

袁保生, 赵霞, 刘晨临, 等. 南极冰藻 *Chlamydomonas* sp. ICE-L 过氧化氢酶的热胁迫响应[J]. 海洋学报, 2019, 41(9): 80–85, doi:10.3969/j.issn.0253-4193.2019.09.007

Yuan Baosheng, Zhao Xia, Liu Chenlin, et al. Response of catalase in Antarctic ice alga *Chlamydomonas* sp. ICE-L to heat stress[J]. Haiyang Xuebao, 2019, 41(9): 80–85, doi:10.3969/j.issn.0253-4193.2019.09.007

南极冰藻 *Chlamydomonas* sp. ICE-L 过氧化氢酶的热胁迫响应

袁保生¹, 赵霞¹, 刘晨临^{2*}, 张培玉¹

(1. 青岛大学 环境科学与工程学院, 山东 青岛 266071; 2. 自然资源部第一海洋研究所 海洋生态研究中心, 山东 青岛 266061)

摘要: 为了研究南极冰藻的热胁迫应答机制, 本文根据转录组测序得到的冰藻 *Chlamydomonas* sp. ICE-L 过氧化氢酶 *CiCAT* 基因分析了其编码蛋白的特征, 同时研究了 *CiCAT* 基因表达和过氧化氢酶活性在培养温度升高时的响应变化情况。结果表明: *CiCAT* 基因序列全长为 2 066 bp, 编码 492 个氨基酸。在过氧化氢酶的系统进化树中, 南极冰藻与其他绿藻聚类为一个分支。*CiCAT* 编码的蛋白序列与盐藻和红球藻的过氧化氢酶序列相似性较高, 分别为 80.5% 和 78.9%。当南极冰藻处于热胁迫条件下, *CiCAT* 基因的相对表达量和过氧化氢酶活均呈现出先上升后下降的趋势, 但在胁迫 24 h 时 *CiCAT* 基因的表达量变化不明显, 而实验组的酶活显著高于对照组。在胁迫 72 h 时, 基因表达量和酶活均达到最高值。研究初步表明, 与在常温藻类和高等植物中的功能相似, 在经受热胁迫的情况下, 南极冰藻中的抗氧化酶系统也发挥着重要作用。

关键词: 南极冰藻; 热胁迫; 过氧化氢酶

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2019)09-0080-06

1 引言

热胁迫会导致植物细胞内活性氧(ROS)的过度产生和积累, 使细胞内的生物大分子以及生物膜受损, 从而降低细胞活性甚至导致细胞产生不可逆的损伤^[1]。生物体内的抗氧化酶系统, 作为重要的防御机制, 能够有效降低细胞内活性氧的积累, 减小热胁迫对有机体造成的伤害^[1-2]。过氧化氢酶(CAT, EC 1.11.1.6)是生物抗氧化酶系统的重要组成, 普遍存在于动物、植物、微生物中, 对于维持细胞内的氧化还原平衡具有重要作用^[3-4]。CATs 能够清除逆境胁迫细胞光呼吸、线粒体电子传递及脂肪酸 β -氧化等过

程中产生的 H_2O_2 , 将其分解为氧气和水, 从而避免因 H_2O_2 浓度过高对生物体造成的过氧化损伤^[5-6]。

大量的研究表明, 在植物经受高温、低温、高盐和干旱等各种环境条件胁迫时, CAT 都能够被诱导表达。人参中的 *PgCat1* 在叶片、茎、根中均有不同程度的表达, 且重金属、植物激素、渗透剂、强光照等生物胁迫对 *PgCat1* 有显著的诱导作用, *PgCat1* 可能有助于保护人参免受活性氧胁迫^[7]。从黄瓜分离出来的 *CsCat 3* 的表达受热、聚乙二醇、冷和 NaCl 等多种非生物胁迫以及脱落酸(ABA)和 H_2O_2 等信号分子的诱导, 在黄瓜的非生物胁迫耐受性中起重要作用^[8]。异源表达西蓝花的 *BoCAT* 基因能够降低拟南

收稿日期: 2018-11-02; 修订日期: 2019-04-09。

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(41276203)。

作者简介: 袁保生(1995—), 男, 山东省聊城市人, 主要从事分子生物学研究。E-mail: Yuanbaosheng1994@163.com

* 通信作者: 刘晨临(1974—), 女, 山东省滨州市人, 研究员, 主要从事藻类分子生物学研究。E-mail: ch.liu@163.com

芥细胞的 H_2O_2 浓度, 增强植株的热耐受性^[9]。在莱茵衣藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 中, 非胁迫条件下的 ROS 信号分子具有调节 CAT 活性的功能^[10]。另外, 在重金属汞胁迫下, 伴随着 ROS 浓度增加, 莱茵衣藻 CAT 的活性和基因表达量均有提高, 但当汞浓度过高时 CAT 的活性和基因表达则会被抑制^[11]。

南极冰藻是生活在海冰中的浮游植物, 是南极海域中初级生产力的重要组成, 对海冰极端环境具有良好的适应能力。近年来的全球气候变化使得极地生物面临着日益复杂、与以往不同的气候和环境条件。气候变暖导致南极周边海域的海水逐渐升温, 进而使海冰覆盖面积减小。迄今为止, 这些变化给生活在海冰生物圈中的浮游植物所带来的影响还知之甚少。研究南极冰藻对热胁迫的响应, 能够使我们更好地了解气候变暖条件下极地海冰浮游植物的适应性。

2 材料与方 法

2.1 实验材料

实验藻种 *Chlamydomonas* sp. ICE-L 采集于南极中山站 (69.8°S, 77.8°E) 海域的浮冰样品中。由自然资源部第一海洋研究所生物活性物质重点实验室分离, 并保存于 4℃ 光照培养箱中。采用普鲁瓦索里 (Provasoli) 培养基^[12], 光强 $40 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光照周期 12L : 12D 条件进行培养。

2.2 实验方法

2.2.1 序列分析及系统树构建

CiCAT 基因序列编码蛋白的等电点和分子量用 ProtParam (<http://web.expasy.org/protparam/>) 软件完成。蛋白活性位点由 NCBI 的保守结构域数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>) 和 InterPro (<http://www.ebi.ac.uk/interpro/>) 预测。蛋白的亚细胞定位用 CELLO 预测 (<http://cello.life.nctu.edu.tw/>)。系统进化树构建采用 MEGA6 软件的邻接法, 参数为系统默认, 以 1 000 次重复进行^[13]。

2.2.2 南极冰藻生长量的测定

将灭菌的培养基分装至 100 mL 三角瓶, 每瓶 40 mL, 无菌条件下接入 10 mL 处于对数生长期的南极冰藻。然后置于 4℃ 和 15℃ 光照培养箱中培养, 每个温度设置 3 个平行。采用分光光度计法测量其生长量, 每隔 3 天测量 1 次藻细胞光密度 OD_{750} (波长 750 nm 处的吸光度)。

2.2.3 藻种的热胁迫处理及 RNA 提取和反转录

取培养至对数生长期的冰藻置于 15℃ 的条件下, 作为热胁迫处理组, 分别处理 3 h, 6 h, 24 h, 48 h,

72 h, 96 h 和 120 h, 每个温度下设 3 个平行, 以在 4℃ 处理相同时间的样品作为对照组。将处理后的样品于 4℃, 转速 3 500 r/min 离心 5 min, 收集的藻体迅速冷冻于液氮中。然后采用 CTAB 法提取藻样的 RNA^[14]。利用微量紫外分光光度计检测 RNA 的浓度, 并取 5 μL RNA 样品进行 1% 琼脂糖凝胶电泳, 检测其质量。质量合格的 RNA 用 Takara 公司的 Primer-Script™ 反转录试剂盒进行反转录。

2.2.4 实时定量 PCR

采用 Takara 公司的 SYBR® Green Premix 试剂盒, 在 Stratagene 公司实时定量荧光 PCR 仪上进行基因扩增和数据分析。*CiCAT* 的特异性引物, 上游: 5'-TCCTGCGTGCTCCCGGCGTC-3'; 下游: 5'-CCGCGGGGATCGCGGAGTGTC-3'。PCR 反应条件: 95℃, 5 min; 95℃, 10 s; 65℃, 20 s; 72℃, 20 s; 共 40 个循环。以核糖体蛋白 RPL19 作为内参基因 (核糖体蛋白 RPL19 的特异性引物, 上游: 5'-CCAATGAGGTCAACGAGATTTCC-3'; 下游: 5'-ATCACAAATCCGTCCTTCACCAG-3')^[15], 基因相对表达量用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 方法进行计算, 如下式^[16]

$$Rel.Quantity = \frac{(1 + Eff)_{GOI}^{(Ct_{对照} - Ct_{样品})}}{(1 + Eff)_{Norm}^{(Ct_{对照} - Ct_{样品})}}, \quad (1)$$

式中, *Rel.Quantity* 为目的基因在样品与对照品间的表达差异倍数; GOI 为目的基因; Norm 为内参基因; *Eff* 为 PCR 扩增效率 (默认为 100%); *Ct* 为每个反应管内的荧光信号到达设定的域值时所经历的循环数。

2.2.5 CAT 活力的测定及计算

每隔 24 h 分别取对照组和热胁迫处理组的冰藻藻液各 50 mL, 于 4℃, 转速 3 500 r/min 离心 5 min 收集藻体。CAT 活力用南京建成公司 CAT 试剂盒进行测定, 以每毫克组织蛋白每秒钟分解 1 μmol 的 H_2O_2 的量为一个活力单位, 以不加组织匀浆的作为对照, 按以下公式计算组织中的 CAT 活力:

$$\begin{aligned} \text{组织中CAT活力} = & \frac{1}{60 \times \text{取样量}} \div \text{待测样本蛋白浓度}, \quad (2) \\ & (\text{对照OD值} - \text{测定OD值}) \times 271 \times \end{aligned}$$

式中, 组织中 CAT 活力单位为 mg (以蛋白计); OD 为吸光度值; 待测样本蛋白浓度, 单位: mg/mL (以蛋白计)。

2.2.6 数据统计分析

用 SPSS 对南极冰藻生长数据以及 CAT 活力数据进行统计学分析, 通过 *t* 检验比较对照组与处理组之间的差异显著性, 以 $P < 0.05$ 表示差异显著, $P < 0.01$ 表示差异极显著。

3 结果与讨论

3.1 *CiCAT* 序列结构特征及蛋白进化分析

CiCAT (NCBI 登录号为 MK563990) cDNA 序列长为 2 066 bp, 包含 219 bp 的 5' 非翻译区 (UTR) 和 368 bp 的 3' UTR, 以及一个 1 479 bp 的开放读码框, 编码 492 个氨基酸。预测的蛋白序列分子量为 55.98 kDa, 等电点 PI 为 7.06。预测该蛋白的保守结构域, 发现 *CiCAT* 基因编码的蛋白属于类过氧化氢酶超家族。序列含有一个与原血红素结合的保守结构域和 CAT 活性结构域 (图 1)。细胞定位预测发现 *CiCAT* 定位于过氧化物酶体上, 在碳链末端包含一段过氧化物酶体靶向信号肽^[17]。

根据基因组数据库的搜索发现, 在植物中大多存在 2~3 个 CAT 的同源蛋白序列, 例如拟南芥中有 3 条, 水稻中有 2 条 CAT 基因。除了在莱茵衣藻中发现有 2 条相似性较高的 CAT 基因序列, 大部分绿藻

中仅有 1 条 CAT 基因序列。将冰藻 *CiCAT* 基因编码的氨基酸序列与其他藻类和植物的 CAT 的基因序列构建系统发育树, 结果发现, 南极海冰与其他藻类的聚类, 自举值为 98%。相比南极海冰的近源物种——莱茵衣藻和团藻 (*Volvox carteri*) 中的 CAT 序列, *CiCAT* 编码的蛋白序列与盐藻 (*Dunaliella salina*) 和红球藻 (*Haematococcus lacustris*) 的序列相似性更高, 分别为 80.5% 和 78.9% (图 2)。

3.2 热胁迫下南极冰藻生长曲线

不同温度下南极冰藻的生长曲线如图 3 所示。15℃ 条件下南极海冰的生长速度极显著的低于在 4℃ 下培养的对照组 ($P < 0.01$), 但是保持缓慢增长。说明 15℃ 的温度条件下, 南极冰藻的生长受到了高温的抑制, 保持低速率的生长。

3.3 热胁迫下 *CiCAT* 基因表达量的变化

在热胁迫下 *CiCAT* 的基因表达量变化如图 4 所示, 整体呈现先升高后降低的趋势, 在胁迫的前 24 h,

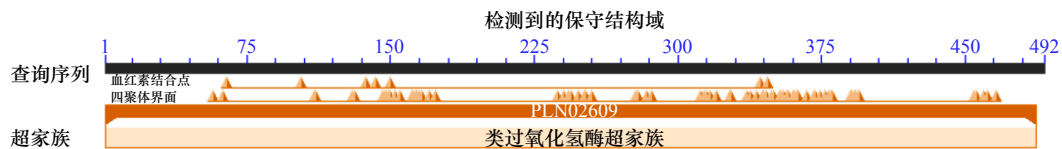


图 1 *CiCAT* 基因编码蛋白保守结构域分析

(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi?RID=NTDBEUUU014&mode=all>)

Fig. 1 Conserved domain of encoded protein by ice algae *CiCAT* gene (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi?RID=NTDBEUUU014&mode=all>)

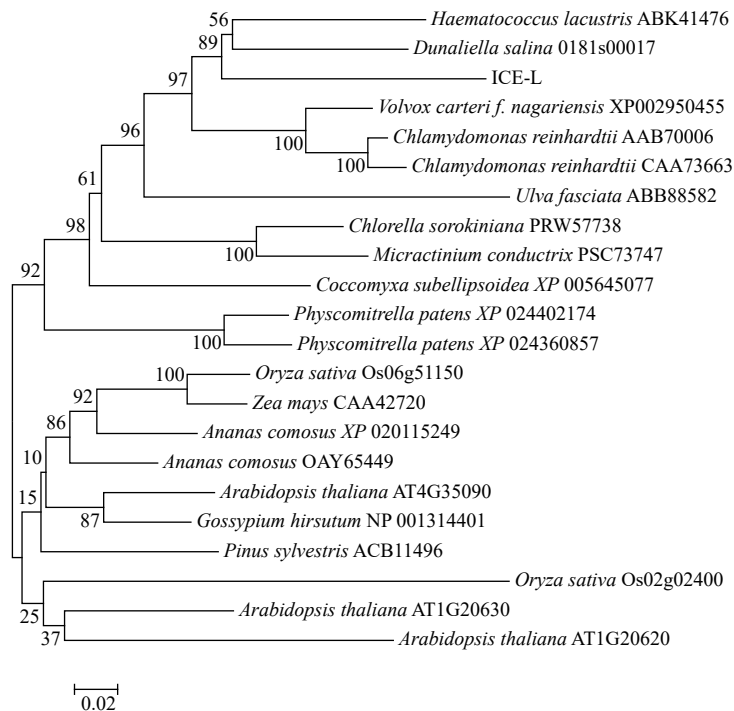


图 2 冰藻与其他物种过氧化氢酶氨基酸序列的系统进化树分析

Fig. 2 Phylogenetic tree of catalase amino acid sequences between ice algae and other species

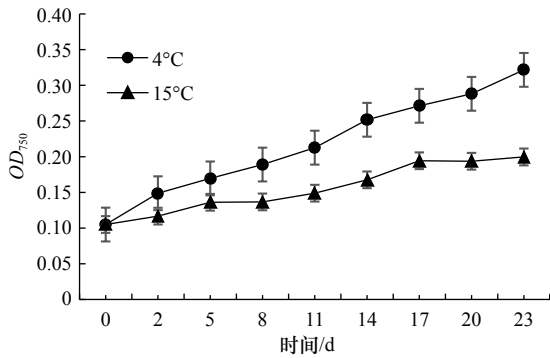
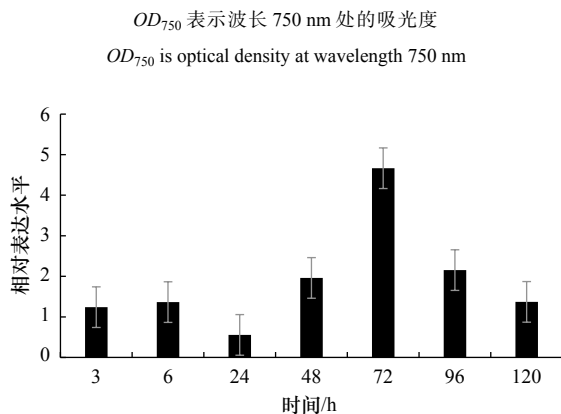


图3 热胁迫下南极冰藻的生长曲线

Fig. 3 Growth curves of Antarctic ice algae under heat stress

图4 热胁迫下南极冰藻 *CiCAT* 基因随时间的相对表达变化Fig. 4 The expression of *CiCAT* gene of Antarctic ice algae under heat stress

基因表达量变化不明显,在48 h后基因表达量增加,在72 h表达量达到最高值,为对照组的4.67倍,由此可见,热胁迫能够显著提高南极冰藻中过氧化氢酶的基因表达量。

南极冰藻的最适生长温度为2~6°C^[18]。在15°C热胁迫条件下南极冰藻的生长速度显著低于对照组。表明高温胁迫下,南极冰藻的生长受到抑制。在15°C热胁迫下,*CiCAT*基因表达量变化在胁迫的48 h内响应不明显,甚至出现在24 h时实验组低于对照组的情况,表明*CiCAT*基因表达响应高温胁迫需要一定的时间。有研究表明H₂O₂诱导过氧化氢酶基因表达的这一诱导过程有可能受到活性氧的干扰^[19]。随着胁迫时间的延长,在超氧化物歧化酶(SOD)将细胞内的活性氧转化为H₂O₂等物质之后,进一步诱导*CiCAT*基因的表达^[20-21]。因此,在热胁迫初期,冰藻细胞内产生的活性氧等可能抑制了*CiCAT*基因的表达。胁迫至72 h时,*CiCAT*基因的相对表达量上升4.67倍。随着胁迫时间的延长,*CiCAT*基因相对表达量有所下降。王升平等^[22]研究发现烟草中*CAT1*基

因在应对40°C胁迫时,其表达量也呈现了先上升,后下降的趋势,且实验组约为对照组的10倍,这与我们的研究结果相类似。

3.4 热胁迫下南极冰藻CAT活性变化

CAT活性变化曲线如图5所示,4°C培养的藻细胞CAT活性随着培养时间的增加没有明显变化(16.07~24.2 U/mg(以蛋白计)),而在15°C培养的藻细胞,胁迫24 h到96 h期间CAT活性显著升高($P<0.05$),在72 h达到峰值42.11 U/mg(以蛋白计),而后迅速下降,在热胁迫第120 h下降到藻细胞的基础水平。

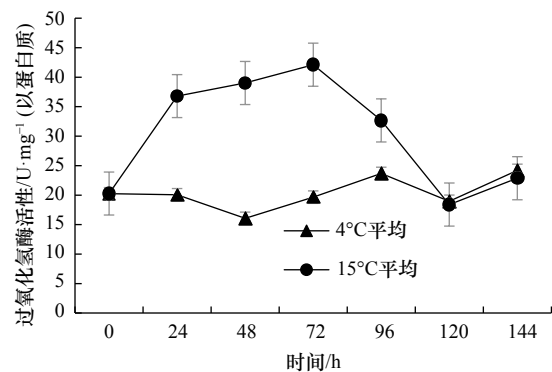


图5 热胁迫下南极冰藻过氧化氢酶活性变化

Fig. 5 Changes of catalase activity of Antarctic ice algae under heat stress

当植物处于逆境胁迫(包括干旱、低温、紫外辐射、高盐分)时,细胞内的CAT的活性会上升^[23]。南极冰藻CAT的活性变化基本与*CiCAT*基因表达变化一致,但是在胁迫的前24 h,基因表达量的提高较酶活的增加表现出一定的滞后性,我们认为有可能在热胁迫时首先提高CAT的活性,后续通过合成更多的CAT,进一步增强其清除活性氧的能力。另外测得的CAT活性是藻体中CAT的总活性,而南极冰藻中除*CiCAT*基因外,也许还存在其他的过氧化氢酶基因,从而造成基因表达和酶活的不同步,这有待于进一步证实。南极冰藻CAT的活性在达到最大值后逐渐下降,并与对照组持平。这可能由2种原因造成,一是清除过程结束,H₂O₂含量下降,由于缺乏诱导因子,因此过氧化氢酶基因表达量下降,同时CAT的活性降低。二是长时间的高温胁迫导致细胞内活性氧含量过高,而氧自由基与H₂O₂一起与CAT反应形成复合物或分别与CAT反应形成复合物,从而抑制CAT活力^[24]。

4 结论

本文从基因表达和酶活水平上证实,南极冰藻

Chlamydomonas sp. ICE-L 的 CAT 与在常温藻类和高等植物中的功能相似, 在经受热胁迫的情况下, 南极冰藻中的抗氧化酶系统也发挥着重要作用。但是高温胁迫下诱导调节冰藻 CAT 表达的信号分子的产生

和变化情况还不清楚, 另外, CAT 与其他抗氧化酶在冰藻高温胁迫应答中的协同作用还有待于进一步的研究。

参考文献:

- [1] Asada K. Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissues[C]//Foyer C H, Mullineaux P M. Causes of Photooxidative Stress and Amelioration of Defense System in Plants. Boca Raton: CRC Press, 1994: 77–104.
- [2] Quan Lijuan, Zhang Bo, Shi Weiwei, et al. Hydrogen peroxide in plants: a versatile molecule of the reactive oxygen species network[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(1): 2–18.
- [3] Elstner E F. Oxygen activation and oxygen toxicity[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 73–96.
- [4] Bowler C, Montagu M V, Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43: 83–116.
- [5] Scandalios J G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses[J]. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 2005, 38(7): 995–1014.
- [6] Zamocky M, Furtmüller P G, Obinger C. Evolution of catalases from bacteria to humans[J]. *Antioxidants & Redox Signaling*, 2008, 10(9): 1527–1548.
- [7] Purev M, Kim Y J, Kim M K, et al. Isolation of a novel catalase (*Cat1*) gene from *Panax ginseng* and analysis of the response of this gene to various stresses[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(6): 451–460.
- [8] Zhou Yong, Liu Shiqiang, Yang Zijian, et al. *CsCAT3*, a catalase gene from *Cucumis sativus*, confers resistance to a variety of stresses to *Escherichia coli*[J]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2017, 31(5): 886–896.
- [9] Chiang C M, Chen Shipeng, Chen L F O, et al. Expression of the broccoli catalase gene (*BoCAT*) enhances heat tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2014, 23(3): 266–277.
- [10] Shao Ning, Beck C F, Lemaire S D, et al. Photosynthetic electron flow affects H₂O₂ signaling by inactivation of catalase in *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. *Planta*, 2008, 228(6): 1055–1066.
- [11] Elbaz A, Wei Yuanyuan, Meng Qian, et al. Mercury-induced oxidative stress and impact on antioxidant enzymes in *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. *Ecotoxicology*, 2010, 19(7): 1285–1293.
- [12] Provasoli L. Media and prospects for the cultivation of marine algae[M]//Watanabe A, Hattori A. Cultures and Collections of Algae. Tokyo: Japanese Society of Plant Physiology, 1968.
- [13] Kumar S, Stecher G, Tamura K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2016, 33(7): 1870–1874.
- [14] Wu Guangting, Liu Chenlin, Liu Shenghao, et al. High-quality RNA preparation for cDNA library construction of the Antarctic sea-ice alga *Chlamydomonas* sp. ICE-L[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2010, 22(6): 779–783.
- [15] Liu Chenlin, Wu Guangting, Huang Xiaohang, et al. Validation of housekeeping genes for gene expression studies in an ice alga *Chlamydomonas* during freezing acclimation[J]. *Extremophiles*, 2012, 16(3): 419–425.
- [16] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2^{-ΔΔC_T} Method[J]. *Methods*, 2001, 25(4): 402–408.
- [17] Kamigaki A, Mano S, Terauchi K, et al. Identification of peroxisomal targeting signal of pumpkin catalase and the binding analysis with PTS1 receptor[J]. *Plant Journal*, 2003, 33(1): 161–175.
- [18] Liu Chenlin, Huang Xiaohang, Wang Xiuliang, et al. Phylogenetic studies on two strains of Antarctic ice algae based on morphological and molecular characteristics[J]. *Phycologia*, 2006, 45(2): 190–198.
- [19] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 373–399.
- [20] Bailly C, Leymarie J, Lehner A, et al. Catalase activity and expression in developing sunflower seeds as related to drying[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(396): 475–483.
- [21] Moreira S F I, Bailão A M, Barbosa M S, et al. Monofunctional catalase P of *Paracoccidioides brasiliensis*: identification, characterization, molecular cloning and expression analysis[J]. *Yeast*, 2004, 21(2): 173–182.
- [22] 王升平, 杨金广, 战润旭, 等. 烟草过氧化氢酶基因 *CAT1* 的克隆及表达特征分析[J]. *中国烟草学报*, 2014, 20(5): 103–109.
Wang Shengping, Yang Jinguang, Zhan Huixu, et al. Cloning of catalase gene (*CAT1*) and its expression patterns in *Nicotiana tabacum* L.[J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 2014, 20(5): 103–109.
- [23] Yong Bin, Wang Xiaoyan, Xu Pan, et al. Isolation and abiotic stress resistance analyses of a catalase gene from *Ipomoea batatas* (L.) Lam[J]. *BioMed Research International*, 2017, 2017: 6847532.
- [24] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 601–639.

Response of catalase in Antarctic ice alga *Chlamydomonas* sp. ICE-L to heat stress

Yuan Baosheng¹, Zhao Xia¹, Liu Chenlin², Zhang Peiyu¹

(1. School of Environmental Science and Engineering, Qingdao University, Qingdao 266071, China; 2. Center for Marine Ecology Research, First Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Qingdao 266061, China)

Abstract: To investigate the heat stress responding strategies of Antarctic ice algae, the characteristics of a catalase gene *CiCAT* from the transcriptome of Antarctic ice alga *Chlamydomonas* sp. ICE-L were analyzed. The length of *CiCAT* is 2 066 bp encoding a catalase of 492 amino acids. In the phylogenetic tree of catalase amino acid sequences, Antarctic ice alga is clustered with green algae. The amino acid sequence identities of *CiCAT* are about 80.5% and 78.9% to the catalase from *Dunaliella salina* and *Haematococcus lacustris*, respectively. The changes of *CiCAT* gene expression and catalase activity in Antarctic ice alga were also investigated. Under heat stress, both the relative expression state of *CiCAT* gene and catalase activity changed from up-regulation to down-regulation over time. After heat stress treatment for 24 h, the expression of *CiCAT* gene was almost unchanged, while the enzyme activity in the heat treatment group was significantly higher than that in the control group. After 72 h's heat stress treatment, both gene expression and enzyme activity reached the highest level. Our preliminary results show that antioxidase system plays an important role in Antarctic ice algae responding to heat stress, which is similar to that in temperate algae and higher plants.

Key words: Antarctic ice alga; heat stress; catalase