

# 坛紫菜生活史的研究现状及存在的问题

黄冰心<sup>1,2</sup>, 刘金梅<sup>1</sup>, 马元元<sup>2</sup>, 姜晶晶<sup>1</sup>, 丁兰平<sup>1,2</sup>

(1. 天津师范大学生命科学学院 天津市动植物抗性重点实验室, 天津 300387; 2. 汕头大学, 广东 汕头 515063)

**摘要:** 坛紫菜(*Porphyra haitanensis*)属暖温性海藻, 是中国东南沿海的重要栽培物种, 2011 年度栽培面积达 30 余万亩。其生活史过程比较复杂, 既有雌雄异体, 也有雌雄同体; 既存在无性生殖, 也存在有性生殖; 其能否产生单孢子也常常引起争议。为此, 本文总结了坛紫菜的生殖及生活史的研究现状和存在的问题, 旨在为坛紫菜的遗传育种提供一定的理论参考。

**关键词:** 坛紫菜; 生活史; 生殖

中图分类号: Q945.5; S932.7; Q949.91; P745 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2020)09-0166-10

DOI: 10.11759/hyxx20190717001

紫菜隶属于红藻门红毛菜科紫菜属(*Porphyra*), 广泛生长于全球海岸带。其具有多种生物活性<sup>[1]</sup>, 以及较高的营养价值和药用价值。作为我国重要的经济栽培物种, 常见的有属暖温性的坛紫菜(*P. haitanensis* Chang et Zheng)和属冷温性的条斑紫菜(*P. yezoensis* Ueda)<sup>[2]</sup>。尤其坛紫菜, 在我国东南沿海广泛栽培, 其产量约占全国紫菜产量的 75%<sup>[3]</sup>。从 2008 年至 2016 年, 我国紫菜总产量达到了 13 万吨<sup>[4]</sup>, 其增长率为 60%以上。据 2011 年的文献报导, 其年产值达到了 13 亿美元<sup>[5]</sup>。

对紫菜属的研究发现, 绝大多数紫菜生活史中具有大型叶状体和微型丝状体两个世代<sup>[6-7]</sup>; 有三种孢子, 即与有性生殖相关的果孢子和壳孢子, 以及与无性生殖相关的单孢子。坛紫菜生活史的两个世代具有明显不同的形态和生物学特征<sup>[8]</sup>。其配子体为单层细胞(局部为两层细胞)的叶状体, 孢子体为单列细胞的丝状体。在紫菜的栽培生产中, 孢子体可作种苗用于栽培生产, 丝状体可作种质用于筛选优质种苗, 两者对紫菜的育苗生产都十分关键。

根据分析总结现有资料, 坛紫菜生活史可划分为 2 个阶段: (1) 叶状体阶段——壳孢子萌发成叶状体至产生果孢子时期; (2) 丝状体阶段, 即壳斑藻阶段——果孢子脱离母体、萌发成丝状体至放散出壳孢子时期。

我国紫菜的遗传育种成果显著, 截至 2018 年已培育出 6 个紫菜良种, 其中包括 4 个坛紫菜新品种<sup>[9]</sup>。紫菜新品种的培育与其生殖和生活史密切相关, 品质优良的新品种在一定程度上能促进紫菜行业的发展。自 1921 年<sup>[10]</sup>至今, 在紫菜生活史中, 减数分裂

的发生时期与位置成为了研究焦点, 这也是紫菜生殖研究中关注和争论最多的地方之一<sup>[11-13]</sup>。由于紫菜细胞较小, 染色体也相应较小, 导致在染色过程中染色体分散程度较差, 且染色期间细胞质也染上颜色, 致使细胞核的细微结构较难区分, 因此在没有较好的光学显微镜和染色体制片技术情况下很难清楚地观察到紫菜减数分裂发生的过程, 所得结果也有差异<sup>[10]</sup>。对于坛紫菜生活史中是否存在单孢子, 也一直存在着争论<sup>[14-16]</sup>。研究坛紫菜的生活史主要是为了在坛紫菜育种方面得到进一步的应用, 以解决紫菜苗源问题。为此, 本文总结了坛紫菜的生殖及生活史的研究现状和存在的问题, 目的是为我国坛紫菜的种质选育等提供理论参考。

## 1 生殖和生活史

生命体繁衍后代的基体特征为生殖, 它是指由

收稿日期: 2019-07-17; 修回日期: 2019-09-22

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31670199, 31400186); 天津市教委科研计划项目(JW1705); 天津师范大学引进人才基金项目(2016—2019); 天津市高校“学科领军人才培养计划”项目(2017—2019); 广东省科技计划项目(2011B031100010, 2012A020200007)

[Foundation: The National Natural Science Foundation of China, No. 31670199, No. 31400186; The Scientific Research Plan of Tianjin Municipal Education Committee, No. JW1705; The Research Fund for Talented Scholars of Tianjin Normal University (2016-2019); The Training Plan for Discipline Leading Talents of the Colleges and Universities in Tianjin (2017-2019); The Science and Technology Plan Project of Guangdong Province, No. 2011B031100010, No.2012A020200007]

作者简介: 黄冰心, 副教授, 研究方向: 海藻资源与生物技术, E-mail: skyhbx@tjnu.edu.cn; 丁兰平, 通信作者, 教授, 研究方向: 海藻学, E-mail: skydip@tjnu.edu.cn

亲代个体产生子代个体的现象。据报道,紫菜的生殖方式多样且复杂,即使同一物种,其生殖方式往往也存在差异,能够以多种生殖方式繁殖后代<sup>[17]</sup>。

### 1.1 无性生殖

营养细胞和单孢子是紫菜进行无性生殖的两种形式。梅俊学等<sup>[18]</sup>发现条斑紫菜叶状体离体组织在一定培养条件下,其营养细胞经过一系列的变化可产生出幼苗;方宗熙等<sup>[19]</sup>对紫菜营养细胞进行了酶法分离并将其应用于水产养殖。何培民等<sup>[20]</sup>发现紫菜可以在较小的育苗室中通过细胞悬浮培养的方式培育出可观的细胞苗种,这为紫菜体细胞育苗技术的发展提供了可能。紫菜叶状体阶段可产生单孢子,它是由营养细胞在一定情况下转变而成的。单孢子是紫菜生活史中一种重要的无性繁殖孢子,它的产生对紫菜苗种数的增加、收获期的延长和产量、品质的提高具有十分重要的意义<sup>[21-23]</sup>。李世英等<sup>[24]</sup>发现用冷冻紫菜单孢子苗可以作为紫菜栽培中的苗源。王素娟等<sup>[25]</sup>对条斑紫菜成功进行了单孢子二次采苗的实验。张聪等<sup>[26]</sup>发现 *Pyropia churharii* 单孢子的过量放散会抑制叶状体的增长,影响其产量。

此外,藻体的部分细胞会因其受到损伤或者是在其他不利情况下,如藻体不健康而将要死亡时,转变为静孢子或内生孢子,其细胞或原生质体的生命力强大,即使离开了母体仍可继续萌发,但这与单孢子有着本质的区别<sup>[27]</sup>。

不同种的紫菜叶状体(配子体)单孢子放散的条件不同。Mizuta 等<sup>[28]</sup>发现了一定剂量的尿囊素可促使条斑紫菜提早形成和放散单孢子。林珠英等<sup>[29]</sup>的研究也得出了相同的结果。之后,孙迪等<sup>[30]</sup>在研究中也验证了尿囊素对印度产紫菜 *Pyropia chauhanii* 单孢子的放散有促进作用,并且还发现了尿囊素可以促进紫菜叶状体细胞分化为生殖细胞。而有些紫菜品种,包括东亚大量栽培的品种,可以产生无性孢子或中性孢子<sup>[10]</sup>,这两种孢子与单孢子类似。由单孢子形成的叶状体只有单倍体阶段。在条斑紫菜生活史中存在单孢子,由单孢子萌发形成的苗又可产生第二代、第三代单孢子。因此,条斑紫菜生长群体中的许多个体实际上都是由单孢子形成的。目前条斑紫菜单孢子细胞工程化育苗已在实际生产中应用<sup>[31]</sup>。

在紫菜的栽培生产过程中,无性生殖对其丝状体的增殖作用明显。紫菜丝状体无性增殖方式<sup>[32]</sup>主要有以下3种:(1)丝状体断裂形成藻丝段,继续生长

形成新的丝状体;(2)通过产生单孢子萌发成新的丝状体;(3)以孢子囊枝的形式萌发成丝状体。有学者在坛紫菜的研究中也发现了丝状体在断裂之后形成的藻丝段可以发生增殖现象<sup>[33]</sup>。此外,通过从单藻落、藻丝段获得基因型一致的丝状体无性繁殖系及从单孢子叶状体获得纯合的丝状体无性繁殖系也是解决紫菜育种困难的一种方法<sup>[34]</sup>。

### 1.2 有性生殖

紫菜属有性生殖一直是藻类学家关注的焦点。Berthol 首次提出了 *P. leucosticta* 存在有性生殖方式<sup>[35]</sup>。后来,相关学者也报道了其他紫菜的有性生殖现象<sup>[36]</sup>。目前,大多数研究者认为紫菜属中大多数种类的主要繁殖方式为有性生殖。

坛紫菜进行有性生殖的方式较复杂,最初是由叶状体上的营养细胞转化为精子囊细胞和果胞细胞,而后精子囊细胞经过不断地分裂形成小而无色的精子<sup>[7-8, 37]</sup>,最后再与果胞细胞结合完成受精过程。受精果胞(合子)再经过分裂成为果孢子,成熟的果孢子在一定条件下可离开母体钻入贝壳萌发,从而开始生活史的另一阶段,即丝状体阶段。随着丝状体的不断生长,在合适的条件下逐渐形成膨大的藻丝,之后转化成壳孢子囊并释放壳孢子,壳孢子再萌发生长成紫菜叶状体,即紫菜阶段。壳孢子在紫菜的栽培生产中作为种子而存在,其放散量和附着程度与紫菜的产量和质量是密切相关的<sup>[38-40]</sup>。

紫菜藻体的性别多样,可依据藻体上的雌雄生殖细胞的分布情况划分为以下4种类型:(1)雌雄异体,如 *P. dentata* 和 *P. pseudolineatis*<sup>[41]</sup>;(2)雌雄同体,其雌雄生殖细胞又可分为两种情况,一种为藻体上的雌雄生殖细胞混杂分布,称为雌雄同体混杂分布型,另一种为雌雄生殖细胞在叶状体纵轴两侧分布,称为雌雄同体分区分布型,如 *P. yezoensis* (条斑紫菜)<sup>[42]</sup>和 *P. variegata*<sup>[43]</sup>;(3)雌雄异体为主,兼有雌雄同体,如 *P. haitanensis* (坛紫菜)<sup>[44]</sup>,其叶状体绝大部分为雌雄异体<sup>†</sup>;(4)雌雄同体兼有雄体,如 *P. katadai* var. *hemiphylla* (半叶紫菜华北变种)<sup>[45]</sup>。

目前文献所报道的坛紫菜性别普遍为雌雄异体,只有少部分为雌雄同体。雌雄同体的坛紫菜,其果胞卵囊群和精子囊器(雄性生殖器官)在藻体上一般是以直线或曲线的形式分别在藻体的一定区域集中分

<sup>†</sup> 严兴洪教授报道坛紫菜在实验条件下主要是雌雄同体(2012年3月10日在“紫菜研究新进展”研讨会上的口头报告)。

布,有的则是在藻体上对半分。

### 1.3 单性生殖

单性生殖是指雌性个体可以在未受精的情况下通过复制自身的 DNA 繁衍新个体的现象。目前,紫菜的单性生殖在其生活史中是否存在仍然有争议。由于紫菜的适应性强,在许多环境下仍可存活,甚至可不经受精作用而形成单性的果孢子<sup>[46]</sup>。目前至少有 2 种紫菜(*P. gardneri* 和 *P. umbilicalis*)报道了存在单性生活史<sup>[47-52]</sup>。

至今为止,对坛紫菜单性生殖的研究多集中在表观观察上,很少涉及其发生机理的研究。付阳阳等<sup>[53]</sup>在对坛紫菜单性生殖研究中发现光强增加、高温和 N 缺乏或富 N 的条件下可促使坛紫菜单性生殖的发生。钟晨辉等<sup>[54]</sup>发现蓝光源可促使坛紫菜单性生殖提早发生,而绿光源却起到抑制的结果。总之,单性生殖发生机理仍需要更进一步研究。

### 1.4 生活史

紫菜生活史,亦称紫菜生命周期,包括生长、发育和繁殖等完整阶段,通过细胞分裂、体积增大和数量增加以及形态功能的分化,产生与父母本基本相同的子一代,周而复始地延续生命周期。

紫菜 *P. umbilicalis* 的壳斑藻生活阶段的发现是紫菜生活史研究取得的突破性进展<sup>[55]</sup>。随着对栽培紫菜生活史研究的深入,发现了紫菜的其他生殖方式。张学成等<sup>[56]</sup>根据紫菜生活史是否放散孢子对其进行了大致的分类:(1)以 *P. yezoensis* 和 *P. oligospermatangia*(少精紫菜)为代表的有单孢子型生活史;(2)以 *P. haitanensis* 和 *P. katadai* var. *hemiphyllo* 为代表的无单孢子型生活史;(3)以 *P. tanuipedalis*(贝壳紫菜)为代表的无壳孢子型生活史。有报道认为,紫菜生活史可划分为 4 种类型,即无性型、有性型、有性与无性混合型和单倍核相型<sup>[17]</sup>。最近 Varela-Álvarez 等<sup>[57]</sup>在染色体多倍性的研究中提出了三种紫菜生活史的新推测,即:(1)生活史 1 (*P. linearis*, *P. umbilicalis* 和 *P. dioica*): 三倍体和四倍体两种谱系共存,但彼此分离;(2)生活史 2 (*P. linearis*, *P. umbilicalis* 和 *P. dioica*): 三倍体和四倍体两种谱系共存,但所释放的配子具有不同的倍性,可相互交叉,基因流从四倍体到三倍体;(3)生活史 3 (*P. umbilicalis*): 三倍体、四倍体和混合倍体三种谱系共存,混合倍体谱系充当三倍体和四倍体之间的桥梁。此外,还有不同学者试着从不同角度对紫菜生活史进行了分类<sup>[58-60]</sup>,

但总的来说都存在一定的局限性。

过去普遍认为坛紫菜叶状体的生殖方式仅存在有性生殖,直到紫菜叶状体营养细胞再生为叶状体的发现才打破了这种错误的认识<sup>[15]</sup>。目前认为坛紫菜和条斑紫菜生活史同时存在有性生殖和无性生殖两种方式,它们均属于混合型生活史。

## 2 存在问题

虽然对坛紫菜的生殖和生活史方面已经有了一定的研究进展,但仍存在一些问题亟待解决,如单孢子是否存在等。

### 2.1 坛紫菜生活史中是否存在单孢子

对于坛紫菜生活史中单孢子是否存在的问题,一直存在争议。一些学者认为坛紫菜叶状体不能产生单孢子<sup>[14, 61]</sup>。据报道,藻体较薄且由单层细胞构成的物种可以产生单孢子,而藻体为双层细胞或具有双色素体的物种不能自然形成单孢子<sup>[59, 62]</sup>。也有学者报道在坛紫菜上观察到了单孢子的存在,并可培养成苗<sup>[15]</sup>。项文钰<sup>[63]</sup>观察到坛紫菜有类似单孢子形态的细胞出现,他认为不能断定坛紫菜是不存在单孢子无性生殖途径。李勇斌等<sup>[64]</sup>在诱变坛紫菜原生质体后发现一些类似单孢子的颗粒状细胞。潘光华<sup>[16]</sup>报道坛紫菜存在单孢子无性繁殖方式。王娟<sup>[17]</sup>发现坛紫菜小苗稍部的营养细胞或藻段在特定条件下能够脱离母体而生长成幼苗。

实际生产应用中,相对于大量放散单孢子成苗的条斑紫菜而言,坛紫菜的海上自然补苗作用并不明显,其在海上生产过程中并未观察到明显的新生苗的发生和生长,其巨大的产量主要依赖于个体比较大的藻体及其生长条件。

### 2.2 坛紫菜减数分裂发生的位置

1955 年曾呈奎<sup>[65]</sup>将甘紫菜的丝状突起称为原始受精丝;1978 年 Hawkes 在研究中发现 *P. gardneri* 的精子囊内容物能够通过原始受精丝进入果胞<sup>[46]</sup>,这一结果为揭示紫菜生活史中的有性生殖过程提供了强而有力的证据。紫菜受精过程得到证实<sup>[4]</sup>,其生活史中也必然会发生减数分裂。

据归纳总结,关于紫菜的核相与减数分裂发生的时期主要有 4 种代表性观点:(1)受精果胞的首次细胞分裂期间进行减数分裂,产生单倍体的果孢子<sup>[11, 66-67]</sup>;(2)在孢子囊枝中形成壳孢子期间进行减数分裂,产生单倍体的壳孢子,后者萌发后产生

叶状体细胞,其基因型相同<sup>[12, 68-70]</sup>; (3)壳孢子萌发时期发生减数分裂,分裂所产生的细胞其基因型不同,但都分布在同一个紫菜个体,即紫菜的叶状体为嵌合体<sup>[13, 36, 71-75]</sup>; (4)在孢子囊枝形成与成熟期发生减数第一次分裂,在减I分裂期间有双孢子的产生和壳孢子的放散,壳孢子萌发分裂标志着减数第二次分裂的开始<sup>[76]</sup>。

关于紫菜减数分裂还有一些其他观点: (1)减数分裂可能是不固定的,不同种类紫菜其减数分裂发生的时间和位置不同<sup>[77]</sup>; (2)壳孢子萌发过程中进行减数分裂,主要包括雌雄同体各半的种类和藻体上混杂分布有性生殖细胞的雌雄同体种类<sup>[78]</sup>; (3)壳孢子形成时期发生了减数分裂,主要为雌雄异体种类<sup>[78]</sup>,即壳孢子作为单倍体而存在。

目前,藻类学家普遍接受紫菜在壳孢子萌发时期发生了减数分裂的观点,但这只在个别紫菜物种(*P. tenera*, *P. torta*, *P. yezoensis* 和 *P. purpurea* 等)中得到了证实。曾呈奎<sup>[79]</sup>认为坛紫菜在壳孢子萌发时期发生减数分裂的可能性最大,但没有确凿的证据。严兴洪等<sup>[80-81]</sup>通过对坛紫菜色素突变体与野生型进行杂交试验发现减数分裂发生在壳孢子萌发时最初进行的两次细胞分裂。黄秋<sup>[82]</sup>判断在壳孢子萌发成叶状体期间发生了减数分裂,壳孢子萌发初期进行的两次细胞分裂为减数分裂。严兴洪等<sup>[83]</sup>的研究仍然支持坛紫菜在壳孢子萌发时期发生了减数分裂。严兴洪等<sup>[84]</sup>又对坛紫菜生活史的各阶段进行了细致的细胞学观察,再次表明了坛紫菜(雌雄异体)生活史中,减数分裂发生在壳孢子萌发的初始分裂时期。之后,杨秀文等<sup>[85]</sup>通过对圆紫菜色素突变体的杂交试验也认为在壳孢子萌发的最初两次细胞分裂发生了减数分裂,即壳孢子萌发初期发生了减数分裂。

坛紫菜减数分裂的具体发生时期的确定仍需要进一步的证据来加以证实。首先,坛紫菜在生活史的不同阶段其形态变异较大,尤其是在丝状体阶段,仅仅通过形态学的判断难以确定减数分裂发生的时期;然后,在显微镜下观察细胞核染色体的变化较困难,难以通过核相的变化来推测减数分裂发生的具体时期;其次,获得理想的色素突变体也比较困难,因此利用色素突变体的方法来验证减数分裂也相对困难。最后,通过目前的仪器(如流式细胞仪)达到准确分离某一分裂期的细胞难度系数较大,直接观察坛紫菜的减数分裂难以实现。因此,减数分裂发

生于坛紫菜生活史的具体时期仍难有定论。

### 2.3 坛紫菜是否存在单性生殖

野生坛紫菜性别大多数为雌雄异体,其生殖方式一般为有性生殖。坛紫菜的性别表现是否会受到人为单性培养的影响,性别表现的改变又是否影响其生殖方式,这在坛紫菜单性生殖的研究中是值得思考的问题。这不仅涉及坛紫菜遗传育种方面的研究,还极可能对遗传学的理论研究提供新的见解。曾庆国等<sup>[86]</sup>利用隔离培养的方式把坛紫菜的单个体细胞(单倍体)培育出了无性纯合系(二倍体),并且对其进行了生活史探讨,但对紫菜的单倍体细胞如何加倍和单性生殖存在的问题并未给予讨论。近年来有研究报道,紫菜的单性营养细胞或组织培养在一定条件下可以通过性逆转的方式转变为雌雄两种不同性别产物。姜红霞<sup>[87]</sup>的研究发现,对半叶紫菜华北变种的单性营养组织的离体培养可以形成类果孢子囊和类精子囊器,或形成与果孢子囊功能相似的细胞团。潘光华<sup>[16]</sup>对坛紫菜叶状体无性繁殖系的研究也得到相似结果。许璞<sup>[88]</sup>在对坛紫菜的性别特征研究中发现其雌雄性别比例具有1:1的关系,且在对野外成熟的藻体进行培养中,发现两种性别植株都表现出了相反性别性状的个体,并出现雌性同株个体。王娟<sup>[17]</sup>在对坛紫菜单性生殖时也发现了相同的现象,认为坛紫菜在单种性别的情况下启动异性基因的表达,促使藻体某些细胞转变为异性生殖细胞,从而保证生命体的繁殖。严兴洪等<sup>[89]</sup>发现,坛紫菜的遗传纯系可单性生殖。王娟等<sup>[90]</sup>的研究发现,坛紫菜并非完全通过单性生殖途径产生单性营养细胞后代。潘光华等<sup>[91]</sup>认为由坛紫菜单性组织发育形成丝状体的繁殖方式不属于单性生殖,原因: (1)单性组织通过性逆转方式产生两性生殖细胞发生在丝状体形成之前; (2)由丝状体所产生的某些单性叶状体后代是通过性逆转形成的,因此单性叶状体并非全部为单一性别个体。

坛紫菜营养细胞和组织在发育过程中其单性生活史转变为“有性”生活史,这极有可能通过性逆转方式产生。因此,很难断定之前报道中通过单性生殖方式获得的丝状体纯系为单性生殖产物。由于紫菜雌配子较难获得,以及难以判断果胞受精状况,因此该方面的研究仍比较欠缺,有待于更加深入的研究。

传统观点普遍认为,单性生殖只能短期存在<sup>[92]</sup>,

因为长期的单性生殖不能够通过基因重组注入新基因和淘汰有害的突变,使物种不能进化,不能适应新的环境变化,从而导致该物种的繁衍走到尽头。但事实表明,许多单性物种的繁殖速度不仅快,而且比两性物种具有更强的优越性。此外,在研究中发现有大约 50 种单性生物不但没有因为基因重组的丧失而走向灭绝,反而生命力更旺盛<sup>[93]</sup>。这类似现象是否存在于紫菜单性生殖中仍然是一个有待验证的问题。尽管紫菜丝状体为单倍体和单性生殖的研究已有相关报道<sup>[47-52]</sup>,但仍需要更多证据来支持。紫菜单性生殖是否与其他物种存在差异,也仍需要进一步的研究来证实。

### 3 结语

目前,国内外有关紫菜的研究工作大多数都集中在条斑紫菜上,虽然人工栽培坛紫菜的技术日渐成熟以及对坛紫菜的基本生物学掌握较多,但是对坛紫菜遗传规律的认识还有待加强。一方面是由于坛紫菜存在细胞较小、核的细微结构较难区分的特点,另一方面在于观测仪器与制片技术,使得观测的结果各不相同,对坛紫菜减数分裂的位置问题仍然得不到肯定的结论。此外,坛紫菜是否存在单孢子,也还存在争议。坛紫菜细胞发育中会经过有性生殖<sup>[63]</sup>、无性生殖<sup>[94]</sup>这两种生殖方式,甚至会出现某些特殊的发育模式,比如膨胀细胞、放散小孢子等<sup>[63]</sup>,但它们能否被并入坛紫菜生活史循环中,以及能否代替颇多争议的单孢子成为坛紫菜种苗的产生来源,尚需进一步的跟踪研究。

近几年来,紫菜行业的发展非常迅速,但紫菜减数分裂的问题仍需要新技术和新方法的应用才能完善。朱家彦等<sup>[95-96]</sup>已通过电子显微镜分别观察到了坛紫菜丝状体及壳孢子的超微结构,合理运用该技术,很有可能确定减数分裂的确切时期。利用流式细胞仪对紫菜各个生长阶段的 DNA 含量进行检测,可对其生殖模式进行判断。利用 DNA 分子标记技术在遗传育种和基因定位等方面所具有的优势,标记杂合丝状体同源位点,跟踪其在子代叶状体中的分布情况,有可能确定壳孢子是否发生减数分裂或发生时期。在纯系检验方面,共显性的微卫星标记具有一定的优点<sup>[97]</sup>,可以对紫菜叶状体进行纯合性和嵌合性的检测,从而验证紫菜的减数分裂与壳孢子萌发是否有关系。不断发展的激光共聚焦显微术在细胞水平上可进行多种功能的测量和分析,获得高分

辨率的三维图像,还可对细胞 DNA 含量或 RNA 含量进行精确的定性定量分析,甚至还可对其进行定时、定位分析,这对紫菜减数分裂和核相的研究也将会有利的运用。随着现代分子生物技术手段的日新月异以及交叉学科的融合发展,坛紫菜减数分裂时期与位置的定位和核相类型的确认等难题终将迎刃而解,其遗传育种进程也将向深层次推进。

致谢:作者感谢中国海洋大学的汤晓荣副教授和苏州大学的沈颂东教授在本文组织和撰写中给予的指导和提出的修改建议。

#### 参考文献:

- [1] 王治. 紫菜生物活性成分研究进展[J]. 食品研究与开发, 2017, 38(10): 215-218.  
Wang Zhi. Research progress of bioactives from *Porphyra yezoensis*[J]. Food Research And Development, 2017, 38(10): 215-218.
- [2] 徐姗楠, 马家海, 何培民. 紫菜的减数分裂[J]. 海洋科学, 2007, 31(7): 76-80.  
Xu Shannan, Ma Jiahai, He Peimin. Meiosis of *Porphyra*[J]. Marine Sciences, 2007, 31(7): 76-80.
- [3] 王丽, 沈颂东, 李艳燕, 等. 坛紫菜孢子体和配子体世代之间的 SSH 分析[J]. 海洋学报, 2008, 30(5): 171-176.  
Wang Li, Shen Songdong, Li Yanyan, et al. SSH of *Porphyra haitanensis* for analyzing the expression profile differences between sporophyte and gametophyte[J]. Haiyang Xuebao, 2008, 30(5): 171-176.
- [4] 农业部渔业部渔政管理局. 2017 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2017: 1-180.  
Fisheries Administration Bureau of Ministry of Agriculture. 2017 China Fishery Statistical Yearbook[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2017: 1-180.
- [5] Blouin N A, Brodie J A, Grossman A C, et al. *Porphyra*: a marine crop shaped by stress[J]. Trends Plant, 2011, 16(1): 29-37.
- [6] Conway E C, Mumford T F, Scagel R F. The genus *Porphyra* in British Columbia and Washington[J]. Syesis, 1975, 8: 185-244.
- [7] Conway E, Cole K. Studies in the Bangiaceae: structure and reproduction of the conchocelis of *Porphyra* and *Bangia* in culture (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Phycologia, 1977, 16(2): 205-216.
- [8] Cole K, Conway E. Phenetic implications of structural feature of the perennating phase in the life history of *Porphyra* and *Bangia* (Bangiophyceae, Rhodophyta)[J]. Phycologia, 1975, 14(4): 239-245.
- [9] 丁洪昌, 严兴洪. 紫菜遗传育种研究进展[J]. 中国水产科学, 2019, 26(3): 592-603.

- Ding Hongchang, Yan Xinghong. Advances in *Pyropia* (formerly *Porphyra*) genetics and breeding[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(3): 592-603.
- [10] 王娟, 戴继勋, 张义昕, 等. 紫菜减数分裂的研究现状及展望[J]. 中国海洋大学学报, 2006, 36(3): 377-380. Wang Juan, Dai Jixun, Zhang Yiting, et al. The status and prospect of meiosis in *Porphyra*[J]. Periodical of Ocean University of China, 2006, 36(3): 377-380.
- [11] Ishikawa M. Cytological studies on *Porphyra tenera* Kjellmi[J]. Botanica Mag Tokyo, 1921, 35: 206-218.
- [12] Giraud A, Magne F M. La place de la méiose dans le cycle de développement de *Porphyra umbilicalis*[J]. Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, 1968, 267: 586-588.
- [13] 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.
- [14] 王素娟, 马凌波. 坛紫菜幼苗无性繁殖的再研究[J]. 上海水产大学学报, 1994, 3(1-2): 8-15. Wang Sujuan, Ma Lingbo. Re-examination on the asexual reproduction of young buds of *Porphyra haitanensis*[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 1994, 3(1-2): 8-15.
- [15] 李世英. 坛紫菜叶状体形成放散单孢子的初步研究[J]. 海洋与湖泊, 1988, 19(6): 594-597. Li Shiyong. A study on the formation and discharge of monospores of *Porphyra haitanensis*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1988, 19(6): 594-597.
- [16] 潘光华. 不同性别来源的半叶紫菜华北变种和坛紫菜的生长发育以及生化特征比较[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2006. Pan Guanghua. Comparison of the growth, development and biochemical characteristics of *Porphyra katadai* Miura var. *hemiphylla* and *Porphyra haitanensis* from different genders[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2006.
- [17] 王娟. 紫菜减数分裂与单性生殖的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2006. Wang Juan. Study on the meiosis and apomixis of *Porphyra*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2006.
- [18] 梅俊学, 费修缙. 条斑紫菜离体组织再生苗的研究[J]. 海洋科学, 2000, 24(6): 39-43. Mei Junxue, Fei Xiugeng. Generation of *Porphyra yezoensis* from excised fragment[J]. Marine Sciences, 2000, 24(6): 39-43.
- [19] 方宗熙, 戴继勋, 唐延林, 等. 紫菜营养细胞的酶法分离和在水产养殖中的应用[J]. 海洋科学, 1986, 10(3): 46-47. Fang Zongxi, Dai Jixun, Tang Yanlin, et al. Isolation of the vegetative cells of *Porphyra yezoensis* ueda with enzymes and its application in aquaculture[J]. Marine Sciences, 1986, 10(3): 46-47.
- [20] 何培民, 王素娟. 紫菜细胞悬浮培养[J]. 海洋科学, 1992, 16(5): 21-24. He Peimin, Wang Sujuan. Cell suspension culture in *Porphyra*[J]. Marine Sciences, 1992, 16(5): 21-24.
- [21] 安全红, 丁洪昌, 严兴洪. 印度产紫菜 *Pyropia chauhanii* 单孢子放散规律的研究[J]. 上海海洋大学学报, 2017, 26(1): 38-47. An Quanhong, Ding Hongchang, Yan Xinghong. Study on the rules of releasing monospores of *Pyropia chauhanii* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2017, 26(1): 38-47.
- [22] 陈莎莎, 丁洪昌, 严兴洪. 印度产紫菜 *Pyropia chauhanii* 优良品系的选育与特性分析[J]. 水产学报, 2016, 40(6): 933-945. Chen Shasha, Ding Hongchang, Yan Xinghong. Selection and characterization of an improved strain of *Pyropia chauhanii* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Journal of fisheries of China, 2016, 40(6): 933-945.
- [23] Ding H C, Zhang B L, Yan X H. Isolation and characterization of a heat-resistant strain with high yield of *Pyropia yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Aquaculture and Fisheries, 2016, 1(1): 24-33.
- [24] 李世英, 夏自孚. 关于用冷藏条斑紫菜进行大面积采单孢子苗的试验报告[J]. 海洋科学, 1982, 6(6): 36-38. Li Shiyong, Xia Zifu. Monospore collection from *Porphyra yezoensis* thalli preserved in cold storage[J]. Marine Science, 1982, 6(6): 36-38.
- [25] 王素娟, 章景荣, 刘家驹, 等. 条斑紫菜(*Porphyra yezoensis* Ueda)自然附苗养殖的初步研究[J]. 水产学报, 1964, 1(1/2): 85-94. Wang Sujuan, Chang Jingrong, Liu Jiaju, et al. Preliminary study on the natural cultivation of *Porphyra yezoensis* Ueda[J]. Shui-Chan Xue-Bao (Journal of Fisheries of China), 1964, 1(1/2): 85-94.
- [26] 张聪, 严兴洪. *Pyropia churharii* 新品系的分离与特性分析[J]. 水产学报, 2014, 38(9): 1457-1465. Zhang Cong, Yan Xinghong. Isolation and characterization of new strains of *Pyropia churharii* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(9): 1457-1465.
- [27] 梅俊学, 费修缙, 段德麟. 紫菜叶状体无性繁殖的多样性[J]. 海洋科学, 2003, 27(12): 26-30. Mei Junxue, Fei Xiugeng, Duan Delin. Diversity in asexual reproduction of *Porphyra* leafy thalli[J]. Marine Sciences, 2003, 27(12): 26-30.
- [28] Mizuta H, Yasui H, Saga N. A simple method to mass produce monospores in the thallus of *Porphyra yezoensis* Ueda[J]. Journal of Applied Phycology, 2003, 15(4):

- 351-353.
- [29] 林珠英. 一种从条斑紫菜的叶状体中大量获得单孢子的简便方法[J]. 科学养鱼, 2005, (3): 36-37.  
Lin Zhuying. A simple method for obtaining massive monospores from the thallus of *Porphyra yezoensis*[J]. Scientific Fish Farming, 2005, (3): 36-37.
- [30] 孙迪, 丁洪昌, 严兴洪. 尿囊素对印度产紫菜 *Pyropia chauhunii* 单孢子放散和体细胞分化的影响[J]. 水产学报, 2018, 42(4): 534-543.  
Sun Di, Ding Hongchang, Yan Xinghong. The influence of allantoin on monospores release and somatic cell differentiation in gametophytic blades of *Pyropia chauhunii*[J]. Journal Of Fisheries Of China, 2018, 42(4): 534-543.
- [31] 费修纆, 逢少军. 海洋生物种质库种质技术研究进展 III——紫菜单孢子无贝壳育苗研究进展[J]. 海洋科学, 2006, 30(2): 85.  
Fei Xiugeng, Pang Shaojun. Progress in marine biological culture collection centre III: research development of monospore seeding technique for cultivated *Porphyra* without using shells[J]. Marine Sciences, 2006, 30(2): 85.
- [32] Knight G A, Nelson W A. An evaluation of characters obtained from life history studies for distinguishing New Zealand *Porphyra* species[J]. Journal of Applied Phycology, 1999, 11: 411-419.
- [33] Tang X, Fei X. Development of suspended conchocelis of *Porphyra haitanensis*[J]. Chin Ocean Limn, 1998, 16(4): 339-345.
- [34] 李秉钧, 石媛媛, 杨官品. 紫菜育种的困难与对策分析[J]. 海洋科学, 2008, 32(7): 85-87.  
Li Bingjun, Shi Yuanyuan, Yang Guanpin. Difficulties and methodological propositions of laver (*Porphyra* sp.) breeding[J]. Marine Sciences, 2008, 32(7): 85-87.
- [35] Berthold G. Die Bangiaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres- Abschnitte[J]. Fauna Flora Golfes Neapel, 1882, 8: 1-27.
- [36] Tseng C K, Sun A. Studies on the alternation of the nuclear phases and chromosome numbers in the life history of some species of *Porphyra* from China[J]. Botanica Marina, 1989, 32: 1-8.
- [37] Cole K, Conway E. Studies in the Bangiaceae: Reproductive modes[J]. Botanica Marina, 1980, 23: 545-553.
- [38] 安健, 陈百尧, 路吉坤, 等. 环境因子对条斑紫菜壳孢子放散和附着的影响[J]. 水产养殖, 2018, 39(8): 11-13.  
An Jian, Chen Baiyao, Lu Jikun, et al. Effects of environmental factors on the dispersal and adhesion of conchospore in *Porphyra yezoensis*[J]. Journal of Aquaculture, 2018, 39(8): 11-13.
- [39] 孔晓锐. 环境因子对条斑紫菜壳孢子附着、萌发及幼苗生长的影响[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.  
Kong Xiaorui. Conchospore of *Pyropia.yezoensis* attachment, germination and plant growth under different condition[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012.
- [40] 郭文竹. 环境因子对条斑紫菜孢子体生长发育的影响[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.  
Guo Wenzhu. Effects of environmental factors on the growth and development of *Pyropia/Porphyra yezoensis* sporophyte[D]. Qingdao: Ocean university of China, 2012.
- [41] Nam-Gil K. Culture studies of *Porphyra dentata* and *P. pseudolinearis* (Bangiales, Rhodophyta), two dioecious species from Korea[J]. Hydrobiologia, 1999, 398/399: 127-135.
- [42] 范晓雷. 紫菜壳孢子萌发过程及其世代差异研究[D]. 青岛: 中国科学院海洋研究所, 2007.  
Fan Xiaolei. Study on the conchospore germinating process and the differences between generations in *porphyra*[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Science, 2007.
- [43] Notoya M, Sugawara M. Influence of temperature and photoperiod on the life history of *Porphyra variegata* (Kjellman) Kjellman (Bangiales, Rhodophyta) in culture[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 1999, 65(1): 55-59.
- [44] 福建省水产局. 坛紫菜人工养殖[M]. 福州: 福建人民出版社, 1979: 1-106.  
Fujian Provincial Bureau of Aquaculture. Artificial Culture of *Porphyra haitanensis*[M]. Fuzhou: Fujian People's Publishing House, 1979: 1-106.
- [45] 顾勤英. 坛紫菜的细胞发育研究[D]. 苏州: 苏州大学, 2005.  
Gu Qinying. Studies on the solid culture of somatic cells from *Porphyra haitanensis*[D]. Suzhou: Soochow University, 2005.
- [46] Hawkes M W. Sexual reproduction in *Porphyra gardneri* (Smith et Hollenberg) Hawkes (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Phycologia, 1978, 17(3): 329-353.
- [47] Kapraun D F, Lemus A J. Field and culture studies of *Porphyra spiralis* var. *amplifolia* Oliveira Filho et Coll (Bangiales, Rhodophyta) from Isla de Margarita, Venezuela[J]. Botanica Marina, 1987, 30: 483-490.
- [48] Krishnamurthy V. Cytological investigation of *Porphyra umbilicalis*(L.) Kutz. var. *laciniata* (Lightf.) J Ag.[J]. Ann Botanica, 1959, 24: 147-176.
- [49] Yabu H. Cytology in two species of *Porphyra* from the stipes of *Nereocystis leutkeana* (Mert.) Post. et Rupr.[J]. Bull Fac Fish Hokkaido Univ, 1970, 20: 243-251.
- [50] Conway E, Cole K. Observations on an unusual form of reproduction in *Porphyra* (Phodophyceae, Bangiales)[J]. Phycologia, 1973, 12(3/4): 213-225.



- [51] Mumford T F. Observations on the distribution and seasonal occurrence of *Porphyra schizophytila* Hollenberg, *Porphyra torta* Krishnamurthy, and *Porphyra brumalls* sp. nov. (Rhodophyta Bangiales)[J]. *Syesis*, 1975, 8: 321-332.
- [52] Frehswater D W, Kapraun D F. Field culture and cytological studies of *Porphyra carolinensis* Coll et Cox (Rhodophyta, Bangiales) from North Carolina[J]. *Japan J Phycologia*, 1986, 34: 251-262.
- [53] 付阳阳, 丁洪昌, 林琪, 等. 光强、温度和 N/P 比对坛紫菜叶状体单性生殖发生的影响[J]. *水产学报*, 2019, 43(3): 650-660.  
Fu Yangyang, Ding Hongchang, Lin Qi, et al. Effects of light intensity, temperature, and N/P ratio on parthenogenesis of *Pyropia haitanensis*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(3): 650-660.
- [54] 钟晨辉, 韩军军, 唐隆晨, 等. 不同光质 LED 光源对坛紫菜单性叶状体的生长发育及生理指标的影响[J]. *水产学报*, 2019, 43(4): 895-906.  
Zhong Chenhui, Han Junjun, Tang Longchen, et al. Effects of different LED light-qualities on growth, development and physiological characteristics of the unisexual thallus in *Pyropia haitanensis*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(4): 895-906.
- [55] Drew K M. Conchocelis Phase in the life history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz[J]. *Nature*, 1949, 164: 748-749.
- [56] 张学成, 秦松, 马家海, 等. 海藻遗传学. 北京: 中国农业出版社, 2005: 193.  
Zhang Xuecheng, Qin Song, Ma Jiahai, et al. The Genetics of Marine Algae[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2005: 193.
- [57] Varela-Álvarez E, Loureiro J, Paulino C, et al. Polyploid lineages in the genus *Porphyra*[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1-15.
- [58] 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.
- [59] Notoya M, Kikuehi N, Matsuo M, et al. Culture studies of four species of *Porphyra* (Rhodophyta) from Japan[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1993, 59(3): 431-436.
- [60] Notoya M. Diversity of life history in the genus *Porphyra*[J]. *Nat. Hist. Res. Special Issue*, 1997, 3: 47-56.
- [61] 梅俊学, 费修纁. 紫菜叶状体离体组织再生植株的研究[J]. *海洋学报*, 2003, 25(2): 95-99.  
Mei Junxue, Fei Xiugeng. Study on blades regeneration from excised pieces of *Porphyra* spp.[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2003, 25(2): 95-99.
- [62] Kurugi M. Systematics of *Porphyra* in Japan[A]. Contributions to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific. Kobe: Japanese Society of Phycology, 1972, 167-191.
- [63] 项文钰. 实验室条件下紫菜生活史多样性的观察[D]. 苏州: 苏州大学, 2006.  
Xiang Wenyu. Life history of diversity of *Porphyra* under laboratory condition[D]. Suzhou: Soochow University, 2006.
- [64] 李勇斌, 左正宏, 李博文, 等. MNNG(N-甲基-N'-硝基-N-亚硝基胍)诱变坛紫菜原生质体的初步研究[J]. *厦门大学学报(自然科学版)*, 2006, 45(3): 400-403.  
Li Yongbin, Zuo Zhenghong, Li Bowen, et al. Studies on protoplasts morphological change and growth of *Porphyra haitanensis* treated with mutagen MNNG[J]. *Journal of Xiamen University(Natural Science)*, 2006, 45(3): 400-403.
- [65] 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 Deri. Studies on *Porphyra* III. sexual reproduction of *Porphyra*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 1955, 4(2): 153-166.
- [66] Dangeard P. Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra*[J]. *Botaniste*, 1927, 18: 144-183.
- [67] Tseng C K, Chang T J. Studies of *Porphyra* III. Sexual reproduction[J]. *Acta Bot Sin*, 1955, 4: 153-166.
- [68] Migita S. Cytological studies on *Pophyra yezoensis* Ueda[J]. *Bull Fac Fish Nagasaki Univ Japan*, 1967, 24: 55-64.
- [69] Kito H. Cytological observations on the conchocelis-phase in three species of *Porphyra*[J]. *Bull Tohoku Reg Fish Res Lab*, 1974, 33: 101-117.
- [70] Kito H. Cytological studies on genus *Porphyra*[J]. *Bull Tohoku Reg Fish Res Lab*, 1978, 39: 29-34.
- [71] 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, 419-420.  
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, 419-420.
- [72] Ohme M, Miura A. Tetrad analysis in conchospore germlings of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta, Bangiales)[J]. *Plant Science*, 1988, 57: 135-140.
- [73] Miura A, Ohme T M. Mendelian inheritance of pigmentation mutant types in *Porphyra yezoensis* (Bangiaceae, Rhodophyta)[J]. *Japan J Phycologia*, 1994, 42(1): 83-101.
- [74] 严兴洪, 田中次郎, 有贺佑胜. 条斑紫菜色彩突变体的诱导、分离和特性分析[J]. *水产学报*, 2000, 24(3): 221-228.  
Yan Xinghong, Tanaka Jiro, Agura Yusho. Isolation and characterization of pigmentation mutants in *Porphyra*



- yezoensis Ueda (Bangiales, Rhodop[J]. Journal of Fisheries of China. 2000, 24(3): 221-228.
- [75] Shimizu A, Morishima K, Kobayashi M, et al. Identification of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta) meiosis by DNA quantification using confocal laser scanning microscopy[J]. J Appl Phycologia, 2008, 20: 83-88.
- [76] Wang J, Dai J X, Zhang Y T. Nuclear division of the vegetative cells, conchosporangial cells and conchospores of *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Phycological Research, 2006, 54(3): 201-207.
- [77] Guiry M D. Sporangia and Spores[M]. Cole K M, Sheath R G. Biology of the Red Algae. Cambridge: Cambridge University Press, 1991: 347-376.
- [78] 能登谷正浩. 海苔の生物学[M]. 成山堂: 成山堂书店, 2000: 15-34.  
Notoya Masahiro. The Biology of *Porphyra*[M]. Cheng Shan Tang: Cheng Shan Tang Bookstore, 2000: 15-34.
- [79] 曾呈奎. 经济海藻种质种苗生物学[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1999: 1-154.  
Zeng Chengkui. Economic Seaweed Germplasm and Seedling Biology[M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1999: 1-154.
- [80] Yan X H, Li L, Aruga Y. Genetic analysis of the position of meiosis in *Porphyra haitanensis* Chang et Zheng (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Journal of Applied Phycology, 2005, 17: 467-473.
- [81] 严兴洪, 李琳, 有贺祐胜. 坛紫菜减数分裂位置的杂交试验分析[J]. 水产学报, 2006, 30(1): 1-8.  
Yan Xinghong, Li Lin, Agura Yusho. Cross experiments and analysis of the position of meiosis in *Porphyra haitanensis* (Rhodophyta)[J]. Journal of Fisheries of China, 2006, 30(1): 1-8.
- [82] 黄秋, 左正宏, 李勇斌, 等.  $^{60}\text{Co-}\gamma$  诱变坛紫菜的海区栽培选育及品质性状初步分析[J].应用海洋学学报, 2006, 25(2): 250-255.  
Huang Qiu, Zuo Zhenghong, Li Yongbin, et al. Radiation selection and breeding of  $^{60}\text{Co-}\gamma$  induced *Porphyra haitanensis* and preliminary analysis on its characters[J]. Journal of Applied Oceanography, 2006, 25(2): 250-255.
- [83] Yan X H, He L H, Aruga Y. Karyological observations on the occurrence of meiosis in the life cycle of *Porphyra haitanensis* Chang et Zheng (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Botanica Marina, 2007, 50: 257-263.
- [84] 严兴洪, 何亮华, 黄健, 等. 坛紫菜的细胞学观察[J]. 水产学报, 2008, 32(1): 131-137.  
Yan Xinghong, He Lianghua, Huang Jian, et al. Cytological studies on *Porphyra haitanensis* Chang et Zheng (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Journal of Fisheries of China, 2008, 32(1): 131-137.
- [85] 杨秀文, 丁洪昌, 严兴洪, 等. 圆紫菜(*Pyropia suborbiculata*)减数分裂时期的遗传分析与叶状体形态建成[J]. 海洋与湖沼, 2019, 50(1): 173-180.  
Yang Xiuwen, Ding Hongchang, Yan Xinghong, et al. Genetic analysis on the period of meiosis and morphogenesis in gametophytic blades of *Pyropia suborbiculata* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2019, 50(1): 173-180.
- [86] 曾庆国, 刘必谦, 杨锐, 等. 坛紫菜单个体细胞克隆的丝状体途径[J]. 中国水产科学, 2004, 11(6): 549-552.  
Zeng Qingguo, Liu Biqian, Yang Rui, et al. Morphogeny of conchocelis thalli for msingle somatic cell clone cultivation of *Porphyra haitanensis*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2004, 11(6): 549-552.
- [87] 姜红霞. 华北半叶紫菜和坛紫菜的生活史多样性研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2004.  
Jiang Hongxia. Study on the Diversity of Life History of *Porphyra haitanensis* and *Porphyra haitanensis*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2004.
- [88] 许璞. 紫菜属海藻性别表现特征研究[J]. 常熟理工学院学报, 2010, 24(10): 8-13.  
Xu Pu. A study on the sexual expression characteristics of red algae *Porphyra*[J]. Journal of Changshu Institute of Technology, 2010, 24(10): 8-13.
- [89] 严兴洪, 李琳, 陈俊华, 等. 坛紫菜的单性生殖与遗传纯系分离[J]. 高技术通讯, 2007, 17(2): 205-210.  
Yan Xinghong, Li Lin, Chen Junhua, et al. Parthenogenesis and isolation of genetic pure strains in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Chinese High Technology Letters, 2007, 17(2): 205-210.
- [90] 王娟, 戴继勋. 坛紫菜单性叶状体细胞的发育研究[J]. 中国海洋大学学报, 2008, 38(3): 419-423.  
Wang Juan, Dai Jixun. Study on the development of unisexual thalloid cells of *Porphyra haitanensis*[J]. Journal of Ocean University of China, 2008, 38(3): 419-423.
- [91] 潘光华, 姜红霞, 汤晓荣. 坛紫菜单性生殖组织培养的性逆转研究[J]. 天津科技大学学报, 2011, 26(5): 1-4.  
Pan Guanghua, Jiang Hongxia, Tang Xiaorong. Sex reversal of *Porphyra haitanensis* starting from the unisexual thalloid tissue culture[J]. Journal of Tianjin University of Science and Technology, 2011, 26(5): 1-4.
- [92] Muller H J. The relation of recombination to mutational advance[J]. Mutat Res, 1964, 1: 2-9.
- [93] 周莉, 桂建芳. 单性生殖动物的进化[J]. 动物学研究, 2002, 23(4): 329-334.  
Zhou Li, Gui Jianfang. Evolution of Unisexual Animals[J], 2002, 23(4): 329-334.
- [94] Polne-Fuller M, Binaiminov M, Gibor A. Vegetative propagation of *Porphyra perforate*[J]. Hydrobiologia,

- 1984, 116/117: 308-313.
- [95] 朱家彦, 马家海, 蒋虎祥. 坛紫菜壳孢子超微结构的研究[J]. 水产学报, 1980, 4(2): 135-140.
- Zhu Jiayan, Ma Jiahai, Jiang Huxiang. Sex reversal of *Porphyra haitanensis* starting from the unisexual thal-  
loid tissue culture[J]. Journal of Fisheries of China, 1980, 4(2): 135-140.
- [96] 朱家彦, 马家海, 蒋虎祥. 坛紫菜自由丝状体细胞超微结构的初步研究[J]. 水产学报, 1984, 8(3): 235-242.
- Zhu Jiayan, Ma Jiahai, Jiang Huxiang. Observation on the ultrastructure of free-living filament cells of *Porphyra haitanensis*[J]. Journal of Fisheries of China, 1984, 8(3): 235-242.
- [97] 王娟. 条斑紫菜叶状体嵌合性的分子生物学证据[J]. 菏泽学院学报, 2008, 30(5): 70-73, 77.
- Wang Juan. Evidence in molecular biology on Mosaic Thallus in *Porphyra Yezoensis*[J]. Journal of Heze University, 2008, 30(5): 70-73, 77.

## Current situation and problems in the study of the life history of *Porphyra haitanensis*

HUANG Bing-xin<sup>1, 2</sup>, LIU Jin-mei<sup>1</sup>, MA Yuan-yuan<sup>2</sup>, JIANG Jing-jing<sup>1</sup>,  
DING Lan-ping<sup>1, 2</sup>

(1. Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China;  
2. Shantou University, Shantou 515063, China)

**Received:** Jul. 17, 2019

**Key words:** *Porphyra haitanensis*; life history; reproduction

**Abstract:** *Porphyra haitanensis*, a warm-tempered seaweed, is an important cultivated species in the southeast coast of China. In 2011, *P. haitanensis* was cultivated in more than 300 000 mu. The life history of *P. haitanensis* is complex, involving both monoecism and dioecism, and the life cycle includes asexual and sexual reproduction. However, the production of monospores by *P. haitanensis* is disputed. Here, we aim to analyze and summarize the situation and problems pertaining to the reproduction and life history of *P. haitanensis*, and thereby provide a theoretical reference for breeding utilization.

(本文编辑: 丛培秀)