

淡水蓝藻的高温适应^{*}

郑维发 曾昭琪

(南京大学生物科学与技术系, 南京 210093)

提要 本文在有关文献的基础上综合分析了淡水蓝藻对高温的适应, 并对淡水蓝藻高温适应机制提出了几种看法。生长在高温中的淡水蓝藻有这样一些特点: (1) 不同种类对高温的适应机制稍有不同; (2) 类囊体膜具有较高的稳定性; (3) 藻体在受热时产生热休克蛋白以保护细胞内的酶免于热变性; (4) 光合作用系统具有热稳定性; (5) DNA 具有热稳定性; (6) 蛋白质的合成系统具有热稳定性。其中 DNA 和光合作用系统的热稳定性起着关键的作用, 热休克蛋白的产生和类囊体膜中脂肪酸的饱和程度是在基因水平上调控的。

关键词 淡水蓝藻 高温适应

淡水是蓝藻的重要繁衍场所之一, 尤其是富营养化的淡水湖泊。淡水中常见的蓝藻有微囊藻 (*Microcystis* sp.)、鱼腥藻 (*Anabaena* sp.)、颤藻 (*Oscillatoria* sp.) 的多种以及聚球藻 (*Synechococcus* sp.) 和层理鞭线藻 (*Mastigocladus laminosus*), 其中层理鞭线藻和聚球藻是温泉中出现最多的蓝藻^[1]。我们在进行淡水蓝藻培养时发现有不少淡水蓝藻生长的温度范围较广。如细弱颤藻 (*Oscillatoria tenuis*) 能在 25—55℃ 范围内生长, 层理鞭线藻能在 20—60℃ 中生长; 据报道^[2-3] 聚球藻 PCC7002 能在 22—55℃ 范围内生长。由此可见, 不少淡水蓝藻都有一个很宽的生长温度范围。我们知道, 温度是影响生命活动的一个重要因子, 它与生物的生命过程密切相关。据 Sidney W. Fox 推测, 早期地球表面十分炎热, 这种热源为复杂化合物的形成提供了能量, 复杂的化合物形成又为原始生命的诞生奠定了基础。蓝藻是地球上最早出现的生物之一(约 32 亿年前), 那时地球表面温度约 90℃, 蓝藻就是在目的那样的环境中发育出来的古老而特殊的生物类群。地球经过 32 亿年的演变, 气温逐渐降低, 在高温中发育起来的蓝藻不能适应新的环境而消亡, 取而代之的是适应了现代气候条件的各种中生物(其中包括中生蓝藻)。然而温泉却成了喜温蓝藻良好的繁衍场所。所谓喜温蓝藻是指生长在 45℃ 以上的蓝藻^[4]。据报道, 经过鉴定的喜温蓝藻有以下种类(表 1)。

然而, 表 1 中的不少种类也能在较低的温度中生长良好^[2,3], 所以 Castenholz 的喜温蓝藻的定义值得重新修正。

这些生长温度范围广泛的淡水蓝藻在温度变化时, 尤其是温度由低向高变化时, 细胞内的化学成分会发生哪些变化呢? 为什么这些淡水蓝藻能生长在其他淡水蓝藻不能生存的环境中呢? 哪些因素使这些淡水蓝藻在高温中进行正常的生理代谢呢? 这些问题引起了不少藻类学家的注意, 并对这些淡水蓝藻的温度适应机制尤其是高温适应机制提出了不少看法。

* 江苏省科委自然科学基金资助项目(HX9303)。

收稿日期: 1993 年 12 月 31 日; 接受日期: 1994 年 4 月 20 日。

表 1 喜温蓝藻能忍受的最高温度

Tab. 1 The highest temperature that the thermophilic cyanobacteria can tolerate

铅色聚球藻 ¹⁾	<i>Synechococcus lividus</i>	68°C	双点颤藻 ¹⁾	<i>O. germinalis</i>	55°C
细长聚球藻 ¹⁾	<i>S. elongatus</i>	77°C	欧坎颤藻 ¹⁾	<i>O. okenii</i>	60°C
较小聚球藻 ¹⁾	<i>S. minorae</i>	60°C	螺旋藻 ¹⁾	<i>Spirulina</i> sp.	60°C
水生聚球藻 ¹⁾	<i>Synechocystis aquaticus</i>	50°C	层理席藻 ¹⁾	<i>Phormidium laminosus</i>	60°C
温泉隐球藻 ¹⁾	<i>Aphanocapsa thermalis</i>	55°C	紫色席藻 ¹⁾	<i>Ph. purpuraculis</i>	47°C
宽球藻 ¹⁾	<i>Pleurocapsa</i> sp.	54°C	温泉发丝藻 ¹⁾	<i>Synproca thermalis</i>	47°C
钻形颤藻 ¹⁾	<i>Oscillatoria terbriformis</i>	53°C	眉藻 ¹⁾	<i>Calothrix</i> sp.	54°C
细弱颤藻 ²⁾	<i>O. tenuis</i>	55°C	色琴藻 ²⁾	<i>Chroococcus</i> sp.	84°C
两形颤藻 ¹⁾	<i>O. amphibia</i>	57°C	层理鞭线藻 ¹⁾	<i>Mastigocladus laminosus</i>	65°C

1): 引自参考文献[1]; 2): 作者实验数据; 3): 引自参考文献[5]

1978年,美国藻类学家 T. D. Brock^[1]开展了美国 Yellowstone 温泉藻类的研究。其中对铅色聚球藻 (*Synechococcus lividus*) 和层理鞭线藻 (*Mastigocladus laminosus*) 的类囊体膜脂肪酸成份作了分析,结果表明,这两种蓝藻的类囊体膜中饱和脂肪酸含量很高。Pearcy^[6]和 Raison 等^[7]也注意到高温中生长的淡水蓝藻类囊体膜中脂肪酸的饱和度很高,因此他们都提出了类似的想法,即饱和脂肪酸能减小膜在高温中的流动性,从而增加了膜的稳定性,类囊体中饱和脂肪酸在适应高温的过程中起着重要的作用。1993年, Yoshitaka Nishiyama 及其同事做了聚球藻 PCC7002 的光合作用系统 II 的热稳定性研究,他们发现,对热十分敏感的光合系统 II 有较高的热稳定性。于是他们认为光合系统 II 的热稳定性是聚球藻 PCC7002 适应高温的主要原因^[3]。

1982年,曾昭琪等^①作了层理鞭线藻的细胞亚显微结构的观察,他们发现,高温中层理鞭线藻的细胞质膜保持良好,类囊体间距与温度的高低无明显差异,45°C 培养时,细胞内类囊体有平等聚焦的现象。此外在细胞质与胶质鞘之间有一层电子密度小的区域,与异型胞和厚壁孢子内壁相似。

1988年, Lindquist 等在研究热休克蛋白 (Heat Shock Proteins) 时,曾提出这样的假说,即植物和其他生物在高温中产生热休克蛋白以防止或修复因过热而引起的伤害^[8]; 1993年, Lorraine D. Hernandez 及其同事在进行野外条件下低分子量的热休克蛋白的研究时发现,热休克蛋白不仅出现在喜温植物中,在中生植物发育的某一阶段也出现热休克蛋白^[9]。那么淡水蓝藻是怎样适应高温的呢? 作者在查阅有关文献的基础上作出如下分析:

1 不同种类淡水蓝藻的温度适应机制稍有不同

众所周知,种的划分主要是以形态结构为依据的。不同的种有不同的形态特征,因此也就有不同的形态适应方式。铅色聚球藻和层理鞭线藻经常生长在相同的高温环境(有时生长在同一个群落),然而,这两种藻类的形态却有很大的差别。铅色聚球藻为单细胞,椭圆形,外壁较薄,它的高温适应机制可能归因于光合作用^[2,10]和生理代谢过程中相应酶的热稳定性;而层理鞭线藻为分枝的丝状体,细胞串珠状联在一起,细胞壁较厚,外有分层的胶

① 曾昭琪等。一种温泉蓝藻——层理鞭线藻的细胞亚显微结构的初步研究。1982(未刊稿)。

质鞘。这个种的高温适应机制可能部分地归因于细胞壁和胶质鞘。

T. D. Brock^[1]认为,温度的波动可能影响藻类的生长。这是因为在代谢过程中起关键作用的酶必须在一定的温度下才能发挥最大的催化活力,当环境温度急剧变化时,细胞内部温度也发生变化,细胞壁越薄,细胞内部温度变化与外界越接近,这在一定程度上影响了酶的活力,从而影响细胞的生长。Mosser 等^[11]对 Bead Geyser 间歇性喷泉(每隔 23—25 分钟喷一次,水温 80℃左右)流水沟中蓝藻的生长状况作了观察。喷泉喷水时,流水沟中的水温急剧上升,然后又呈指数式下降到最低值。他们发现这个流水沟中生长的蓝藻主要是聚球藻属的种类,但只有很薄的一层藻垫,明显不如它在温度恒定的环境中生长得好。

我们认为,蓝藻(其他生物也是一样)适应温度的变化都要经历一个过程,这个过程表现为种群增长的相对静止时期,或迟滞期,细胞在此过程中进行各方面的调整以适应新的温度,只有完全适应之后,细胞才能开始分裂,对于间歇性喷泉来说,温度是一个变量,温度每波动一次,聚球藻细胞都要作一次生理上的调整。所以种群生长得十分缓慢。然而对于层理鞭线藻来说,它类似于厚壁孢子的外壁和胶质鞘^①在一定的程度上起着缓冲的作用,温度变化对它的作用可能不如铅色聚球藻那么明显。

2 类囊体膜的稳定性

膜是生物化学反应的重要场所,类囊体膜是光合作用的载体,膜的热稳定性与否直接关系到细胞的生死存亡。蓝藻类囊体膜也是单位膜,它是由甘油、脂肪酸和半乳糖等组成,包括二酰甘油(Diacylglycerol DAG)、半乳糖二酰甘油(Monogalactosyldiacylglycerol MGDG)和乳糖二酰甘油(Digalactosyldiacylglycerol DGDG)。实验表明^[12-15],蓝藻在极性酯类合成时,先将饱和脂肪酸结合到甘油分子中,脂肪酸的去饱和是在脂肪酸结合到甘油分子上以后才发生的。在一定温度下,膜的流动性大小决定于脂肪酸的饱和程度。不少研究者发现^[1,3,6,14-16],温度上升时淡水蓝藻类囊体膜中多数种类脂肪酸的类型没有差别,只是各脂肪酸的比例有所变化(表2),如16:0的脂肪酸都呈上升的趋势,16:1的脂肪酸呈

表2 不同温度下生长的几种淡水蓝藻脂肪酸的组成(%)
Tab.2 The fatty acid composition under different growth temperatures

种 类	生长温度 (℃)	脂 肪 酸 类 型							
		14:0	14:1	16:0	16:1	18:0	18:1	18:2	18:3
层理鞭线藻	34	1	0	34	31	5	29	0	0
	28	1	0	19	50	1	27	0	0
聚球藻 PCC6301	38	1	1	48	38	4	7	0	0
	28	1	3	46	46	1	3	0	0
铅色聚球藻	55	0	0	54	10	22	14	0	0
	38	0	0	42	36	1	20	0	0
聚球藻 PCC7002	34	痕量	0	40	16	1	27	1	4
	22	1	0	35	19	痕量	10	25	14

* 引自参考文献[2]

① 曾昭琪等。一种温泉蓝藻——层理鞭线藻的细胞亚显微结构的初步研究。1982(未刊稿)。

下降的趋势;少数种类如聚球藻 PCC7002 (*Synechococcus* PCC7002),当温度由 22℃ 上升到 34℃ 时,18:3 的脂肪酸由 14% 下降到痕量。

因此,在淡水蓝藻的生长温度范围内,温度由低到高时,脂肪酸的成分和比例发生变化,使类囊体膜既具有适当的流动性,又具有一定的稳定性。尤其是在高温环境中,为了避免膜的过大的流动性而解体,适量的饱和脂肪酸的出现十分必要。这些淡水蓝藻究竟是怎样改变各种脂肪酸在甘油酯中的比例呢?这里面涉及到脂肪酸的去饱和酶和还原酶系统,即从低温向高温适应过程中,还原酶的活力逐渐上升,而去饱和酶的活力逐渐下降或被抑制,反之亦然。这两种酶的活力变化是在基因水平上调控的^[17,18]。

3 热休克蛋白的作用

热休克(Heat shock)反应是植物和其他有机体遇到高温时所产生的反应^[8,19]。这种反应涉及到一个瞬时而复杂的细胞活动的重新调整。在受热的过程中,植物体迅速在转录水平上表达一系列热休克基因,经转录产生特定的 mRNA,由这种特定的 mRNA 翻译成蛋白质-热休克蛋白(Heat Shock Proteins, HSPs),使细胞内代谢系统的酶受到保护并促使细胞从热休克中恢复^[20]。HSPs 是在温度达到一定的域值时才产生的^[23]。

热休克蛋白,按其表现分子量可以分为两个主要的组分:高分子量的 HSPs,分子量在 65—110kd;低分子量的 HSPs,15—27kd^[21-23]。低分子量的 HSPs 可能与蛋白质的热稳定性有关^[18,21,23]。研究表明,在半致死温度中,热休克蛋白的合成与植物的热稳定性密切相关^[24-27]。Tsong-luo Jinn^[28]及其同事在研究豆类、谷类植物的热休克蛋白时发现,正常情况下,55℃ 处理 30 分钟就变性的可溶性蛋白在加了与其同源的热休克蛋白时,有 50% 的可溶性蛋白受到保护而未失去活性。以后进一步证实 HSPs 非特异性地保护与膜系统相连的蛋白质。据报道^[22,29],衣藻经热处理后,产生 28kd、31kd 的 HSPs,这些 HSPs 与衣藻类囊体相连,在高温中,阻止光抑制作用。蓝藻经热处理后也产生热休克蛋白。Lebel 等^[30]从聚胞藻 PCC6803 (*Synechocystis* PCC6803) 中分离纯化了经热处理后产生的伴随蛋白。由此可以肯定,低分子量的 HSPs 在淡水蓝藻的高温适应过程起着一定的作用。尽管低分子 HSPs 在某些高等中生植物发育的某一阶段也出现^[9]。至于低分子量的 HSPs 产生的机制及作用的方式如何,目前尚不清楚。

4 光合作用系统的热稳定性

光合作用系统是由光合作用系统 I 和光合作用系统 II 两个部分组成。光合作用系统 I 包括铁硫中心和色素反应中心 P-700;光合作用系统 II 包括色素反应中心 P-680、天线色素以及放氧部位。高温能使植物的光合作用不可逆地失活。这是因为光合作用系统的活性对热极为敏感^[31],尤其是光合作用系统 II 中的放氧部位更容易失活^[32,33]。然而许多淡水蓝藻能在 45℃ 以上的温度下正常生长,这意味着这些淡水蓝藻的光合作用系统具有热稳定性。Kintake 等^[10]对细长聚球藻 (*Synechococcus elongatus*) 的光合作用系统 I 作了热稳定性

研究,发现离体的 P-700 在 93℃ 下处理 5 分钟,仅有一半失活,离体的三个铁硫中心 FA、FB、FX 半失活的温度达 70℃。Yoshitaka Nishiyama 等^[3]用聚球藻 PCC7002 (*Synechococcus* PCC7002)作了光合作用系统Ⅱ的热稳定性研究。他们以 800mM Tris-HCl (pH8.4) 处理类囊体膜,使电子跳过放氧的部位,以测定 2,6-二苯基吲哚酚的还原量来表示光合作用系统Ⅱ在不同温度下的活力。结果发现,55℃时光合作用系统Ⅱ仅失活 50%。这表明聚球藻 PCC7002 的光合作用系统Ⅱ具有很高的热稳定性。Yoshitaka Nishiyama 在研究中还注意到,在一定的温度范围内,聚球藻 PCC7002 的培养温度越高,光合作用系统Ⅱ的热稳定性越高,两者之间成正比关系。由此可见,这些淡水蓝藻的光合作用系统具有很高的热稳定性。

5 DNA 的热稳定性

DNA 是生命信息的携带者,它的热稳定性与否是这些淡水蓝藻能否适应高温的关键。生活在高温下的淡水蓝藻,其 DNA 一定具有热稳定性。有关这些淡水蓝藻的 DNA 热稳定性尚未见过报导,但可以从温泉细菌的 DNA 碱基组成可以看出这一点。水生热细菌 (*Thermus aquaticus*) 生活在 45—85℃ 的温泉中,其最适生长温度为 70℃。这种细菌的 DNA 碱基对中有 67.5% 的 GC 碱基对^[34]。我们知道,GC 碱基对之间有三个氢键,键能比 AT 碱基对高。因此,以 GC 为主要成分的 DNA 分子,其变性温度或熔解温度也就提高。同时, DNA 的碱基堆积力也大为增加。这对维持高温下的 DNA 三维构象的稳定十分有利。高温下淡水蓝藻的 DNA 是否也有这些特点呢? 作者正在开展这方面的研究。

6 蛋白质合成系统的稳定性

很显然,生长在高温下的淡水蓝藻必定能在高温下合成蛋白质。这种蛋白质合成的机制要么是细胞具有内在的热稳定性,要么是细胞内的某些因子使它稳定。蛋白质合成系统的热稳定性研究是以温泉细菌为材料展开的。Firedman^[35]和 Zeidus^[36]分别以嗜热枯草杆菌 (*Bacillus teurothermophilus*) 和 水生热细菌 (*Thermus aquaticus*) 为材料,研究核糖体和 tRNA 的热稳定性以及 tRNA 的酰胺化过程。结果表明,这两种热细菌的 tRNA 在高温中具有生物活性,并发现这些分子的结构比中生生物稳定得多。Oshima 等^[37]对嗜热细菌 (*Thermus thermophilus*)^① 的蛋白质合成机制作了更深入的研究。他们测定了这种细菌的 tRNA 核苷酸序列,并把测定的结果与大肠杆菌作了比较,得出这样的结论,即至少有两个因素使 tRNA 具有热稳定性:(1) tRNA 的 GC 碱基对含量很高;(2) tRNA 的第 55 位上的胸腺嘧啶经修饰形成 5-甲基-2-硫尿嘧啶。Quigley^[38]认为,温泉细菌 tRNA 第 55 位上的胸腺嘧啶被修饰形成 5-甲基-2-硫尿嘧啶后,由于第二位的氧原子被硫取代,使整个分子增加了较多的极化电子,因而增加了碱基堆积的相互作用。他们还注意到,温度上升时,5-甲基-2-硫尿嘧啶的含量也随着提高。在一定的温度范围内,tRNA 的热稳定性与 5-甲基-

① *Thermus thermophilus* 是一种生活在 70—80℃ 温泉中的细菌。

2-硫尿嘧啶的含量成正比关系。Ohno-Iwasita^[39]发现, *Thermus thermophilus* 含有精胺, 并认为精胺是使核糖体稳定的重要原因。高温下淡水蓝藻蛋白质合成系统的稳定因素是什么呢? 会不会有类似的机制呢? 作者也将开展这方面研究。

综上所述, 淡水蓝藻对高温的适应是一个十分复杂的过程。这里面涉及到许多生物化学反应机制。当温度由生长的下限上升时, 细胞内的各种化学成分也发生变化, 当温度上升到一定的阈值时, 细胞内出现了新的成分如 HSPs, 5-甲基-2-硫尿嘧啶等, 类囊体膜饱和脂肪酸比例增加, 不饱和脂肪酸比例减少等。这反应了这些淡水蓝藻对温度变化的适应性, 所有的这些变化都是在基因水平上调控的。高温下淡水蓝藻 DNA 和蛋白质合成系统以及光合系统的热稳定性是适应高温的关键。研究淡水蓝藻对温度的变化以及高温的适应机制有助于了解植物在各种温度尤其是高温中的生理代谢状况以及植物适应极端环境的对策, 这在理论上具有重要的意义。

参 考 文 献

- 1 T. D. Brock, The thermophilic blue-green algae. In: Mortimer P. Star Ed., Thermophilic microorganisms and life at high temperature. Springer-Verlag, 1978; 217-253.
- 2 Norio Murata *et al.*, Modes of fatty acid desaturation in cyanobacteria. *Plant Cell Physiol.*, 1992, **33**(7): 933-941.
- 3 Yoshitaka Nishiyama *et al.*, Photosynthetic adaptation to high temperature associated with thylakoid membrane of *Synechococcus* PCC7002. *Plant Cell Physiol.*, 1993, **34**(2): 337-343.
- 4 R. W. Castenholz, Thermophilic blue-green algae and the thermal environment. *Bacteriol. Rev.*, 1978, **33**(4): 416-504.
- 5 Copeland J. J., Yellow stone thermal myxophyceae. *Ann. N. Y. Acad.*, 1936, **30**: 1-232.
- 6 Percy, Effect of growth temperature on the fatty acid composition of the leaf lipids in *Atriplex lentiformis* (Torr.). *Plant Physiol.*, 1978, **61**: 484-486.
- 7 Johnson K. Raison *et al.*, Correlations between thermal stability of chloroplast (thylakoid) membranes and the composition and fluidity of their polar lipids upon acclimation of the higher plant, *Mercuria oleander*, to growth temperature. *Biochim. Biophys. Acta*, 1982, **688**: 218-228.
- 8 Lindquist *et al.*, The heat shock proteins. *Annu. Rev. Genet.*, 1988, **22**: 637-671.
- 9 Lorraine D. Hernandez *et al.*, Expression of low molecular weight heat-shock proteins under field conditions. *Plant Physiol.*, 1993, **101**: 1209-1216.
- 10 Kintake Sonoike *et al.*, Heat-stability of Iron-sulfur centers and P-700 in photosystem I reaction center complexes isolated from the thermophilic cyanobacterium *Synechococcus elongatus*. *Plant Cell Physiol.*, 1990, **31**(6): 865-870.
- 11 Mosser J. L. *et al.*, Effect of wide temperature fluctuation on the blue-green algae of Bead Geyser, Yellowstone National Park. *Limnol. Oceanogr.*, 1971, **16**: 640-645.
- 12 Arnon Rikin *et al.*, Correlation between the circadian rhythm of resistance to extreme temperature and changed in fatty acids composition in cotton seedling. *Plant Physiol.*, 1993, **101**: 31-36.
- 13 Lem *et al.*, In vitro fatty acid synthesis and complex lipid metabolism in the cyanobacterium *Anabaena variabilis* I; some characteristics of fatty acid synthesis. *Plant Physiol.*, 1984, **74**: 134-138.
- 14 Naoki Sato *et al.*, Lipid biosynthesis in the blue-green algae, *Anabaena variabilis* I; fatty acid and lipid molecular species. *Biochim. Biophys. Acta*, 1982, **619**: 353-366.
- 15 Stapleton *et al.*, Characterization of fatty acid biosynthesis in the cyanobacterium *Anabaena variabilis*. *Biochim. Biophys. Acta*, 1984, **784**: 249-255.
- 16 Naoki Sato *et al.*, Lipid biosynthesis in the blue-green algae, *Anabaena variabilis* I; fatty acids and lipid molecular

- species. *Biochim. Biophys. Acta*, 1982, 710: 279—289.
- 17 Hejme Wada. Genetic manipulation of the extent of desaturation of fatty acids in membrane lipids in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC6803. *Plant Cell Physiol.*, 1992, 35(5): 535—540.
 - 18 Hejme Wada. Enhancement of chilling tolerance of a cyanobacterium by genetic manipulation of fatty acid desaturation. *Nature*, 1990, 347: 200—203.
 - 19 Chen Q. *et al.*, Accumulation, stability and localization of a major chloroplast heat shock protein. *J. Cell Biol.*, 1990, 110: 1873—1883.
 - 20 Shigeaki Kato *et al.*, Identification of cytoplasmic and nuclear low molecular-weight heat-shock proteins in tomato fruit. *Plant Cell Physiol.* 1993, 34(2): 367—370.
 - 21 Adrian K. *et al.*, Synthesis of early heat-shock proteins in young leaves of barley and sorghum. *Plant Physiol.*, 1990, 94: 567—576.
 - 22 Kouzouke Shimogawara *et al.*, Heat-shock induced change in protein ubiquitination in *Chlamydomonas*. *Plant Cell Physiol.*, 1989, 30(1): 9—16.
 - 23 M. Krishnan *et al.*, Heat shock protein synthesis and thermal tolerance in wheat. *Plant Physiol.*, 1989, 90: 140—145.
 - 24 Kin C. Y. *et al.*, Acquisition of thermotolerance in soybean seedlings. *Plant Physiol.*, 1984, 74: 152—160.
 - 25 Kenneth W. Helm *et al.*, Native structure of class I and class II small heat shock proteins in heat stressed roots of *Pisum sativum*. *Plant Physiol.*, 1993, 102(1): 80.
 - 26 Marmirol N. *et al.*, Induction of heat shock protein and acquisition of thermotolerance in barley seedlings. *Genet. Agr.*, 1984, 40: 9—25.
 - 27 Ougham H. J. *et al.*, Synthesis of heat-shock protein and acquisition of thermotolerance in high temperature tolerance and high temperature susceptible line of sorghum. *Plant Sci.*, 1986, 44: 163—167.
 - 28 Tsung-luo Jinn *et al.*, Immunological kinship of class I; low molecular weight heat shock proteins and thermostabilization of soluble proteins among plants. *Plant Physiol.*, 1993, 102(1): 79.
 - 29 Schuster *et al.*, Evidence for protection by heat-shock proteins against photoinhibition during heat-shock. *EMBO J.*, 1988: 1—6.
 - 30 Lebel C. *et al.*, Heat-shock protein synthesis of the cyanobacterium *Synechocystis* PCC6803; purification of the GROEL-related chaperonin. *Plant Mol. Biol.*, 1992, 18: 327—336.
 - 31 Berry, J. *et al.*, Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1980, 31: 491—543.
 - 32 Yamashita T. *et al.*, Inhibition of the Hill reaction by tris and restoration by electron donation to photosystem II. *Plant Physiol.*, 1969, 44: 435—438.
 - 33 Santarius, K. A., Sites of heat sensitivity in chloroplasts and differential inactivation of cyclic and noncyclic photophosphorylation by heating. *J. Therm. Biol.*, 1975, 1: 101—107.
 - 34 T. D. Brock, The genus *Thermus*. In: Mortimer P. Star Ed. *Thermophilic microorganisms and life at high temperature*. Springer-Verlag, 1978: 72—90.
 - 35 Firedman, The protein-synthesizing machinery of thermophilic bacteria. *Bacteriol. Rev.*, 1968: 32—38.
 - 36 Zeikus, Thermal stability of ribosomes and RNA from *Thermus aquaticus*. *Biochim. Biophys. Acta*, 1970, 204: 512—520.
 - 37 Oshima, Biochemical studies on an extreme thermophile *thermus thermophilus*; thermal stabilities of cell constituents and a bacteriophage. In: H. Zuber Ed., *Enzymes and proteins from thermophilic microorganisms*. Birkhauser Verlag, Basel, 1976: 317—331.
 - 38 Quigley, G. S. *et al.*, Structural domains of transfer RNA moleculars. *Science*, 1976, 194: 796—806.
 - 39 Obno-Iwashita *et al.*, The effect of polyamines on the thermostability of a cell free protein synthesizing system of an extreme thermophile. In: H. Zuber Ed., *Enzymes and proteins from thermophilic microorganisms*. Birkhauser Verlag, Basel, 1976: 333—345.

HIGH TEMPERATURE ADAPTATION OF FRESH WATER CYANOBACTERIUM

Zheng Weifa Tsing Chze-tsi (Zeng Zhaoqi)

(Department of Biological Science and Technology, Nanjing University, Nanjing 210093)

Abstract

The high temperature adaptation of some fresh water cyanobacteria is discussed in this paper. Six possible mechanisms for adaptation of these fresh water cyanobacteria to the high temperature have been proposed on the basis of correlating references, i. e.

(1) different species of fresh water cyanobacteria have slightly different morphonological adaptations;

(2) the thylakoid membrane of these fresh water cyanobacteria has a higher thermostability;

(3) these fresh water cyanobacteria produce heat shock proteins when they are in heat stress in case the enzymes are denatured;

(4) the photosystem of these fresh water cyanobacteria has a higher thermostability;

(5) the thermostability of DNA of these fresh water cyanobacteria plays a key part during the process of metabolism;

(6) there exists a stable protein synthesizing system in these fresh water cyanobacteria.

The adaptation for these fresh water cyanobacteria under high temperature is due to the coordination of the factors mentioned above, among which the thermostability of DNA and protein synthesizing system, the gene manipulation play an insubstitutable role during temperature variation from the lower growth limits to the higher ones.

Key Words Fresh water cyanobacteria, high temperature adaptation