法紫菜生物多样性及其栽培生物学基础

王旭雷[1], 马颖超[1], 鲁晓萍[1], 姜　波[1,2], 沈宗根[2], 陆勤勤[3], 沈颂东[4], 卢　山[5], 何林文[1], 牛建峰[1], 汪文俊[6], 夏邦美[1], 茅云翔[7], 陈昌生[8], 谢潮添[8], 骆其君[9], 邵魁双[10], 陈伟洲[11], 王广策[1]

(1. 中国科学院 海洋研究所, 山东 青岛 266071; 2. 常熟理工学院, 江苏 常熟 215500; 3. 江苏省海洋水产研究所, 江苏 南通 226007; 4. 苏州大学, 江苏 苏州 215000; 5. 南京大学, 江苏 南京 210000; 6. 中国水产科学研究院 黄海水产研究所, 山东 青岛 266071; 7. 中国海洋大学, 山东 青岛 266071; 8. 集美大学, 福建 厦门 361021; 9. 宁波大学, 浙江 宁波 315211; 10. 国家海洋局 大连海洋环境监测中心站, 辽宁 大连 116013; 11. 汕头大学, 广东 汕头 515063)

摘要: 综述了重要经济红藻法紫菜属物种多样性及其地理分布, 修订了法紫菜属中文名称, 回顾了紫菜生活史研究的历程, 基本概括了法紫菜栽培生物学基础研究成果。根据文献报道及最新研究成果, 认为紫菜属和法紫菜属共有 138 个物种, 集中分布在北半球的温带、亚热带海域, 其中我国是物种多样性较高的国家之一, 其物种及变种数达到 25 个。法紫菜生活史的阐明对紫菜栽培产业的发展具有奠基性的作用, 其中我国藻类学家曾呈奎和张德瑞在法紫菜生活史研究中作出了重要的贡献, 提出了壳孢子的概念, 被广泛接受并沿用至今。壳孢子采苗和丝状体培养技术是发展紫菜栽培业的重要基础, 丝状体生长发育及壳孢子形成的分子机制将是未来法紫菜生物学研究的重点和难点。尽管根据已发表的相关文献大致梳理了法紫菜相关生物学基础研究的成果, 但限于篇幅对栽培生产中相关技术的优化、完善与推广以及新品种培育等均未作介绍。

关键词: 紫菜属/法紫菜属; 地理分布; 生活史; 采苗技术; 丝状体培养

中图分类号: S968.43　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 1000-3096(2017)02-0125-11

DOI: 10.11759/hykx20160331002

紫菜(*Pyropia/Porphyra* spp.)是重要的大型海藻, 属于红藻门(Rhodophyta)红毛菜目(Bangiales)红毛菜科(Bangiaceae), 主要栖息在潮间带。紫菜味道鲜美、营养丰富, 是重要的经济海藻物种, 市场前景广阔。2008 年世界紫菜产量约为 11 万 t, 产值高达 13 亿美元[1]。中国紫菜物种分布广泛, 人工增殖历史悠久, 是世界上最早利用紫菜的国家。新中国成立以后, 中国科学家对紫菜进行了广泛深入的研究, 取得了重要的研究成果。在此基础上科学合理地进行了紫菜栽培生产, 规模不断扩大, 经济效益显著, 已发展成为中国沿海地区的支柱产业之一。为使读者全面了解紫菜研究现状, 追溯中国紫菜栽培研究历史, 作者撰写了本综述。由于国际上紫菜属的拉丁名称发生了变化, 因此本文将原先紫菜属的中文名称修订为法紫菜属, 并将紫菜栽培称之为法紫菜栽培。

1　紫菜属名的修订、物种多样性及其地理分布

1.1　紫菜属名的修订

紫菜属的原拉丁学名为 *Porphyra* C.Agardh, 由 Agardh 于 1824 年建立, 初建时只有 3 个物种, 分别为 *Porphyra laciniata* (Lightfoot) C.Agardh [现修订为 *Erythroglossum laciniatum* (Lightfoot) Maggs & Hommersand]、*Porphyra purpurea* (Roth) C.Agardh 和 *Porphyra miniata* (C.Agardh) C.Agardh [现修订为

收稿日期: 2016-03-31; 修回日期: 2016-07-29

基金项目: 南通市 2014 年科技计划项目(AS2014007)

[Foundation: The Nantong Science and Technology Planning Project 2014, No. AS2014007]

作者简介: 王旭雷(1987-), 男, 山东单县人, 博士研究生, 研究方向为: 藻类分类及分子系统学, E-mail: 545916343@qq.com; 王广策, 通信作者, E-mail: gcwang@qdio.ac.cn

Wildemania miniata (C.Agardh) Foslie]。此后，有关本属的新物种不断被发现，种间界定的标准相应得到修订[2-4]。特别值得一提的是，Hus[5]在研究北美太平洋沿岸的紫菜时，首次发现了紫菜生殖细胞的分裂方式可以作为紫菜种间的界定标准，这对紫菜属分类学产生了重要的影响。近年来，随着分子生物学技术的发展，海藻分类学也已深入到分子水平，由此对传统的物种界定标准产生了一定的冲击。Sutherland 等[6]基于分子生物学信息将紫菜属内的不少物种转移至极为类似的另一属海藻 *Pyropia* J.Agardh，且修订了后者的特征描述。实际上，*Pyropia* 属是由 Agardh 于 1899 年建立[7]，根据其描述，该属与紫菜属 *Porphyra* 的区别为前者藻体基部细胞具有微小附着物(small appendages)。然而，Sutherland 等[6]检查了 *Pyropia* 属模式标本，并没有发现其基部细胞存在微小附着物，因此以其作为两属 *Porphyra* 和 *Pyropia* 的分类标准尚存有疑问。Sutherland 等[6]进一步以 rbcL 和 nrSSU 基因序列差异区分以上两属，发现二者隶属不同的系群，存在属间差异，由此复活了 *Pyropia* 属。根据基因序列分析结果原先隶属于紫菜属的一些物种被转移至 *Pyropia* 属[6]，这些物种包括中国重要的经济海藻物种条斑紫菜和坛紫菜等，其拉丁名由 *Porphyra yezoensis* Ueda 和 *Porphyra haitanensis* T.J. Chang & B.F. Zheng 变为 *Pyropia yezoensis* (Ueda) M.S. Hwang & H.G. Choi 和 *Pyropia haitanensis* (T.J. Chang & B.F. Zheng) N. Kikuchi & M. Miyata。拉丁属名的变化使其中文名称也应发生相应改变。然而，中国劳动人民使用“紫菜”这一称谓已有上千年的历史，“紫菜”作为优质食品已深入人心。因此，如何用中文重新命名“紫菜”值得深究。作者认为对“紫菜”进行命名可以考虑以下两点。

(1) 仍然沿用“紫菜”这一称谓。这一称谓的优点在于尊重传统，且不会引起普通大众的误解；不足之处在于原来的属名 *Porphyra* 的拉丁学名原意为“紫色”，如果仍用“紫菜”难以区分其新的属名 *Pyropia*。

(2) *Pyropia* 的拉丁学名原意为“红、薄”，按其原意应为“红薄菜”。然而，该命名会产生许多误解。首先，“红薄菜”与“紫菜”差距较大，难以被大众接受；其次，“红薄菜”与其高级分类阶元“红毛菜科/目”和另一属“红毛菜属”在中文发音上相近，不利于交流。

因此，作者认为 *Pyropia* 属可以命名为“法紫菜属”，理由如下：(1)可以希腊字母 α 加以区分二属，α的中文发音类似“法”音；(2)“法紫菜”这一称谓既体现了属名的变化，同时也传承了原有的中文称谓；(3)红毛菜目中研究背景最为清晰的物种为 *P. yezoensis*，极有可能发展为模式物种，因此对红毛菜目乃至红藻门基本生物学规律的认识可能源自于 *P. yezoensis*。

尽管属名发生变化，但对群众已广泛应用的中文名称应予保留[8]。因此，常见的经济海藻条斑紫菜和坛紫菜等建议仍使用原来的中文称谓，以免产生混淆。例如，龙须菜 *Gracilaria lemaneiformis* (Bory) Greville 原属于江蓠属 *Gracilaria* Greville，但现已转移至 *Gracilariopsis* 属，其拉丁学名相应改为 *Gracilariopsis lemaneiformis* (Bory de Saint-Vincent) E.Y.Dawson, Acleto & Foldvik[9]，然而人们仍习惯使用“龙须菜”这一称谓。

1.2 紫菜属/法紫菜属物种多样性及其地理分布

目前，国际上紫菜属可接受的物种种名有 80 种，法紫菜属可接受的种名有 58 种，共 138 种[9]。根据相关文献资料，作者统计了这些物种较为详细的分布信息[9](图 1)。在地域分布上，东亚是紫菜属和法紫菜属物种多样性最高的区域，共 58 种，其中紫菜属 33 种，法紫菜属 25 种，主要产地为中国、日本、韩国和俄罗斯远东地区，占总数的 42%。印度、斯里兰卡、土耳其和以色列等西南亚地区分布 14 种，紫菜属有 9 种，法紫菜属有 5 种。印度尼西亚、菲律宾、越南、泰国等东南亚地区仅有 6 种，紫菜属和法紫菜属各有 3 种。北美太平洋和大西洋沿岸同样也是紫菜属和法紫菜属物种多样性比较丰富的地区。自从 Harvey[10] 1841 年报道了北美第一种紫菜 *Porphyra vulgaris* C.Agardh [现修订为 *P. purpurea*]以来，在该地区共发现有 40 种(紫菜属有 12 种，法紫菜属有 28 种)，约占总数 29%。南美地区迄今也记载有 28 种(紫菜属和法紫菜属各有 14 种)，主要分布在巴西、秘鲁、智利和阿根廷等地。大西洋东岸有 17 种紫菜，其中 10 种为法紫菜，主要分布在欧洲。澳大利亚和新西兰是南半球紫菜属和法紫菜属海藻的代表产地之一，共记载有 15 种(紫菜属有 6 种，法紫菜属有 9 种)。此外，还有 18 种分布在群岛中，其中夏威夷群岛只有 2 种[*Pyropia acanthophora* (E.C. Oliveira & Coll) M.C. Oliveira, D. Milstein & E.C. Oliveira 和 *Pyropia vietnamensis* (Tak. Tanaka & Pham-Hoàng Ho) J.E.

Sutherland & Monotilla], 其他主要分布在大西洋的法罗群岛和印度洋的圣保罗岛等。由此可见, 根据目前资料, 紫菜属和法紫菜属海藻物种集中分布在北半球, 主要为温带、亚热带海域。

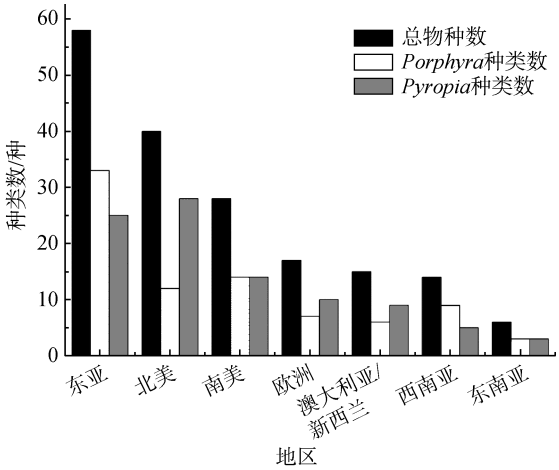

图 1　紫菜属/法紫菜属物种多样性及其地理分布

Fig. 1　Species diversity and geographical distribution of *Pyropia/Porphyra*

1.3　中国紫菜属/法紫菜属物种多样性及其地理分布

1949 年以前, 我国藻类学家曾呈奎[11-12]和日本藻类学家[13-14]分别报道了中国海域分布的 4 种紫菜, 分别是圆紫菜(*Porphyra suborbiculata* Kjellman)、皱紫菜(*Porphyra crispata* Kjellman)、长紫菜(*Porphyra dentata* Kjellman)和甘紫菜(*Porphyra tenera* Kjellman)。新中国成立以后, 我国藻类学家系统开展了紫菜分类学研究。张德瑞等[15]在我国福建发现法紫菜新物种——坛紫菜(*Py. haitanensis*), 并逐步发展为重要的经济物种。朱家彦等 [16]在浙江沿海一带开展了藻类资源调查, 描述了紫菜一新种刺边紫菜(*Porphyra dentimarginata* Chu et Wang)。曾呈奎等[17]报道了分布在我国的 7 种紫菜, 分别是圆紫菜(*P. suborbiculata*)、皱紫菜(*P. crispata*)、长紫菜(*P. dentata*)、甘紫菜(*P. tenera*)、坛紫菜(*P. haitanensis*)、条斑紫菜(*P. yezoensis*)和边紫菜(*Porphyra marginata* C.K. Tseng & T.J. Chang)。20 世纪七八十年代, 我国藻类学家陆续报道了紫菜属新物种和我国的新记录种。曾呈奎等[18]报道了我国两种新紫菜: 广东紫菜(*Porphyra guangdongensis* C.K. Tseng & T.J. Chang)和半叶紫菜华北变种(*Porphyra katadai* var. *hemiphylla* C.K. Tseng & T.J. Chang), 王素娟等[19]发现了产自我国的紫菜一新种——单孢紫菜(*Porphyra monosporangia* S. Wang & J. Zhang), 潘国英等[20]鉴定了另一新种——多枝紫菜(*Porphyra ramosissima* Pan & Wang), 杭金欣等[21]报道了浙江产的一新纪录种——铁钉紫菜(*Porphyra ishigecola* A. Miura), 郑宝福则分别在 1981 年[22]和 1988 年[23]发表了新种——少精紫菜(*Porphyra oligospermatangia* C.K. Tseng & B.F. Zheng)和青岛紫菜(*Porphyra qingdaoensis* C.K. Tseng & B.F. Zheng)。王素娟等[24]在 1993 年又发表紫菜一新种——福建紫菜(*Porphyra fujianensis* Zhang & Wang)。近年来, 郑宝福等[25]在《中国海藻志》第二卷红藻门第一册中又描述了紫菜属两个新种(深裂紫菜 *Porphyra schistothallus* B.F. Zheng & J. Li和柔薄紫菜*Porphyra tenuis* B.F. Zheng & J. Li)和 4 个新变种(坛紫菜养殖变种 *Porphyra haitanensis* Chang et Zhang var. *culta* B.F. Zheng et J. Li、坛紫菜巨齿变种 *Porphyra haitanensis* Chang et Zhang var. *grandidentata* B.F. Zheng et J. Li、坛紫菜裂片变种 *Porphyra haitanensis* Chang et Zhang var. *schizophylla* B.F. Zheng et J. Li 和圆紫菜青岛变种 *Porphyra suborbiculata* Kjellm. var. *qingdaoensis* B.F. Zheng et J. Li), 以及新纪录种越南紫菜(*Porphyra vietnamensis* Tak.Tanaka & Pham-Hoàng Ho)。Xie 等[26]基于 *rbc*L 和 *cox*1 序列分析了台湾产红毛菜目叶状类群的 3 个物种(形态学鉴定为圆紫菜 *P. suborbiculata*、*Porphyra yamadae* Yoshida 和 *P. dentata*), 发现上述 3 种紫菜实为一种, 且为 *Pyropia acanthophora* (E.C.Oliveira & Coll) M.C.Oliveira, D.Milstein & E.C.Oliveira 的同物异名, 确认台湾仅有 *Py. acanthophora* 和 *Py. haitanensis* 2 个物种。王旭雷[27]也发现产于海南三亚和昌江的 *Pyropia* sp.1 样品可能是 *Py. acanthophora*, 建议该物种在我国海南岛乃至广东沿海的分布需要进一步确认。

至此, 在我国分布的紫菜属物种及变种数达到 25 个, 主要产地为辽宁、山东、浙江、福建、广东等, 其中有 9 个物种已转移至法紫菜属中, 分别是铁丁紫菜[*Pyropia ishigecola* (A.Miura) N. Kikuchi & M. Miyata]、列紫菜[*Pyropia seriata* (Kjellman) N. Kikuchi & M. Miyata]、甘紫菜[*Pyropia tenera* (Kjellman) N. Kikuchi, M. Miyata, M.S. Hwang & H.G. Choi]、条斑紫菜(*P. yezoensis*)、长紫菜[*Pyropia dentata* (Kjellman) N. Kikuchi & M. Miyata]、坛紫菜(*P. haitanensis*)、圆紫菜[*Pyropia suborbiculata* (Kjellman) J.E. Sutherland, H.G. Choi, M.S. Hwang & W.A. Nelson]、越南紫菜[*Pyropia vietnamensis* (Tak. Tanaka &

Pham-Hoàng Ho) J.E. Sutherland & Monotilla]、*P. acanthophora*[9, 25]。

2 紫菜生活史

紫菜生活史极其特殊，既有单细胞阶段，也有多细胞阶段；不同发育阶段的紫菜形态差异极大，不仅有叶状体，而且有丝状体。正因如此，藻类学家经过长期艰苦努力，才基本厘清了紫菜生活史，为紫菜的人工栽培奠定了理论基础。

1892 年，Batters[28]在贝壳上发现了一种红色藻体，由于当时条件限制，未能意识到是紫菜生活史中的一个阶段，而是将其命名为红藻新物种——壳斑藻(*Conchcelis rosea* Batters) 。直到 1949 年，英国学者 Drew[29]证实 Batters 发现的壳斑藻其实是紫菜成熟后产生的果孢子钻入贝壳并在其中萌发而形成的丝状藻体。这是首次将紫菜的叶状体与丝状体两个世代联系在一起，也就是说，壳斑藻其实是紫菜生活史中的丝状体阶段。这一发现是紫菜生活史研究的重要里程碑。然而，贝壳中的紫菜微观丝状体(壳斑藻)如何发育为宏观的叶状体仍是一个亟待解决的问题。20 世纪 50 年代，日本学者黑木宗尚[30]和我国学者曾呈奎等[31-33]分别以甘紫菜为材料研究了紫菜生活史，发现了贝壳中的丝状体发育成熟后释放孢子，孢子附着到基质后发育成紫菜叶状体。曾呈奎等将其命名为壳孢子(Conchospore)，被广泛接受，沿用至今；此外，曾呈奎等还指出了在紫菜生活史中存在 3 种孢子：果孢子、壳孢子和单孢子。这一发现是继 Drew 之后在紫菜生活史研究方面的又一重大突破。至此，紫菜生活史的各个阶段连贯起来了(图 2)，即紫菜生活史在形态上包括叶状体和丝状体两个世代，成熟的紫菜叶状体释放果孢子，果孢子钻入贝壳萌发形成丝状体，丝状体发育成熟释放壳孢子，壳孢子萌发形成叶状体。此外，Graves[34]、Hollenberg[35]、Conway[36]、Chen 等[37]分别描述了不同紫菜的生活史，对 Drew、黑木宗尚和曾呈奎等有关紫菜生活史的研究进行了必要的补充。

由于紫菜生活史复杂，存在种内和种间多样性，Kornmann[38]、Notoya[39]等分别对其进行了分类。总的来说，紫菜生活史可以分为有性生活史和无性生活史。目前，被广泛认可的有性生活史为：叶状体的营养细胞分化形成精子囊和果胞，受精后形成果孢子囊，释放果孢子，果孢子钻入贝壳等石灰质中萌发形成丝状体，后者在一定条件下形成孢子囊枝，成熟后释放壳孢子，壳孢子萌发形成叶状体(图 2)。在有性生活史中，减数分裂的位点一直是科学家们争论的焦点。关于减数分裂的位点，共有 4 种观点：(1)Ishikawa[40]、Dangeard[41]及曾呈奎和张德瑞[33]指出减数分裂发生在果胞内，受精后第一次分裂时；(2)Migita[42]、Giraud and Magne[43]提出减数分裂发生在壳孢子形成时；(3)右田清治[44]、Burzycki[45]推测减数分裂发生在壳孢子萌发时；(4)Wang 等[46]则认为减数分裂贯穿于壳孢子形成到萌发的整个过程，即孢子囊枝形成时期为减数分裂 I 的前期，孢子囊枝成熟时期为减数分裂 I 的中期、后期和末期，从孢子囊枝释放出来的壳孢子处于减数分裂的间期，壳孢子萌发为减数分裂 II。目前，减数分裂发生在壳孢子萌发时期这一观点得到了广泛认可。Ma and Miura[47]、孙爱淑和曾呈奎[48]等通过染色体实验，在壳孢子萌发时观察到减数分裂；Ohme 等[49-50]在紫菜颜色突变体的种内杂交实验中，得到不同颜色嵌合体的紫菜；Suto[51]、三浦昭雄等[52]、Ma and Miura [47]进行了紫菜种间杂交试验，证明紫菜叶状体是一个含有不同

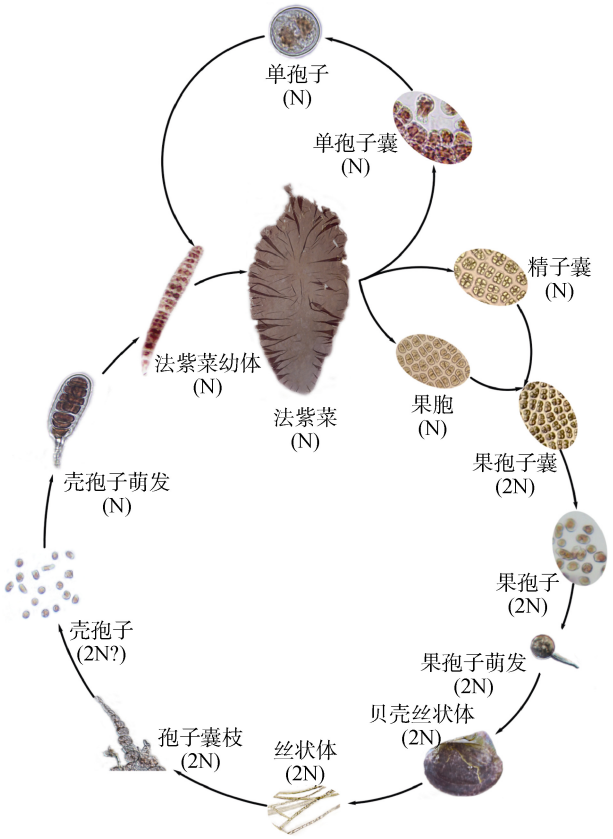

图 2 法紫菜生活史(仿曾呈奎等[17]、Sahoo 等[57])

Fig. 2 Life history of *Prropia* spp. (Tseng Chengkui, et al [17], Sahoo, et al [57]).

遗传物质的嵌合体。He 等[53]以条斑紫菜为材料，利用 AFLP 标记对单个丝状藻丝接种贝壳释放出的壳孢子发育来的叶状体和由随机选择的壳孢子苗释放出的单孢子苗分别进行遗传分析，发现壳孢子苗和单孢子苗个体均可分为明显的两大类，表明单孢子苗中检测到的多态性比率高于壳孢子苗，单孢子苗个体间的相似性低于壳孢子苗个体间的相似性。这些研究都为壳孢子萌发时进行减数分裂提供了重要佐证。紫菜无性生活史，以条斑紫菜为例，主要特点为：叶状体幼体边缘形成单孢子囊，成熟后放散单孢子，附着后重新萌发形成新的叶状体。Gao 等[54]观测到条斑紫菜边缘体细胞向单孢子囊转化时细胞壁由平滑变得粗糙，且光合活性会增强。

紫菜生活史的阐明对紫菜栽培业的发展具有重要指导意义。曾呈奎和张德瑞[33]对丝状体人工培养(光照、温度等)、壳孢子放散、萌发条件等的研究，使得人工大规模培养丝状体、采集孢子成为现实。梅俊学等[55]研究了温度、干出等对单孢子形成的影响；Fan 等[56]报道了条斑紫菜丝状体释放壳孢子只有附着在基质后才能形成细胞壁，并发育为成熟的藻体；如果释放的壳孢子不与基质结合，就不能形成细胞壁，最终解体死亡。此外，关于游离丝状体释放壳孢子的研究还在进行中，如能成功，可以大大缩短紫菜生长周期，降低成本，提高效益。

3 法紫菜栽培生物学研究基础

对于大型海藻的人工增殖，过去一般称之为“养殖”，但马家海等 [58]认为条斑紫菜人工增殖应为人工栽培。一般认为，“栽培”主要是指在水体里营固着生活，而且经历过人工移栽(种)的过程；“养殖”则是指在一定水体中营自由(游泳)生活。大型海藻包括法紫菜、海带、龙须菜等人工增殖过程与“养殖”的内涵有一定的差距，似乎更符合“栽培”的定义，所以应称之为栽培；微藻的人工增殖过程属于“养殖”的范畴，应称之为养殖。实际上，曾呈奎等老一辈科学家也曾经将大型海藻的人工增殖过程定名为人工栽培(未发表资料)。因此，今后大型海藻的人工增殖建议统一使用“栽培”一词，以免产生混乱。

我国法紫菜属海藻尤其是坛紫菜人工增殖历史悠久，最早可追溯至宋朝，但只是简单的人工增殖[59]。科学高效的紫菜人工栽培始于 20 世纪 50 年代初，特别是半浮动筏架养殖模式的发明使紫菜栽培从岩礁扩展到近海，极大地促进了紫菜产业的发展，法紫菜属海藻逐渐成为海水养殖的主要经济物种。经过多年的探索和试验，形成了长江以南(主要是浙江、福建和广东海区)以栽培坛紫菜为主，在长江以北(主要是江苏海区和山东海区)以栽培条斑紫菜为主的格局[60-62]。资料显示，2010 年全国法紫菜属海藻栽培面积 6.071×10^4 ha，产量 1.07×10^5 t，其中条斑紫菜栽培面积 3.826×10^4 ha，产量 2.2×10^4 t，总销售额超 30 亿元人民币[63]。

3.1 法紫菜采苗技术

法紫菜属海藻栽培海区的扩大和产业规模的飞速发展依赖于采苗技术的不断完善，我国法紫菜属海藻采苗技术经历了自然采苗、半人工采苗和全人工采苗技术 3 个阶段，现分别介绍如下。

(1) 自然采苗法

自然采苗法是利用秋季大量出现在海面的孢子进行采苗，方式有两种：一种是利用潮间带的岩礁作为生长基质，孢子自然附着，萌发成苗；另一种则以竹筏、绳网等作为孢子的附着基质[59]。第一种方法又称“菜坛法”。“菜坛”是指能生长紫菜的岩礁，人们使用手工的方法如刮铲等清除岩礁上的附着物，以利于法紫菜孢子的附着。这些可以生长紫菜的岩礁曾被沿海人民视为“财产”，并使用石灰水划清“财产”界限。后来，人们发现在石灰水洒过的岩礁上法紫菜生长茂盛，显著优于没有洒石灰水的岩礁，于是发明了石灰水处理菜坛的方法。这种方法完全依赖自然岩礁，利用泼洒石灰水法消灭杂藻、敌害生物达到“清坛”的目的，利于孢子的附着。这种方法增殖法紫菜的面积有限，且大都在风急浪高的岩礁，危险性极高[62]。第二种方法是利用人工编织的有一定规格的竹筏和绳网等进行人工生产，克服了“菜坛法”的缺点，扩大了法紫菜的增殖面积[59]。

自然采苗法在一定程度上实现了法紫菜的人工增殖，提高了法紫菜的产量。然而，该方法存在很大的局限性，例如收集孢子不能加以科学的人工控制，栽培区域也局限于有野生法紫菜生长的海域，基本上属于“靠天吃饭”状态，主要是没有解决法紫菜增殖的“种子问题”，即孢子的来源问题，其实质是没有解决法紫菜的生活史问题[64]。

(2) 半人工采苗技术

随着法紫菜的生活史的阐明，半人工采苗技术应运而生。曾呈奎等[65]通过采集野生“种菜”、选用文蛤壳作为附着基质大量采集果孢子，并在水泥池

中培养，果孢子萌发长成丝状体，约 5 个月左右大部分丝状体达到成熟状态，再将生长紫菜丝状体的文蛤壳放在竹条编制的扁形袋子里，作为“种子袋”。使用竹条编成帘子(宽 2m，长 20m)则作为孢子的“附着器”。然后，将“种子袋”和“附着器”一起放入海中，“种子袋”放散出来的壳孢子能够附着在“附着器”上。在室内条件下大量培养贝壳丝状体，在海上进行壳孢子的放散和附着，人为大量增加海区中壳孢子的数量。即便在原来没有法紫菜生长的海区，也可产生大量的壳孢子。观察结果表明，采用半人工采苗的孢子附着量比自然采苗要多约 5 倍左右，扩大了法紫菜的栽培规模，提高了法紫菜的产量。然而，尽管半人工采苗技术能够有效增加竹帘孢子附着量，但壳孢子流失严重，利用效率低，同时也受海流、风向等自然因素的影响，容易造成竹帘附苗量不均匀。

(3) 全人工采苗技术

所谓全人工采苗技术，就是在人工控制的条件下培育贝壳丝状体，当成熟放散壳孢子时，再把壳孢子采到一定的基质(如石块、竹条、棕绳或贝壳)上，然后放养到海中。因为孢子的放散、附着甚至于萌发都是在人工控制的条件下进行的，所以也称之为全人工采苗栽培法[66]。其主要过程包括：在一定的光照条件下，把贝壳丝状体放在竹帘的上面，二者一起放在消毒海水中；使用摇动装置按时搅动海水，造成“人工海浪”，促进孢子的放散和均匀附着。以后，研究改进了法紫菜全人工采苗技术，直接利用丝状体平面式培苗池进行全人工采苗[67]。研究结果表明，法紫菜全人工采苗效率高，摆脱了自然采苗法的种种局限，可按计划进行规模化生产。因此，全人工采苗技术一直沿用至今，是我国法紫菜栽培产业的关键核心技术。

3.2 法紫菜丝状体培养技术

半人工采苗和全人工采苗技术的发明与完善极大促进了法紫菜产业的发展，尤其全人工采苗技术是奠定法紫菜大规模产业化的重要基础。无论半人工采苗还是全人工采苗都离不开丝状体的培养。因此，丝状体培养是藻类学家们孜孜以求、不断探索的关键技术，特别是“丝状体不同发育阶段的划分”和“壳孢子的形成条件与放散规律”尤为重要。

(1) 丝状体不同发育阶段的划分

曾呈奎等[68]根据丝状体形态变化特征结合实验观察将丝状体发育过程划分为 3 个阶段：孢子囊枝形成阶段、壳孢子形成阶段(孢子囊母细胞分裂为两个孢子)和壳孢子放散阶段。任国忠等[69]进一步阐明了紫菜丝状体生长发育的规律，将条斑紫菜丝状体发育过程划分为 4 个时期：丝状藻丝生长、孢子囊枝形成、壳孢子形成和壳孢子放散 4 个阶段。在生产上，丝状体发育过程又增加了不定形细胞阶段[62]。

温度是影响丝状体发育的极其重要的环境因子。丝状体每个发育阶段所需温度各不相同，孢子囊枝形成的温度下限比丝状藻丝生长的温度下限明显要高，壳孢子形成的温度上限又明显低于孢子囊枝形成的上限，壳孢子放散的温度下限又明显下降[69]。因此，摸清丝状体生长发育和温度之间的关系为丝状体人工可控培养奠定了基础。

(2) 壳孢子的形成条件与放散规律

壳孢子的形成与放散是法紫菜栽培产业的关键。实际上，曾呈奎等早在 20 世纪 50 年代初在研究甘紫菜生活史时就注意到孢子囊枝的形成、成熟及放散与温度关系密切[31-32]。在同一时期，日本藻类学家以甘紫菜丝状体为材料也开展了多方面的研究，认为甘紫菜丝状体壳孢子放散的适宜温度范围为 9~24℃[70]，且具有周期性[70-72]，与潮汐大小也有一定的联系[72]。以后，曾呈奎等[68]详细阐明了甘紫菜壳孢子形成所需的温度界限，指出了丝状体形成孢子囊枝需要一定时间的低温处理才能形成和放散壳孢子，并且认为不同的紫菜物种壳孢子的形成、放散都有各自的适温范围[73]。以上研究结果为壳孢子采集确定了适宜的时间，也为我国不同海区的法紫菜属海藻栽培提供了理论指导。以后，根据生产需要进一步确定了壳孢子人工采苗需要的温度等条件[62, 74]。

(3) 丝状体规模化培养

丝状体培养是法紫菜苗种培育的关键步骤。早在 1959 年张德瑞等[75]描述了丝状体的一般特性、发育形态及培育的一般过程，对科学培育丝状体起到了促进作用。目前生产上主要可分为贝壳丝状体和自由丝状体两种培养方式[58, 76-78]。贝壳丝状体培养通常以文蛤壳作为生长基质，主要有两条途径：(1)经过“种菜选择——果孢子释放——采集到贝壳——丝状体生长——孢子囊枝(膨大藻丝)形成——壳孢子形成与释放”几个发育阶段，果孢子在贝壳中萌发形成丝状体，逐渐发育成熟，进而释放壳孢子，通常称之为“果孢子接种法”；(2)经过“自由丝状体培养——将丝状体打碎成藻段——喷洒到贝壳——丝状体在贝壳中生长发育——孢子囊枝(膨大藻丝)形成——壳孢子形成与释放”，这种方法称之为“丝状体接种法”。贝壳

丝状体培养一般需要培养室、培养池、沉淀池等配套基础设施，占地面积大，日常管理也较为繁琐，但采苗效果好。

自由丝状体培养则摆脱了贝壳等生长基质的限制，在选择的成熟种藻上切取约 0.5cm^2 生殖细胞区块，使用灭菌海水反复刷洗后放入盛有灭菌海水的三角瓶等容器中，在适宜的光、温等条件下静止培养，约 1 个月左右丝状体便能肉眼可见，随后可挑取丝状体进行增殖培养，整个操作过程要特别注意防止杂藻等污染，以免影响自由丝状体的生长[79]。获得的自由丝状体有两个应用方面，首先是接种到贝壳形成贝壳丝状体，其次是直接诱导形成壳孢子用以采苗。

自由丝状体直接采苗与贝壳丝状体采苗相比具有许多优势，首先无需贝壳摆放、洗刷等较为繁琐的工序，节省了大量劳动力；其次无需建筑大面积的培养池，也无需购买贝壳。因此，自由丝状体采苗前景诱人。然而，尽管有小规模生产性试验的成功报道[78]，但迄今仍难以大规模实施，主要表现在以下几个方面：首先自由丝状体发育难以同步化，不能大量集中采集壳孢子；其次壳孢子的形成和放散随机性强，难以完全得到人工可控。由此可见，丝状体生长发育及壳孢子形成的分子机制是未来法紫菜生物学研究的重点和难点。

4 结语

尽管我国法紫菜增殖有上千年历史，但真正科学高效的法紫菜栽培生产主要发生在解放以后。半个多世纪以来，我国法紫菜的栽培规模不断扩大，科技含量持续增高，取得的成就举世瞩目。这些成就的取得凝聚着科技工作者、产业部门和一线产业人员的心血，尤其是产业相关研究部门的技术推广工作。多年来他们亲临一线，为法紫菜产业发展做出了巨大的贡献，可以说我国法紫菜产业取得的成就与他们的辛勤劳动密不可分。本论文对与产业直接相关的推广应用工作限于作者的知识面未做介绍，即便是对相关的生物学基础研究的介绍也难免有疏漏之处。特别值得一提的是，条斑紫菜和坛紫菜新品种的培育在我国法紫菜产业健康发展中举足轻重，法紫菜栽培生产中相关技术的优化、完善与推广对产业质量的提升不可或缺，这些在本论文中限于篇幅也未提及。本综述仅仅根据已发表的相关文献基本梳理了我国法紫菜属海藻的分类及其地理分布，大致追溯了我国法紫菜基础生物学的研究过程，对我国常见紫菜物种因拉丁属名的变化给出了建议中文名称。

参考文献:

[1] Blouin N A, Brodie J A, Grossman A C, et al. *Porphyra*: a marine crop shaped by stress[J]. Trends in Plant Science, 2011, 16(1): 29-37.

[2] Krishnamurthy V. A revision of the species of the algal genus *Porphyra* occurring on the Pacific coast of North America[J]. Pacific Science, 1972, 26: 24-49.

[3] Tanaka T. The systematic study of the Japanese Protoflorideae[J]. Memoirs of the Faculty of Fisheries, 1952, 2(2): 1-92.

[4] Agardh C A. Systema Algarum[M]. Lundae [Lund]: Literis Berlingianis [Berling]. 1824: i-xxxvii+pp312.

[5] Hus H T A. An account of the species of *Porphyra* found on the Pacific coast of North America[J]. Proceedings of the California Academy of Sciences, 1902, 2(6): 173-240.

[6] Sutherland J E, Lindstrom S C, Nelson W A, et al. A new look at an ancient order: generic revision of the Bangiales (Rhodophyta) [J]. Journal of Phycology, 2011, 47(5): 1131-1151.

[7] Agardh J G. Analecta algologica, Continuatio V[J]. Acta Reg Soc Physiogr Lund, 1899, 35(4): 1-160, 163pls.

[8] 中国科学院中国孢子植物志编辑委员会. 中国孢子植物志编写规格[M]. 北京: 中国科学院, 1976: 1-20.
The Editorial Committee of the Cryptogamic Flora of China, Chinese Academy of Sciences. The Editorial Regulations of the Cryptogamic Flora of China [M]. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 1976: 1-20.

[9] Guiry M D, Guiry G M. Algae Base world-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http: //www.algaebase.org. 2016.

[10] Hooker W J. The botany of Captain Beechey's voyage[M]. London: Glasgow University Press, 1841: 1-489.

[11] Tseng C K. Economic seaweeds of Kwangtung Province, China[J]. Lingnan Science Journal, 1935, 14(1): 93-104.

[12] Tseng C K. Marine algae of Hongkong VII. The order Bangiales[J]. Lingnan Science Journal, 1948, 22(1-4): 121-131.

[13] 殖田三郎. 日本产あまのり属の分类学研究[J].水产讲习所研究报告, 1932, 28(1): 1-45.
Shida M R. The Japanese laver taxonomic study on the genus [J]. Fisheries Institute Research Report, 1932, 28(1): 1-45.

[14] 冈村金太郎. 日本海藻志[M]. 東京: 内田老鶴圃出版社. 1936: 1-975.

Okamura K T R. The Japanese marine algae flora [M]. Tokyo: Uchida Laohe Garden Press, 1936: 1-975.

[15] 张德瑞, 郑宝福. 福建紫菜一新种: 坛紫菜[J]. 植物学报, 1960, 9(1): 32-36.
Zhang Derui, Zheng Baofu. *Porphyra haitanensis*, a new species of *Porphyra* from Fukien [J]. Acta Botanica Sinica, 1960, 9(1): 32-36.

[16] 朱家彦, 王素娟. 刺边紫菜的研究[J]. 植物学报, 1960, 9(1): 37-41.
ZHU Jiayan, Wang Sujuan. Study on *Porphyra dentimarginata* sp. nov. [J]. Acta Botanica Sinica, 1960, 9(1): 37-41.

[17] 曾呈奎, 张德瑞, 张峻甫, 等. 中国经济海藻志[M]. 北京: 科学出版社, 1962.
Zeng Chengkui, Zhang Derui, Zhang Junpu, et al. Economic seaweeds of China[M]. Beijing: Science Press. 1962.

[18] 曾呈奎, 张德瑞. 中国两种新紫菜[J]. 海洋与湖沼, 1978, 9(1): 76-83.
Zeng Chengkui, Zhang Derui. On two new *Porphyra* from China [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1978, 9(1): 76-83.

[19] 王素娟, 章景荣. 紫菜一新种—单胞紫菜的研究[J]. 海洋与湖沼, 1980, 11(2): 141-149, pls.I-III.
Wang Sujuan, Zhang Jingrong. On *Porphyra monosporangia*, a new species from China[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1980, 11(2): 141-149, pls.I-III.

[20] 潘国英, 王永川. 我国紫菜一新种——多枝紫菜[J]. 海洋与湖沼, 1982, 13(2): 544-547.
Pan Guoying, Wang yongchuan. On *Porphyra ramosissima*, a new species from China [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1982, 13(2): 544-547.

[21] 杭金欣, 孙建璋. 浙江海藻原色图谱[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1983: 1-119.
Hang Jinxin, Sun Jianzhang. Icones of Zhejiang Algae[M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Techonlogy Prsee, 1983: 1-119.

[22] 郑宝福. 紫菜一新种少精紫菜[J]. 海洋与湖沼, 1981, 12(5): 447-451.
Zheng Baofu. *Porphyra oligospermatangium*, a new species of *Porphyra*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1981, 12(5): 447-451.

[23] 郑宝福. 新种紫菜——青岛紫菜的描述[J]. 海洋与湖沼, 1988, 19(5): 419-423.
Zheng Baofu. On a new species of *Porphyra*, *P. qingdaoensis* from Qingdao, China[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1988, 19(5): 419-423.

[24] 章景荣, 王素娟. 紫菜一新种——福建紫菜的研究[J]. 海洋与湖沼, 1993, 24(04): 356-359.
Zhang Jingrong, Wang Sujuan. A new species of *Porphyra* from China-*Porphyra fujianensis* sp. nov. [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1993, 24(04): 356-359.

[25] 郑宝福, 李钧. 中国海藻志 第二卷 红藻门 第一册 紫球藻目 红盾藻目 角毛藻目 红毛菜目[M]. 北京: 科学出版社, 2009: i-xix+1-133+pls. I-XIII.
Zheng Baofu, Li Jun. Flora algarum marinarum sinicarum Tomus II Rhodophyta No. I Porphyridiales Erythropeltidales Goniotrichales Bangiales. Beijing: Science Press. 2009: i-xix+1-133+pls. I-XIII.

[26] Xie Z Y, Lin S M, Liu L C, et al. Genetic diversity and taxonomy of foliose Bangiales (Rhodophyta) from Taiwan based on *rbc*L and *cox*1 sequences[J]. Botanica Marina, 2015, 58(3): 189-202.

[27] 王旭雷. 中国海洋红藻分子系统发育初步分析及石花菜目的分类学研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2016: 1-151.
Wang Xulei. The preliminary analysis of molecular phylogeny of marine Rhodophyta and the taxonomic study of Gelidiales (Rhodophyta) from China[D]. Beijing: The University of Chinese Academy of Sciences, 2016: 1-151.

[28] Batters E A L. On Concehocelis, a new genus of pergoroting algae[J]. Phyc Mem 1, 1892, 5: 25-28.

[29] Drew K M. Conchocelis-phase in the life-history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz[J]. Nature, 1949, 164(4174): 748-749.

[30] Kurogi M. Study of the life-history of *Porphyra* I. The germination and development of carpospores[J]. Bull Tohoku Reg Fish Res Lab, 1953, 2: 67-103.

[31] 曾呈奎, 张德瑞. 紫菜的研究 I. 甘紫菜的生活史[J]. 植物学报, 1954, 3(3): 287-302.
Zeng Chengkui, Zhang Derui. Studies on *Porphyra* I. On the conchecelis phase of *Porphyra tenera* Kjellm, and its conchospores[J]. Acta Botanica Sinica, 1954, 3(3): 287-302.

[32] 曾呈奎, 张德瑞. 紫菜的研究Ⅱ. 甘紫菜的丝状体阶段及其壳孢子[J].植物学报, 1955, 4(1): 27-46.
Zeng Chengkui, Zhang Derui. Studies on *Porphyra* Ⅱ. On the conchecelis phase of *Porphyra tenera* Kjellm, and its conchospores[J]. Acta Botanica Sinica, 1955, 4(1): 27- 46.

[33] 曾呈奎, 张德瑞. 紫菜的研究 Ⅲ. 紫菜的有性生殖[J]. 植物学报, 1955, 4(2): 153-166.
Zeng Chengkui, Zhang Derui. Studies on *Porphyra* Ⅲ. Sexual reproduction of *Porphyra*[J]. Acta Botanica Sinica, 1955, 4(2): 153-166.

[34] Graves J M. Life-cycle of *Porphyra capensis* Kütz[J]. Nature, 1955, 175(4452): 393-394.

[35] Hollenberg G J. Culture studies of marine algae. III. *Porphyra perforata*[J]. American Journal of Botany, 1958, 45(9): 653-656.

[36] Convey E. Autecological studies of the genus *Porphyra*:

II. *Porphyra umbilicalis* (L.) J. Ag[J]. British Phycological Bulletin, 1964, 2(5): 349-363.

[37] Chen L C, Edelstein T, Ogata E, et al. The life history of *Porphyra miniata*[J]. Canadian Journal of Botany, 1970, 48(2): 385-389.

[38] Kornmann P. Life histories of monostromatic *Porphyra* species as a basis for taxonomy and classification[J]. European Journal of Phycology, 1994, 29(2): 69-71.

[39] Notoya M. Diversity of life history in the genus *Porphyra*[J].Natural History Research, 1997, 3: 47-56.

[40] Ishikawa M. Cytological studies on *Porphyra tenera* Kjellm. I[J]. The Botanical Magazine, 1921, 35(419): 206-218.

[41] Dangeard P. Recherches sur les Bangia et les *Porphyra*[J]. Le Botaniste, 1927, 18: 183-244.

[42] Migita S. Cytological studies on *Porphyra yezoensis* Ueda[J]. Bull Fac Fish Nagasaki Univ, 1967, 24: 55-64.

[43] Giraud Magne. La place de la méiose dans le cycle du développement de *Porphyra umbilicalis*[J]. CR Acad Sc, 1968, 267: 586-588.

[44] Migita S. Studies on attachment of conchospore and monospore of *Porphyra yezoensis* [J]. Bull Fac Fish, Nagasaki Univ, 1972, 33: 39-48.

[45] Burzycki G. New evidence regarding meiosis in the red alga *Porphyra*[J]. Journal of Phycology, 1984, 20 (supplement s1): 1-32.

[46] Wang J, Dai J, Zhang Y. Nuclear division of the vegetative cells, conchosporangial cells and conchospores of *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Phycological Research, 2006, 54(3): 201-207.

[47] Ma J H, Miura A. Observations of the nuclear division in the conchospores and their germlings in *Porphyra yezoensis* Ueda[J]. Japanese Journal of Phycology, 1984, 32: 373-378.

[48] 孙爱淑, 曾呈奎. 紫菜属的细胞学研究——膨大细胞和壳孢子萌发核分裂的观察[J]. 海洋与湖沼, 1987, 18(4): 328-332.
Sun Aishu, Zeng Chengkui. Cytological studies of *Porphyra*-An observation on nuclear division during the fertile cell row development and conchospore germination[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1987, 18(4): 328- 332.

[49] Ohme M, Kunifuji Y, Miura A. Cross experiments of the color mutants in *Porphyra yezoensis* Ueda[J]. Japanese journal of Phycology, 1986, 34: 101-106.

[50] Ohme M, Miura A. Tetrad analysis in conchospore germlings of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta, Bangiales)[J]. Plant Science, 1988, 57(2): 135-140.

[51] Suto S. Intergeneric and interspecific crossings of the lavers (*Porphyra*)[J]. Bull Fish Jpn Soc Sci Fish, 1963, 29: 739-748.

[52] 三浦昭雄, 符鵬飛, 申宗岩. 紅藻スサビノリとアサクサノリの色素変異体による種間交雑実験[J]. 東京水産大研報, 1992, 79(1): 103-120.
Miura Akio, Fu Pengfei, Shen Zongyan. The change of interspecific cross with seaweed pigment, [J]. J Tokyo Univ Fish, 1992, 79 (1): 103-120.

[53] He L, Zhu J, Lu Q, et al. Genetic similarity analysis within *Pyropia yezoensis* blades developed from both conchospores and blade archeospores using AFLP[J]. Journal of Phycology, 2013, 49(3): 517-522.

[54] Gao S, Wang G, Yang R, et al. Variations in the cell walls and photosynthetic properties of *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta) during archeospore formation[J]. Journal of Phycology, 2011, 47(4): 839-845.

[55] 梅俊学, 费修绠, 王斌. 条斑紫菜单孢子的研究[J]. 海洋与湖沼, 2001, 32(4): 402-407.
Mei Junxue, Fei Xiugeng, Wang Bin. Study on monospore production of *Porphyra yezoensis*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2001, 32(4): 402-407.

[56] Fan X, Wang G, Li D, et al. Study on early-stage development of conchospore in *Porphyra yezoensis* Ueda[J]. Aquaculture, 2008, 278(1): 143-149.

[57] Sahoo D, Tang X R, Yarish C. Porphyra-the economic seaweed as a new experimental system[J]. Current Science, 2002, 83(11): 1313-1316.

[58] 马家海, 蔡守清. 条斑紫菜的栽培与加工[M]. 北京: 科学出版社, 1996: 1-236.
Ma Jiahai, Cai Shouqing. Cultivation and processing of *Porphyra yezoensis* [M]. Beijing: Science Press, 1996: 1-236.

[59] 曾呈奎, 张德瑞, 中国的紫菜养殖[M]. 太平洋西部渔业研究委员会第五次会议论文集, 1962: 34-38.
Zeng Chengkui, Zhang Derui, Proceedings of the Fifth Meeting of China's Laver Aquaculture [M]. Pacific Western Fisheries Research Council, 1962: 34-38.

[60] Tseng C K. Marine phycoculture in China[M]. in Proceedings of Xth International Seaweed Symposium. Qingdao: Welter de Gruyter, 1981: 123-152.

[61] 林增善. 我国紫菜养殖现及其进展[J]. 现代渔业信息, 1986, 6: 13-17.
Lin Zengshan. Development and progress of *Porphyra haitanensis* in China [J]. Journal of Modern Fisheries Information, 1986, 6: 13-17.

[62] 黄海水产研究所紫菜组. 坛紫菜与条斑紫菜养殖[M]. 北京: 农业出版社, 1979: 1-86.
The *Porphyra* Group of the Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy Fishery Sciences. *Porphyra haitanensis* and *Porphyra yezoensis* aquaculture [M]. Beijing: Agricultural Press, 1979: 1-86.

[63] 农业部渔业局. 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2011: 1-122.
Bureau of Fisheries, State department of Agriculture. China Fisheries Yearbook[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2011: 1-122.

[64] 曾呈奎, 张德瑞. 紫菜人工养殖上的孢子来源问题[J]. 科学通报, 1954, 12: 50-52.
Zeng Chengkui, Zhang Derui. A study on the source of spores in artificial breeding of *Porphyra yezoensis* [J]. Science Bulletin, 1954, 12: 50-52.

[65] 曾呈奎, 张德瑞, 李家俊. 紫菜半人工采苗养殖实验初报[J]. 科学通报, 1959, (5): 169-171.
Zeng Chengkui, Zhang Derui, Li Jiajun. The preliminary report of semi-artificial seedling breeding experiment [J]. Science Bulletin, 1959, (5): 169-171.

[66] 曾呈奎, 张德瑞, 赵汝英. 紫菜的全人工采苗养殖法[J]. 科学通报, 1959, (5): 171.
Zeng Chengkui, Zhang Derui, Zhao Ruying. The method of artificial cultivation of Porphyra haitanensis [J]. Science Bulletin, 1959, (5): 171.

[67] 中国科学院海洋研究所藻类实验生态组. 条斑紫菜的全人工采苗养殖[J]. 中国科学, 1976(2): 212-216.
Ecological experiment group of marine algae, Institute of Oceanography, Chinese Academy of Sciences. Artificial cultivation of *Porphyra yezoensis*[J] Chinese Academy of Sciences, 1976 (2): 212-216.

[68] 曾呈奎, 张德瑞. 紫菜壳孢子的形成和放散条件及放散周期性[J]. 植物学报, 1956, (1): 33-48.
Zeng Chengkui, Zhang Derui. Conditions of *Porphyra* conchospores formation and discharge and the discharge rhythm [J]. Acta Botanica Sinica, 1956, (1): 33-48.

[69] 任国忠, 崔广法, 费修绠, 等. 温度对条斑紫菜丝状体生长发育的影响[J]. 海洋与湖沼, 1979, 10(1): 28-38.
Ren Guozhong, Cui Guangfa, Fei Xiugeng et al. The effect of temperature on the growth and development of conchocelis of *Porphyra yezoensis* Ueda[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1979, 10(01): 28-38.

[70] 须藤俊造, 丸山武男, 梅林修. アサクサノリの サクサノリの"Conchocelis-phase"からの 胞子放出について[J]. 日本水產学会志, 1954, 20(6): 490-493.
Sudo Jun, Maruyama Takeo, Men Linxiu. "Conchocelis-phase" After the release from *Porphyra tenera* Kjellm [J]. Japanese Journal of Ecology, 1954, 20(6): 490-493.

[71] 山崎浩. アサクサノリ(*Porphyra tenera* Kjellm.)絲狀体の生态-I[J]. 日本水產学会志, 1954, 20(6): 442-446.
Hiroshi, Y. Studies on the ecology of the conchocelis-phase of *Porphyra tenera* Kjellm- I[J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1954, 20(6): 442-446.

[72] 竹内卓三, 松原孝之, 下中元信, 等. 海にスれたノリの "Conchocelis-phase" からの 胞子の放出とヒビ立て時期[J]. 日本水產学会志, 1954, 12(6): 487-489.
Takumi T, Takayuki M, Motonobu S, et al. On the shedding of spores from cultured "Conchocelis-phase" of *Porphyra tenera* set in the sea[J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1954, 12(6): 487-489.

[73] 曾呈奎, 张德瑞, 赵汝英. 温度因子对不同种类紫菜的壳孢子形成和放散的影响的比较研究[J]. 植物学报, 1963, 11(3): 261-271.
Zeng Chengkui, Zhang Derui, Zhao Ruying. Comparative studies on the influence of the temperature factor on the formation and discharge of conchospores of different species of *Porphyra*[J]. Acta Botanica Sinica, 1963, 11(3): 261-271.

[74] 刘恬敬, 王素平, 张德瑞, 等. 中国坛紫菜(*Porphyra haitanensis* T.J.Chang et B.F.Zheng)人工增殖的研究[J]. 渔业科学进展(海洋水产研究), 1981, (3): 1-67.
Liu Tianjing, Wang Suping, Zhang Derui, et al. Studies on the artificial propagation of *Porphyra haitanensis* T.J.Chang et B.F.Zheng in China[J]. Progress in Fisheries Sciences(Marine Fisheries Research), 1981, (3): 1-67.

[75] 张德瑞, 赵汝英, 郑宝福. 紫菜丝状体的形态和养殖[J]. 生物学通报, 1959, (2): 55-59.
Zhang Derui, Zhao Ruying, Zheng Baofu. Morphology and culture of *Porphyra yezoensis* [J]. Biology Bulletin, 1959, (2): 55-59.

[76] 马家海, 蔡守清. 日本的紫菜生产和流通领域的现状[J]. 现代渔业信息, 1989, 4(7): 6-12.
Ma Jiahai, Cai Shouqing. Current situation of laver production and circulation in Japan [J]. Journal of Modern Fisheries Information, 1989, 4 (7): 6-12.

[77] 陈国宜. 条斑紫菜自由丝状体的培养与观察[J]. 上海海洋大学学报, 1993, 2(2-3): 156-160.
Chen Guoyi. The culture and observation on free-living filaments of *Porphyra yezoensis*[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 1993, 2(2-3): 156-160.

[78] 陈国宜. 关于坛紫菜自由丝状体的培养和直接采苗的研究[J]. 水产学报, 1980, 4(1): 19-29.
Chen Guoyi. A study on the culture of free-living filaments and direct spore-collecting of *Porphyra haitanensis*[J]. Journal of Fisheries of China, 1980, 4(1): 19-29.

[79] 赵素芬, 罗世菊, 陈伟洲, 等. 海藻与海藻栽培学[M]. 北京: 国防工业出版社, 2012: 1-407.
Zhao Sufen, Luo Shiju, Chen Weizhou et al. Marine algae and algal culture science [M]. Beijing: National Defense Industry Press. 2012: 1-407.

A review of species diversity of *Pyropia* and fundamental studies of *Pyropia* cultivation

WANG Xu-lei[1], MA Ying-chao[1], LU Xiao-ping[1], JIANG Bo[1], SHEN Zong-gen[2], LU Qin-qin[3], SHEN Song-dong[4], LU Shan[5], HE Lin-wen[1], NIU Jian-feng[1], WANG Wen-jun[6], XIA Bang-mei[1], Mao Yun-xiang[7], CHEN Chang-sheng[8], XIE Chao-tian[8], LUO Qi-jun[9], SHAO Kui-shuang[10], CHEN Wei-zhou[11], WANG Guang-ce[1]

(1. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Changshu Institute of Technology, Changshu 215500, China; 3. Institute of Oceanology and Marine Fisheries of Jiangsu, Nantong 226007, China; 4. Soochow University, Suzhou 215000, China; 5. Nanjing University, Nanjing 210000, China; 6. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China; 7. Ocean University of China, Qingdao 266071, China; 8. Jimei University, Xiamen 361021, China; 9. Ningbo University, Ningbo 315211, China; 10. National Marine Environmental Monitoring Center, State Oceanic Administration, Dalian 116013, China; 11. Shantou University, Shantou 515063, China)

Received: Jun. 15, 2016
Key words: *Pyropia/Porphyra*; geographical distribution; life history; conchospores collection; conchocelis cultivation

Abstract: This article illustrates species diversity and geographical distribution of an economically important genus of Bangiales, *Porphyra*. The Chinese name of *Porphyra* is suggested to be revised according to the taxonomic revision of *Porphyra*. A review of studies on the life cycle of *Porphyra/Pyropia* spp. and analyses of the biological studies of cultivation of *Pyropia* spp. are also discussed. Based on the latest data, a total of 138 species are subordinated in the genera *Porphyra* and *Pyropia*, which are distributed primarily in the temperate and subtropical waters of the northern hemisphere. China is rich in species diversity that includes 25 species and variants. Knowledge of life histories of *Pyropia* species is important for guiding the development of *Pyropia* cultivation industry. The Chinese scientists Tseng C.K. and Zhang D.R. made significant contributions to the studies of life histories of *Pyropia* species. They put forward the concept of conchospore, which was widely recognized and used till today. The technology of conchospore collection and cultivation of conchocelis phase laid an important foundation for the development of the cultivation industry. Future studies of *Pyropia* will focus on the developmental biology of conchocelis and the molecular mechanism of conchospore formation. This article summarizes the basic biological studies of *Pyropia* according to the published literature, but the promotion and optimization of cultivation technology, as well as breeding of new strains, are not described.

(本文编辑: 梁德海)