

本文引用格式:李伟,李章达,吴耀成,等.组学时代的地皮菜研究进展[J].聊城大学学报(自然科学版),2025,38(2):286-298.

Citation format:LI Wei, LI Zhangda, WU Yaocheng, et al. Research progress of *Nostoc commune* in the age of omics[J]. Journal of Liaocheng University (Natural Science Edition), 2025, 38(2): 286-298.

文章编号 1672-6634(2025)02-0286-13

DOI 10.19728/j.issn1672-6634.2024090011

组学时代的地皮菜研究进展

李伟¹, 李章达², 吴耀成³, 成杰⁴, 贾泽峰¹

(1. 聊城大学 农业与生物学院, 山东 聊城 252059; 2. 余姚市大隐镇人民政府农业农村办公室, 浙江 余姚 315423;

3. 景宁畲族自治县生态林业发展中心, 浙江 景宁 323500; 4. 聊城大学 药学与食品工程学院, 山东 聊城 252059)

摘要 地皮菜(*Nostoc commune* Vaucher)是一种念珠蓝细菌属的蓝细菌,在我国和世界各地广泛分布。地皮菜富含多种营养和活性成分,具有悠久的食药两用历史和极大的应用开发价值。全面系统地综述了地皮菜产生的多糖、蛋白质及天然产物等活性成分、食药两用价值、农业和生态价值的最新研究进展,特别是组学技术方法在地皮菜相关研究的应用,旨在增强人们对地皮菜中的多糖、功能蛋白、天然产物及其资源价值的了解和认识,为地皮菜资源的深入开发利用提供重要的理论依据和参考。

关键词 地皮菜; 蓝细菌; 活性成分; 天然产物; 资源开发

中图分类号 S649

文献标志码 A

开放科学(资源服务)标识码(OSID)



Research Progress of *Nostoc commune* in the Age of Omics

LI Wei¹, LI Zhangda², WU Yaocheng³, CHENG Jie⁴, JIA Zefeng¹

(1. College of Agriculture and Biology, Liaocheng University, Liaocheng 252059, China; 2. Dayin Town Agricultural and Rural Office of Yuyao City, Yuyao 315423, China; 3. Ecological Forestry Development Center of She Autonomous County, Jingning 323500, China; 4. School of Pharmaceutical Sciences and Food Engineering, Liaocheng University, Liaocheng 252059, China)

Abstract *Nostoc commune* Vaucher, commonly known as “Di Pi Cai” in China, is a type of cyanobacteria belonging to the *Nostoc* genus, widely distributed in China and around the world. This organism is rich in various nutrients and bioactive components, and it has a long history of culinary and medicinal use, as well as great development value. This article provides a comprehensive review of the polysaccharide, proteins, active components, edible and medicinal values, agricultural and ecological values of *N. commune*, with a particular focus on the exploration of Omics technologies in related research. The aim is to enhance the comprehensive understanding of the polysaccharides, functional proteins, natural products, and resource value within *N. commune*, and to provide an important theoretical basis for its in-depth development and utilization.

收稿日期: 2024-09-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(31750001); 聊城大学高层次人才和博士科研启动项目(318052344, 318052323)资助

通信作者: 李伟, 男, 汉族, 博士, 副教授, 研究方向: 真菌资源及其次级代谢生物合成表达与调控, E-mail: ljwei2020@126.com;

贾泽峰, 男, 汉族, 博士, 教授, 博士生导师, 研究方向: 地衣生物学研究, E-mail: zjfia2008@163.com.

Key words *Nostoc commune*; cyanobacteria; bioactive components; natural product; resource development

0 引言

地皮菜(*Nostoc commune* Vaucher ex Bornet & Flahault)是一种蓝细菌,分类学上属于蓝藻门(Cyanobacteriota)、蓝藻纲(Cyanophyceae)、念珠藻目(Nostocales)、念珠藻科(Nostocaceae)、念珠蓝细菌属(*Nostoc*),俗称“地木耳”、“地踏菇”、“地软”、“地衣”、“葛仙米”等。地皮菜具有耐干旱、生存范围广、生命力强等特性,广泛分布于全球淡水水域、陆地以及热带和南北两极地区,在我国各地广泛分布,在山西、山东、河南、甘肃、黑龙江、浙江及安徽等地多有报道,多生长在草丛、荒坡、山间和路边等潮湿的土壤沙石表面。地皮菜的新鲜湿润状态和干燥状态形态差别交大,见图 1(a,b),其结构简单,由疏密相间念珠状细胞及其分泌的胶状物组成,见图 1(c,d)。地皮菜栖息地广泛的特征很大程度上与其可在数月或数年的干燥环境中存活,并与液态水再水化后几小时至几天内完全恢复代谢活动的能力有关。地皮菜还能承受反复的冻结和融化周期,这是其能在南北极极端环境栖息生存的重要因素^[1]。

我国地皮菜的食药两用历史悠久,早在东晋时期,地皮菜就已成为人们的珍馐美味和中药原料。千百年来,人们采集、烹食地皮菜、或将其入药^[2],《本草纲目》、《名医别录》和《中国医学大辞典》等药典都有地皮菜药用及其功效的记载。地皮菜营养丰富,含有多种氨基酸、蛋白质、多肽、碳水化合物、多糖、矿物质元素、维生素、粗脂肪、粗纤维以及萜类等化合物成分。地皮菜是生物活性次级代谢产物的重要来源,具有抗菌、抗炎、抗氧化、抗紫外线辐射、抗肿瘤及免疫调节等活性,地皮菜可谓是一种“药食同源”的优质天然资源^[3,4],地皮菜作为营养来源和促进健康的功能性食品消费已逐渐被人们所接受。此外,基因组、转录组和蛋白质组等组学技术方法已被应用于地皮菜的研究,极大地推动了人们在基因和分子水平上对地皮菜的深入理解。

本文综述了地皮菜的活性成分、食药两用价值、农业和生态价值以及组学技术方法在地皮菜研究中的最新进展,见图 1(e),旨在加强人们对地皮菜中多糖、功能蛋白、天然产物及其资源价值的全面认识,为地皮菜资源的深入开发利用提供重要的理论依据。

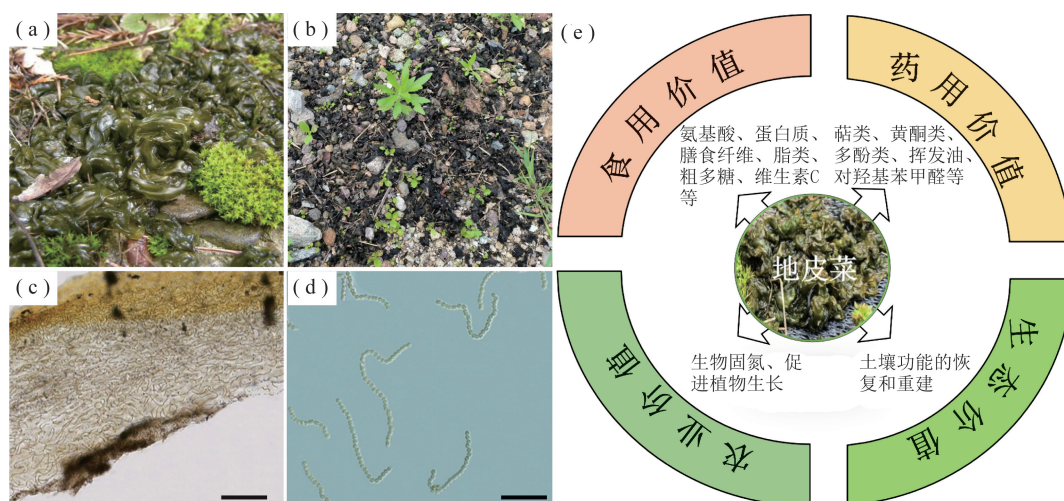


图 1 地皮菜的形态特征及应用价值示意图(a) 地皮菜湿润状态的宏观特征;(b) 地皮菜干燥状态的宏观特征;(c) 地皮菜横切面形态(标尺为 200 μm);(d) 地皮菜念珠状细胞(标尺为 50 μm);(e) 地皮菜应用价值示意图。

Fig. 1 Morphological characteristics and diagram of application of *N. commune*. (a) Macroscopic characteristics at fresh state; (b) Macroscopic characteristics at drying state; (c) Morphology of the transverse section (scale: 200 μm); (d) Morphology of bead-like cells (scale 50 μm); (e) Application value diagram.

1 地皮菜的营养和活性成分

地皮菜营养丰富,不同溶剂的地皮菜萃取物定性地体现了其含有的生物活性物质的应用潜力,而其产生的多糖、功能蛋白、初级代谢产物和次级代谢产物等多种具体的生物活性成分研究则为地皮菜的应用提供了科学依据。

1.1 地皮菜提取物及其生物活性

地皮菜提取物具有良好的抗菌效果。地皮菜提取液的自由基清除能力和还原能力均与加入量呈正相关,其清除能力从高到低依次为:水提取液、40%乙醇提取液、70%乙醇提取液、无水乙醇提取液;水提取液、40%乙醇和70%乙醇提取液的还原能力相当,均明显高于无水乙醇提取液^[5]。

1.1.1 水提取物。地皮菜水提取物具有抗氧化和抗糖化特性,提取物中的酚类化合物和藻胆蛋白等成分与其抗氧化能力相关,提取物中类似麦角甾胺的氨基酸对糖化依赖的蛋白质交联的抑制作用有助于其抗糖化能力^[6],并对金黄色葡萄球菌、枯草芽孢杆菌具有良好的抑制作用^[5]。

1.1.2 脂质提取物。地皮菜脂质提取物能抑制甾醇调节元件结合蛋白的成熟过程,导致胆固醇和脂肪酸代谢相关基因表达减少,从而影响胆固醇代谢;也可通过抑制 NF- κ B 途径的激活,部分地抑制 RAW264.7 巨噬细胞中促炎基因的表达^[7],或通过抑制 NF- κ B 途径来抑制在巨噬细胞和脾细胞中的肿瘤坏死因子 α 、白介素 β 和 IL-6 等促炎细胞因子的表达和分泌^[8]。

1.1.3 乙醇提取物。地皮菜乙醇提取物含有总多酚、总黄酮和总萜类等成分,具有抑制前脂肪细胞细胞增殖和脂质积累的功能,从而显著降低大鼠体重、脂肪组织重量以及血清游离脂肪酸、甘油三酯、总胆固醇和低密度脂蛋白胆固醇的功效;在组织病理学上则能减小脂肪细胞和肝脏脂滴的大小,下调附睾脂肪组织中脂肪生成相关基因和脂解相关基因表达、上调肝脏中与 β -氧化相关基因表达的作用^[9],表明地皮菜有被开发为抗肥胖功能食品的潜力。

1.1.4 甲醇提取物。地皮菜甲醇提取物能抑制尖镰孢菌的活性^[10],且对大肠杆菌、金黄色葡萄球菌、枯草芽孢杆菌、白色念珠菌和粘质沙雷氏菌等菌的生长均表现出明显的抑制作用^[11]。同时,地皮菜甲醇提取物含有的生物活性成分使其在类精神分裂症模型研究中体现了强大的神经保护作用,具有改善氯胺酮诱导的类精神分裂症行为及炎症损伤的功效^[12]。

1.1.5 乙酸乙酯提取物。地皮菜乙酸乙酯提取物中的总三萜、总黄酮和总多酚得率分别为 0.33%、2.40%、0.67%,各极性萃取部位均有一定的抗氧化能力及抑菌活性^[13]。

1.2 多糖及其生物活性

地皮菜的主要支撑基质是多糖组分(polysaccharides),约占地皮菜干重的 60% 以上。地皮菜胞外多糖主要成分有半乳糖、葡萄糖、海藻糖、果糖、木糖、多元醇和糖醛酸及其聚糖。由 β -D-半乳糖呋喃糖基-(1 $\rightarrow$ 6)- $[\beta$ -D-半乳糖呋喃糖基-(1 $\rightarrow$ 6)]_n- β -D-1,4-脱水半乳糖组成的半乳糖低聚糖在保护地皮菜免受极端干旱和高辐射方面发挥重要作用^[14]。对人类而言,地皮菜多糖则是一种天然的活性物质资源。

1.2.1 抗菌活性。地皮菜多糖具有较强的抗菌活性,对大肠杆菌、枯草芽孢杆菌、炭疽杆菌及金黄色葡萄球菌有不同程度的抑制作用,且抑菌作用随着多糖浓度的增大而增强^[15]。此外,地皮菜多糖对黑曲霉、白色念珠菌等真菌也有显著的抑制效果。

1.2.2 抗炎活性。地皮菜多糖通过抑制巨噬细胞和脾细胞 NF- κ B 通路减少促炎细胞因子的产生,或通过 ERK1/2 和 Akt 信号通路减少 IFN- γ /LPS 刺激的 THP-1 单核细胞分泌的炎症因子白介素-6 和-10 发挥抗炎活性^[16]。

1.2.3 抗氧化活性。地皮菜多糖能在体外清除超氧阴离子和羟基自由基增加抗氧化酶活性,降低脂质过氧化水平,并减少诱导性氧化损伤。多糖还能在体外和体内具有强抗氧化活性和强大的保湿能力^[17]。

1.2.4 抗肿瘤和免疫调节活性。地皮菜多糖是一种新型的天然抗肿瘤剂。地皮菜多糖或通过触发内在的、外在的和内质网应激(ERS)介导的凋亡信号通路抑制乳腺癌 MCF-7 细胞和结直肠癌 DLD1 细胞的生长和

增殖^[18],或通过阻断人类小细胞肺癌细胞 NCI-H446 和 NCI-H1688 中上皮-间质的转化程序,调节细胞基质粘附来抑制整合素 $\beta 1$ /FAK 信号传导,从而显著抑制肿瘤细胞迁移^[19]。因此,地皮菜多糖可作为针对小细胞肺癌的潜在的抗肿瘤剂开发的一个良好候选物。此外,地皮菜多糖或通过 IRS1/PI3K/Akt 和 IL-6/STAT3 途径抑制癌细胞增殖,或通过 LncRNA HOTAIR/Akt 介导的内在凋亡调节 TNF- α 介导的外在凋亡来诱导癌细胞凋亡,或通过内质网应激或 mTOR-TFEB 途径诱导癌细胞自噬,或通过调节 Smad2/3 和 TLR4/JNK 途径抑制癌细胞转移,最终调节结直肠癌的肿瘤微环境^[20],此研究为地皮菜多糖在结直肠癌治疗中的应用提供了重要依据。

1.2.5 保肝活性。地皮菜多糖能提高抗氧化能力、减少氧化应激和血清细胞因子水平,对急性酒精诱导的小鼠具有肝保护作用,从而抑制酒精诱导的局部肝细胞坏死、胞质空泡化和炎症细胞浸润,这为地皮菜多糖预防和治疗酒精性肝病有前景的药物候选提供了科学证据^[21]。

1.2.6 益生元活性。地皮菜多糖具有明显的恢复偶氮氧甲烷和右旋糖酐硫酸钠盐改变的肠道微生物群的能力,是巨噬细胞的有效激活剂,有助于抑制侵袭性恶性肿瘤结直肠癌^[22]。此外,地皮菜多糖也可以在体外消化过程中使抗氧化活性显著提高,且对乳酸菌具有益生元效应,能被肠道微生物群降解和利用并形成多种短链脂肪酸,进而促进肠道代谢并改善身体的防御机制^[23]。因此,地皮菜多糖是预防和治疗结直肠癌的潜在益生元物质,可作为功能性食品维持肠道健康。

1.3 功能蛋白及其生物活性

地皮菜总蛋白质占干重的 16%~27%^[2],远高于发菜、紫菜,并含有多种重要的功能性蛋白。

1.3.1 水应激蛋白。水应激蛋白(water stress protein)是地皮菜中含量最多的可溶性蛋白。地皮菜水应激蛋白与 1,4- β -D-木聚糖水解酶活性相关,在含木糖的 UV-A/b 吸收色素的合成和/或修饰中起作用^[24]。水应激蛋白作为一种胁迫蛋白参与细胞渗透胁迫抗性,赋予地皮菜显著的抗旱胁迫能力^[25]。地皮菜水应激蛋白也具有抗辐射和抗肿瘤等生物特性^[26],能抑制 DLD1、HCT116、HT29 和 SW480 等人结肠癌细胞系的增殖,还能激活 caspase-8、caspase-9 和 caspase-3 并通过 caspase 依赖途径诱导细胞凋亡,从而对结肠癌的增殖产生靶向抑制,择性地诱导转移性结肠癌细胞的凋亡,有望成为高效而新型抗结肠癌药物^[27]。地皮菜水应激蛋白还可通过抑制下游膜蛋白受体 EGFRVIII 信号通路 Akt-PI3K,并进一步抑制癌症相关转移蛋白 MMP2 和 MMP9 的分泌,从而抑制胃癌细胞的转移^[28]。

1.3.2 胞外血红蛋白。地皮菜含有一种具较强氧亲和力的胞外血红蛋白,即蓝藻血红蛋白(hemoglobin)。该蛋白能可逆地结合分子氧,具有高氧亲和力和非协同性,能提高人体对氧的摄入^[29]。

1.3.3 藻蓝蛋白。藻蓝蛋白(phycoerythrin)是一种天然蓝色着色剂,具有抗氧化、抗辐射、抗肿瘤等生物活性。藻蓝蛋白可广泛应用于食品、化妆品和生物医学等领域,具有较高的商业开发价值^[30]。

1.3.4 藻胆蛋白。地皮菜可产生藻胆蛋白(phycobiliprotein),藻胆蛋白被用作天然染料、荧光研究的分析探针以及药用化学品,具有潜在的医药产品应用价值^[31]。

1.3.5 铁超氧化物歧化酶。地皮菜能产生大量的铁超氧化物歧化酶(Fe-superoxide dismutase, Fe-SOD),Fe-SOD 可用于清除超氧自由基,从而减少紫外线对细胞的损害。将包埋在脂质体中的 Fe-SOD 用于 HepG2 肝癌细胞中细胞超氧阴离子消除,显示了 Fe-SOD 作为抗肿瘤药物的可行性^[32]。

1.3.6 糖蛋白-硒复合物。地皮菜产生的糖蛋白-硒复合物能够清除 DPPH 自由基、ABTS 自由基和羟基自由基,这种较强还原能力赋予其作为功能配料用于功能性食品开发的潜力^[33]。

1.4 地皮菜次级代谢产物及其生物活性

地皮菜产生的次级代谢产物也比较丰富(见图 2),具有显著且多样的生物活性。

1.4.1 挥发性化合物。经过 GC-MS 分析,从地皮菜中共分离鉴定出 80 种挥发性化合物,其中烷烃 28 种、烯烃 9 种、酯类 9 种、酸类 4 种、酮类 5 种、萜类 4 种、醇类 5 种、醛类 7 种、杂环类 1 种、酚类 1 种、环氧类 1 种、胺类 2 种、醚类 2 种、酸酐类 1 种及炔类 1 种。这些挥发油具有良好的体外抗氧化活性,水蒸汽蒸馏法萃取比超临界流体萃取的挥发油对 ABTS 自由基、DPPH 自由基、羟基自由基抑制效果更佳^[34]。

1.4.2 萜类化合物。地皮菜产生的二萜类化合物 noscomin(1)对蜡状芽孢杆菌、表皮葡萄球菌 和大肠杆

菌都有显著的抑菌活性^[35],化合物 dodecahydrophenanthrene (13)和二氢化茛结构衍生物 4-hydroxy-7-methylindan-1-one(2)对蜡状芽孢杆菌和表皮葡萄球菌的抑菌活性明显^[36]。化合物 comnostins A-E(8~12)均具有抗菌活性,其中 comnostin E(12)对表皮葡萄球菌的 MIC₅₀ 值与氯霉素的 MIC₅₀ 值相近,comnostin C(10) 对大肠杆菌的 MIC₅₀ 值与四环素相近,而 comnostin B(9)还具有细胞毒和杀螺活性^[37]。

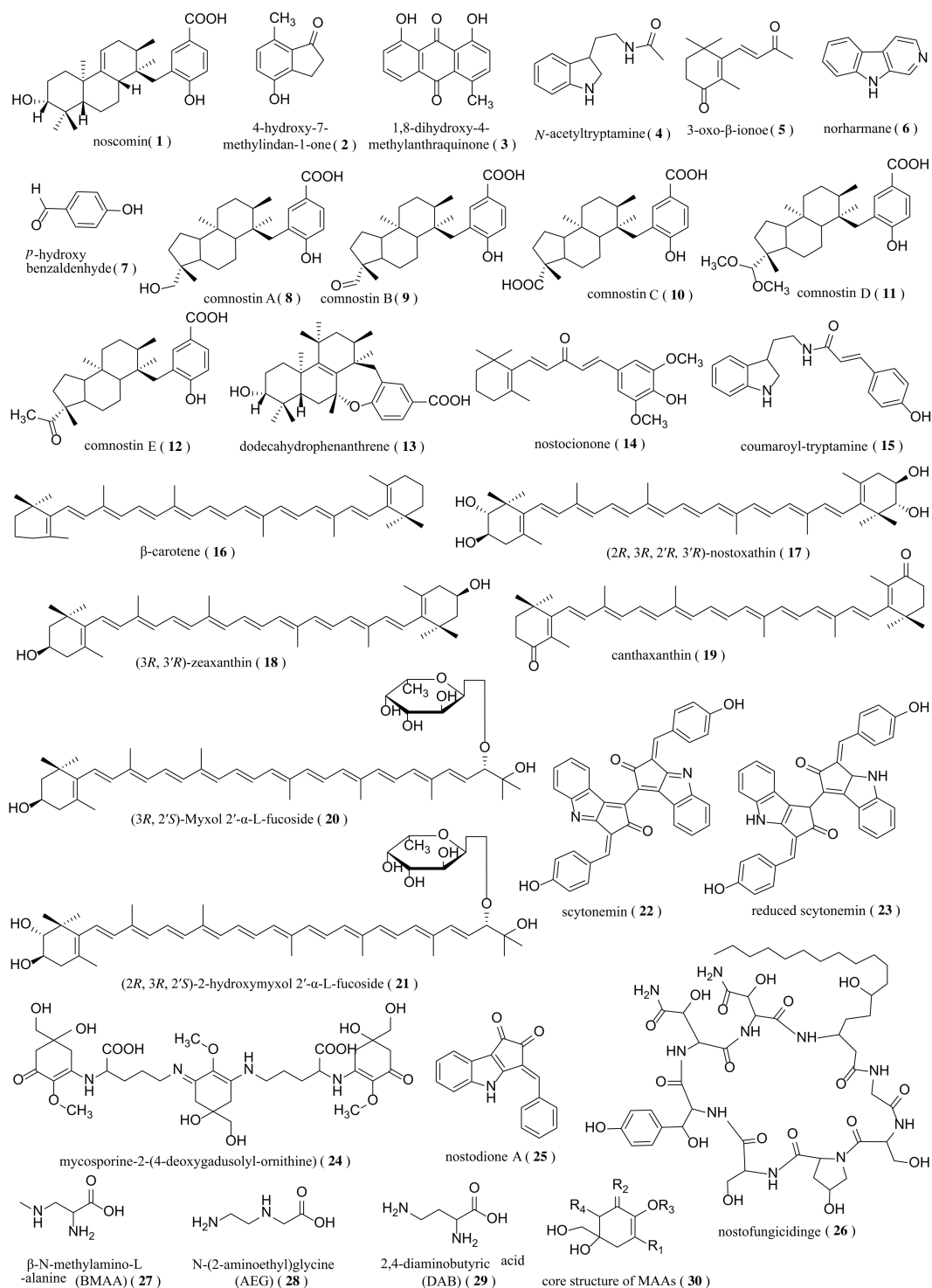


图2 地皮菜产生的主要化合物

Fig. 2 Compounds produced in *N. commune*

1. 4. 3 生物碱类化合物。从地皮菜中分离的生物碱 nostodione A(25)是一种蛋白酶抑制剂,可在选择性蛋白降解中起着重要作用的泛素-蛋白酶体蛋白降解系统调节细胞凋亡过程,还能扰乱海胆卵有丝分裂纺锤体的形成,但对紫花苜蓿的发芽没有植物毒性^[38]。而生物碱 norharmaline(6)具有良好的抗蓝藻活性、中等的

抗细菌和抗真菌活性,具有作为防污剂开发的潜力^[39]。生物碱蓝藻黄素 scytonemin(**22**)及其还原型蓝藻黄素 reduced-scytonemin(**23**)是地皮菜产生的一类重要化合物,具有抗紫外线、抗缺氧和抗炎作用,可作为天然紫外线防晒霜成分,特别是后者已被证明能通过参与活性氧形成和 PCD II 型程序化细胞死亡来抑制人类 T 淋巴细胞的生长^[40]。

1.4.4 聚酮类化合物。地皮菜产生的蒽醌化合物 1,8-dihydroxy-4-methylanthraquinone(**3**)对蜡状芽孢杆菌和表皮葡萄球菌均有抑菌活性, β -紫罗酮类化合物 nostocionone(**14**)及其衍生物 3-Oxo- β -ionone(**5**)则具有抗菌和抗炎活性以及人类 T 细胞白血病细胞的体外细胞毒性活性,还能通过抑制诱导型一氧化氮合酶的表达使核因子 κ B 失活,抑制痤疮丙酸杆菌诱导一氧化氮的产生,从而抑制皮肤和毛囊痤疮的主要病原体痤疮丙酸杆菌的生长,是有前景的痤疮治疗候选药物^[41]。

1.4.5 脂肽类化合物。从地皮菜甲醇提取物中分离出一种氨基酸衍生物脂肽 nostofungicidinge(**26**)中含有特殊的 β 型氨基酸残基和 3-氨基-6-羟基-硬脂酸残基结构,对白曲霉真菌具有显著的抑制作用^[42]。

1.4.6 酚类化合物。酚类化合物对羟基苯甲醛(*p*-hydroxybenzaldehyde)(**29**)是地皮菜中抗溃疡性结肠炎的主要活性成分,能有效减轻肠道炎症,药物动力学及其潜在的抗炎机制研究发现其或通过激活 ERB 信号通路来抑制炎症反应和改善肠道黏膜损伤,或通过 Nrf2/HO-1/NQO-1/ NF- κ B /AP-1 途径对抗氧化应激,从而有效缓解结肠炎,为保护肠道屏障损伤提供了新靶标^[43]。

1.4.7 色素类化合物。地皮菜能产生 β -胡萝卜素、类胡萝卜素(carotenoids)及其衍生物(**16~21**),如羟基衍生物(3R)- β -隐黄质、(3R,3R)-玉米黄质、(2R,3R,3R)-卡洛黄质和(2R,3R,2R,3R)-诺斯黄质等^[44]。地皮菜产生的水溶性 UV-A/ b 含有两种在 312 和 335 nm 处吸收最大值的发色团,前者是 3-氨基环己烯-1-1 衍生物,而后者是 1,3-二氨基环己烯衍生物。此外,色素的浓度是允许细胞衰减入射 UV-B 辐射的主要因素。

1.5 地皮菜其他营养成分及其生物活性

1.5.1 氨基酸及其衍生物。地皮菜中氨基酸的种类十分丰富,包含人体所需的 8 种必需氨基酸在内的 18 种氨基酸,且其组成比例十分适合于消化和吸收,并且氨基酸的含量明显高于木耳^[45]。地皮菜产生的氨基酸衍生物 N-乙酰基色胺(N-acetyl tryptamine)(**4**)通过抑制肿瘤细胞增殖来发挥抗三阴性乳腺癌的作用,还能产生特有的类真菌孢素氨基酸(mycosporine-like amino acid),MAA 及其衍生物(**27~30**),具有紫外线辐射保护作用、抗糖化和抗氧化功能,可作为化妆品中的活性成分^[6,46](见图 2)。

1.5.2 脂肪和维生素。地皮菜含有极少量的粗脂肪,仅占其干重的 0.21 %左右。但地皮菜含有多种维生素,如维生素 C、维生素 B₁、维生素 B₂、维生素 A 和维生素 E 等,其中维生素 C 的含量最高^[47]。

1.5.3 矿物质。地皮菜含有组成型矿质元素的数量和类型多种多样且含量也很高,包括钾、钠、钙、镁、铁、锰、锌、铜、磷和硒等,这些矿物质元素是人体必不可少的。这些矿质元素在维持人体正常生理活动中参与多种酶的合成对促进机体新陈代谢、增强免疫功能和治疗疾病有重要的作用,较高的钙含量使长期食用地皮菜能预防佝偻病和骨质疏松;较高的铁含量可以使长期食用可预防孕妇及婴幼儿缺铁性贫血^[48]。

1.5.4 膳食纤维。膳食纤维可以降低胆固醇,其物理性状与其营养功能紧密相关。地皮菜富含膳食纤维,是膳食纤维的良好来源^[49],可作为一种膨胀剂食品用于预防便秘。

2 地皮菜食药价值

2.1 食用价值和食品加工

地皮菜具有鲜嫩、清醇和芳香等独特风味,可炒食、凉拌、烩、作羹、作馅,营养价值高于蔬菜。地皮菜中的蛋白质、铁和钙含量超过日常摄入的主要食物,被认为是营养价值丰富的食物,有助于对抗贫血和营养不良^[50]。地皮菜用于制作的保健酸乳可避免传统烹调的高温高热对其营养物质的破坏,而且藻类和嗜酸乳杆菌形成共生关系,在利用嗜酸乳杆菌保健作用的同时又可以保持地皮菜的营养^[51]。

在地皮菜的高附加值食品加工方面,将地皮菜多糖添加到羧甲基纤维素钠中形成混合涂层制备成活性包装材料。这种地皮菜多糖-羧甲基纤维素钠涂层具有分散性、更密集的结构和最强的氢键等优势,通过降

低 pH 值、改善色泽和质地、延缓脂肪和蛋白质的氧化、抑制微生物的生长,显著延长冷储过程中三文鱼片的保质期。此外,涂层处理后的三文鱼片具有良好的感官接受度,这种可食用地皮菜多糖涂层在鱼类产品的保鲜中具有广阔的应用前景^[52]。

2.2 医疗保健价值

目前,化妆品行业对天然生物活性化合物的需求比以往任何时候都要大。类似麦角甾胺的氨基酸(MAAs)、scytonemin 和酚类化合物是地皮菜具有抗氧化和光保护能力的主要成分,将其加入护肤霜中会显示出更优秀的光保护能力;MAAs 和 scytonemin 用作天然的光保护剂能改善防晒霜的多样性,有助于设计宽波段的天然 UV-屏蔽化妆品产品^[53]。

地皮菜多糖制备的微胶囊具有良好的生物相容性和生物可降解性,能满足缓释聚合物材料的要求。地皮菜多糖微胶囊可应用于皮肤创面愈合和病理修复^[54],主要通过增加羟脯氨酸和谷胱甘肽含量保护细胞免受氧化损伤,从而加速伤口愈合并缩短伤口愈合时间,还可以通过增加血管内皮生长因子的转录水平加速细胞分裂、胶原蛋白和微血管的产生,经过 14 天治疗后的伤口愈合率达到 92.4%;地衣多糖作为伤口愈合材料具有良好的生物相容性和膨胀性能,可通过增强免疫力和增加相关生长因子的表达来促进血管生成和肉芽生长,这种地皮菜多糖微胶囊复合材料也可作为潜在的伤口愈合和抗过敏化妆品重要原料^[55]。

另外,高脂血症和炎症会促进动脉粥样硬化病变的发展,而长期食用地皮菜可以降低血浆总胆固醇和甘油三酯浓度,对预防与高脂血症相关的慢性疾病有帮助,地皮菜作为食物补充可减少动脉粥样硬化病变的发展,可被用来作为动脉粥样硬化保护的天然产品^[56]。地皮菜乙醇提取物可上调肝脏中 β -氧化相关基因的表达,有潜力作为抗肥胖的功能性食品^[9]。地皮菜多糖对急性肾上腺脑白质营养不良的小鼠具有体内保护肝脏的作用,是一种有前景的预防和治疗肾上腺脑白质营养不良的候选药物^[21]。

3 地皮菜农业与生态价值

3.1 农业价值

存在于稻田和土壤中的地皮菜可通过固定大气氮、溶解磷和释放养分来提高土壤肥力和作物生产力,执行重要的生态功能;地皮菜分泌的植物激素、氨基酸、多糖和维生素等物质可缓解作物植物的非生物胁迫,通过一系列生理、生化和分子机制促进改善植物生长和发育,在一定程度上降低干旱和盐渍化对现代农业的制约。因此,地皮菜是很好的农作物基因工程的干旱和盐渍化等非生物胁迫相关的基因资源和有效微生物。地皮菜有助于土壤肥力的增加,可在增强土壤健康和作物生长近 50%的同时减轻农用化学品对环境影响的潜力^[57]。此外,地皮菜对辣椒疫霉、瓜果腐霉和尖孢镰刀菌等土传植物病原真菌的生长抑制率达 77%以上,具有较强的生物防治潜力^[58]。

3.2 生态价值

地皮菜能产生超氧化物歧化酶和过氧化氢酶等抗氧化剂,可以被用于酶类抗氧化剂的生化和生物技术应用,具有忍受自然栖息地各种压力条件和缓解氧化应激的潜力。因此,地皮菜可作为极端条件下生命存活研究良好的生物模型^[59]。

地皮菜可作为一种廉价且高效的新型生物吸附剂,能去除水溶液中 Cd(II)、Zn(II)和 Pb(II)^[60]。此外,地皮菜产生外多糖与铜的去除有很强的相关性,地皮菜在污染土壤中生长和产生外多糖形成生物外壳的能力为对抗土壤污染的不利影响和促进环境可持续性提供了潜在的生物修复工具,为其在重金属污染土壤中固定化、土壤功能的恢复和重建提供了应用前景^[61]。

地皮菜能响应与气候变化相关的极端环境条件,进而调整其多糖和藻胆蛋白的合成^[62]。将适应环境压力的地皮菜接种到土壤中开发出新技术以诱导人工生物土壤壳的形成,用于恢复退化的干旱土地,而且不同地皮菜产生的多糖基质特征对其在土壤中的生长成功具有影响。这些结果对于选择合适的候选蓝藻进行大规模土壤修复应用具有重要意义^[63]。地皮菜具有显著的生长反应和抗氧化活性使其能更好地适应和迅速响应气候变化条件以及水生环境的微小变化,可用作淡水生态系统的生态指标。此外,在裸露土壤上和经过碳酸盐沉淀处理的土壤上培养的地皮菜生物结皮具有足够强健的结构,能够承受春季和秋季的冻融循环,并

促进退化土地的恢复^[64]。

地皮菜在干旱条件下的表现显著优于其他生物,是恢复干旱退化地区的好候选接种剂,接种地皮菜已成为恢复干旱退化土壤的创新生物技术工具之一。地皮菜因其形态变化对水分更为敏感,可能影响土壤对入渗-径流过程的响应,其土壤覆盖具有显著的控制径流和土壤侵蚀的作用^[65]。地皮菜接种以促进生物结皮形成和改善土壤性质在室内研究中已显示出积极结果,而且当接种土壤被植物网覆盖以帮助地皮菜应对非生物胁迫和土壤侵蚀时效果更好,开发多样化高效的栖息地改良策略是其在野外成功应用的关键^[66]。

4 地皮菜培养与人工栽培

随着人们对健康饮食和绿色食品日益增长的需求以及对地皮菜的认识,野生地皮菜的产量已无法满足市场需求,地皮菜的栽培技术也逐渐受到关注。已有研究获得多种地皮菜液体培养中最适的培养条件:液体培养的最适初始值为 pH 8.0,最适宜温度为 25 °C,在该培养条件下,能有效抑制杂藻和杂菌的生长,柠檬酸铁铵或硫酸亚铁质量浓度 0.018 g/L 的培养基上生长最好^[67]。或以改良 Zarrouk 培养基为基本培养基,通过正交优化试验确定了地皮菜液体培养基中 3 种无机盐的最优配方为: $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.5 g/L、 NaNO_3 1 g/L、 K_2HPO_4 0.15 g/L、 Na_2HPO_4 0.075 g/L、 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 0.164 g/L 和复合维生素 B 2 g/L,钙源对实验结果影响最显著^[68];另有人工培养研究发现最佳培养条件为:光照 2 000 lx、温度 25 °C、pH 7.5,光周期 12 h/12 h^[45]。在培养过程中补充碳酸氢盐是提高蓝藻细胞丰度、生物量生产力和碳固定的有希望的策略,而 UV-B 照射导致 MAAs 合成产生防紫外线化合物的物种特异性差异^[69]。

地皮菜的人工栽培方法涉及多个方面,包括生物学特性、栽培环境准备、接种与栽培管理、采收与加工等。在实际操作中,应根据气候条件、土壤环境和市场需求等因素,制定合适的栽培方案和管理措施,以实现地皮菜的优质高效栽培、收获和加工。

5 地皮菜功能基因和组学研究

5.1 功能基因研究

地皮菜能在各种极端环境中生存,特别是在沙漠、冰面或高海拔地区具有较强的生存适应能力,这与其拥有特殊的新陈代谢、抗旱和抗极端环境胁迫相关基因密切相关,但一直以来地皮菜中潜在的遗传资源尚未得到充分探索。碳酸酐酶(carbonic anhydrases, CAs)催化 CO_2 水合/脱水可逆反应,主要功能是快速处理代谢过程产生的 CO_2 ,以调节与质子和碳酸氢盐产生的酸碱稳态;与属于 α -、 β -、 γ -类碳酸酐酶相比,从地皮菜中克隆的 γ -CA 基因 *NcoCA* 和表达蛋白酶能在较低温度下显示出更高的催化效率^[70]。而在地皮菜中尚未验证和表征在同属蓝藻菌株中发现的抗渗透或盐胁迫基因 *drnfs* 和类真菌孢素氨基酸 MAAs 的生物合成基因簇 *mys* 的同源基因^[71,72]。

5.2 基因组学研究

地皮菜的基因组研究相对较晚,近几年才有地皮菜基因组完成测序的研究。中国产地的地皮菜色素组成和基因型表征研究发现:地皮菜 16S rRNA 基因和编码铁氧还蛋白-NADP(+) 氧化还原酶基因 *petH* 与日本发现的地皮菜 C 基因型并不完全匹配,这表明地皮菜具有独特的分子遗传特征和 *N. commune* 的全球多样性^[73]。Jungblut 等人对 *N. commune* 形态型进行了基因组分析与念珠蓝细菌目 Nostocales 下 26 个非极地的现代科成员基因组的比较,发现念珠蓝细菌属菌株和物种之间存在显著的遗传变异,而且所有念珠蓝细菌属菌株中都含有渗透保护和其他压力基因。但北极来源的念珠藻菌株具有更多数量的未鉴定非核糖体肽合成酶的生物合成基因簇,这表明其产生次级代谢产物的多样性更高一些^[74]。

为研究地皮菜对低温条件的适应机制,对 *N. cf. commune* SO-36 菌株进行了基因组测序分析。该菌株完整基因组序列揭示其有约 6.802 Mbp 大小的主要染色体和 4 个质粒,共 7.408 Mbp,包含 6855 个编码序列。而无论其栖息地如何,念珠藻科 Nostocaceae 中胞外多聚物质生物合成基因都会存在,这为理解低温适应机制提供了重要信息,该菌也可作为分析极端环境适应性的模型生物^[75]。NCBI 数据库中已有包含 4 个 *N. commune* 菌株完成基因组测序的记录,我们可以发现不同菌株间的基因组大小、功能基因数量以及

次级代谢产物生物合成基因簇的数量和类型存在着明显的差异,这与同属的 *Nostoc flagelliforme* CC-NUN1 菌株之间的差异更是如此^[76](见表 1 和表 2)。与 *N. flagelliforme* 菌株相似基因组聚类研究结果相似,*N. commune* 菌株间水平基因转移的频率也非常低,其深入的基因组功能分析还有待于进一步研究^[77]。

N. commune 基因组中生物合成基因簇的 plantiSMASH 分析表明了其合成代谢物的数量和类型,其中合成糖类的基因簇数量有 12~18 个,萜类合成基因簇 1 个,其他类型基因簇有 4~7 个(见表 2)。这一现象也表明多糖类产物是 *N. commune* 的主要代谢产物,同时还有其他的未知代谢物有待挖掘。

表 1 地皮菜的基因组及其主要信息特征

Tab. 1 The genomes and their characteristic of *N. commune*

序号 No.	菌株 Strain	GenBank 号 GenBank No.	基因组大小 Size/Scaffold (Mb)	组装水平 Level	组装数量 Scaffolds count	GC 含量(%) GC percent	基因 Genes	编码蛋白 Protein-coding
1	<i>N. commune</i> NIES-4072	GCA_003113895.1	8.199/7.147	Scaffold	11	41.5	7571	7177
2	<i>N. commune</i> HK-02	GCA_003990685.1	8.228/7.151	Chromosome	9	41.5	7489	7419
3	<i>N. commune</i> BAE	GCA_015714765.1	8.736/-	Contig	-	41.5	8271	7684
4	<i>N. cf. commune</i> SO-36	GCA_023734775.1	7.408/6.802	Complete	5	41.5	6855	6058
5	<i>N. flagelliforme</i> CCNUN1	GCA_002813575.1	10.23/8.364	Chromosome	9	42	9763	9033

表 2 地皮菜基因组中基因簇特征的 plantiSMASH 分析

Tab. 2 The features of gene clusters of *N. commune* with plantiSMASH

序号 No.	菌株 Strain	糖类 Saccharide	萜类 Terpene	其他类型 Other putative types	总计 Total
1	<i>N. commune</i> NIES-4072	18	1	5	24
2	<i>N. commune</i> HK-02	18	1	4	23
3	<i>N. commune</i> BAE	17	0	7	24
4	<i>N. cf. commune</i> SO-36	12	1	5	18
5	<i>N. flagelliforme</i> CCNUN1	16	1	10	27

5.3 蛋白质组学研究

地皮菜对环境或非生物胁迫具有很高的适应能力,其中,南极地型地皮菜与中欧地型(CE)的相比,基因型的总酚、类黄酮、类胡萝卜素和藻胆蛋白含量明显升高,表明极地型地皮菜对环境胁迫的适应能力较强。蛋白质组学分析发现:在鉴定出的 1147 个蛋白中,646 个蛋白在两个菌株中均表达显著上调变化,且分别有 83 和 25 个特异性蛋白,其功能大部分参与光合作用、氨基酸代谢、碳水化合物代谢和蛋白质生物合成;而一些防御相关蛋白如超氧化物歧化酶和谷胱甘肽还原酶在南极地型地皮菜显著表达,体现了其免受极端环境挑战的生化过程和气候适应性特征^[78],此研究为地皮菜功能基因研究提供了重要的线索。

5.4 多组学研究

最新研究利用微生物组、代谢组和转录组的综合分析方法阐明了地皮菜多糖显著增强肠道黏膜屏障功能和机制,其通过加强肠道微生物群介导的肠道黏膜屏障来提供对溃疡性结肠炎的保护,表现出了显著的益生元功能,为溃疡性结肠炎提供了一种新的替代治疗方法和科学依据^[79]。

6 展望

地皮菜富含多种营养成分,具有悠久的食药历史,深受人们的喜爱。近年来,现代生物技术的应用促进了地皮菜的化学成分和生物活性研究取得了较快发展,已阐明地皮菜的主要活性成分及其抗菌、抗炎、抗辐射、降血脂、抗肿瘤及调节免疫力等功能的作用机制,为地皮菜的应用开发提供了科学依据。地皮菜基因组测序的完成及其组学研究为我们理解其极端环境适应能力提供了重要线索,为地皮菜的深入研究奠定了理论基础。

地皮菜是重要的生物固氮资源,在农业和生态环境检测和保护方面也发挥着重要的作用。然而,地皮菜主要还是以掠夺式的人工采集方式,使得野生资源不断减少。大规模的地皮菜人工栽培目前还难以实现,严重制约了人们对地皮菜及其资源价值的深入开发利用。未来的地皮菜的研究与开发利用应在以下方面开展:(1) 加强地皮菜基础研究,综合多组学研究手段揭示地皮菜生长发育的分子基础及其环境适应的分子机制;(2) 深入阐明地皮菜代谢产物及其生物合成途径以及活性机制;(3) 进行地皮菜活性成分功能研究,挖掘化妆品领域和抗肿瘤候选药物领域的潜力;(4) 充分挖掘和开发地皮菜野生资源,加强野生地皮菜资源驯化和栽培技术;(5) 加强地皮菜的发酵工艺和研发;(6) 加强地皮菜保鲜和深加工技术,研制功能性食品或饮品。

参 考 文 献

- [1] SINGH H. Desiccation and radiation stress tolerance in cyanobacteria[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2018, 58(10): 813-826.
- [2] 孙苗苗,刁治民,陈克龙. 地木耳的经济价值及开发利用研究[J]. *青海草业*, 2013, 22(Z1): 34-42.
- [3] 李敦海 刘永定. 近十年中国地木耳研究概况[J]. *水生生物学报*, 2003, (4): 408-412.
- [4] LI Z, GUO M. Healthy efficacy of *Nostoc commune* Vaucher[J]. *Oncotarget*, 2018, 9(18): 14669-14679.
- [5] 王迎进,解晶晶,孙幸,等. 地皮菜提取液的抗氧化性及抑菌作用研究[J]. *食品研究与开发*, 2020, 41(4): 58-62.
- [6] KORTEERAKUL C, HONDA M, NGOENNET S, et al. Antioxidative and antiglycative properties of mycosporine-like amino acids-containing aqueous extracts derived from edible terrestrial cyanobacteria[J]. *Journal of Nutritional Science And Vitaminology(Tokyo)*, 2020, 66(4): 339-346.
- [7] RASMUSSEN H E, BLOBAUM K R, PARK Y K, et al. Lipid extract of *Nostoc commune* var. *sphaeroides* Kutzing, a blue-green alga, inhibits the activation of sterol regulatory element binding proteins in HepG2 cells[J]. *Journal of Nutrition*, 2008, 138(3): 476-481.
- [8] KU C S, PHAM T X, PARK Y, et al. Edible blue-green algae reduce the production of pro-inflammatory cytokines by inhibiting NF-kappaB pathway in macrophages and splenocytes[J]. *Biochimica Biophysica Acta*, 2013, 1830(4): 2981-2988.
- [9] TSAI S C, HUANG Y W, WU C C, et al. Anti-obesity effect of *Nostoc commune* ethanol extract *in vitro* and *in vivo* [J]. *Nutrients*, 2022, 14(5): 968.
- [10] KIM J, KIM J D. Inhibitory effect of algal extracts on mycelial growth of the tomato-wilt pathogen, *Fusarium oxysporum* cf. sp. *lycopersici* [J]. *Mycobiology*, 2008, 36(4): 242-248.
- [11] HAMEED M S A, HASSAN S H, MOHAMMED R, et al. Isolation and characterization of antimicrobial active compounds from the cyanobacterium *Nostoc commune* Vauch[J]. *Journal of Pure and Applied Microbiology*, 2013, 7(1): 109-116.
- [12] BAHNAMIRI P J, HAJIZADEH MOGHADDAM A, RANJBAR M, et al. Effects of *Nostoc commune* extract on the cerebral oxidative and neuroinflammatory status in a mice model of schizophrenia[J]. *Biochemistry and Biophysics Reports*, 2024, 37: 101594.
- [13] 陈富章,阮珍珍,金苏宇,等. 地皮菜不同极性萃取部位活性成分及生物活性研究[J]. *中国酿造*, 2024, 43(1): 63-68.
- [14] WIENEKE R, KLEIN S, GEYER A, et al. Structural and functional characterization of galactooligosaccharides in *Nostoc commune*: beta-D-galactofuranosyl-(1->6)-[beta-D-galactofuranosyl-(1->6)]2-beta-D-1,4-anhydrogalactitol and beta-(1->6)-galactofuranosylated homologues[J]. *Carbohydrate Research*, 2007, 342(18): 2757-2765.
- [15] 牛生洋,郝峰鸽,赵瑞香,等. 地皮菜中多糖的抑菌特性研究[J]. *广东农业科学*, 2011, 38(9): 93-94.
- [16] OLAFSDOTTIR A, THORLACIUS G E, OMARSDOTTIR S, et al. A heteroglycan from the cyanobacterium *Nostoc commune* modulates LPS-induced inflammatory cytokine secretion by THP-1 monocytes through phosphorylation of ERK1/2 and Akt[J]. *Phytomedicine*, 2014, 21(11): 1451-1457.
- [17] LI H F, XU J A, LIU Y M, et al. Antioxidant and moisture-retention activities of the polysaccharide from *Nostoc commune* [J]. *Carbo-*

- hydrate Polymers, 2011, 83(4): 1821-1827.
- [18] GUO M, DING G B, GUO S, et al. Isolation and antitumor efficacy evaluation of a polysaccharide from *Nostoc commune* Vauch[J]. Food and Function, 2015, 6(9): 3035-3044.
- [19] GUO M, DING G B, YANG P, et al. Migration suppression of small cell lung cancer by polysaccharides from *Nostoc commune* Vaucher [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2016, 64(32): 6277-6285.
- [20] RUAN J, ZHANG P, ZHANG Q, et al. Colorectal cancer inhibitory properties of polysaccharides and their molecular mechanisms: A review[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2023, 238: 124165.
- [21] YANG Y, LIU S, LI H, et al. The protective effect of *Nostoc commune* Vauch. polysaccharide on alcohol-induced acute alcoholic liver disease and gut microbiota disturbance in mice[J]. Journal of Gastroenterology and Hepatology, 2023, 38(12): 2185-2194.
- [22] GUO M, LI Z. Polysaccharides isolated from *Nostoc commune* Vaucher inhibit colitis-associated colon tumorigenesis in mice and modulate gut microbiota[J]. Food and Function, 2019, 10(10): 6873-6881.
- [23] LI H, LIU S, LIU Y, et al. Effects of in vitro digestion and fermentation of *Nostoc commune* Vauch. polysaccharides on properties and gut microbiota[J]. Carbohydrate Polymers, 2022, 281: 119055.
- [24] HILL D R, HLADUN S L, SCHERER S, et al. Water stress proteins of *Nostoc commune* (Cyanobacteria) are secreted with UV-A/B-absorbing pigments and associate with 1,4-beta-D-xylanxylohydrolase activity[J]. Journal of Biological Chemistry, 1994, 269(10): 7726-7734.
- [25] AI Y, YANG Y, QIU B, et al. Unique WSPA protein from terrestrial macroscopic cyanobacteria can confer resistance to osmotic stress in transgenic plants[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2014, 30(9): 2361-2369.
- [26] 陈晓霞, 路晓庆, 张恒虎. 地皮菜水应激蛋白的研究进展[J]. 生物加工过程, 2024, 22(1): 58-62.
- [27] GUO S, SHAN S, JIN X, et al. Water stress proteins from *Nostoc commune* Vauch. exhibit anti-colon cancer activities *in vitro* and *in vivo*[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2015, 63(1): 150-159.
- [28] CHEN X, BAI W, LIU X, et al. WSP from "*Nostoc commune*" Vauch. suppresses gastric cancer migration via EGFRVIII signaling[J]. Frontiers in Oncology, 2022, 12: 1012863.
- [29] THORSTEINSSON M V, BEVAN D R, EBEL R E, et al. Spectroscopical and functional characterization of the hemoglobin of *Nostoc commune* (UTEX 584 (Cyanobacterial))[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1996, 1292(1): 133-139.
- [30] 张占霞, 耿志峰, 王凡, 等. 双水相萃取地皮菜中藻蓝蛋白的研究[J]. 食品科技, 2024, 49(2): 229-234.
- [31] HIDANE T, FUKUI T, DEMURA M, et al. Separation of phycobiliprotein from *Nostoc commune* by using ion-exchange membrane with quaternary amine[J]. Solvent Extraction and Ion Exchange, 2023, 41(1): 20-35.
- [32] MA Y, LU M, LI J Y, et al. Evolutionary and structural characterization of *Nostoc commune* iron-superoxide dismutase that is fit for modification[J]. Genetics and Molecular Research, 2012, 11(4): 3607-3617.
- [33] 东方, 王鑫, 朱欣宇, 等. 地皮菜糖蛋白提取优化及其硒化物体内抗氧化活性研究[J]. 中国食品添加剂, 2022, 33(10): 38-46.
- [34] 赵秀玲, 刘永杰. 地皮菜挥发油的化学成分及抗氧化性研究[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2017, 39(3): 454-462.
- [35] JAKI B, ORJALA J, STICHER O. A novel extracellular diterpenoid with antibacterial activity from the cyanobacterium *Nostoc commune*[J]. Journal of Natural Products, 1999, 62(3): 502-503.
- [36] JAKI B, HEILMANN J, STICHER O. New antibacterial metabolites from the cyanobacterium *Nostoc commune* (EAWAG 122b)[J]. Journal of Natural Products, 2000, 63(9): 1283-1285.
- [37] JAKI B, ORJALA J, HEILMANN J, et al. Novel extracellular diterpenoids with biological activity from the cyanobacterium *Nostoc commune*[J]. Journal of Natural Products, 2000, 63(3): 339-343.
- [38] KOBAYASHI A, KAJIYAMA S I, INAWAKA K, et al. Nostodione-a, a novel mitotic spindle poison from a blue-green-alga *Nostoc commune*[J]. Zeitschrift Fur Naturforschung C-a Journal of Biosciences, 1994, 49(7-8): 464-470.
- [39] VOLK R B, FURKERT F H. Antialgal, antibacterial and antifungal activity of two metabolites produced and excreted by cyanobacteria during growth[J]. Microbiological Research, 2006, 161(2): 180-186.
- [40] RUCOVÁ D, VILKOVÁ M, SOVOVÁ S, et al. Photoprotective and antioxidant properties of scytonemin isolated from Antarctic cyanobacterium *Nostoc commune* Vaucher ex Bornet & Flahault and its potential as sunscreen ingredient[J]. Journal of Applied Phycology, 2023, 35(6): 2839-2850.
- [41] ITOH T, TSUCHIDA A, MURAMATSU Y, et al. Antimicrobial and anti-inflammatory properties of nostocionone isolated from *Nostoc commune* Vauch and its derivatives against *Propionibacterium acnes*[J]. Anaerobe, 2014, 27: 56-63.
- [42] KAJIYAMA S, KANZAKI H, KAWAZU K, et al. Nostofungicide, an antifungal lipopeptide from the field-grown terrestrial blue-green alga[J]. Tetrahedron Letters, 1998, 39(22): 3737-3740.
- [43] LIU M, GUAN G, WANG Y, et al. *p*-Hydroxy benzaldehyde, a phenolic compound from *Nostoc commune*, ameliorates DSS-induced

- colitis against oxidative stress via the Nrf2/HO-1/NQO-1/NF-kappaB/AP-1 pathway[J]. *Phytomedicine*, 2024, 133: 155941.
- [44] TAKAICHI S, MAOKA T, MOCHIMARU M. Unique carotenoids in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* NIES-24: 2-hydroxymyxol 2'-fucoside, nostoxanthin and canthaxanthin[J]. *Current Microbiology*, 2009, 59(4): 413-419.
- [45] 刘小冬, 张中莲, 艾茹权, 等. 地衣人工培育与市场分析[J]. *南方农业*, 2016, 10(9): 155-157.
- [46] GERALDES V, DE MEDEIROS L S, JACINAVICIUS F R, et al. Development and validation of a rapid LC-MS/MS method for the quantification of mycosporines and mycosporine-like amino acids (MAAs) from cyanobacteria[J]. *Algal Research-Biomass Biofuels and Bioproducts*, 2020, 46(46): 101796.
- [47] AGRAWAL S C. Factors affecting spore germination in algae-review[J]. *Folia Microbiologica*, 2009, 54(4): 273-302.
- [48] WANG W, LI H, GUENON R, et al. Geographical variability of mineral elements and stability of restrictive mineral elements in terrestrial cyanobacteria across gradients of climate, soil, and atmospheric wet deposition mineral concentration[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 582655.
- [49] HORI K, ISHIBASHI G, OKITA T. Hypocholesterolemic effect of blue-green alga, ishikurage (*Nostoc commune*) in rats fed atherogenic diet[J]. *Plant Foods Human Nutrition*, 1994, 45(1): 63-70.
- [50] MENDOZA-ANCCA S, PEPE-VICTORIANO R, GONZALES H H S, et al. Physicochemical evaluation of cushuro (*Nostoc sphaericum* Vaucher ex Bornet & Flahault) in the region of moquegua for food purposes[J]. *Foods*, 2023, 12(10): 1939.
- [51] 牛生洋, 郝峰鸽, 赵瑞香, 等. 功能性地皮菜保健酸乳的研制[J]. *粮油加工*, 2010(9): 98-100.
- [52] CAI M, ZHONG H, LI C, et al. Application of composite coating of *Nostoc commune* Vauch polysaccharides and sodium carboxymethyl cellulose for preservation of salmon fillets[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2022, 210: 394-402.
- [53] VEGA J, BONOMI-BARUFI J, GOMEZ-PINCHETTI J L, et al. Cyanobacteria and red macroalgae as potential sources of antioxidants and UV radiation-absorbing compounds for cosmeceutical applications[J]. *Marine Drugs*, 2020, 18(12): 659.
- [54] WANG Y, WANG C, DANG J, et al. Structural characteristics of polysaccharide microcapsules from *Nostoc commune*, and their applications in skin wound healing and pathological repair[J]. *Biomedical Materials*, 2021, 16(4): 045009.
- [55] TSENG C C, YE H Y, LIAO Z H, et al. An *in vitro* study shows the potential of *Nostoc commune* (Cyanobacteria) polysaccharides extract for wound-healing and anti-allergic use in the cosmetics industry[J]. *Journal of Functional Foods*, 2021, 87: 104754.
- [56] KU C S, KIM B, PHAM T X, et al. Blue-green algae inhibit the development of *Atherosclerotic lesions* in apolipoprotein E knockout mice[J]. *Journal of Medicinal Food*, 2015, 18(12): 1299-1306.
- [57] GAYATHRI M, SHUNMUGAM S, SRIDHAR J, et al. Evaluating the augmented effect of potential plant growth promoting cyanobacterial strains on salinity and insecticidal stress tolerance of *Oryza sativa* L. under hydroponic cultivation[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2024, 36: 1885-1899.
- [58] AGUILA-CARRICONDO P, ROMAN R, MARIN-GUIRAO J I, et al. Native biocrust cyanobacteria strains showing antagonism against three soilborne pathogenic fungi[J]. *Pathogens*, 2024, 13(7): 579.
- [59] KESHERI M, KANCHAN S, RICHA, et al. Isolation and in silico analysis of Fe-superoxide dismutase in the cyanobacterium *Nostoc commune*[J]. *Gene*, 2014, 553(2): 117-125.
- [60] MORSY F M, HASSAN S H A, KOUTB M. Biosorption of Cd(II) and Zn(II) by isotherm and kinetics studies[J]. *Clean-Soil Air Water*, 2011, 39(7): 680-687.
- [61] PAGLI C, CHAMIZO S, MIGLIORE G, et al. Isolation of biocrust cyanobacteria and evaluation of Cu, Pb, and Zn immobilisation potential for soil restoration and sustainable agriculture[J]. *Science of The Total Environment*, 2024, 946: 174020.
- [62] LLOPIS P, GARCIA-ABAD L, PRETEL M T, et al. Effects of climate change on the production of polysaccharides and phycobiliproteins by *Nostoc commune* Vaucher ex Bornet et Flahault[J]. *International Journal of Environmental Research*, 2022, 16: 21.
- [63] CHAMIZO S, ADESSI A, TORZILLO G, et al. Exopolysaccharide features influence growth success in biocrust-forming cyanobacteria, moving from liquid culture to sand microcosms[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 568224.
- [64] KIMURA K, OKURO T. Cyanobacterial biocrust on biomineralized soil mitigates freeze-thaw effects and preserves structure and ecological functions[J]. *Microbial Ecology*, 2024, 87(1): 69.
- [65] ZI R Y, ZHAO L S, FANG Q, et al. Effect of *Nostoc commune* cover on shallow soil moisture, runoff and erosion in the subtropics[J]. *Geoderma*, 2024, 447: 116931.
- [66] ROMÁN J R, CHAMIZO S, RONCERO-RAMOS B, et al. Overcoming field barriers to restore dryland soils by cyanobacteria inoculation[J]. *Soil and Tillage Research*, 2021, 207: 104799.
- [67] 李贤煜, 李砧, 冯佳, 等. 地木耳人工培养及不同铁源的影响[J]. *太原师范学院学报(自然科学版)*, 2011, 10(3): 136-139.
- [68] 李文谦. 地皮菜培养条件的研究及生长特征初探[J]. *安徽农业科学*, 2009, 37(33): 16736-16737.
- [69] SINGH S K, KAUR R, RAHMAN M A, et al. Evaluation of potent cyanobacteria species for UV-protecting compound synthesis using

- bicarbonate-based culture system[J]. 3 Biotech, 2021, 11(9): 412.
- [70] DE LUCA V, DEL PRETE S, VULLO D, et al. Expression and characterization of a recombinant psychrophilic gamma-carbonic anhydrase (NcoCA) identified in the genome of the Antarctic cyanobacteria belonging to the genus *Nostoc*[J]. Journal of Enzyme Inhibition and Medicinal Chemistry, 2016, 31(5): 810-817.
- [71] SHANG J L, ZHANG Z C, YIN X Y, et al. UV-B induced biosynthesis of a novel sunscreen compound in solar radiation and desiccation tolerant cyanobacteria[J]. Environmental Microbiology, 2018, 20(1): 200-213.
- [72] AI Y F, YANG Y W, GAO X, et al. Heterologous expression of three stress-responsive genes from *Nostoc flagelliforme* confers tolerance to abiotic stresses in *Escherichia coli*[J]. Journal of Applied Phycology, 2014, 26(1): 123-129.
- [73] WEI Y, NISHIUCHI T, SAKAMOTO T. Characterization of mycosporine-like amino acids in the edible cyanobacterium *Nostoc commune* (Di Pi Cai) from China[J]. Journal of General and Applied Microbiology, 2021, 67(6): 260-264.
- [74] JUNGBLUT A D, RAYMOND F, DION M B, et al. Genomic diversity and CRISPR-Cas systems in the cyanobacterium *Nostoc* in the High Arctic[J]. Environmental Microbiology, 2021, 23(6): 2955-2968.
- [75] EFFENDI D B, SAKAMOTO T, OHTANI S, et al. Possible involvement of extracellular polymeric substrates of Antarctic cyanobacterium *Nostoc* sp. strain SO-36 in adaptation to harsh environments[J]. Journal of Plant Research, 2022, 135(6): 771-784.
- [76] KAUTSAR S A, SUAREZ DURAN H G, BLIN K, et al. plantiSMASH: automated identification, annotation and expression analysis of plant biosynthetic gene clusters[J]. Nucleic Acids Research, 2017, 45(W1): W55-W63.
- [77] DVORÁK P, HASLER P, POULÍČKOVÁ A. New insights into the genomic evolution of cyanobacteria using herbarium exsiccatae[J]. European Journal of Phycology, 2020, 55(1): 30-38.
- [78] ROUTRAY D, GHATAK A, CHATURVEDI P, et al. Comparative analysis of geotypic variations in the proteome of *Nostoc commune* [J]. Plant Signaling and Behavior, 2024, 19(1): 2370719.
- [79] GUO M, XING D, WANG J, et al. Potent intestinal mucosal barrier enhancement of *Nostoc commune* Vaucher polysaccharide supplementation ameliorates acute ulcerative colitis in mice mediated by gut microbiota[J]. Nutrients, 2023, 15(13): 3054.

(责任编辑:刘庆松)

(上接第 205 页)

- [10] MAVRIDOU M, FERESIDIS A P. Dynamically reconfigurable high impedance and frequency selective metasurfaces using piezoelectric actuators[J]. IEEE Transactions on Antennas and Propagation, 2016, 64(12): 5190-5197.
- [11] GONG S, MENG Y, WANG C, et al. Full-Stokes polarimetry based on rotating metasurfaces[J]. Applied Physics Letters, 2022, 120(5): 051110.
- [12] ARTIGA X, BRESCIANI D, LEGAY H, et al. Polarimetric control of reflective metasurfaces[J]. IEEE Antennas and Wireless Propagation Letters, 2012, 11(12): 1489-1492.
- [13] DING F, PORS A, BOZHEVOLNYI S I. Gradient metasurfaces: a review of fundamentals and applications[J]. Reports on Progress in Physics, 2017, 81(2): 026401.
- [14] LI Z, KIM M H, WANG C, et al. Controlling propagation and coupling of waveguide modes using phase-gradient metasurfaces[J]. Nature nanotechnology, 2017, 12(7): 675-683.
- [15] ZHANG Z, LIU T, CAO X, et al. An integrated 2-bit metasurface array antenna with broadband low radar cross-section covering large incident angle space[J]. IET Microwaves, Antennas & Propagation, 2022, 16(6): 367-377.
- [16] ZHENG Y, CAO X, GAO J, et al. Integrated radiation and scattering performance of a multifunctional artificial electromagnetic surface[J]. Optics Express, 2017, 25(24): 30001-30012.
- [17] CHEN Y, WANG C F. Characteristic modes: theory and applications in antenna engineering[M]. John Wiley & Sons, 2015.
- [18] ELIAS B B Q, SOH P J, AL-HADI A A, et al. A review of antenna analysis using characteristic modes[J]. IEEE Access, 2021, 9(7): 98833-98862.

(责任编辑:赵海军)