

经济海藻病害及防控技术的研究进展

杨慧超^{1,2}, 李杰¹, 阎永伟¹, 唐磊³, 茅云翔³, 莫照兰^{1,2}

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 农业农村部海水养殖病害防治重点实验室, 山东 青岛 266071; 2. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306; 3. 中国海洋大学海洋生命学院 藻类遗传与育种实验室, 山东 青岛 266003)

摘要: 经济海藻的病害一直是海藻人工栽培的一大障碍, 往往造成严重的经济损失。目前对藻类病害的研究大多集中于病原鉴定, 而病原的多样性和复杂的海区微环境增加了病原分离和鉴定的难度。本文综述了经济海藻病害发生的原因、病原的多样性和致病机制、病原的鉴定、检测和防治方法, 并对未来我国海藻病害研究方向进行了展望, 以期对藻类病害的防控提供参考。

关键词: 经济海藻; 藻类病害; 鉴定; 致病机制; 检测与防控

中图分类号: S946 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2019)01-0101-11

DOI: 10.11759/hyxx20180815001

藻类是地球上重要的初级生产者, 每年能固定 1.7 亿吨氮, 产生的氧气是大气和水中氧的重要来源^[1]。海洋藻类广泛分布于海洋潮间带及其以下的透光层, 约占海洋初级生产力的 10%^[2], 为海洋生物提供优质的饵料和栖息地^[3]。一般将水体中的微藻称为浮游植物(Phytoplankton), 将多细胞的大型藻类称为海藻^[4]。大型海藻主要分为红藻门(Rhodophyta)、绿藻门(Chlorophyta)和褐藻门(Phaeophyta)3 大类, 其生长过程中需要吸收并储存大量的氮和磷, 能够减缓水体富营养化及赤潮的发生^[5]。全球约有 50 个国家人工栽培经济藻类, 年产值在 110 亿美元左右 (<http://www.fao.org/fishery/statistics/global-aquaculture-production/zh>), 产量年增长 8%, 具有重要的生态、食用和工业价值, 而病害每年至少造成 10%~15% 的直接经济损失^[6]。

我国藻类栽培产量居世界第一, 产值近 90 亿美元 (<http://www.fao.org/fishery/statistics/global-aquaculture-production/zh>), 其中紫菜(*Pyropia*)、海带(*Saccharina japonica*)、裙带菜(*Undaria pinnatifida*)、龙须菜(*Gracilariopsis lemaneiformis*)、石花菜(*Gelidium amansii*)、长心卡帕藻(*Kappaphycus alvarezii*)和麒麟菜(*Euचेuma muricatum*)等 10 属 10 多种经济海藻有较大的栽培规模^[7]。近年来, 由于栽培面积和密度无节制增加, 栽培环境恶化, 藻类病害时有发生, 造成产量下降甚至绝产, 严重影响藻类产业的发展。藻类病害具有发现晚、治疗难的特点, 已成为制约藻类产业发展的一大障碍。目前, 国内外对藻类病害的研究

较少, 主要集中在病原的分离与鉴定, 缺乏对病机理和防治方法及技术的深入研究。

1 藻类附生微生物

藻类生长发育过程中向外释放有机物吸引微生物的附生, 在藻体周围形成一个独特的微环境, 即藻类附生微生物区系(Epiphytic microflora)。藻际微生物的一些活性代谢产物可以保护海藻不受环境中致病微生物的侵染, 也可以影响藻类的生长和生理机能^[8]。Singh 等发现无菌培养的裂片石莼(*Ulva fasciata*)出现异常的针状结构, 而将其叶状体重新与分离的菌共培养后, 形态恢复正常^[9]。海藻的分泌物对于细菌的生物膜形成和群落组成具有重要影响, 例如, 钥藻(*Bonnemaisonia hamifera*)的主要代谢活性物质 1, 1, 3, 3-四溴-2-庚酮能够改变其表面细菌群落的密度和多样性组成^[10]。而微生物对不同代谢产物的敏感性决定了其在不同藻类上附着的组成和数

收稿日期: 2018-08-15; 修回日期: 2019-02-03

基金项目: 现代农业产业体系项目, CARS-50 号; 国家高技术研究发展计划项目, 2012AA10A406 号; 国家科技基础条件平台建设运行项目, 2018DKA30470 号; 鳌山科技创新计划项目, 2015ASKJ02 号

[Foundation: China Agriculture Research System, No. CARS-50], National High-Tech R&D Program, No.2012AA10A406, National Science and Technology Infrastructure Platform Construction, No. 2018DKA30470; Aoshan Technology Innovation Program, No. 2015ASKJ02]

作者简介: 杨慧超(1994-), 男, 山东青岛人, 硕士研究生, 主要从事藻类病害防控研究, 电话: 15154238068, E-mail: yanghc326@163.com; 莫照兰, 通信作者, 研究员, E-mail: mozl@ysfri.ac.cn

量,如墨角藻(*Fucus vesiculosus*)的代谢产物二甲基硫丙酸和脯氨酸、丙氨酸能促进海默氏菌(*Rheinheimera baltica*)的附着,限制嗜纤维菌属(*Cytophaga* sp.)的附着^[11]。一般来说,健康藻类的藻际微生物没有降解细胞壁的能力,但可能具有分解纤维素、木聚糖等细胞壁降解产物的酶,一旦藻体细胞壁破坏,这些菌可能成为致病菌^[12]。随着高通量测序技术的发展,近年来的研究发现环境因子的变化可以引起藻际微生物区系发生变化,继而影响宿主的生理健康。一些学者发现温度胁迫会引起海洋红藻(*Delisea pulchra*)呋喃酮分泌减少,这种物质的减少会造成多种病原菌定植到 *D. pulchra* 体表,最终导致白化病(bleaching disease)的发生^[13]。Zozaya 等^[14]还发现附生在患白化病的海洋红藻表面的红杆菌科(Rhodobacteraceae)和黄杆菌科(Flavobacteriaceae)的细菌丰度明显升高,这些科的一些成员可以引起藻类的疾病,如 *Rugeria altantica*、*Aquimarina salinaria* 的合成产物可以分解藻类组织,引起体表损伤^[15-16],而 *Rosebacter* 引起红藻(*Prionitis lanceolata*)肿瘤样泡状疾病^[17]。通过高通量测序分析藻际微生物区系的组成及变化规律可以为藻类疾病的预警、诊断和防治提供新的策略,这也将是今后的一个研究热点。

2 常见的藻类疾病

2.1 细菌病害

由细菌引发的藻类病害是最常见的,症状主要是腐烂和病斑形成。已报道病原大部分属于革兰氏阴性菌,如交替单胞菌(*Alteromonas*)、黄杆菌(*Flavobacterium*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、假交替单胞菌(*Pseudoalteromonas*)、腐败螺旋菌(*Saprospira*)和弧菌(*Vibrio*)等^[18-19]。这些病原的致病性通常与藻类细胞壁的破坏有关,常伴有继发感染,所以在发病的藻类中很难分离到真正的病原^[20]。

2.1.1 海带病烂

褐藻酸降解菌能够引起海带病烂,是海带栽培过程中脱苗和烂苗的主要因素^[21]。该类菌可以降解褐藻酸,并且能够利用褐藻糖胶、海带多糖等海带的重要组分作为营养物质^[22-23]。该类菌首先感染海带表面的分生组织,然后侵染到外皮层和内皮层,利用细胞壁中的褐藻胶等营养物质大量繁殖,导致组织溃烂^[24]。褐藻酸降解菌种类繁多,包括假交替单胞菌^[25]、交替单胞菌^[26]、黄杆菌^[27]、弧菌^[28]、糖嗜胞

菌(*Saccharophagus*)^[23]等。本实验室从海藻等养殖生物中分离鉴定的4株琼胶降解菌,也可引起海带、紫菜和江蓠病烂^[29]。栽培过程中藻类的生理状态不佳或机械损伤都有可能条件致病菌的入侵,造成组织病烂。

2.1.2 细菌性绿斑病

绿斑病(Green spot disease)是紫菜栽培中的常见病症,一般由细菌引起,初期在叶片的边缘形成细小、广泛分布的绿斑,随着病程发展,紫菜叶片出现孔洞并溃烂。该病早期称之为穿孔病,1968年在日本首次更名为绿斑病并延用至今^[30-31],从患病紫菜中可分离出微球菌(*Micrococcus* sp.)、假单胞菌、弧菌和黄杆菌等细菌^[32-33]。在我国,柠檬假交替单胞菌(*P. citrea*)^[34]、海假交替单胞菌(*P. marina*)^[35]和弧菌^[36]都曾经导致绿斑病的发生。2013~2014年韩国舒川郡紫菜栽培场曾爆发绿斑病,造成110万美元的损失,相当于总销售额的10.7%^[37]。引起这场绿斑病的病因不明确,但是在患绿斑病的紫菜表面和碎屑中观察到大量的细菌,这些细菌可能通过分解紫菜获取营养而成为潜在的病原。与以往的绿斑病不同的是,该病例发生水温低于10℃,病程快,可在一两天内使整个紫菜叶片溃烂溶解。

2.2 卵菌病害

卵菌(oomycetes)是一类真核生物,已从真菌划分到藻界(Kingdom Chromista)或茸鞭生物界(Kingdom Stramenopilia)^[38],其成员是植物和海藻的病原菌,引起多种作物、花卉、红藻和褐藻等灾难性病害^[39]。危害藻类最严重的有三种卵菌,分别是腐霉(*Pythium* sp.)、拟油壶菌(*Olpidiopsis* sp.)和 *Eurychasma dicksonii*,前两者是紫菜栽培期的主要病害,分别引起赤腐病和拟油壶菌病,后者可感染长囊水云(*Ectocarpus siliculosus*)^[40]。

2.2.1 赤腐病(Red rot disease)

赤腐病是目前研究最多、最深入的紫菜疾病,也是紫菜叶状体栽培阶段的主要病害。1947年由日本学者 Arasaki 首次报道^[41],1970年其病原被命名为紫菜腐霉(*P. porphyrae*)^[42]。该菌属于卵菌纲(Oomycetes)、腐霉目(Pythiales)、腐霉科(Pythiaceae)、腐霉属(*Pythium*)。以后在韩国和中国也相继报道了赤腐病的发生,引起韩国紫菜赤腐病的病原种类有紫菜腐霉和 *P. chondricola*^[43],1996年马家海在国内首次报道了由紫菜腐霉引起条斑紫菜(*Pyropia yezoensis*)的赤腐

病^[44]。此外,本实验室还发现链格孢菌(*Alternaria* sp.)也可以引起紫菜赤腐病^[45]。赤腐病给我国紫菜的栽培造成了巨大的损失,我们调查发现,在连云港、赣榆、日照等条斑紫菜栽培海区,大部分网帘均能发现患赤腐病的叶片,病原初步确定为 *P. chondricola*。在水温偏高(15~18℃)、盐度偏低(20~26)、干出时间不足时,病情扩散较为迅速,致使紫菜脱落、空帘绝收。赤腐病每年有不同程度的爆发,严重影响紫菜的产量和商品价值,冷藏网帘、延长干出时间、酸洗的方法能一定程度控制病情的蔓延,但是效果不明显,因而寻找新的技术手段防治紫菜赤腐病是未来研究的一个重要方向。

赤腐病的蔓延速度极快,在适宜条件下,几乎一周之内能使整个紫菜网帘变成空帘。紫菜腐霉在夏季以腐生的形式存在于腐烂的藻上或形成可以长时间存活的休眠孢子^[37]。赤腐病最先在靠近河流入海口的栽培区爆发,有学者认为紫菜腐霉最初来源于陆地,通过地表径流进入紫菜栽培区,而陆生植物也是紫菜腐霉的宿主,并在适宜的季节产生游动孢子侵染紫菜^[46]。Kawamura 等^[47]发现在入海口处赤腐病最为严重,但检测到的孢子数量与河口距离之间并没有相关性。紫菜腐霉的侵染是依靠游动孢子来完成的。游动孢子能够识别紫菜表面的多糖,激活钙离子和三磷酸肌醇等调节信号刺激游动孢子粘附宿主表面并形成胞囊^[48],粘附的胞囊会形成附着胞和释放管,刺穿宿主的细胞壁^[49]。最初受到侵染的叶状体在显微镜下可见到红色病斑,菌丝穿透细胞时伴随有藻红素的溶出,细胞由棕红色转变为紫红色。随着病情进一步发展,病斑连合扩展至整个叶片,最终整个叶片溃烂^[37]。在我们的研究中发现,无论是自然感染还是人工侵染,赤腐病的严重溃烂区域仍有个别存活的健康紫菜细胞,这些细胞可能具有一定的抗紫菜腐霉侵染能力,可以用于进一步的抗病育种研究。

2.2.2 拟油壶菌病(*Olpidiopsis* disease)

拟油壶菌病是由拟油壶菌侵染造成的另一种卵菌疾病^[50],与赤腐病同为紫菜栽培的两大主要病害,遭受侵染的紫菜褪色、溃烂,最终导致紫菜空帘。该菌属于卵菌纲(Oomycetes)、拟油壶菌目(Olpidiopsidales)、拟油壶菌科(Olpidiopsidaceae)、拟油壶菌属(*Olpidiopsis*)。拟油壶菌病最早于1960年被日本学者 Arasaki 报道^[51],由于被侵染的细胞呈现壶状,所以很长一段时间在日本和韩国被称为壶状菌病

(Chytrid blight disease)。该病原于2008年被日本学者正式命名为紫菜拟油壶菌(*Olpidiopsis porphyrae*)^[52]。马家海发现我国沿海栽培的条斑紫菜也存在此病^[53]。已有报道显示拟油壶菌和紫菜腐霉可以共同感染坛紫菜^[54],我们在江苏海域的条斑紫菜中也发现了共感染的病例。

拟油壶菌为活体营养型专性细胞内寄生致病真菌,其游动孢子通过凝集素 ConA 识别紫菜表面多糖^[55]。游动孢子附着后出现变形运动紧贴宿主细胞,形成胞囊并伸出排放管刺破宿主细胞壁。菌丝进入细胞后膨大,有明显的油滴状物质,形成球形的多核菌丝,随后形成游动孢子囊,游动孢子通过排出管从孢子囊释放继续侵染其他健康的细胞^[37]。在患病初期紫菜叶状体上只形成小的红色斑点,随着病情的恶化,病斑开始变成黄绿色和淡黄色并溃烂,导致紫菜从网帘上脱落^[53]。拟油壶菌病易发生于紫菜收割后的1~2周,并迅速遍布整个栽培区域^[56]。宿主的机械损伤可能是拟油壶菌的入侵途径,增加紫菜收割后的干出时间和频率可以预防拟油壶菌的感染。拟油壶菌对宿主细胞的形状具有偏好性,优先侵染分支的假根样延伸的顶端细胞,宿主细胞形状可能是限制菌丝扩展的因素^[57]。拟油壶菌也可以侵染卷枝藻等其他红藻^[58],在夏季没有紫菜叶状体寄生时,拟油壶菌会寄生于其他藻类,并且有长期和短期宿主之分^[55-56]。拟油壶菌内寄生于藻类细胞,尚没有合适的体外培养的方法,且前期症状不明显,目前只能通过高分辨率的油镜观察以及分子手段检测该类病害的发生,影响了拟油壶菌病的深入研究,这也是该类病害研究的一大障碍。

2.3 病毒病害

在真核藻类中发现的病毒或病毒样颗粒有12门50多种^[59-60],水生病毒能够侵染多种藻类,如角毛藻(*Chaetoceros debilis*)^[61]、小球藻(*Chlorella* sp.)^[62]、微胞藻(*Micromonas pusilla*)^[63]、刚毛根管藻(*Rhizosolenia setigera*)^[64]等。Kim 等^[65]发现一种感染海洋红藻叶绿体的新病毒(Chloroplast virus),该病毒不仅可以感染韩国本地的紫菜品种,引起叶片细胞溶解,呈现绿斑症状,还可以感染16种其他红藻。迄今为止,这是唯一一例分离得到的感染海洋红藻的病毒。

2.4 附生藻类病害

在海区栽培的大型经济藻类还存在其他藻类附

着的现象,虽然对产量影响较小,但是会使藻类表面无光泽、不平整和褪色,严重影响其口感和商品价值^[37]。例如,硅藻^[37]、顶刺藻(*Acrochaete operculata*)^[66]和带绒藻(*Laminariocolax* sp.)^[67]等会引起藻体的损伤、黑斑等形态上的变化。我们在研究中也发现,引起绿潮、赤潮的藻类如浒苔(*Ulva prolifera*)、裸甲藻(*Gymnodinium mukimotoi*)等能够附着在刚下海的海带、紫菜苗绳上,竞争生存空间,是造成海区栽培早期脱苗的原因之一。

2.5 生物敌害

李顺志等^[68]发现的一种日本尾突水虱(*Cymodoce japonica* Richardson)引起海带的残缺,该浮游动物类似西瓜虫,口器为咀嚼式,将海带幼苗从基部咬断掉入海中。我国北方的部分海区栽培紫菜下海初期有较为严重的虫害,主要为水虱(*Bosmina*)、麦秆虫(*Caprella*)和钩虾(*Gammarid*)。一些原生动物如变形虫和小型异养鞭毛虫等也可能影响藻类的生长^[68-69]。篮子鱼(*Siganus*)是目前影响我国南方藻类栽培最为严重的生物敌害,栽培紫菜和龙须菜在下海初期因篮子鱼啃食而导致脱苗甚至绝收。篮子鱼本身也具有较高的经济价值,如果能建立合适的诱捕措施,或利用网箱开展海藻-篮子鱼混合养殖模式,可以增加藻类栽培业的收入来源。

2.6 生理性疾病

环境因素的不适应、管理不当也会引起藻类的病害,主要分为以下几类:①光照不适或突然变化是引起藻类生理性疾病的主要原因。光照不足特别是连续阴雨情况下易造成海带水肿病、幼苗绿烂病、紫菜白腐病;光照过强易引起海带白尖病、紫菜缩曲症。②海区营养盐不足如海区缺氮引起的紫菜绿变病。③工业废水排放造成栽培区有毒物质增加易引起紫菜癌肿病。④管理不当。海带育苗池未经严格消毒或种海带成熟度不佳时易造成海带配子体死亡综合征,危害程度远超过其他疾病;幼苗过密或苗帘洗刷不充分能引起海带幼孢子体解体病、烂茎病、紫菜烂苗症^[70-71]。其致病机理仍需进一步的研究。

此外,还有部分藻类疾病尚在研究中,如近年来对我国紫菜育苗影响较大的贝壳丝状体黄斑病(yellow spot disease),有报道称弧菌或假交替单胞菌可能引起贝壳丝状体黄斑病症状^[72],爆发该病的育苗池水体中弧菌数量远高于未发病育苗池^[73],本实验室从患病的贝壳丝状体中分离得到 70 多属的可培

养细菌 500 余株,感染实验发现其中多种细菌可引起丝状体病变脱落,但未观察到典型的黄斑症状。由于贝壳丝状体无法直接观察到紫菜的病理状态,扫描电镜或冷冻电镜是检测黄斑病病原和病理的重要手段。

确定藻类病原是藻类病害研究的难点,包括以下几点:①藻类病症表现较慢,患病藻类很难在病原侵染的早期被发现,随着病程恶化,造成藻类腐败,腐生菌激增,使得真正病原很难与其分开。②藻类疾病并不是由单一病原引起的,多种病原和环境压力可能在病程中发挥不同的作用。③一些微生物病原是健康藻类微生物区系的一部分,在一定条件下,会使微生物由共生型转变为致病型^[74]。

3 藻类病原的鉴定和检测方法

3.1 藻类病原的鉴定方法

藻类卵菌或真菌病原可以通过孢子的形态学(鞭毛、菌丝、细胞器和囊泡等)观察和分子系统进化发育分析(如转录间隔区、细胞色素氧化酶等)作为鉴定的依据^[56, 75];细菌可以通过生理生化分析^[76]、16S rRNA^[77]基因以及多基因位点序列分析^[34]等方法;病毒可以利用 DNA 聚合酶等蛋白序列进行系统进化分析来进行鉴定^[78]。

3.2 藻类病原的检测方法

在早期研究中,Hideomi 等制备的单克隆抗体可以检测紫菜腐霉的菌丝和生殖管,但不适合检测孢子^[79]。用 ELISA 和间接荧光抗体技术(Indirect-fluorescent antibody technique)检测紫菜腐霉,但并不是对所有地区的病原都具有良好特异性^[80]。Park 等^[81]针对紫菜腐霉 ITS 序列建立了一种竞争 PCR 的手段,通过检测水体孢子数量可以至少提前 10 天预测赤腐病的爆发^[82-83]。浏上哲^[84]也建立了一种检测水体中紫菜腐霉游动孢子的荧光定量 PCR 技术。在拟油壶菌的检测中,横尾一成等^[85]利用 18S rDNA 特异性序列建立了海水中游动孢子的 PCR 检测方法,能够提前预警紫菜拟油壶菌病。但是,目前已报道的检测方法均需要专业的分子生物学操作和昂贵的仪器,不适合养殖现场检测。胶体金试剂条利用胶体金颗粒吸附抗体与病原结合,通过肉眼观察颜色变化,在 10 min 内判断结果,具有较高的灵敏性,如可检测到对虾白斑病病毒 0.01 $\mu\text{g}/\text{mL}$ ^[86]、烟草花叶病毒 0.1 ng/mL ^[87],适用于现场检测和诊断。环介导等温

扩增(Loop-mediated isothermal amplification, LAMP)也是常用的现场检测方法,在恒温条件下(60~65℃)反应 60 min 内通过肉眼观察判断有无产物扩增,已广泛应用于农作物和动物的细菌、卵菌及病毒性病原的检测^[88-90]。目前,藻类病原缺乏现场快速检测方法,不能及时确定病原并采取相应措施,建立不同藻类病原的胶体金试剂条及 Lamp 技术不失为病害预警预测的一个方法。

4 藻类病害的防治

4.1 防治方法

目前,应对病害的主要措施有以下几种^[55]: ①酸洗。将养殖网浸泡在 pH 为 2.0 的有机酸海水溶液中 5~10 分钟,但这种方法可能导致栽培区海水酸化。另外,紫菜腐霉也具有一定的酸耐受性,通过积累谷氨酸的机制来适应低 pH 的环境,频繁使用酸性杀菌剂会提高游动孢子的耐酸性^[91]。②提前收割患病的经济海藻。但收割的藻类可能出现失去光泽、褪色以及表面凹凸不平,影响其商业价值和口感。③冷藏。将网帘干出,使其表面水分蒸干后放置-20℃中,避开病害爆发的时间。这种方法只适合在疾病爆发的初期,且不能杀死病原,只能抑制其在高温时爆发。对于一些附生硅藻,干燥和低温会使其脱落,有较好的效果。

4.2 病害的监测预警

准确、灵敏的预警机制为应对藻类病害提供了宝贵的时间。水体中的孢子数量达到一定阈值时,紫菜病害发生机率升高^[83],通过监测水体孢子数量能够提前至少 10 天预警赤腐病和拟油壶菌病的发生^[85, 92],但此时水体中已经有大量的孢子,对藻类构成了严重的威胁,通过提前采收、冷藏、酸洗、干出等措施可以减缓疾病的蔓延。赤腐病较易在水温升高、盐度降低、水流交换不畅时发生,在日常生产中密切注意天气、环境变化引起的水温和盐度变化,及时采取应对措施预防病害的发生。

4.3 抗病品系

我国在农作物上已经培育出大量的抗病品系,如水稻“82-42”、大豆“哈 2291-Y”、花生“濮兴花 1 号”等,借助于农作物抗病品系的研究技术,国内外部分学者开展了经济海藻抗病育种技术的研究。在紫菜抗病品系培育方面, Park 等^[93]利用紫菜病斑中

分离的健康单细胞进行培育,获得了具有一定抗病性的紫菜品系 AP-1,能一定程度上抵抗赤腐病的发生,其抗病性可能与自身多糖水平的降低或多糖结构的改变有关^[94]。利用转基因技术可以将一些能降解卵菌细胞壁的多糖酶基因,如几丁质酶^[95]和 β -1,3-葡聚糖酶^[96],转入紫菜细胞内而获得抵抗紫菜腐霉和拟油壶菌的能力,但目前还没有得到抗病性稳定的紫菜品系。我国有学者进行了红藻报告基因转化的研究^[97],但在海藻中稳定表达的转基因技术尚未建立。在海带抗病品系培育方面,中国科学院海洋研究所逢少军研究团队与山东荣成市蜊江水产有限责任公司合作,通过地理隔离种群,利用克隆技术进行品系杂交组合,成功培育了“202”和“205”两个海带优良品系,其中“202”品系具有藻体宽、长、抗病烂等优良品质。

5 展望

5.1 藻类病害的预警与预防

病害发生是病原、环境和宿主相互作用的结果。藻类病害发生的原因复杂多变,有病原引起的传染性病害,也有环境、营养引起的生理性病害。我国藻类养殖面积广、海区环境多变、养殖品种多样,藻类病害具有病原多、类型杂的特征。开展藻类流行病学调查研究是一项长期基础性工作,通过流行病学研究,深入了解藻类疾病发生时的水质条件、环境因子、病原种类,观察发病过程的病理特征,探索环境、病原与藻类疾病发生关系,寻找合适的指标用于藻类病害的预警和预防。例如,一些学者研究了紫菜贝壳丝状体黄斑病发生前后养殖水体微生物菌群变化,发现弧菌和多毛杆菌(*Polaribacter*)在发病时期比例升高,这些潜在病原的出现与水体 HCO_3^- 浓度负相关、与 pH 正相关^[73]。基于此,以育苗水体的潜在病原、 HCO_3^- 和 pH 的动态变化为指标,可以实现对黄斑病的监测和预警。再例如,水体中的腐霉孢子达到一定阈值时,紫菜赤腐病发生率升高^[83],因此通过监测海区腐霉孢子数量变化,就可以建立赤腐病的预警机制,通过冷藏、干露、酸洗等措施预防赤腐病,减少其引起的损失。

5.2 藻类病控产品开发

药物和生防制品已广泛用于农作物的病害防控,然而用作藻类病害防控的药物和生态养殖方法的开发还未见报道。近年来,一些研究发现自然环境中存

在诸多微生物对藻类的病原具有拮抗作用,如,藻类附生菌能产生抗菌物质抑制其他细菌附生,这些物质能够抵抗不同病原的侵染^[98];Ding 等^[99]发现枝孢菌(*Cladosporium* sp.)能够产生苯乙酸、对羟基苯乙醇、L-β-苯基乳酸等抗菌物质,而且对条斑紫菜没有细胞毒性;广泛存在于自然界中的寡雄腐霉(*Pythium oligandrum*)可以通过重寄生作用抵抗多种甚至同属病原腐霉对植物的侵害^[100],而且具有一定的促进植物生长的作用^[101]。这些发现为探索利用生防菌株控制藻类病害指明了方向。

5.3 培育抗病品系/品种

栽培具有优良抗病性状的藻类品系/品种是防治病虫害最有效的措施之一,但目前还未见有抗病性状优良的藻类品系/品种,其中的主要原因是藻类病害的研究基础薄弱、遗传学基础研究滞后。随着对藻类病害的重视以及病原学研究的深入,病原致病机理的研究是未来的一大热点和难点,也是培育抗病品系的基础。当前腐霉和拟油壶菌是最为明确的病原,鉴于此,结合病原人工感染、传统育种、诱变育种等方法,筛选具有抗感染性状的紫菜个体或群体,可以有针对性地培育海区栽培抗病品系/品种。另外,在认识经济藻类各种重要性状的功能基因及其等位变异的基础上,通过分子育种技术,可在较短周期内获得具有多种优良经济性状的抗病品系/品种。

参考文献:

[1] 梅洪, 赵先富, 郭斌, 等. 中国淡水藻类生物多样性研究进展[J]. 生态科学, 2003, 22(4): 356-359.
Mei Hong, Zhao Xianfu, Guo Bin, et al. Advances in freshwater algal biodiversity in China[J]. Ecologic Science, 2003, 22(4): 356-359.

[2] Smith J V. Marine macrophytes as a global carbon sink[J]. Science, 1981, 211(4484): 838-840.

[3] Egan S, Harder T, Burke C, et al. The seaweed holobiont: understanding seaweed-bacteria interactions[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2013, 37(3): 462-476.

[4] 安鑫龙, 李雪梅, 徐春霞, 等. 大型海藻对近海环境的生态作用[J]. 水产科学, 2010, 29(2): 115-119.
An Xinlong, Li Xuemei, Xu Chunxia, et al. Ecological effects of seaweeds on coastal environment[J]. Fisheries Science, 2010, 29(2): 115-119.

[5] 杨宇峰, 宋金明, 林小涛, 等. 大型海藻栽培及其在近海环境的生态作用[J]. 海洋环境科学, 2005, 24(3): 77-80.
Yang Yufeng, Song Jinming, Lin Xiaotao, et al. Seaweed

cultivation and its ecological roles in coastal waters[J]. Marine Environment Science, 2005, 24(3): 77-80.

[6] Gachon C M M, Sime-Ngando T, Strittmatter M, et al. Algal diseases: spotlight on a black box[J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(11): 633-640.

[7] 权伟, 应苗苗, 康华靖, 等. 中国近海海藻养殖及碳汇强度估算[J]. 水产学报, 2014, 38(4): 510-515.
Quan Wei, Ying Miaomiao, Kang Huajing, et al. Marine algae culture and the estimation of carbon sink capacity in the coastal areas of China[J]. Journal of Fisheries China, 2014, 38(4): 510-515.

[8] Amin S A, Hmelo L R, van Tol H M, et al. Interaction and signalling between a cosmopolitan phytoplankton and associated bacteria[J]. Nature, 2015, 522(7554): 98-101.

[9] Singh R P, Mantri V A, Reddy C, et al. Isolation of seaweed-associated bacteria and their morphogenesis-inducing capability in axenic cultures of the green alga *Ulva fasciata*[J]. Aquatic Biology, 2011, 12(1): 13-21.

[10] Persson F, Svensson R, Nylund G M, et al. Ecological role of a seaweed secondary metabolite for a colonizing bacterial community[J]. Biofouling, 2011, 27(6): 579-588.

[11] Saha M, Rempt M, Gebser B, et al. Dimethylsulphopropionate (DMSP) and proline from the surface of the brown alga *Fucus vesiculosus* inhibit bacterial attachment[J]. Biofouling, 2012, 28(6): 593-604.

[12] Thomas T, Evans F F, Schleheck D, et al. Analysis of the *Pseudoalteromonas tunicata* genome reveals properties of a surface-associated life style in the marine environment[J]. PLOS One, 2008, 3(9): e3252.

[13] Campbell A H, Harder T, Nielsen S, et al. Climate change and disease: bleaching of a chemically defensed seaweed[J]. Global change Biology, 2011, 17(9): 2958-2970.

[14] Zozaya V E, Egan S, Thomas T. A comprehensive analysis of the microbial communities of healthy and diseased marine macroalgae and the detection of known and potential bacterial pathogens[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: Article 146.

[15] Amaro A M, Fuentes M S, Ogalde S R, et al. Identification and characterization of potentially algal-lytic marine bacteria strongly associated with the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella*[J]. Journal of Eukaryotic Microbiology, 2005, 52(3): 191-200.

[16] Chen W, Sheu F, Sheu S. *Aquimarina salinaria* sp. nov., a novel algicidal bacterium isolated from a saltpan[J]. Archives of Microbiology, 2012, 194(2): 103-112.

[17] Ashen J B, Goff L J. Galls on the marine red alga *Prionitis lanceolata* (Halymeniaceae): specific induction and subsequent development of an algal-bacterial symbiosis[J].

- American journal of botany, 1998, 85(12): 1710-1721.
- [18] Ashen J B, Goff L J. Molecular and ecological evidence for species specificity and coevolution in a group of marine algal-bacterial symbioses[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(7): 3024-3030.
- [19] Wang G, Shuai L, Li Y, et al. Phylogenetic analysis of epiphytic marine bacteria on Hole-Rotten diseased sporophytes of *Laminaria japonica*[J]. Journal of Applied Phycology, 2008, 20(4): 403-409.
- [20] Küpper F C, Müller D G, Peters A F, et al. Oligoalginate recognition and oxidative burst play a key role in natural and induced resistance of sporophytes of Laminariales[J]. Journal of Chemical Ecology, 2002, 28(10): 2057-2081.
- [21] 王伟伟, 王娜, 张壮志, 等. 海带夏季育苗系统褐藻酸降解菌数量组成分析[J]. 大连海洋大学学报, 2017, 32(1): 26-32.
Wang Weiwei, Wang Na, Zhang Zhuangzhi, et al. Quantity and composition of aginic acid decomposing bacterial community in summer seedling system of kelp *Saccharina japonica*[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2017, 32(1): 26-32.
- [22] Vairappan C S, Suzuki M, Motomura T, et al. Pathogenic bacteria associated with lesions and thallus bleaching symptoms in the Japanese kelp *Laminaria religiosa* Miyabe (Laminariales, Phaeophyceae)[J]. Hydrobiologia, 2001, 445(1-3): 183-191.
- [23] Sakatoku A, Wakabayashi M, Tanaka Y, et al. Isolation of a novel *Saccharophagus* species (Myt-1) capable of degrading a variety of seaweeds and polysaccharides[J]. Microbiology Open, 2012, 1(1): 2-12.
- [24] 杨震, 唐学玺, 严小军. 褐藻酸降解菌诱发海带腐烂的组织细胞学观察[J]. 水产学报, 2001, 25(4): 355-358.
Yang Zhen, Tang Xuexi, Yan Xiaojun. Histology and cytology observation on the rot disease of *Laminaria japonica* caused by alginic acid decomposing bacteria[J]. Journal of Fisheries of China, 2001, 25(4): 355-358.
- [25] Li J, Dong S, Song J, et al. Purification and characterization of a bifunctional alginate lyase from *Pseudoalteromonas* sp. SM0524[J]. Marine Drugs, 2011, 9(12): 109-123.
- [26] Wang Y, Tang X X, Yang Z, et al. Effect of alginic acid decomposing bacterium on the growth of *Laminaria japonica* (Phaeophyceae)[J]. Journal of Environmental Sciences, 2006, 18(3): 543-551.
- [27] Huang L, Zhou J, Li X, et al. Characterization of a new alginate lyase from newly isolated *Flavobacterium* sp. S20[J]. Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology, 2013, 40(1): 113-122.
- [28] Zhou J, Cai M, Jiang T, et al. Mixed carbon source control strategy for enhancing alginate lyase production by marine *Vibrio* sp. QY102[J]. Bioprocess and Biosystems Engineering, 2014, 37(3): 575-584.
- [29] 牟宗娟, 李贵阳, 茅云翔, 等. 4株琼胶降解菌的分离、鉴定及产酶条件分析[J]. 海洋科学, 2013, 37(4): 13-20.
Mou Zongjuan, Li Guiyang, Mao Yunxiang, et al. Isolation and identification of agarase-producing bacteria and analysis of optimal growth conditions for enzyme production[J]. Marine Science, 2013, 37(4): 13-20.
- [30] Suto S, Umehayashi O. On the "perforating disease" in Nori (*porphyra*) culture[J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1954, 19(12): 1176-1179.
- [31] Saito Y, Matsusato T, Yoshikawa K. On the symptoms of "green spot" and "crape" in Nori (*porphyra*) culture[J]. Bulletin of Nansei National Fisheries Research Institute, 1972, 5: 1-9.
- [32] Nakao Y, Onohara T, Matsubara T, et al. Bacteriological studies on diseases of cultured Laver—I. Green spot rotting—like deterioration of laver frond by bacteria, *in vitro*[J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1972, 38(6): 561-564.
- [33] Sunairi M, Tsuchiya H, Tsuchiya T, et al. Isolation of a bacterium that causes anaaki disease of the red alga *Porphyra yezoensis*[J]. Journal of Applied Bacteriology, 1995, 79(2): 225-229.
- [34] 闫咏, 马家海, 许璞, 等. 1株引起条斑紫菜绿斑病的柠檬假交替单胞菌[J]. 中国水产科学, 2002, 9(4): 353-358.
Yan Yong, Ma Jiahai, Xu Pu, et al. *Pseudoalteromonas citrea*, the causative agent of green-spot disease of *Porphyra yezoensis*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2002, 9(4): 353-358.
- [35] 李杰, 牟宗娟, 杨慧超, 等. 条斑紫菜(*Pyropia yezoensis*)绿斑病病原菌的分离鉴定[J/OL]. 渔业科学进展, 2018: 1-7.
Li Jie, Mou Zongjuan, Yang Huichao, et al. Isolation and identification the pathogen of *Pyropia yezoensis* green spot disease[J/OL]. Progress in Fishery Sciences, 2018: 1-7.
- [36] 韩晓娟, 茅云翔, 李杰, 等. 一株引起坛紫菜绿斑病病原的分离鉴定及致病性研究[J]. 水产学报, 2015, (11): 1721-1729.
Han Xiaojuan, Mao Yunxiang, Li Jie, et al. Identification and pathogenicity of a novel pathogen causing green rot disease in *Porphyra haitanensis*[J]. Journal of Fisheries of China, 2015, (11): 1721-1729.
- [37] Kim G H, Moon K, Kim J, et al. A reevaluation of algal diseases in Korean *Pyropia* (*Porphyra*) sea farms and their economic impact[J]. Algae, 2014, 29(4): 249-265.

- [38] 李明春, 魏东盛, 邢来君. 关于卵菌纲分类地位演变的教学体会[J]. 菌物研究, 2006, 4(3): 70-74.
Li Mingchun, Wei Dongsheng, Xing Laijun. Teaching feeling about the change of the position of Oomycetes classification[J]. Journal of Fungal Research, 2006, 4(3): 70-74.
- [39] Kamoun S, Furzer O, Jones J D G, et al. The Top 10 oomycete pathogens in molecular plant pathology[J]. Molecular Plant Pathology, 2015, 16(4): 413-434.
- [40] Schwelm A, Badstöber J, Bulman S, et al. Not in your usual Top 10: protists that infect plants and algae[J]. Molecular Plant Pathology, 2018, 19(4): 1029-1044.
- [41] Arasaki S. Studies on red rot of *Porphyra tenera*[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 1947, 13: 74-90.
- [42] Takahashi M. Identification of genus *Pythium*[J]. Plant Protection Science, 1970, 24(8): 339-346.
- [43] Lee S J, Hwang M S, Park M A, et al. Molecular identification of the algal pathogen *Pythium chondricola* (Oomycetes) from *Pyropia yezoensis* (Rhodophyta) using ITS and cox1 markers[J]. Algae, 2015, 30(3): 217-222.
- [44] 马家海. 条斑紫菜赤腐病的初步研究[J]. 上海水产大学学报, 1996, 5(1): 1-7.
Ma Jiahai. A preliminary study on the red rot disease of *Porphyra yezoensis*[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 1996, 5(1): 1-7.
- [45] Mo Z, Li S, Kong F, et al. Characterization of a novel fungal disease that infects the gametophyte of *Pyropia yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Journal of Applied Phycology, 2016, 28(1): 395-404.
- [46] Klochkova T A, Jung S, Kim G H. Host range and salinity tolerance of *Pythium porphyrae* may indicate its terrestrial origin[J]. Journal of Applied Phycology, 2017, 29(1): 371-379.
- [47] Kawamura Y, Yokoo K, Tojo M, et al. Distribution of *Pythium porphyrae*, the causal agent of red rot disease of *Porphyra* spp., in the Ariake Sea, Japan[J]. Plant disease, 2005, 89(10): 1041-1047.
- [48] Hyde G. Calcium imaging: A primer for mycologists[J]. Fungal Genetics and Biology. 1998, 24(1-2): 14-23.
- [49] Uppalapati S R, Fujita Y. Carbohydrate regulation of attachment, encystment, and appressorium formation by *Pythium porphyrae* (Oomycota) zoospores on *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta)[J]. Journal of Phycology, 2000, 36(2): 359-366.
- [50] Migita S. *Olpidiopsis* disease of culture *Porphyra*[J]. Bull Fac Nagasaki Univ, 1969, 28: 131-145.
- [51] Arasaki S. A chytridean parasite on the *Porphyra*[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 1960, 26(6): 543-548.
- [52] Sekimoto S, Yokoo K, Kawamura Y, et al. Taxonomy, molecular phylogeny, and ultrastructural morphology of *Olpidiopsis porphyrae* sp. nov. (Oomycetes, straminipiles), a unicellular obligate endoparasite of *Bangia* and *Porphyra* spp. (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Mycological Research, 2008, 112(3): 361-374.
- [53] 马家海, 林秋生, 闵建, 等. 条斑紫菜拟油壶菌病的初步研究[J]. 水产学报, 2007, 31(6): 860-864.
Ma Jiahai, Lin Qiusheng, Min Jian, et al. Preliminary study on the olpidiops-disease of *Porphyra yezoensis*[J]. Journal of Fisheries of China, 2007, 31(6): 860-864.
- [54] 刘一萌, 马家海, 文茜. 坛紫菜赤腐病与拟油壶菌病并发症的初步研究[J]. 大连海洋大学学报, 2012, 27(6): 546-550.
Liu Yimeng, Ma Jiahai, Wen Qian. Simultaneous infection by red rot and *olpidiops* disease in laver *Porphyra haitanensis*[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2012, 27(6): 546-550.
- [55] Klochkova T A, Shim J B, Hwang M S, et al. Host-parasite interactions and host species susceptibility of the marine oomycete parasite, *Olpidiopsis* sp., from Korea that infects red algae[J]. Journal of Applied Phycology, 2012, 24(1): 135-144.
- [56] Klochkova T A, Shin Y J, Moon K, et al. New species of unicellular obligate parasite, *Olpidiopsis pyropiae* sp. nov., that plagues *Pyropia* sea farms in Korea[J]. Journal of Applied Phycology, 2016, 28(1): 73-83.
- [57] Klochkova T A, Kwak M S, Kim G H. A new endoparasite *Olpidiopsis heterosiphoniae* sp. nov. that infects red algae in Korea[J]. Algal Research, 2017, 28: 264-269.
- [58] West J A, Klochkova T A, Kim G H, et al. *Olpidiopsis* sp., an oomycete from Madagascar that infects *Bostrychia* and other red algae: Host species susceptibility[J]. Phycological Research, 2006, 54(1): 72-85.
- [59] Brussaard C P D. Viral control of phytoplankton populations—a review[J]. Journal of Eukaryotic Microbiology, 2004, 51(2): 125-138.
- [60] Van E J L, Lane L C, Meints R H. Viruses and viruslike particles of eukaryotic algae[J]. Microbiological Reviews, 1991, 55(4): 586-620.
- [61] Tomaru Y, Shirai Y, Suzuki H, et al. Isolation and characterization of a new single-stranded DNA virus infecting the cosmopolitan marine diatom *Chaetoceros debilis*[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2008, 50(2): 103-112.
- [62] Fitzgerald L A, Graves M V, Li X, et al. Sequence and annotation of the 369-kb NY-2A and the 345-kb AR158 viruses that infect *Chlorella* NC64A[J]. Virology, 2007, 358(2): 472-484.
- [63] Attoui H. *Micromonas pusilla* reovirus: a new member of the family *Reoviridae* assigned to a novel proposed genus (*Mimoreovirus*)[J]. Journal of General Virology, 2006, 87(5): 1375-1383.

- [64] Nagasaki K, Tomaru Y, Katanozaka N, et al. Isolation and characterization of a novel single-stranded RNA virus infecting the bloom-forming diatom *Rhizosolenia setigera*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(2): 704-711.
- [65] Kim G H, Klochkova T A, Lee D J, et al. Chloroplast virus causes green-spot disease in cultivated *Pyropia* of Korea[J]. Algal Research, 2016, 17: 293-299.
- [66] Weinberger F. Apoplastic oxidation of L-asparagine is involved in the control of the green algal endophyte *Acrochaete operculata* Correa & Nielsen by the red seaweed *Chondrus crispus* Stackhouse[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(415): 1317-1326.
- [67] Heesch S, Peters A F, Broom J E, et al. Affiliation of the parasite *Herpodiscus durvillaeae* (Phaeophyceae) with the Sphacelariales based on DNA sequence comparisons and morphological observations[J]. European Journal of Phycology, 2008, 43(3): 283-295.
- [68] 李顺志, 王亮, 丛沂滋, 等. 日本尾突水虱对海带苗的危害和防治方法研究[J]. 齐鲁渔业, 1993, (1): 15-18.
Li Shunzhi, Wang Liang, Cong Yizi, et al. Studies on the Hazard of *Cymodoce japonica* to the kelp seedling and the method of its prevention and cure[J]. Shandong Fisheries, 1993, (1): 15-18.
- [69] Télesphore S N, Emilie L, Frank H. Gleason. Hidden diversity among aquatic heterotrophic flagellates: ecological potentials of zoosporic fungi[J]. Hydrobiologia, 2011, 659(1): 5-22.
- [70] 钱瑞, 张壮志, 李晓捷, 等. 海带育苗期间病害发生及防治措施[J]. 中国水产, 2016(6): 96-99.
Qian Rui, Zhang Zhuangzhi, Li Xiaojie, et al. Occurrence and control of disease during seedling period of *Saccharina japonica*[J]. China Fisheries, 2016(6): 96-99.
- [71] 徐丽宁, 杨锐. 紫菜病害及防治[J]. 水利渔业. 2005, 25(06): 103-105.
Xu Lining, Yang Rui. Disease and control of laver[J]. Reservoir Fisheries, 2005(06): 103-105.
- [72] 王洪斌, 李信书, 夏亚明, 等. 条斑紫菜丝状体黄斑病病原体分离鉴定及生物学特性研究[J]. 海洋环境科学, 2011, 30(3): 361-364.
Wang Hongbin, Li Xinshu, Xia Yaming, et al. Isolation, identification and biological pathogen of yellow spot disease in conchocelis of *Porphyra yezoensis*[J]. Marine Environmental Science, 2011, 30(3): 361-364.
- [73] Guan X Y, Zhou W, Hu C M, et al. Bacterial community temporal dynamics and disease-related variations in the seawater of *Pyropia* (laver) seedling pools[J]. Journal of Applied Phycology, 2018, 30(2): 1217-1224.
- [74] Egan S, Gardiner M. Microbial dysbiosis: Rethinking disease in marine ecosystems[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7(505): 991.
- [75] 李淑芬, 莫照兰, 孔凡娜, 等. 一株紫菜腐霉的鉴定及其对条斑紫菜的致病性[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2016, 46(7): 27-34.
Li Shufen, Mo Zhaolan, Kong Fanna, et al. Identification of *Pythium porphyrae* strain causing the red rot disease of *Porphyra yezoensis*[J]. Periodical of Ocean University of China, 2016, 46(7): 27-34.
- [76] 赵广英, 申科敏, 励建荣. 水产品中多种致病性弧菌的分离鉴定[J]. 食品科技, 2009, 34(11): 279-283.
Zhao Guangying, Shen Kemin, Li Jianrong. Isolation and identification of the pathogen *Vibrio* in aquatic products[J]. Food Science and Technology, 2009, 34(11): 279-283.
- [77] Nelson E J, Ghiorse W C. Isolation and identification of *Pseudoalteromonas piscicida* strain Cura-d associated with diseased damselfish (Pomacentridae) eggs[J]. Journal of Fish Diseases, 1999, 22(4): 253-260.
- [78] Tonje C, Runar T, Aud L, et al. Isolation and characterization of a virus that infects *Emiliania huxleyi* (haptophyta)[J]. Journal of Phycology, 2002, 38(4): 767-774.
- [79] Hideomi A, Kenichi S, Miyuki M, et al. The use of a monoclonal antibody for the detection of fungal parasite, *Pythium* sp., the causative organism of red rot disease, in seawater from *Porphyra* cultivation farms[J]. Fisheries Science, 1996, 62(4): 556-560.
- [80] Amano H, Suginaga R, Arashima K, et al. Immunological detection of the fungal parasite, *Pythium* sp.; the causative organism of red rot disease in *Porphyra yezoensis*[J]. Journal of Applied Phycology. 1995, 7(1): 53-58.
- [81] Park C S, Kakinuma M, Amano H. Detection of the red rot disease fungi *Pythium* spp. by polymerase chain reaction[J]. Fisheries Science, 2001, 67(1): 197-199.
- [82] Park C S, Kakinuma M, Amano H. Forecasting infections of the red rot disease on *Porphyra yezoensis* Ueda (Rhodophyta) cultivation farms[J]. Journal of Applied Phycology, 2006, 18(3-5): 295-299.
- [83] Park C S, Kakinuma M, Amano H. Detection and quantitative analysis of zoospores of *Pythium porphyrae*, causative organism of red rot disease in *Porphyra*, by competitive PCR[J]. Journal of Applied Phycology, 2001, 13(5): 433-441.
- [84] 渊上哲. あかぐされ病菌遊走子の定量検出技術の開発[J]. 福岡水技セ研報(Bull.Fukuoka.Fisheries. Mar.Techonol.Res.Cent), 2016, (26): 93-96.
- [85] 横尾一成, 関本訓士, 川村嘉応, 等. 養殖ノリに被害を与える壺状菌 *Olpidiopsis* sp. (卵菌綱, クロミスタ界)の PCR による早期検出[J]. 日本水産学会誌(Nippon Suisan Gakkaishi), 2005, 71(6): 917-922.

- Kazunari Y, Satoshi S, Yoshio K, et al. The early detection of *Olpidiopsis* sp. (Oomycetes, Chromista) which cause damage to Nori cultivation using a PCR[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 2005, 71(6): 917-922.
- [86] Wang X, Zhan W. Development of an immunochromatographic test to detect White Spot Syndrome Virus of shrimp[J]. Aquaculture, 2006, 255(1-4): 196-200.
- [87] Drygin Y F, Blintsov A N, Osipov A P, et al. High sensitivity express immunochromatographic method for detection of plant infection by Tobacco Mosaic Virus[J]. Biochemistry Moscow, 2009, 74(9): 986-993.
- [88] 陈柳, 尚巧霞, 陈笑瑜, 等. 草莓轻型黄边病毒 RT-LAMP 检测方法的建立[J]. 中国农业科学, 2015, 48(03): 613-620.
Chen Liu, Shang Qiaoxia, Chen Xiaoyu, et al. Detection of *Strawberry mild yellow edge virus* by RT-Lamp[J]. Scientia Agriculture Sinica, 2015, 48(03): 613-620.
- [89] Takahashi R, Fukuta S, Kuroyanagi S, et al. Development and application of a loop-mediated isothermal amplification assay for rapid detection of *Pythium helicoides*[J]. FEMS Microbiology Letters, 2014, 355(1): 28-35.
- [90] 徐芊, 孙晓红, 赵勇, 等. 副溶血弧菌 LAMP 检测方法的建立[J]. 中国生物工程杂志. 2007, 27(12): 66-72.
Xu Qian, Sun Xiaohong, Zhao Yong, et al. Development of loop-mediated isothermal amplification (Lamp) method for detection of *Vibrio parahaemolyticus*[J]. China Biotechnology, 2007, 27(12): 66-72.
- [91] Hwang E K, Park C S, Kakinuma M. Physicochemical responses of *Pythium porphyrae* (Oomycota), the causative organism of red rot disease in *Porphyra* to acidification[J]. Aquaculture Research, 2009, 40(15): 1777-1784.
- [92] Park C S. Rapid detection of *Pythium porphyrae* in commercial samples of dried *Porphyra yezoensis* sheets by polymerase chain reaction[J]. Journal of Applied Phycology, 2006, 18(2): 203-207.
- [93] Park C S, Hwang E K. Isolation and evaluation of a strain of *Pyropia yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta) resistant to red rot disease[J]. Journal of Applied Phycology, 2014, 26(2): 811-817.
- [94] Park C S, Hwang E K. Biochemical characterization of *Pyropia yezoensis*-AP1 strain accompanies the resistance reaction to the red rot disease pathogen, *Pythium porphyrae*[J]. Journal of Applied Phycology, 2015, 27(5): 2149-2156.
- [95] Bishop J C, Dean A M, Mitchell-Olds T. Rapid evolution in plant chitinases: molecular targets of selection in plant-pathogen coevolution[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2000, 97(10): 5322-5327.
- [96] Jongedijk E, Tigelaar H, Van Roekel J S C, et al. Synergistic activity of chitinases and β -1, 3-glucanases enhances fungal resistance in transgenic tomato plants[J]. Euphytica, 1995, 85(1-3): 173-180.
- [97] Kong F N, Zhao H L, Liu W X, et al. Construction of plastid expression vector and development of genetic transformation system for the seaweed *Pyropia yezoensis*[J]. Marine Biotechnology, 2017, 19(2): 147-156.
- [98] Singh R P, Kumari P, Reddy C R K. Antimicrobial compounds from seaweeds-associated bacteria and fungi[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2015, 99(4): 1571-1586.
- [99] Ding L, Qin S, Li F, et al. Isolation, Antimicrobial Activity, and Metabolites of Fungus *Cladosporium* sp. Associated with Red Alga *Porphyra yezoensis*[J]. Current Microbiology, 2008, 56(3): 229-235.
- [100] 彭轶楠, 王沛雅, 巩晓芳, 等. 生防真菌寡雄腐霉原生质体的制备及再生[J]. 菌物学报, 2017, 36(6): 679-690.
Peng Yinan, Wang Peiya, Gong Xiaofang, et al. Preparation and regeneration of protoplasts from *Pythium oligandrum*[J]. Mycosystema, 2017, 36(6): 679-690
- [101] Floch G L, Vallance J, Benhamou N, et al. Combining the oomycete *Pythium oligandrum* with two other antagonistic fungi: Root relationships and tomato grey mold biocontrol[J]. Biological Control, 2009, 50(3): 288-298.

Pathogens, virulence mechanism, and disease control in economic marine macroalgae

YANG Hui-chao^{1, 2}, LI Jie¹, YAN Yong-wei¹, TANG Lei³, MAO Yun-xiang³,
MO Zhao-lan^{1, 2}

(1. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Key Laboratory of Maricultural Organism Disease Control, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China; 2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. Laboratory of Algae Genetics and Breeding, College of Marine Life Sciences, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Received: Aug. 15, 2018

Key words: algae; diseases; pathogen identification; virulence mechanism; detection and prevention

Abstract: Economic marine macroalgae are extensively farmed in China, Japan, South Korea, and Southeast Asia. These algal species exhibit considerable economic and ecological value. Algal diseases are major obstacle to mariculture and have resulted in serious economic losses. The study of algal diseases remains in its infancy and has mainly focused on pathogen identification. Further, the diversity of pathogens and the complexity of the marine microbiome environment have increased the difficulty associated with pathogen isolation and identification. This study provides a summary of the information on economic algae and their diseases. Furthermore, it discusses the causes of the diseases, the pathogen diversity and pathogenicity, and the methods for pathogen identification, detection, and prevention. Additionally, the future prospects with respect to the prevention and control of algal diseases in China are also discussed to provide a reference for conducting further research on algal diseases.

(本文编辑: 丛培秀)