报道, 与 16 °C 相比, 23 °C 下的绿黑鲍与其父本均具有比其母本高的 ABT, 说明绿黑鲍和其父本较其母本更能适应高温胁迫; 而与其父母本的最大心率相比, 绿黑鲍的最大心率更加稳定, 说明其能够在更高的温度下保持正常的生理活动, 适温范围更广, 表现出了杂种优势。陈楠^[23]研究发现, 皱纹盘鲍的 ABT 仅与其养殖的温度有关, 其他因素如升温速率、个体大小、性别及饥饿情况等对其影响很小。

1.3 高温胁迫对鲍摄食的影响

温度变化直接影响鲍的摄食量和摄食率。有

表 1 高温胁迫下鲍的反应

Tab. 1 The response of abalone under high temperature stress

品种 species	适宜温度 suitable temperature	致死温度 lethal temperature	高温胁迫下的反应 reaction under high temperature stress	参考文献 references
杂色鲍 <i>H. diversicolor</i> <i>diversicolor</i>	最适生长温度为24-27 °C	32 °C	温度高于30 °C时, 杂色鲍的摄食和活动都减少; 在温度突变实验中, 当温度达到32 °C时, 50%的杂色鲍休克, 少部分开始死亡, 当温度超过34 °C时, 随着时间的延长, 其存活率急剧下降; 在温度渐变实验中, 杂色鲍耐受的最高温度为36 °C	[8-9]
皱纹盘鲍 <i>H. discus hannai</i>	成鲍的生长适温为10-22 °C; 1龄鲍的生长适温为15-22 °C; 4月龄鲍则在15 °C以上开始生长, 22 °C生长最快	26 °C以上成鲍开始出现死亡	高温胁迫下, 皱纹盘鲍的精子活力、受精率、孵化率、畸形率、变态率、变态幼体存活率和生长率、幼鲍生长率等都受到显著的影响; 温度高于26 °C时, 1龄鲍的摄食量减少, 生长停滞, 成鲍则开始死亡, 且其死亡率随温度的升高而升高, 31 °C时皱纹盘鲍死亡率高达81.1%	[10-15]
西盘鲍 <i>H. sieboldii</i> (♀) × <i>H. discus hannai</i> (♂)	13-22 °C	22-28 °C为危险期	温度由22 °C缓慢升至28 °C时, 鲍生长变缓, 出现较大的死亡; 温度在28-31 °C波动时, 绿盘鲍和西盘鲍基本不生长, 也不再死亡, 但当温度变化较大时, 如在从28 °C回落至22 °C的过程中, 温度变化较激烈时, 鲍的死亡率增高	[16]
绿盘鲍 <i>H. discus hannai</i> (♀) × <i>H. fulgens</i> (♂)	13-22 °C	22-28 °C为危险期	同上	[16]

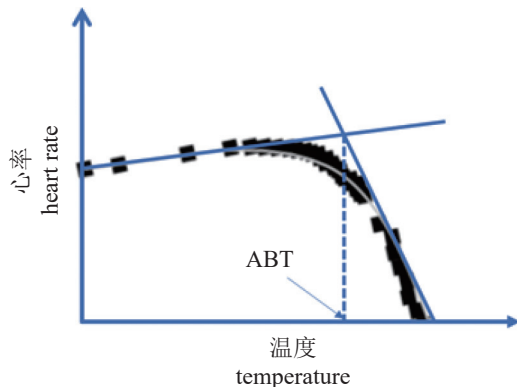


图 1 高温胁迫对鲍心率的影响及阿伦尼乌斯拐点温度示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the effect of high temperature stress on heart rate of abalone and Arrhenius break temperature (ABT)

研究发现, 皱纹盘鲍的摄食受温度的影响显著, 其摄食量和摄食率均随温度的升高而升高, 在 20 °C 时达到最大值; 在 20~25 °C, 皱纹盘鲍的摄食量随温度的升高而减少; 温度高于 26 °C 时, 皱纹盘鲍稚鲍的摄食量减少 50% 以上^[24-26]。聂宗庆等^[27]报道皱纹盘鲍成体在一年中有 2 次摄食高峰, 即春季至初夏和秋季, 此时水温为 8~24 °C, 在 8 月中下旬当水温升至一年的最高时, 其摄食量减少, 但即使水温超过 26 °C 其仍未停止摄食。类似地, 顾成柏等^[28]报道九孔鲍 (*H. diversicolor supertexta*) 在水温 18~28 °C 时正常摄食; 在水温 21~25 °C 时摄食旺盛; 而在水温高于 28 °C 时, 其摄食量减少。这与杂色鲍在水温高于 30 °C 时的活动和摄食都减少的现象基本一致^[8]。可见, 高温胁迫下鲍摄食量的减少可能与逆应激抑制其食欲有关。

1.4 高温胁迫对鲍繁育的影响

影响鲍繁育的因素有很多, 其中温度起着关键性的作用。在一定的温度范围内, 温度越高, 鲍的性腺发育速率越快, 性腺指数也越高, 但是当温度超过一定值时, 其就会对鲍的性腺发育和繁殖产生显著的影响。Rogers-Bennett 等^[29]报道高温胁迫会降低红鲍的性腺发育程度, 使雄鲍精子的产生数量显著减少; 同样, 高温胁迫也会使雌鲍卵母细胞的产生数量减少及雌鲍的性腺指数和消化腺指数降低, 只是其对雌鲍的影响效果不如其对雄鲍的显著。Travers 等^[4]报道在 6 月 12 日—7 月 12 日, 欧洲鲍 (*H. tuberculata*) 成熟卵母细胞

的平均直径和内脏状况指数 (visceral condition index) 下降, 在 9 月 4 日—9 月 26 日, 这些参数出现第 2 次下降, 成熟的卵母细胞在 9 月底消失, 内脏指数从 6.3×10^{-6} 减少到 5.4×10^{-6} 。Sukhan 等^[30]报道雄性皱纹盘鲍的生殖腺指数在繁殖初期没有出现任何明显的变化, 然而, 在繁殖高峰期, 与正常水温组的相比, 高温胁迫暴露组鲍的生殖腺指数显著降低。Sukhan 等^[30]的结果也显示, 繁殖高峰期时, 与正常水温条件下相比, 高温胁迫下雄鲍的促性腺激素释放激素 (GnRH)、促性腺激素释放激素样肽 (GnRH-like peptide)、促性腺激素释放激素受体 (GnRH-R)、神经肽丙-脯-甘-色 (APG-Wamide) 等基因的表达水平在不同组织中都显著降低, 而血清素受体 (serotonin receptor, 5-HTR)、热休克蛋白 70 (heat shock protein 70, HSP70) 基因的表达水平则显著提高。因此, 他们认为高温胁迫通过影响鲍对 *GnRH*、促性腺激素释放激素样肽基因、*GnRH-R*、*APGWamide*、*5-HTR* 和 *HSP70* 的表达以及血淋巴的睾酮水平的调节来影响鲍的内分泌, 从而抑制鲍的性腺发育, 进而影响鲍的繁殖, 即高温胁迫主要通过影响促性腺激素和生殖激素等的分泌水平来影响鲍的繁殖。

1.5 高温胁迫对鲍新陈代谢的影响

在一定的温度范围内, 鲍的代谢速率随温度的升高而升高, 但当温度升高到一定值或温度变化较激烈时, 其代谢速率则会降低。

高温胁迫对鲍呼吸和排泄的影响 贝类新陈代谢的基本生理活动包括呼吸和排泄, 反映其新陈代谢的重要指标有耗氧率和排氮率^[31-32]。在鲍的适温范围内, 高耗氧率和排氮率表明其体内的温度在其代谢酶活性较高的范围内, 故其机体的代谢较旺盛。王崇懿等^[33]报道在 13~28 °C, 随温度的升高, 九孔鲍的耗氧率呈升高的趋势, 但当温度达到 33 °C 时, 九孔鲍的耗氧率却比 28 °C 时的低, 其原因可能是温度超出九孔鲍的适温范围, 导致其呼吸代谢减缓。但此结果与阎希柱等^[34]报道九孔鲍的耗氧率在 23 °C 时达到最高值有所不同。这可能是由九孔鲍样品来源不同或实验驯化条件的不同^[35]所致。类似的研究发现, 在 5~25 °C, 随温度的升高, 皱纹盘鲍的耗氧率和排氮率呈升高的趋势, 并在 20 °C 时达到最高值, 之后呈下降的趋势, 20 °C 是其生理代谢的转折点^[36-38]。Kang 等^[39]报道, 在稳定的温暖的夏季条

件下, 皱纹盘鲍的代谢速率随温度升高而急剧升高, 并根据短期温度的变化而变化。鲍在温度稳定和温度急性波动期间的排氨率相当。当鲍暴露于波动的温度下(即温度范围为 20~26 °C), 与暴露于稳定的高温(26 °C)下相比, 其代谢酶的活性下调, 结构相关蛋白的表达上调, 说明鲍在热波动期间可通过在较低温度暴露时调节生理性状和蛋白质表达, 以缓冲在夏季极端温度下的致死后果。

高温胁迫对鲍能源物质比的影响 高温胁迫会影响鲍的能量代谢。作为动物呼吸排泄的生理指标和揭示其代谢规律的重要参数, 动物呼吸底物的氧氮比(O/N)值常被用于估计生物代谢过程中的能源物质比。通过测定O/N, 可以了解特定状态下动物体内的蛋白质、脂肪、糖类的代谢之间的比例关系。当O/N值大于24时, 表示动物机体以脂肪和碳水化合物的代谢为主; O/N值较低时, 表示动物机体以蛋白质的代谢为主^[40]。王崇懿等^[33]报道在13~33 °C, 不同规格的九孔鲍的O/N值范围为0.294~0.795, 在高温33 °C时O/N值最低。毕远溥等^[37]在测定不同温度下皱纹盘鲍的O/N值时也得到了类似的结果, 表明高温胁迫会使鲍的蛋白质的代谢水平提高。另外, 姜妮妮等^[36]报道温度缓变处理组的皱纹盘鲍的O/N值变化范围为25.06~77.82, 显著高于温度骤变组的O/N值, 说明温度缓变过程中皱纹盘鲍以脂肪和碳水化合物的代谢为主, 而温度骤变则使其脂肪和碳水化合物的代谢水平显著降低, 其蛋白质的代谢水平显著提高。Lin等^[41]研究发现, 度夏期间, 皱纹盘鲍体内的各类供能物质如蛋白质、糖原及脂质的含量均随温度的升高而减少。由此可见, 高温胁迫和温度骤变胁迫均会使鲍的蛋白质的代谢水平提高。若鲍体内的蛋白质不能及时得到补偿而被消耗过度, 将会导致鲍的消瘦、死亡。为应对高温胁迫对鲍造成的不良影响, 有些学者通过改变饲料的配方来提高鲍耐高温胁迫的能力, 如在高温期间投喂高植物蛋白、低动物蛋白(植物蛋白原料占39%, 动物蛋白原料占18%)的饲料, 可使夏季高温期鲍的存活率得到显著提高^[42]。投喂添加酵母铬和虾青素的饲料, 可提高鲍的血清和肝胰腺的抗氧化能力^[43]。

高温胁迫对鲍代谢产物的影响 Rosenblum等^[44]报道在食物受限胁迫下, 红鲍的足部肌肉代谢物的类别显著减少, 同时消化腺内的代谢物水平被保留或增加, 而在食物受限和高温联合胁迫

下, 这2种组织的代谢受到更大的扰动。Xu等^[20]从皱纹盘鲍10 °C和30 °C适应群体中分别鉴定出了1 815和1 314个热应激前后的差异代谢物, 发现10 °C适应群体在31 °C急性热应激后, 积累了更多的有害物质, 如胞嘧啶(cytosine)、L-古洛糖伽玛内酯(L-gulonic gamma-lactone)、苯氧苄胺(phenoxybenzamine)、薰衣草醇(lavandulol)、β-丙氨酸(β-alanine)、戊二酸(glutaric acid)等, 引发了进一步的应激反应和病理生理过程。相比之下, 30 °C适应群体有更强的代谢调节能力, 其原因可能是高温适应对鲍的代谢过程产生了特定的影响, 使它们在暴露于31 °C急性热应激时能够以有利于生理的方式快速做出反应, 产生更多对代谢稳态有益的物质: 各种二肽、抗氧化剂和神经保护物质, 如脯氨酸-色氨酸(Pro-Tyr)、脯氨酸-天冬酰胺(Pro-Asn)、苏氨酸-丙氨酸(Thr-Ala)、D-葡萄糖-6-磷酸(D-glucose-6-phosphate)、氰尿酸酰胺(ammelide)、甲硫腺苷(5'-S-methyl-5'-thioadenosine)、4-羟基肉桂酸(4-hydroxycinnamic acid)、邻香豆酸(trans-2-hydroxycinnamic acid)、可可碱(theobromine)、N-乙酰-D-氨基葡萄糖(N-acetyl-D-glucosamine)、硫丙酰甘氨酸(tiopronin)、苯丙氨酸(L-phenylalanine)、二甲基甘氨酸(dimethylglycine)、苯丙氨酸-丙氨酸(Phe-Ala)、阿吗碱(ajmalicine)等, 使它们易于在恶劣的环境中生存。高温胁迫对鲍代谢产物影响的分析结果表明, 热应激导致鲍的线粒体衰竭, 使其中的氨基酸和脂肪酸的氧化代谢不完全, 细胞中不稳定的代谢中间物大量积累, 从而造成鲍的成活率降低。这些结果为解析鲍的耐高温胁迫机制提供了代谢组学的依据。

1.6 高温胁迫对鲍几种酶的活性的影响

高温胁迫对鲍抗氧化酶体系的影响 氧自由基对于机体的健康具有两面性。一方面, 少量的自由基是生物体所必需的, 它们作为第二信使, 对信号传导起重要作用, 具有调控基因表达的功能^[45]。氧自由基还是天然的免疫成分之一, 可通过氧化作用杀灭入侵的病原^[46], 但过多的自由基如果不能及时被清除, 也会攻击各种生物大分子, 引起一系列氧化损伤, 进而引起生物体的各种生理病变^[45]。抗氧化系统在保护鲍免受过多氧自由基的伤害时发挥着重要的作用, 其主要包含有超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)等^[45, 47]。短期、轻微的高温胁迫会刺激鲍提高其自身的SOD、

CAT的活性来清除体内因胁迫而产生的多余的活性氧自由基, 但长时间或者剧烈的高温胁迫会破坏鲍机体内环境的稳态, 导致其SOD、CAT的活性降低。姜妮妮等^[36]研究发现, 皱纹盘鲍受高温胁迫后的12 h内, 消化腺中的SOD和CAT的活性均显著升高, 随后出现不同程度的下降。贾艳丽等^[48]发现, 当温度由22 °C升至28 °C时, 皱纹盘鲍SOD的活性显著升高; 当温度由28 °C升至31 °C时, SOD的活性未发生显著变化。时少坤^[49]研究显示, 30 °C时皱纹盘鲍与日本盘鲍杂交而成的日盘鲍[皱纹盘鲍*H. discus hannai* (♀) × 日本盘鲍*H. discus discus* (♂)] SOD的活性显著降低。同样的, 李亮^[50]在温度骤变对皱纹盘鲍与黑足鲍(*H. iris*)杂交而成的黑盘鲍[*H. discus hannai* (♀) × *H. iris* (♂)]的SOD的活性影响的研究中发现, 以19 °C为基点温度, 随温度的升高, SOD的活性升高, 但29 °C时SOD的活性又有所降低; 而以14 °C为基点温度, 随温度的升高, SOD的活性升高, 但在29 °C时SOD的活性又有所降低, 2个实验的结果相似, 即SOD的活性都呈先升高后下降的变化趋势。由此推测可能是高温胁迫对黑盘鲍的内环境稳态造成破坏, 从而导致其SOD的活性下降。

高温胁迫对鲍酚氧化酶(phenoloxidase, PO)的活性的影响 酚氧化酶作为识别和防御系统的组成成分, 能及时反应并识别异物, 阻止异物的入侵, 防止血液流失, 在非特异性免疫中发挥着重要的作用^[51]。高温胁迫后, PO的活性会先随温度的升高而升高, 当温度超过一定值时, 其又随温度的升高而降低, 从而造成鲍的免疫力降低。Min等^[52]报道高温胁迫(≥24 °C)后, 与对照组相比, 皱纹盘鲍血淋巴的PO活性得到显著升高。Hooper等^[53]报道26 °C高温胁迫下, 绿黑鲍的抗菌能力、酚氧化酶的活性等都显著降低。Cheng等^[6]报道温度由28 °C升至32 °C时, 杂色鲍的PO活性和血细胞的吞噬能力都显著降低, 但呼吸爆发显著增强; 注射副溶血性弧菌(*Vibrio parahaemolyticus*)后, 28 °C组的杂色鲍未出现死亡, 而32 °C组的杂色鲍72 h后全部死亡, 由此可见, 以酚氧化酶为代表的鲍的非特异性免疫力受高温胁迫的影响显著。Travers等^[4]发现欧洲鲍的PO的活性在夏季显著降低, 这似乎与欧洲鲍的免疫系统在夏季被抑制, 致使其易受哈维氏弧菌(*V. harveyi*)的感染有关。当然, 有研究表明,

现有文献中软体动物体内的PO很可能是与其结构、功能都相近的酪氨酸酶(tyrosinase)^[54], 具体还有待于进一步的研究。

高温胁迫对鲍其他主要免疫相关酶活性的影响 酸性磷酸酶(ACP)、碱性磷酸酶(AKP)和溶菌酶(LZM)等也是贝类非特异性免疫系统的重要组成部分^[55], 在抵抗病原入侵时发挥着重要的作用。受高温胁迫或温度突变骤变胁迫的影响时, 鲍可通过提高体内相关免疫酶的活性, 以增强机体的免疫力, 但温度过高或高温胁迫时间过长时, 鲍的免疫酶活性则会降低, 最终导致其免疫力降低。

姜妮妮等^[36]发现, 温度骤变引起皱纹盘鲍的ACP的活性显著升高; 高温胁迫后的6 h以内, ACP的活性明显升高。贾艳丽等^[48]研究显示, 温度由22 °C升至25 °C时, 皱纹盘鲍的ACP、AKP的活性均升高; 温度由25 °C升至28 °C时, ACP、AKP的活性均显著升高; 温度由28 °C升高到31 °C时, ACP的活性继续显著升高, 而AKP的活性不仅没有继续升高反而出现下降的趋势, 可能是高温胁迫导致AKP活性降低, 或机体对这2种酶存在不同的调控机制。姜妮妮等^[36]研究发现, 温度急剧升高后的24 h内, 皱纹盘鲍消化腺中的LZM活性升高, 并显著高于对照组, 其活性于高温胁迫后第3小时达到最高; 高温胁迫48 h后, 25 °C骤变处理组的LZM活性与对照组相比差异不显著。类似的, 贾艳丽等^[48]研究发现, 温度由22 °C升至28 °C时, 皱纹盘鲍的LZM活性也有所升高, 但与对照组相比差异不显著; 温度由28 °C升至31 °C时, LZM的活性降低。时少坤^[49]报道受30 °C高温刺激48 h后, 日盘鲍血淋巴中的AKP、LZM的活性与对照组相比, 均显著降低。李亮^[50]发现, 29 °C处理组的黑盘鲍的LZM活性在温度骤变刺激后比其他温度组都低, 且随着时间的推移这种差距越来越明显, 这可能与温度过高或温度骤变胁迫导致LZM活性的降低有关。这些结果也证明了鲍的非特异性免疫力受高温胁迫的影响显著。

2 高温胁迫对鲍细胞免疫的影响

细胞免疫和体液免疫是鲍抵御各种病原侵袭的主要手段。血细胞总数(total hemocytes count, THC)是反映无脊椎动物细胞免疫力变化的指标。丁鉴锋^[56]研究显示, 14、20和26 °C条件下皱纹盘鲍的THC均比8 °C下的THC少, 但未表现出

显著差异;不同温度下血细胞的死亡率和不同类型的血细胞百分比与对照组的相比也均未表现出显著差异;血细胞的吞噬活性先随温度的升高而升高,之后又随温度的升高而降低;血淋巴的呼吸爆发能力则呈随温度的升高而降低的趋势,这可能与高温胁迫导致皱纹盘鲍的免疫力的降低有关。Travers 等^[4]报道,6月底欧洲鲍开始出现产卵现象,此时鲍的血细胞总数开始增加,并在8月达到高峰,同时,极低的血细胞死亡率下降并达到最低值。在8月和9月底,血细胞的多样性显著下降。7—9月,血细胞的吞噬指数和总蛋白质的含量均显著降低,而基础活性氧自由基的产量在7月和9月出现2个高峰,凝集素的滴度也显著增加。在感染哈维氏弧菌后,鲍的成活率从6月的90%降至9月的10%。由此推测可能是温度刺激哈维氏弧菌的繁殖,而欧洲鲍又处于繁殖后体质较差的阶段,最终导致鲍的大量死亡。类似的,Cheng 等^[6]研究了杂色鲍在不同温度条件下的免疫力及对弧菌感染的反应,发现高温胁迫下,杂色鲍的THC显著减少,其免疫力和对弧菌感染的抵抗力均下降。Hooper 等^[53]报道26℃高温胁迫期间,绿黑鲍的THC显著增加,并在高温胁迫的第1天达到最多;虽然血淋巴的吞噬率也在高温胁迫的第1天升高,但第2天就又恢复到原来的水平。由此可见,夏季高温期间,可能是高温胁迫引起的免疫抑制使鲍的细菌性疾病的发病率增高,从而造成鲍的夏季死亡率高。类似的,Dang 等^[57]报道高温胁迫下,黑唇鲍(*H. rubra*)的THC在第1天增加,然后在第3和第7天减少至对照组的水平,但长期暴露于高温后,其抗菌活性显著降低,该结果与已有的研究结果^[4, 6, 53, 56]相一致,均表明高温胁迫下,鲍的免疫力和对弧菌感染的抵抗力均受胁迫的影响而降低,导致鲍极易被感染,发生细菌性疾病。

3 高温胁迫对鲍基因表达的影响

3.1 高温胁迫对鲍酶类抗氧化系统基因的影响

高温胁迫时,不同组织中的抗氧化系统基因具有不同的响应机制。De Zoysa 等^[58]研究发现,28℃高温胁迫后,日本盘鲍(体重50~60g)鳃组织抗氧化酶体系中的CAT、硫氧还蛋白过氧化物酶(TPX)、硒谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px)的表达水平提高,CuZn超氧化物歧化酶(CuZn-SOD)

和硫氧还蛋白-2(Trx-2)的基因表达水平降低。而在姜妮妮等^[36]的报道中,25℃的高温胁迫却使皱纹盘鲍(壳长4.6cm)血细胞和肌肉组织中的CuZn-Sod的表达水平得到显著提高,且血细胞中的CuZn-Sod的表达水平最高,与其功能相一致。导致此差异表达的原因是很多,可能是由不同种群、不同组织或不同规格的鲍适应环境的方式不同造成的。

3.2 高温胁迫对鲍非酶类抗氧化基因的影响

为应对高温胁迫刺激产生的过量的活性氧物质,避免其对机体造成脂质的过氧化、酶的失活等现象的出现,鲍除了会启动酶类抗氧化系统外,还会通过非酶类抗氧化分子如铁蛋白(Fer)、热休克蛋白等来减少活性氧物质对机体的氧化损伤。铁蛋白有Fer1和Fer2,它们在生物体内铁的贮存与释放、发育调控、机体免疫防御应答等过程中均发挥着重要的作用。贾艳丽^[59]研究发现,急性高温刺激后,青岛和汕尾2个皱纹盘鲍群体的Fer1、Fer2的基因表达水平均有提高,但是2个群体的Fer1的基因表达水平在不同温度刺激后,相对于对照组的表达水平提高的最高倍数值为6倍左右,而不同温度刺激后,2个群体的Fer2的表达水平都有显著提高,只是效应时间和表达水平存在差异,青岛群体的Fer2的表达水平在24℃刺激后的第12小时达到最高值,接近对照组的3万倍,28和32℃高温刺激后青岛群体的Fer2的基因表达水平在第8小时达到最高值,接近对照组的1万倍,而汕尾群体的Fer2基因表达水平在28℃刺激1h后达到最高值,接近对照组的70倍,在其他高温刺激后和不同时相中的表达水平都接近对照组的40倍,由此可见,高温胁迫刺激后汕尾群体的Fer2的基因表达水平的提高量远低于青岛群体。实验中Fer2的基因表达水平在高温胁迫后出现了极显著的升高,表明其参与了鲍高温胁迫响应的调节。另外,2个群体的Fer1的基因表达水平显著低于Fer2,说明Fer1的表达受温度胁迫的影响较小,其编码的蛋白在高温胁迫后发挥的保护作用可能比Fer2的小。热休克蛋白在细胞生长、发育、分化中均发挥着重要的调节作用。目前,已有很多关于鲍的热休克蛋白基因参与高温胁迫响应的报道^[23, 50, 60-67]。这些报道均表明,高温胁迫对鲍的热休克蛋白基因的表达产生了显著影响。鲍可通过提高热休克蛋白基因

(HSP70 和 HSP90) 的表达水平来应对高温胁迫。但是不同组织中的热休克蛋白基因的表达规律不同, 比如 Cheng 等^[60]报道皱纹盘鲍肌肉中的 HSP70 的表达水平在受热刺激和鳃弧菌 (*V. anguillarum*) 感染后均显著提高, 96 h 后恢复至正常水平; 而鳃组织中的 HSP70 的表达水平在受热刺激和鳃弧菌感染 12 h 后达到最高, 并一直维持相对较高的水平。Kyeong 等^[64]报道热休克蛋白基因的表达模式具有组织特异性。此外, 不同群体的 HSP70 的表达水平不同。不同群体 HSP70 的表达水平受高温胁迫后提高的幅度和达到最高值后下降的幅度也有所不同。虽然鲍通过短时间内提高 HSP70 的表达水平来适应外界环境的刺激, 且其应激上调的表达水平与环境 (温度) 的刺激呈正相关^[62], 但这种调控可能是不断调整与适应的过程, 而不是连续的^[50]。由于 HSP40 的表达可以提高 HSP70 的表达效率, 因此, 推测其更高的上调倍数是使鲍具有更强耐热性能的原因之一^[23]。研究还表明, 在应对急性热刺激时, 鲍 HSP90 发挥的作用比 HSP70 的大^[59]。

3.3 高温胁迫对鲍调控细胞凋亡的相关基因的影响

高温胁迫会引起鲍细胞的死亡, 此过程中细胞凋亡 (apoptosis) 相关基因的表达会受到调控, 以避免细胞的直接坏死 (necrosis) 对邻近的细胞造成更严重的损伤。目前已有研究的调控细胞凋亡的相关基因主要有抗细胞凋亡因子 (defender against cell death 1, DAD1) 基因和编码 Caspase 募集功能域 (Caspase recruitment domain, CARD) 基因。DAD1 不仅参与免疫调控, 还参与细胞凋亡的调控。王国栋等^[68]报道杂色鲍 DAD1 在水温由 25 升至 28 °C 时, 高温处理组的表达水平比对照组的显著提高; 类似的, 水温升至 31 °C 并持续 4 和 96 h 时, 高温处理组的表达水平也同样显著高于对照组。其原因可能是机体在正常情况下存在一定程度的细胞凋亡, 当高温胁迫时, 机体的内稳态被破坏, 导致细胞的凋亡程度升高, 为防止不必要的细胞凋亡给机体带来更大的损伤, 作为调控细胞凋亡的 DAD1 的表达水平也随之提高。CARD 不仅参与细胞分化、免疫, 还参与细胞凋亡的调控等。张丽莉等^[69]发现, 水温升至 31 °C 并持续 4 和 24 h 时, 高温处理组的杂色鲍 CARD 的表达水平得到提高, 并显著高于对照组。其原

因可能是杂色鲍的血细胞会受高温胁迫而发生死亡或凋亡, 其细胞通过提高 CARD 的表达水平来发挥抗细胞凋亡的作用, 以防止不必要的凋亡对机体造成更大的损伤。其与杂色鲍 DAD1 在应对高温胁迫时的反应相似。由此推测, 在高温胁迫时, 杂色鲍可能是通过控制上述这 2 种基因或更多种基因表达的上调幅度来防止不必要的细胞凋亡对机体造成更大的损伤。

3.4 高温胁迫对鲍 NF- κ B 信号通路相关基因的影响

NF- κ B 信号通路在鲍抵御外界刺激的先天免疫中发挥着重要的作用, 是先天免疫中最重要的信号通路, 其不仅参与对病原微生物感染的抵抗过程, 同时也参与了环境胁迫下机体的免疫防御。Zhang 等^[70]报道杂色鲍 NF- κ B 信号通路中的 20 多个基因, 如髓样细胞分化蛋白 88 基因 (*MyD88*)、Toll 样受体 2 基因 (*TLR2*)、*TLR4*、*TLR6*、肿瘤坏死因子受体相关因子 2 基因 (*TRAF2*)、*TRAF6*、NF- κ B、NF- κ B 抑制因子基因 (*I κ B1*)、*Akirin2*、白介素-1 受体相关激酶 4 基因 (*IRAK4*) 等受高温、高温叠加缺氧等不同刺激的影响, 在不同的时相都有不同程度的显著变化, 且这些变化的模式在鲍的血细胞和鳃组织中又有所不同。可见, 这些 NF- κ B 信号通路相关的基因均参与了鲍应对高温胁迫等不同环境因子刺激的免疫调节。同时, 在抵御高温胁迫等刺激时, 鲍的血细胞和鳃组织中可能存在着既相互独立, 又彼此协作共同发挥着免疫防御作用的不同免疫调节机制。

3.5 高温胁迫对鲍 PI3K-AKT 信号通路相关基因的影响

作为细胞内的经典信号通路之一, PI3K-AKT 信号通路在抵抗病原入侵和应对外部环境刺激时发挥着重要的作用。Sun 等^[71]报道在正常的温度和溶解氧条件下, 副溶血性弧菌感染后, 杂色鲍的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 (serine/threonine-protein kinase, AKT) 基因、磷脂酰肌醇 3-激酶 (phosphatidylinositol-4,5-bisphosphate3-kinase, PI3K) 基因和 PI3K-AKT 信号通路的其他成员基因, 在鳃、血细胞和肝胰腺组织中的表达水平均得到显著提升, 由此可见, PI3K-AKT 信号通路在抵抗病原微生物感染时发挥着重要的作用。但是当处于高温胁迫和高温叠加缺氧联合胁迫等不利环境

应激的条件下, 再次受到弧菌感染时, 这些基因的表达水平不仅没有得到显著提高, 反而被显著抑制, 表明在高温胁迫等不利环境刺激下, PI3K-AKT 信号通路参与诱导杂色鲍产生免疫抑制的过程, 从而使杂色鲍的免疫系统受到抑制。

3.6 高温胁迫对不同耐受群体鲍的转录组的影响

Chen 等^[72]用转录组方法比较了高 ABT 值(红壳色, 较耐受)与低 ABT 值的皱纹盘鲍群体对高温胁迫的反应。红壳色群体的胁迫组与对照组之间共发现了 3 370 个差异表达的基因, 其中表达上调的基因有 2 217 个, 表达下调的基因有 1 153 个。在低 ABT 值群体中, 发现差异表达的基因仅有 1 351 个, 其中与红壳色群体共有的基因有 1 046 个, 低 ABT 值群体特有的差异表达的基因有 305 个, 在发现的 1 351 个差异表达的基因中, 表达上调的基因有 1 121 个, 表达下调的基因有 230 个。这些差异表达的基因的 KEGG 可注释到内质网蛋白加工、NOD 受体的信号通路、TNF 信号通路、泛素介导的蛋白质水解、抗原的加工和递呈、细胞凋亡等通路。其中内质网蛋白加工这一通路是这 2 个群体中热应激组与对照组相比, 差异最显著的, 红壳色群体中富集于此通路的差异表达的基因有 40 个, 而低 ABT 值群体中富集于此通路的差异表达的基因仅有 29 个。大量的热休克蛋白家族基因都富集于此通路中。由此可见, 热耐受群体通过启动许多热休克蛋白基因的大量表达来应对高温胁迫。Shiel 等^[73]报道热应激下, 耐热绿唇鲍群体和热敏感绿唇鲍群体的转录组间存在着 487 个表达显著差异的基因, 这些基因不仅与米霉素 1 等基因参与的新陈代谢有关, 还与多重表皮生长因子样结构域 10、溶菌酶等基因参与的免疫有关。由此可见, 这些基因的差异表达使鲍能够耐受高温胁迫与它们参与的新陈代谢和免疫机能都有关系。林思恒^[74]报道皱纹盘鲍高温胁迫前后有 7 912 个基因差异表达, 高温耐受性群体与高温敏感群体间有 4 933 个基因差异表达, 1 龄个体与 2 龄个体间有 6 663 个基因差异表达。Yao 等^[75]报道在皱纹盘鲍肝胰腺转录组学分析的结果中, 发现共有 17 852 个单基因被注释; 与 22 °C 的对照组相比, 33 °C 高温胁迫下的实验组共有 8 532 个显著差异表达的基因, 其中表达上调的基因 4 788 个, 表达下调的基因 3 744 个。富

集分析表明, 线粒体损伤基因的表达上调, DNA 损伤形成; 脂肪酸和氨基酸合成相关基因的表达增加; 脂肪酸分解相关基因的表达减少; 未折叠的蛋白质反应和内质网相关的降解被触发以缓解内质网应激; 此外, 凋亡途径被激活。然而, 一些与抗细胞凋亡和分子伴侣相关的基因在热应激后被上调以维持体内平衡。为解析粉红鲍耐高温杂种优势的形成机制, Tripp-Valdez 等^[18]用转录组学方法分析了红鲍及其与粉鲍 (*H. corrugata*) 的杂种粉红鲍对高温胁迫的反应, 发现红鲍在 18 °C 适宜温度和 22 °C 高温胁迫下共有 1 194 个差异表达的基因, 粉红鲍在 18 和 22 °C 下共有 1 441 个差异表达的基因。在这些差异表达基因中, 来自红鲍的更多的是参与免疫的基因或参与坏死过程的反应和调节的基因; 来自杂种鲍的则更多的是与有机酸生物合成过程、牛磺酸代谢过程、谷氨酰胺家族氨基酸代谢过程有关的基因。与免疫反应和坏死过程相关的基因和癌症通路基因的表达模式显示, 在红鲍中, 升温诱导 2 种 *caspase-8* 亚型, 1 种 *caspase-2* 和 *TLR4* 的表达上调, 而 1 种细胞凋亡抑制蛋白 (*baculoviral IAP repeat-containing 3, BIRC3*) 基因则被诱导下调。相反, 在粉红鲍中, 升温没有引起 *BIRC3* 的显著变化, 而使 1 种 *caspase-8* 亚型被显著抑制。可见, 细胞凋亡抑制蛋白基因 *BIRCs* 的诱导和凋亡基因 *caspases* 的抑制在决定生物对高温胁迫的抗性中起着重要的作用。另外, 不同温度下, 红鲍和粉红鲍间的表达模式对比结果显示, 在对照温度 18 °C 下, 粉红鲍与红鲍相比, 有 6 327 个差异表达的基因, 其中表达上调的基因有 5 271 个, 表达下调的基因有 1 056 个。而在 22 °C 高温胁迫下, 粉红鲍与红鲍相比, 有 4 892 个差异表达的基因, 其中表达上调的基因有 4 424 个, 表达下调的基因有 468 个。在这 2 种比较中, 上调转录本的功能富集表明, “氧化还原”过程是一个关键的生物过程。此外, 粉红鲍表现出与细胞外结构和基质组织、骨生长、骨发育和软骨发育相关过程的过渡代表。另一方面, 下调转录本的功能富集表明了涉及染色质组织、共价染色质修饰、组蛋白修饰以及一些甲基化相关过程的富集。在 18 和 22 °C 下, 与红鲍相比, 谷胱甘肽转移酶基因、谷胱甘肽脱氢酶基因、谷胱甘肽还原酶基因和 NADH 脱氢酶基因是粉红鲍参与氧化还原过程中表达上调最高的差异表达基因。由此推测, 红鲍对高温胁迫没有适应能力,

从而导致其更高的代谢率和细胞死亡途径的激活, 这可能与细胞损伤率的增加有关, 即高温胁迫下红鲍的代谢率增加可能导致 ROS 的产生, 导致细胞和 DNA 损伤, 因此, 机体通过激活细胞凋亡机制以消除因高温胁迫而导致的损伤细胞, 但在此过程中需要消耗大量的能量, 于是原本用于与生长相关的能量都被分配到更为紧迫的细胞应激反应和损伤控制中来, 最终导致鲍的生长和生存受到限制。高温胁迫下, 粉红鲍抗氧化基因和参与生物矿化基因的表达水平均较高, 使得机体能对高温胁迫作出快速反应, 避免高温胁迫引起粉红鲍的细胞损伤, 同时也使机体产生的能量被用于生物的合成和生长, 而体现出杂种优势。Tripp-Valdez 等^[76]发现在急性低氧、高碳酸血症及二者联合下的升温会使绿鲍 (*H. fulgens*) 的鳃和肌肉的基因表达发生转变, 即由能量代谢相关基因的表达(下调)向 *HSP70* 上调转变, 表明在高温胁迫时的持续的细胞能量生产过程中, 损伤预防和修复系统强烈上调。此外, 低氧和高碳酸血症联合作用下的升温使这 2 种组织中柠檬酸合酶的 mRNA 水平保持不变, 这与他们在前期研究^[77]中发现的肌肉中的酶活性的模式一致, 表明在应对高温胁迫时, 鲍可通过维持而非下调线粒体的活性来应对。他们的前期研究^[77]还发现, 虽然绿鲍可通过代谢抑制使其肌肉组织保持有氧代谢模式以应对低氧和高碳酸血症联合作用下的升温胁迫, 但这可能会导致其原有功能的丧失。这也可从他们更早的报道^[78]中得到印证, 即鲍的氧气消耗受限, 肌肉痉挛和附着能力丧失, 他们推测热应激期间低氧和高碳酸血症联合胁迫会导致鲍的耐热临界最高值降低。

3.7 高温胁迫对鲍 DNA 甲基化和鲍遗传多样性的影响

当高温胁迫时, 鲍可通过改变 DNA 甲基化模式来调控基因的表达, 以适应胁迫。Kong 等^[79]报道高温胁迫下, 皱纹盘鲍的 DNA 甲基化水平未见显著差异, 但是某些位点的甲基化方式发生了改变, 从而产生适应高温胁迫的表型。陈楠^[23]报道皱纹盘鲍、西氏鲍、西盘鲍的总甲基化水平随着高温胁迫的持续呈现先降低后升高的变化趋势。除了 27 °C 下的西氏鲍外, 其他温度实验条件下, 皱纹盘鲍的总甲基化水平比另外 2 个群体的都高。由此可见, 西氏鲍和西盘鲍耐高温的原因可能与

其基因组的甲基化水平较低、抗逆基因易于表达有关。

目前有关鲍的遗传多样性的研究已有很多, 集中在皱纹盘鲍、杂色鲍、九孔鲍等主要养殖经济品种不同种群遗传多样性的分析、野生种群与人工养殖群体的遗传多样性的分析等^[80-83]。但有关环境因子对鲍的遗传多样性影响的研究相对较少。相关研究表明, 高温胁迫会对鲍的遗传多样性产生影响。如陈楠^[23]报道在对高温环境适应的过程中, 虽然皱纹盘鲍群体的遗传多样性出现逐渐降低的趋势, 但一些稀有等位基因的频率却得到了显著的提高。这种遗传多样性丢失的现象也在南非鲍 (*H. midae*)^[84]、黑唇鲍中出现过^[85]。其原因可能与累代人工养殖造成的群体遗传学瓶颈效应 (bottleneck effect) 有关。经多代养殖后, 某些鲍因其基因型不适应于人工养殖的环境条件而死亡, 尤其是为了使鲍适应高温的养殖环境, 采用定向选择加近交的育种方式剔除了基因型不适应于养殖环境要求的鲍, 从而造成鲍的遗传多样性丢失, 而其中的一些稀有等位基因或隐性等位基因, 特别是有助于高温适应的等位基因的频率则得到了提高。这种推测可从人工繁育时种鲍数量少、近交程度提高、有效群体规模小、特定的环境等因素均会造成养殖群体的遗传多样性的减少的报道^[85-87]得到佐证。这也暗示我们既要做好鲍的良种选育, 做到养殖良种化, 以提高养殖效率, 也要注重野生种群的保护, 使自然群体的遗传多样性得以保持。

4 展望

目前, 研究人员从鲍的生长、繁育、存活, 代谢和酶活性等生理生化指标, 细胞免疫, 抗氧化系统、热休克蛋白、调控细胞凋亡、NF- κ B 信号通路、PI3K-AKT 信号通路等相关基因的表达, DNA 甲基化和遗传多样性等方面探讨了鲍高温胁迫的响应机制。但由于鲍在养殖过程中受温度、盐度、溶解氧、光照等众多因素的胁迫, 且它们之间又相互影响, 因此, 应加强多因素综合作用对养殖鲍影响的研究; 另一方面, 虽然目前鲍高温胁迫可采取的预防调控措施, 有工厂化养殖在水泥池上方加盖遮阳网、循环水养殖、封闭喷水降温或空调降温等, 海区吊养鲍则可采取增加鲍的吊养水深、外海深水养殖或是采取“南北接

力”的方式进行养殖。同时, 开展鲍生态混养, 如在水泥池开展鲍、海参混养, 让海参摄食鲍的残饵; 在海区鲍的吊养笼中混养一些肉食性贝类如蛎敌荔枝螺 (*Thais echinata*) 等, 让其摄食鲍笼中附着的牡蛎等其他生物, 防止网笼堵塞, 保持水流畅通。另外, 条件合适的还可在吊养海区的底部放养沙蚕等以海洋动物粪便和藻类为食的大型多毛类经济物种, 既可增加收入, 又可处理废弃物, 净化水质, 但为进一步降低高温胁迫对鲍养殖危害程度, 还应加强养殖环境的改善和优化的研究。种质退化也是引起鲍死亡的重要原因之一, 因此, 应加快新品种的选育, 尤其是耐高温新品种的选育。目前已通过国审的鲍新品种主要有“大连1号”杂交鲍、“东优1号”杂色鲍、盘绿鲍及西盘鲍。笔者于2015—2017年参与开展绿盘鲍、西盘鲍和皱纹盘鲍海区度夏养殖比较实验, 结果发现绿盘鲍和西盘鲍新品种具有生长快、抗病力强、抗高温等优良性状^[16], 这与游伟伟等^[88]的报道一致。虽然目前已培育的新品种在一定程度上提高了鲍抗高温胁迫的能力, 缓解了鲍夏季死亡率高的局面, 但仍不能满足市场需求, 其在推广过程中还存在很多困难, 如笔者在调查中发现绿盘鲍育苗时受精率和孵化率都不如皱纹盘鲍的高、苗种的度夏成活率也不够高, 导致其苗种供应量少, 尚难以满足产业发展的需要, 因此, 其繁育技术还有待进一步提高。由于三倍体具有生长快、抗病力强等优点, 故应加大三倍体鲍的研发力度。在贝类三倍体育苗中, 一般采用四倍体和二倍体杂交的方法, 而如何获得四倍体的种鲍是今后需要解决的问题。随着鲍全基因组的破译, 研究人员应在不断提高传统的选育、杂交等育种技术的应用水平的同时, 及时采用新技术, 如在全基因组水平筛选耐高温标记用以选育出耐高温的新品种。目前在基因组水平筛选耐高温标记的研究也有了一些新进展。如 Yu 等^[89]利用基因组重测序进行了皱纹盘鲍全基因组热胁迫关联分析, 鉴定出了 1 431 014 个单核苷酸多态性 (SNP), 其中 27 个 SNP 与耐热性显著相关, 又在这些 SNP 附近发现了 30 个大多与代谢、离子通道、信号转导或 DNA 修复有关的基因, 特别是胞质型苹果酸脱氢酶基因 (*Cmdh*)、乙酰胆碱受体基因 (*Ach*) *Achβ3* 和 *Ach92* 以及碳酸酐酶基因 (*Cah*) *Cah2* 和 *Cah7* 等之前在软体动物的研究中已被证明与热反应有关的基因。这些结果将有助于标记辅助选择

(marker-assisted selection, MAS), 从而加速鲍耐热性的遗传改良, 并有助于对鲍耐热性的分子机制的理解。此外, 还应建立一套完整的良种规模化制种、保种、繁育、推广等技术体系, 提高鲍养殖业良种覆盖率, 减少高温胁迫对鲍养殖业造成的损失。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 宋振荣, 纪荣兴, 颜素芬, 等. 引起九孔鲍大量死亡的一种球状病毒[J]. 水产学报, 2000, 24(5): 463-467.
Song Z R, Ji R X, Yan S F, *et al.* A sphereovirus resulted in mass mortality of *Haliotis diversicolor aquatilis* [J]. Journal of Fisheries of China, 2000, 24(5): 463-467 (in Chinese).
- [2] 徐力文, 王江勇, 陈毕生. 我国南方鲍养殖业的困境与发展探讨[J]. 湛江海洋大学学报, 2006, 26(4): 100-104.
Xu L W, Wang J Y, Chen B S. Discussion on the predicament and development of abalone farming in South China[J]. Journal of Zhanjiang Ocean University, 2006, 26(4): 100-104 (in Chinese).
- [3] 王江勇, 郭志勋, 冯娟, 等. 养殖杂色鲍暴发超微病理学研究[J]. 海洋科学, 2007, 31(3): 28-32.
Wang J Y, Guo Z X, Feng J, *et al.* Studies on ultrastructural pathology of outbreaking disease of *Haliotis diversicolor* Reeve[J]. Marine Sciences, 2007, 31(3): 28-32 (in Chinese).
- [4] Travers M A, Goïc N L, Huchette S, *et al.* Summer immune depression associated with increased susceptibility of the European abalone, *Haliotis tuberculata* to *Vibrio harveyi* infection[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2008, 25(6): 800-808.
- [5] Cheng W, Hsiao I S, Chen J C. Effect of ammonia on the immune response of Taiwan abalone *Haliotis diversicolor supertexta* and its susceptibility to *Vibrio parahaemolyticus*[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2004, 17(3): 193-202.
- [6] Cheng W, Hsiao I S, Hsu C H, *et al.* Change in water temperature on the immune response of Taiwan abalone *Haliotis diversicolor supertexta* and its susceptibility to *Vibrio parahaemolyticus*[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2004, 17(3): 235-243.
- [7] Travers M A, Basuyaux O, Le Goïc N, *et al.* Influence of

- temperature and spawning effort on *Haliotis tuberculata* mortalities caused by *Vibrio harveyi*: an example of emerging *Vibriosis* linked to global warming[J]. *Global Change Biology*, 2009, 15(6): 1365-1376.
- [8] 马平. 福建海水养殖 [M]. 福州: 福建科学技术出版社, 2005: 349.
Ma P. Mariculture in Fujian[M]. Fuzhou: Fujian Science and Technology Publishing House, 2005: 349 (in Chinese).
- [9] 刘贤德, 闫玉华, 王志勇, 等. 杂色鲍对高温和低盐耐受力的初步研究[J]. 集美大学学报(自然科学版), 2008, 13(4): 301-303.
Liu X D, Yan Y H, Wang Z Y, et al. A preliminary study on tolerance to high temperature and low salinity of *Haliotis diversicolor* Reeve[J]. Journal of Jimei University (Natural Science Edition), 2008, 13(4): 301-303 (in Chinese).
- [10] 郭德强. 温度对皱纹盘鲍早期胚胎发育的影响及盐度诱导三倍体初探 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2014.
Guo D Q. Effect of temperature on the early embryonic development of *Haliotis discus hannai* and study on triploid induction by different salinity treatment[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2014 (in Chinese).
- [11] 孔宁, 连建武, 薛艳洁, 等. 水温和盐度对皱纹盘鲍“97”选群第6代变态及变态幼体生长存活的影响[J]. 海洋科学, 2016, 40(10): 49-54.
Kong N, Lian J W, Xue Y J, et al. Effects of water temperature and salinity on metamorphosis, post-larval survival, and growth of the sixth generation of "97" selective breeding population of *Haliotis discus hannai* Ino[J]. Marine Sciences, 2016, 40(10): 49-54 (in Chinese).
- [12] 孔宁. 温度、盐度对皱纹盘鲍“97”选群生长发育的影响 [D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2016.
Kong N. Effects of temperature and salinity on growth and development of "97" selective breeding population of *Haliotis discus hannai* Ino[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, University of Chinese Academy of Sciences, 2016 (in Chinese).
- [13] 张明, 王志松, 高绪生. 不同生长期皱纹盘鲍对水温适应能力的比较[J]. 中国水产科学, 2005, 12(6): 720-725.
Zhang M, Wang Z S, Gao X S. Comparison on adaptability of abalone *Haliotis discus hannai* Ino to temperatures at different growing stages[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2005, 12(6): 720-725 (in Chinese).
- [14] 魏姗姗, 罗冬莲, 许翠娅, 等. 几种环境因子对皱纹盘鲍的胁迫作用及其阈值[J]. 海洋科学, 2018, 42(12): 47-54.
Wei S S, Luo D L, Xu C Y, et al. Stress and early warning threshold of several environmental factors on *Haliotis discus hannai* Ino[J]. Marine Sciences, 2018, 42(12): 47-54 (in Chinese).
- [15] 贾艳丽, 王江勇, 刘广锋, 等. 高温胁迫对皱纹盘鲍幼鲍生长和成活的影响[J]. 南方水产科学, 2015, 11(2): 96-100.
Jia Y L, Wang J Y, Liu G F, et al. Effect of high temperature stress on growth and survival of juvenile *Haliotis discus hannai* Ino[J]. South China Fisheries Science, 2015, 11(2): 96-100 (in Chinese).
- [16] 陈志森. 三种鲍在自然海区养殖度夏的试验比较[J]. 渔业研究, 2018, 40(6): 490-495.
Chen Z S. Comparison of the growth and survival rate of three cultured abalone varieties in natural sea areas during the summer[J]. Journal of Fisheries Research, 2018, 40(6): 490-495 (in Chinese).
- [17] Alter K, Andrewartha S J, Morash A J, et al. Hybrid abalone are more robust to multi-stressor environments than pure parental species[J]. *Aquaculture*, 2017, 478: 25-34.
- [18] Tripp-Valdez M A, Cicala F, Galindo-Sánchez C E, et al. Growth performance and transcriptomic response of warm-acclimated hybrid abalone *Haliotis rufescens* (♀) × *H. corrugata* (♂)[J]. *Marine Biotechnology*, 2021, 23(1): 62-76.
- [19] Stone D A J, Bansemer M S, Lange B, et al. Dietary intervention improves the survival of cultured greenlip abalone (*Haliotis laevigata* Donovan) at high water temperature[J]. *Aquaculture*, 2014, 430: 230-240.
- [20] Xu F, Gao T T, Liu X. Metabolomics adaptation of juvenile Pacific abalone *Haliotis discus hannai* to heat stress[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 6353.
- [21] 林思恒, 吴富村, 张国范. 高温胁迫下皱纹盘鲍不同养殖群体心率变化比较[J]. 海洋科学, 2016, 40(11): 84-90.
Lin S H, Wu F C, Zhang G F. Variation in cardiac response to thermal stress in two different cultured populations of Pacific abalones[J]. Marine Sciences, 2016, 40(11): 84-90 (in Chinese).
- [22] Chen N, Luo X, Gu Y T, et al. Assessment of the thermal tolerance of abalone based on cardiac performance in *Haliotis discus hannai*, *H. gigantea* and their

- interspecific hybrid[J]. *Aquaculture*, 2016, 465: 258-264.
- [23] 陈楠. 基于心率测评的鲍对高温耐受性的研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2016.
- Chen N. Studies on heat tolerance in abalone based on the measurement of heart rate[D]. Xiamen: Xiamen University, 2016 (in Chinese).
- [24] 高绪生, 王琦, 王仁波, 等. 鲍鱼[M]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2000: 11-29.
- Gao X S, Wang Q, Wang R B, *et al.* Abalone[M]. Shenyang: Liaoning Science and Technology Publishing House, 2000: 11-29 (in Chinese).
- [25] 段骄阳, 刘慧, 陈四清, 等. 温度对皱纹盘鲍摄食和耗氧率的影响[J]. 中国农学通报, 2020, 36(27): 153-157.
- Duan J Y, Liu H, Chen S Q, *et al.* Temperature effects on feeding and oxygen consumption rate of *Haliotis discus hannai* Ino[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(27): 153-157 (in Chinese).
- [26] 高绪生, 刘永峰, 刘永襄, 等. 温度对皱纹盘鲍稚鲍摄食与生长的影响[J]. 海洋与湖沼, 1990, 21(1): 20-26.
- Gao X S, Liu Y F, Liu Y R, *et al.* Influence of temperature on feeding and growth of the young abalone[J]. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 1990, 21(1): 20-26 (in Chinese).
- [27] 聂宗庆, 燕敬平. 皱纹盘鲍成体摄食习性的初步研究[J]. 水产学报, 1985, 9(1): 19-27.
- Nie Z Q, Yan J P. Studies on food habit of adult abalone, *Haliotis discus hannai* Ino[J]. Journal of Fisheries of China, 1985, 9(1): 19-27 (in Chinese).
- [28] 顾成柏, 刘泽秀. 九孔鲍的苗种培育技术[J]. 齐鲁渔业, 2005, 22(10): 8-9.
- Gu C B, Liu Z X. Seedling cultivation techniques of *Haliotis diversicolor supertexta*[J]. Shandong Fisheries, 2005, 22(10): 8-9 (in Chinese).
- [29] Rogers-Bennett L, Dondanville R F, Moore J D, *et al.* Response of red abalone reproduction to warm water, starvation, and disease stressors: implications of ocean warming[J]. *Journal of Shellfish Research*, 2010, 29(3): 599-611.
- [30] Sukhan Z P, Sharkar M R, Cho Y S, *et al.* Thermal stress affects gonadal maturation by regulating GnRH, GnRH receptor, APGWamide, and serotonin receptor gene expression in male Pacific abalone, *Haliotis discus hannai* during breeding season[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 664426.
- [31] 印丽云, 高永利, 杨振才, 等. 不同规格近江牡蛎的排氮率和耗氧率分析[J]. 热带海洋学报, 2013, 32(1): 60-63.
- Yin L Y, Gao Y L, Yang Z C, *et al.* Effects of body size on respiration and excretion of Hong Kong oyster *Crassostrea hongkongensis*[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2013, 32(1): 60-63 (in Chinese).
- [32] 黄洋, 黄海立, 李东, 等. 尖紫蛤体质量和海水温度对其耗氧率和排氮率的影响[J]. 热带生物学报, 2013, 4(1): 11-16.
- Huang Y, Huang H L, Li D, *et al.* Effects of body mass and temperature on oxygen consumption rate and ammonia excretion rate of *Soletellina acuta*[J]. Journal of Tropical Biology, 2013, 4(1): 11-16 (in Chinese).
- [33] 王崇懿, 胡宝华, 刘建勇, 等. 温度、体质量对九孔鲍耗氧率和排氮率的影响[J]. 大连海洋大学学报, 2020, 35(3): 387-391.
- Wang C Y, Hu B H, Liu J Y, *et al.* Effects of temperature and body weight on oxygen consumption and ammonia excretion rates of variously colored abalone *Haliotis diversicolor supertexta*[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2020, 35(3): 387-391 (in Chinese).
- [34] 阎希柱, 王桂忠, 李少菁, 等. 不同温度对九孔鲍能量收支影响的研究[J]. 水产学杂志, 2005, 18(2): 35-42.
- Yan X Z, Wang G Z, Li S J, *et al.* A study on temperature affect the energy budget of *Haliotis diversicolor aquatilis*[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2005, 18(2): 35-42 (in Chinese).
- [35] Bougrier S, Geairon P, Deslous-Paoli J M, *et al.* Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg)[J]. *Aquaculture*, 1995, 134(1-2): 143-154.
- [36] 姜妮妮, 方建光, 李加琦, 等. 温度胁迫对皱纹盘鲍生理和生化活动的影响[J]. 中国水产科学, 2017, 24(2): 220-230.
- Jian W W, Fang J G, Li J Q, *et al.* Effects of temperature change on physiological and biochemical activities of *Haliotis discus hannai* Ino[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, 24(2): 220-230 (in Chinese).
- [37] 毕远涛, 蒋双, 刘海映, 等. 温度、体重对皱纹盘鲍耗氧量和排氮量的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2000, 6(5): 444-446.
- Bi Y P, Jiang S, Liu H Y, *et al.* Effect of temperature and weight on oxygen consumption rate and ammonia excretion rate of *Haliotis discus hannai*[J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2000, 6(5): 444-446

- (in Chinese).
- [38] 黄璞祎, 周一兵, 刘晓, 等. 不同温度下皱纹盘鲍“中国红”与各家系代谢和吸收效率的比较[J]. 大连水产学院学报, 2008, 23(1): 37-41.
Huang P Y, Zhou Y B, Liu X, *et al.* Metabolism and absorption efficiency of “Chines red” abalone *Haliotis discus hannai* at various temperatures with reference to the family strains[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2008, 23(1): 37-41 (in Chinese).
- [39] Kang H Y, Lee Y J, Song W Y, *et al.* Physiological responses of the abalone *Haliotis discus hannai* to daily and seasonal temperature variations[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 8019.
- [40] Mayzaud P. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals[J]. *Marine Biology*, 1973, 21(1): 19-28.
- [41] Lin S H, Wu F C, Zhang G F. Analysis of monthly variation of biological conditions, metabolic parameters and antioxidative capacities in sea-based farmed Pacific abalone during summer days[J]. *Aquaculture International*, 2017, 25(3): 1345-1359.
- [42] 周万友, 马硕利, 李昕昕, 等. 不同动植物蛋白比例饲料对鲍鱼抵抗高温的影响[J]. 现代农村科技, 2019(3): 58-59.
Zhou W Y, Ma S L, Li X X, *et al.* Effects of different animal and plant protein ratio on high temperature resistance of abalone[J]. *Xiandai Nongcun Keji*, 2019(3): 58-59 (in Chinese).
- [43] Ma S L, Li X X, Huang D, *et al.* Effects of dietary chromium yeast and astaxanthin on the growth performance, anti-oxidative capacity, and resistance to heat stress of abalone *Haliotis discus hannai*[J]. *Aquaculture International*, 2021, 29(3): 911-924.
- [44] Rosenblum E S, Viant M R, Braid B M, *et al.* Characterizing the metabolic actions of natural stresses in the California red abalone, *Haliotis rufescens* using ¹H NMR metabolomics[J]. *Metabolomics*, 2005, 1(2): 199-209.
- [45] 张克烽, 张子平, 陈芸, 等. 动物抗氧化系统中主要抗氧化酶基因的研究进展[J]. 动物学杂志, 2007, 42(2): 153-160.
Zhang K F, Zhang Z P, Chen Y, *et al.* Antioxidant defense system in animals[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2007, 42(2): 153-160 (in Chinese).
- [46] Wang S, Wang Y, Zhang Z, *et al.* Response of innate immune factors in abalone *Haliotis diversicolor supertexta* to pathogenic or nonpathogenic infection[J]. *Journal of Shellfish Research* 2004, 23(4): 1173-1178.
- [47] Zhang K F, Wang G D, Zou Z H, *et al.* Cloning, characterization and TBT exposure response of CuZn superoxide dismutase from *Haliotis diversicolor supertexta*[J]. *Molecular Biology Reports*, 2009, 36(3): 583-594.
- [48] 贾艳丽, 王江勇, 孙敬锋. 高温胁迫对皱纹盘鲍幼鲍免疫因子的影响[J]. 海洋科学进展, 2015, 33(3): 367-373.
Jia Y L, Wang J Y, Sun J F. Effects of high temperature stress on immune factors of young *Haliotis discus hannai* Ino[J]. *Advances in Marine Science*, 2015, 33(3): 367-373 (in Chinese).
- [49] 时少坤. 环境因子对贝类几种免疫因子影响的研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2013.
Shi S K. Studies on the immune parameters of mollusc stimulated by environmental[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2013 (in Chinese).
- [50] 李亮. 杂交鲍 (*Haliotis discus hannai*♀×*Haliotis iris*♂) 温度耐受性研究 [D]. 济南: 山东大学, 2017.
Li L. Study on temperature tolerance of hybrid abalone (♀*Haliotis discus hannai*×♂*Haliotis iris*)[D]. Ji 'nan: Shandong University, 2017 (in Chinese).
- [51] 王文琪, 徐申波, 姜令绪, 等. 双壳类生物免疫力的研究进展[J]. 海洋科学, 2006, 30(9): 69-74.
Wang W Q, Xu S B, Jiang L X, *et al.* Advances in the studies on immunity of bivalves[J]. *Marine Sciences*, 2006, 30(9): 69-74 (in Chinese).
- [52] Min E Y, Lee J S, Kin J W, *et al.* Influence of elevated temperatures on the physiological response of hemolymph from two species of the abalone, *Haliotis discus hannai* and *H. discus discus*[J]. *Korean Journal of Malacology*, 2015, 31(1): 1-8.
- [53] Hooper C, Day R, Slocombe R, *et al.* Effects of severe heat stress on immune function, biochemistry and histopathology in farmed Australian abalone (*hybrid Haliotis laevigata* × *Haliotis rubra*)[J]. *Aquaculture*, 2014, 432: 26-37.
- [54] 吴曙, 王淑红, 王艺磊, 等. 软体动物和甲壳动物酚氧化酶的研究进展[J]. 动物学杂志, 2009, 44(5): 137-146.
Wu S, Wang S H, Wang Y L, *et al.* Phenoloxidase in mollusca and crustacean[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2009, 44(5): 137-146 (in Chinese).
- [55] 许友卿, 吴卫君, 蒋伟明, 等. 温度对贝类免疫系统的影响及其机理研究进展[J]. 水产科学, 2012, 31(3): 176-

- 180.
- Xu Y Q, Wu W J, Jiang W M, *et al.* Effect of temperature on immune system and the mechanism in shellfish[J]. *Fisheries Science*, 2012, 31(3): 176-180 (in Chinese).
- [56] 丁鉴锋. 皱纹盘鲍溶菌酶及两种蛋白酶抑制因子的克隆与表达 [D]. 青岛: 中国科学院研究生院 (海洋研究所), 2011.
- Ding J F. Cloning and expression of lysozyme and two protease inhibitors from *Haliotis discus hannai* Ino[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, University of Chinese Academy of Sciences, 2011 (in Chinese).
- [57] Dang V T, Speck P, Benkendorff K. Influence of elevated temperatures on the immune response of abalone, *Haliotis rubra*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2012, 32(5): 732-740.
- [58] De Zoysa M, Whang I, Lee Y, *et al.* Transcriptional analysis of antioxidant and immune defense genes in disk abalone (*Haliotis discus discus*) during thermal, low-salinity and hypoxic stress[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2009, 154(4): 387-395.
- [59] 贾艳丽. 青岛皱纹盘鲍新品系耐高温性能研究 [D]. 天津: 天津农学院, 2015.
- Jia Y L. Studies on the tolerance of high temperature of a new strain *Haliotis discus hannai* Ino from Qingdao[D]. Tianjin: Tianjin Agricultural University, 2015 (in Chinese).
- [60] Cheng P Z, Liu X, Zhang G F, *et al.* Cloning and expression analysis of a HSP70 gene from Pacific abalone (*Haliotis discus hannai*)[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2007, 22(1-2): 77-87.
- [61] Farcy E, Serpentine A, Fiévet B, *et al.* Identification of cDNAs encoding HSP70 and HSP90 in the abalone *Haliotis tuberculata*: transcriptional induction in response to thermal stress in hemocyte primary culture[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2007, 146(4): 540-550.
- [62] 郑海. 温度对杂交鲍 (*Haliotis discus hannai* Ino♀ × *Haliotis iris*♂) 生长的影响及 HSP70 表达的分析研究 [D]. 济南: 山东大学, 2015.
- Zheng H. The effect of temperature on the growth of hybrid abalone(*Haliotis discus hannai* Ino♀ × *Haliotis iris*♂) and the analysis research of HSP70 expression[D]. Ji'nan: Shandong University, 2015 (in Chinese).
- [63] 程培周. 皱纹盘鲍热休克蛋白 70 基因的克隆、表达及应用 [D]. 青岛: 中国科学院研究生院 (海洋研究所), 2006.
- Chen P Z. Cloning, expression and applied of HSP70 gene form Pacific abalone (*Haliotis discus hannai* Ino)[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, University of Chinese Academy of Sciences, 2006 (in Chinese).
- [64] Kyeong D, Kim J, Shin Y, *et al.* Expression of heat shock proteins in thermally challenged Pacific abalone *haliotis discus hannai*[J]. *Genes (Basel)*, 2019, 11(1): 22.
- [65] Fang Z Q, Sun Y L, Zhang X, *et al.* Responses of HSP70 gene to *Vibrio parahaemolyticus* infection and thermal stress and its transcriptional regulation analysis in *Haliotis diversicolor*[J]. *Molecules*, 2019, 24(1): 162.
- [66] Li Y T, Zhang T, Zhang X, *et al.* Heat shock cognate 70 gene in *Haliotis diversicolor*: responses to pathogen infection and environmental stresses and its transcriptional regulation analysis[J]. *Cell Stress & Chaperones*, 2018, 23(3): 335-346.
- [67] Huang Y T, Cai X H, Zou Z H, *et al.* Molecular cloning, characterization and expression analysis of three heat shock responsive genes from *Haliotis diversicolor*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2014, 36(2): 590-599.
- [68] 王国栋, 和四梅, 张丽莉, 等. 杂色鲍DAD1的克隆及在发育、弧菌感染、高温和缺氧下的表达分析[J]. *水产学报*, 2016, 40(7): 1018-1027.
- Wang G D, He S M, Zhang L L, *et al.* Molecular cloning and expression of defender against cell death1 from *Haliotis diversicolor* in development, *Vibrio* infection, thermal stress and hypoxia stress[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(7): 1018-1027 (in Chinese).
- [69] 张丽莉, 和四梅, 王国栋, 等. 杂色鲍一种编码CRAD功能域基因的克隆及其在发育和应激中的表达[J]. *水产学报*, 2018, 42(10): 1520-1530.
- Zhang L L, He S M, Wang G D, *et al.* Molecular cloning and expression of a coding CARD gene from *Haliotis diversicolor* in development and under stresses[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(10): 1520-1530 (in Chinese).
- [70] Zhang X, Shi J L, Sun Y L, *et al.* Integrative transcriptome analysis and discovery of genes involving in immune response of hypoxia/thermal challenges in the small abalone *Haliotis diversicolor*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2019, 84: 609-626.

- [71] Sun Y L, Zhang X, Wang G D, *et al.* PI3K-AKT signaling pathway is involved in hypoxia/thermal-induced immunosuppression of small abalone *Haliotis diversicolor*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2016, 59: 492-508.
- [72] Chen N, Huang Z K, Lu C K, *et al.* Different transcriptomic responses to thermal stress in heat-tolerant and heat-sensitive Pacific abalones indicated by cardiac performance[J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 9: 1895.
- [73] Shiel B P, Cooke I R, Hall N E, *et al.* Gene expression differences between abalone that are susceptible and resilient to a simulated heat wave event[J]. *Aquaculture*, 2020, 526: 735317.
- [74] 林思恒. 皱纹盘鲍度夏死亡与高温胁迫响应的分子机制研究 [D]. 青岛: 中国科学院研究生院 (海洋研究所), 2016. Lin S H. Study on summer mortality and molecular response to heat stress in the Pacific abalones *Haliotis discus hannai*[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, University of Chinese Academy of Sciences, 2016 (in Chinese).
- [75] Yao T, Ye L T, Lu J, *et al.* Physiological response of Pacific abalone (*Haliotis discus hannai*) hepatopancreas to heat stress[J]. *Journal of Shellfish Research*, 2019, 38(2): 417-428.
- [76] Tripp-Valdez M A, Harms L, Pörtner H O, *et al.* De novo transcriptome assembly and gene expression profile of thermally challenged green abalone (*Haliotis fulgens*: Gastropoda) under acute hypoxia and hypercapnia[J]. *Marine Genomics*, 2019, 45: 48-56.
- [77] Tripp-Valdez M A, Bock C, Lannig G, *et al.* Assessment of muscular energy metabolism and heat shock response of the green abalone *Haliotis fulgens* (Gastropoda: Philipi) at extreme temperatures combined with acute hypoxia and hypercapnia[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B*, 2019, 227: 1-11.
- [78] Tripp-Valdez M A, Bock C, Lucassen M, *et al.* Metabolic response and thermal tolerance of green abalone juveniles (*Haliotis fulgens*: Gastropoda) under acute hypoxia and hypercapnia[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2017, 497: 11-18.
- [79] Kong N, Liu X, Li J Y, *et al.* Effects of temperature and salinity on survival, growth and DNA methylation of juvenile Pacific abalone, *Haliotis discus hannai* Ino[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2017, 35(5): 1248-1258.
- [80] 黎中宝, 刘文彪, 韩芳, 等. 4种经济鲍遗传多样性与分化的研究[J]. *中国生态农业学报*, 2005, 13(4): 15-19. Li Z B, Liu W B, Han F, *et al.* Genetic diversity and differentiation in four kinds of economic abalone[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2005, 13(4): 15-19 (in Chinese).
- [81] 李莉, 孙振兴, 杨树德, 等. 用微卫星标记分析皱纹盘鲍群体的遗传变异[J]. *遗传*, 2006, 28(12): 1549-1554. Li L, Sun Z X, Yang S D, *et al.* Analysis of genetic variation of abalone (*Haliotis discus hannai*) populations with microsatellite markers[J]. *Hereditas (Beijing)*, 2006, 28(12): 1549-1554 (in Chinese).
- [82] 束靖, 李琪, 于瑞海, 等. 皱纹盘鲍野生与养殖群体微卫星标记遗传变异研究[J]. *中国海洋大学学报*, 2008, 38(1): 52-58. Shu J, Li Q, Yu R H, *et al.* Microsatellites analysis on genetic variation between wild and cultured populations of Pacific abalone (*Haliotis discus hannai*) [J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2008, 38(1): 52-58 (in Chinese).
- [83] 李太武, 杨文新, 宋林生, 等. 皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai* Ino)和杂色鲍(*Haliotis diversicolor* Reeve)遗传多样性的RAPD研究[J]. *海洋与湖沼*, 2003, 34(4): 444-449. Li T W, Yang W X, Song L S, *et al.* Exploring on the genetic polymorphism in *Haliotis discus hannai* Ino and *H. diversicolor* Reeve by RAPD technique[J]. *Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 2003, 34(4): 444-449 (in Chinese).
- [84] Rhode C, Hepple J A, Jansen S, *et al.* A population genetic analysis of abalone domestication events in South Africa: implications for the management of the abalone resource[J]. *Aquaculture*, 2012, 356-357: 235-242.
- [85] Evans B, Bartlett J, Sweijd N, *et al.* Loss of genetic variation at microsatellite loci in hatchery produced abalone in Australia (*Haliotis rubra*) and South Africa (*Haliotis midae*) [J]. *Aquaculture*, 2004, 233(1-4): 109-127.
- [86] Mackay T F C, Stone E A, Ayroles J F. The genetics of quantitative traits: challenges and prospects[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2009, 10(8): 565-577.
- [87] Li Q, Park C, Endo T, *et al.* Loss of genetic variation at microsatellite loci in hatchery strains of the Pacific abalone (*Haliotis discus hannai*) [J]. *Aquaculture*, 2004, 235(1-4): 207-222.

- [88] 游伟伟, 骆轩, 柯才焕. 鲍的遗传育种研究进展[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2021, 60(2): 417-424. Chinese).
You W W, Luo X, Ke C H. Progress in genetics and breeding of abalone[J]. Journal of Xiamen University (Natural Science Edition), 2021, 60(2): 417-424 (in Chinese).
- [89] Yu F, Peng W Z, Tang B, *et al.* A genome-wide association study of heat tolerance in Pacific abalone based on genome resequencing[J]. *Aquaculture*, 2021, 536: 736436.

Research progress on response mechanism to high temperature stress in abalone

ZHANG Kefeng¹, WANG Yilei², ZHANG Ziping^{3*}

(1. *Quanzhou Fisheries Technology Station, Quanzhou 362000, China;*

2. *Key Laboratory of Healthy Mariculture for East China Sea, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China;*

3. *Key Laboratory of Marine Biotechnology of Fujian Province, College of Marine Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)*

Abstract: Abalone is one of the important economic shellfish for marine aquaculture. In recent years, under the stress of high temperatures in summer, mass mortality of abalone has often occurred, which has brought huge economic losses to the aquaculture industry. This paper reviews the events of mass mortality of farmed abalone in recent years and summarizes the research progress on the response mechanism of abalone to high-temperature stress abalone from the perspectives of physio-biochemical indicators including growth, reproduction, survival, metabolism and enzyme activity as well as, cellular immunity, antioxidant system, heat shock protein, apoptosis, NF- κ B signaling pathway, PI3K-AKT signaling pathway and other related genes expression, DNA methylation, genetic diversity, etc. summarized the research progress of the response mechanism of abalone to high-temperature stress. Existing studies have shown that high temperature stress can cause abnormal physiological and biochemical in abalone to reduce metabolic levels such as feeding, destroy the stability of abalone's internal environment, reduce abalone's ability to resist pathogen invasion and respond to external environmental stimuli, thereby adversely affecting abalone's growth and immunity, which eventually lead to the death of stressed abalone. In order to provide a reference for understanding the response mechanism of abalone to high-temperature stress, facilitate the investigation of the breeding of high-temperature-resistant varieties of abalone and preventing the occurrence of mass mortality of abalone in summer.

Key words: abalone; high-temperature stress; stress response mechanism

Corresponding author: ZHANG Ziping. E-mail: zhangziping@hotmail.com

Funding projects: Key R & D Project of the Ministry of Science and Technology of China (2018YFD0900304-5, 2021YFE0106100)