

·综述·

紫菜的生殖与生活史研究进展

王娟¹, 戴继勋¹, 张义昕², 杨莹峰¹, 赵瑞桢¹

(1. 中国海洋大学 生命科学与技术学部, 山东 青岛 266003; 2. 菏泽学院 农学部, 山东 菏泽 274030)

摘要:紫菜(*Porphyra* sp.)是目前世界上人工养殖海藻中经济价值较高的种类。紫菜通过不同的生殖方式来完成生活史,从而达到繁衍后代的目的。紫菜的生殖主要有无性生殖和有性生殖,单性生殖是一种特殊的有性生殖。紫菜生殖方式的多样性决定了生活史的多样性,这是进化过程中对不同环境做出的不同反应。紫菜的生殖和生活史受基因控制,属遗传基础研究,它对紫菜的育种应用起着重要的指导作用。本文对紫菜生殖和生活史的研究状况以及研究中存在的问题进行评述,旨在为紫菜的育种的研究和应用提供理论参考。[中国水产科学, 2006, 13(2): 322-327]

关键词:紫菜; 生殖; 生活史

中图分类号: S917.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-8737-(2006)02-0322-06

紫菜属(*Porphyra*)在系统分类学上属红藻门(Rhodophyta)、原红藻纲(Protofloridaeophyceae)、红毛藻目(Bangiiales)、红毛藻科(Bangiaceae)。紫菜是广温性的海藻,广泛分布于从寒带到亚热带的潮间带水域。紫菜经济价值高,具有较高的营养和药用价值,据统计2001年世界紫菜产值约 1.18×10^9 美元,占大型海藻产值的21%^[1]。紫菜对调节海洋生态平衡,净化海洋环境起着极为重要的作用^[2];同时,紫菜能放散多种孢子,是近海水产动物幼体和滤食动物的优质饵料^[3]。

自从Berthold 1882年首次报道紫菜*P. leucosticta*存在有性生殖以来,对紫菜生殖和生活史的研究就已经开始。多年来虽然人们对其遗传基础已逐步认识和利用,但至今仍然有很多问题尚未解决。藻类学家在对紫菜生殖和生活史的研究中命名了很多孢子类型,在应用上比较混乱,容易产生异议,这些孢子主要有原孢子(archeospore)、单孢子(monospore)、无配孢子(agamospore)、中性孢子(neutral spore)和内生孢子(endospore)。Nelson^[4]对各种孢子进行了定义,把叶状体上单个营养细胞分化释放形成新叶状体的孢子称为原孢子。他把以前提到的单孢子保留下来,作为不等细胞分裂产生

的孢子^[5]。笔者认为目前国内通称叶状体上的单孢子,具有发育的全能性,形成的叶状体可以进行分化发育完成整个生活史。中性孢子、原孢子、单孢子、叶状体营养孢子或内生孢子均由叶状体营养细胞发育而来,因此从本质上讲,它们的遗传基础是相同的,只是表现形式不同,这可能是由于细胞发育过程中条件的不同,而产生了不同的表达。出于历史的原因,认为仍用单孢子这一名词而不用原孢子是比较适宜的。

紫菜的育种有赖于遗传学理论的指导。它们的生殖和生活史都受基因控制。对这些问题认识上的不一致,必然给紫菜的遗传理论、育种应用、系统发生和分类地位造成混乱。本文对已报道的紫菜生殖和生活史的研究状况,及其存在的问题,并结合作者的研究进行分析总结,旨在为紫菜育种应用提供理论参考。

1 生殖方式

生殖是生命的基本特征之一,生物通过繁殖完成了自身的遗传功能。整个生物界存在着多种不同的生殖方式,主要有无性生殖和有性生殖(单性生殖是一种特殊的有性生殖)。无性生殖是较直接和快

收稿日期:2005-04-05; 修订日期:2005-06-09。

基金项目:国家“863”高技术研究发展项目(2002AA6030)。

作者简介:王娟(1977-),女,博士研究生,主要从事海藻遗传研究。E-mail: wangjuan310@163.com

通讯作者:戴继勋。E-mail: daijx@mail.ccit.edu.cn

速产生后代的方法,后代的形态和生理特征都与亲代个体相同,几乎不发生遗传重组,因此在进化上是比较原始的生殖方式。在有性生殖过程中发生遗传重组,使生物体产生遗传多样性,为自然选择和生物进化提供了丰富的素材,这在进化上是比较高级的生殖方式。生物生殖方式的进化基本上遵循从无性生殖到有性生殖,再从雌雄同体进化到雌雄异体的更高形式。

由于紫菜进化的原始性和种类的多样性,必然表现出生殖对策的多样性,提高适应环境的能力。紫菜生殖方式的多样性不仅仅表现在不同的物种采用不同的生殖方式,而且表现在同一物种可以采用多种生殖方式繁衍后代。

1.1 无性生殖

无性生殖是指不经过雌雄生殖细胞的结合,只由一个细胞或组织产生后代的生殖方式。无性生殖可产生大量后代,以数量来抵抗选择压力,其后代可保持生物体原来的遗传性状,有利于物种在适宜环境下快速大量繁殖。紫菜可以通过叶状体营养细胞和单孢子来完成无性生殖。

近年来,运用无性生殖创建了紫菜酶法育苗技术,使传统育苗由5~6个月缩短到5天,并在育苗产业化生产中取得了很大突破,被认为是21世纪紫菜栽培的方向^[6]。

紫菜叶片边缘细胞可变成单孢子进行无性生殖。叶状体放散单孢子的时间、藻体大小因种而异。单孢子的产生对增加个体数量、延长栽培收获期和提高产量具有重要意义。坛紫菜(*P. haitanensis*)生活史中是否存在单孢子,多年来意见不一。近年来有的科学工作者报道在坛紫菜上发现单孢子存在,并可培养成苗^[7]。王素娟等^[8]研究认为坛紫菜幼苗阶段不能产生单孢子。一般来说,产生单孢子的物种都具单层细胞,且藻体较薄,至今未见有双层或双色素体的物种能够自然形成单孢子的记录^[9-10]。坛紫菜的藻胶层较厚,细胞不易游离出来。近来发现(尚未发表),高温期间坛紫菜小苗的梢部营养细胞或藻段能够脱离藻体并培养成苗,它是否可以作为增殖苗源还需要更进一步的研究。严兴洪等^[11]用MNNG诱变得到两个高产单孢子的条斑紫菜(*P. yezoensis*)色素突变体,且认为控制产生单孢子的基因与突变体色素基因是紧密连锁的。

唐延林^[12]在圆紫菜(*P. suborbiculata*)原生质体的分离培养中发现细胞团转化成孢子囊,然后放

散出其中的孢子,孢子发育成正常的紫菜叶状体。Nelson等^[13]在新西兰的紫菜*P. subtextum*自然群体中也发现同样的繁殖方式。这种由营养细胞分裂,形成数个细胞的孢子囊,所放散的孢子发育成正常叶状体,同样在条斑紫菜和坛紫菜的原生质体培养中得到证实。

无性生殖对丝状体的增殖也发挥了重要作用。Knight^[14]认为,紫菜丝状体有以下几种无性生殖方式:1)丝状体可以通过粉碎成小的藻丝段,然后不断大量增殖;2)有些紫菜种类的丝状体可以产生丝状体单孢子,萌发成新的丝状体来进行增殖;3)部分紫菜的丝状体形成孢子囊枝后,可放散出单孢子进一步萌发形成丝状体。Tang等^[15]在坛紫菜中也发现了同种现象。

黑木、宗尚等^[16]研究认为,染色体数目与无性生殖方式有一定的关系,染色体 $n=4$ 以上的都没有无性生殖,而有无性生殖的种类皆为 $n=3$ 和 $n=2$ 的紫菜种类。由于此方面的研究较少,不能得出确切的结论,还有待于进一步的研究证实。

1.2 有性生殖

有性生殖是指经过两性生殖细胞——雌雄配子的结合产生合子,再发育成新个体的生殖方式。有性生殖产生的后代具有双亲的遗传特性,在进化过程中产生了新的基因,提供了广泛的重组机会,有更大的生活力和变异性,从而有利于提高在变化环境下的生存能力,对生物的进化具有重大意义。紫菜属的有性生殖很久以前就是藻类学家讨论的话题。Berthold在1882年首次报道*P. leucosticta*发生了有性生殖,后来许多研究者又观察到其他种也存在有性生殖现象^[17]。目前认为有性生殖是紫菜属大多数种类的主要繁殖方式。

紫菜雌雄生殖细胞在藻体的分布有多种情况,这种有性生殖形式的多样化是进化过程中的不同表现。主要有以下几种:1)雌雄同体混杂分布型(*P. lacerta*型),即雌雄生殖细胞混生。具有这种特性的紫菜有*P. amplissima*、*P. clumbia*、*P. kuniedae*、*P. leucosticta*、*P. maculosa*、*P. perforata*、*P. setiat*、*P. suborbiculata*、*P. vietnamensis*、甘紫菜(*P. tenera*)和条斑紫菜等20多种。由于雌雄部分混杂,自交在这种类型中有较高的发生率。2)雌雄同体分区分布型(*P. variegata*型)。已经报道的有紫菜*P. minata*、*P. purpurea*^[18]、*P. purpureo-violacea*、

P. umbilicalis、*P. katadae* 和 *P. variegata*^[19]。这种类型的紫菜雌雄同体,且雌雄生殖细胞沿着叶片的纵轴明显的分布于两侧。这样自交的机会较雌雄同体混杂分布型小得多。3)雌雄异体型(*P. dentata* 型)。紫菜 *P. argusta*、*P. dentata*^[20]、*P. insolita*、*P. lacinia*、*P. linearis*、*P. ochotensis*、*P. pseudolineatis*^[20] 和 *P. schizophylea* 以及中国的坛紫菜都属于这种类型。这些紫菜的叶状体除 0.01%~0.1% 是雌雄同体外,其余均为雌雄异体,因而杂交在这种类型来讲极为普遍,从进化角度看,这种生殖方式也是紫菜属中最高有性生殖方式。

1.3 单性生殖

单性生殖是指雌雄生殖细胞,不经过相互结合而由雌配子或雄配子单独发育成新个体的生殖方式。它分为天然单性生殖和人工单性生殖两种。在理论上,单性生殖可以分为孤雌生殖和孤雄生殖。单性生殖在自然界中出现频率很低,人工进行单性生殖的途径有:组织和细胞离体培养、远源杂交、辐射、化学药物处理和激光等方法。

一般来说,高等植物或低等藻类如海带等单性生殖的共同特点是单倍体孢子体必须进行自然或人工诱导染色体加倍,进行减数分裂才能产生配子(单倍体),再进行单性生殖。单倍体孢子体是不育的,不能产生配子,如高等植物的花药培养或孤雌生殖。在海藻方面,早在 1973 年 Nakahara 等^[21]就报道,褐藻类的厚叶翅藻(*Alaria crassifolia*)的雄配子体经无配生殖产生单倍体孢子体。海带和裙带菜的孤雌生殖中发现叶状体细胞的染色体能自然加倍,形成孢子囊,进行减数分裂,由此产生雌配子体和形成雌性生活史,雌配子体产生的后代均为雌性^[22];而雄配子体单性生殖的叶状体,其染色体是单倍体,不能形成孢子囊,后代均是高度不育的^[23-24]。

对紫菜中是否存在单性生殖仍然存在争议。Hawkes^[25]认为,紫菜有极大的适应性,所产生的果孢子不一定是受精后的产物;也可能会单性形成。有报道在几种紫菜中也发现了单性生活史^[26-31],染色体周史为 n 。曾庆国等^[32]利用单个体细胞(n)隔离培养,得到了丝状体($2n$),培育出遗传物质高度纯合的坛紫菜无性纯合系,并完成整个生活史。但对其单倍体细胞是如何加倍的以及是否存在单性生殖并未做出讨论。由于紫菜雌配子获得较难,且得到的果胞是否受精很难判断,因此在这方面的研

究还很欠缺。对雄配子的发育情况也有不同观点,阎柞美^[33]认为紫菜单个雄性生殖细胞能发育成新的叶状体;而 Polne^[34]和戴继勋^[35]的研究表明,雄性生殖细胞不能再生叶状体。关于紫菜的核相,在丝状体为单倍体以及雌配子的孤雌生殖或雄配子的无配生殖方面已有报道^[26-31,33-35],但仍缺乏有说服力的证据。它们是否与高等动植物或褐藻类的单性生殖有所不同,仍需要更多的实验来加以证实。

传统的观点认为,单性生殖失去了基因重组的机会,因而必然难以适应变化的环境,加上有害基因的暴露,似乎步入了进化的歧途,在生物演化历程中只能短期存在^[36]。但是,人们发现近 50 种单性动物不仅没有因失去基因的重组和交换而绝灭,反而表现出强大的生命力^[37]。在紫菜的单性生殖中是否存在类似现象是值得关注的问题。

2 生活史

紫菜的生活史(life history)也称紫菜的生活周期,它是紫菜一生中所经历的循环过程,即细胞分裂、细胞增殖、细胞分化,最终产生与亲代基本相同的子代的生殖、生长和发育过程。Drew^[38]对紫菜 *P. umbilicalis* 的研究中发现一种叫 *Conchoecis rosea* 的藻类,实际上是紫菜生活史中的一个存在阶段,从此紫菜生活史的研究取得了突破性进展。

紫菜属具有丰富的生活史多样性,近年来通过藻类学家的研究对几种主要栽培紫菜的生活史的认识越来越明确,并发现了一些新的生殖方式。马家海等^[39]依据孢子的特点,将紫菜生活史分为 3 个主要类型:有单孢子型生活史,如条斑紫菜(*P. yezoensis*)和少精紫菜(*P. oligospermatangia*, $n=3$);无单孢子型生活史,如坛紫菜(*P. haitanensis*)和半叶紫菜华北变种(*P. katadae* var. *hemiphylla*, $n=5$);无壳孢子型生活史,如贝壳紫菜(*P. tanuipedalis*)。但这种分类法涉及的紫菜种类有限,局限性大。以前也有学者从不同的角度根据不同分类标准做出了不同的生活史分类^[40-42],但都存在一定的局限性。

根据形态学和生殖方式笔者把紫菜生活史划分为 4 类(图 1),即无性生活史(图 1-A)、有性与无性混合生活史(图 1-B)、有性生活史(图 1-C)和单倍核相生活史(图 1-D)。

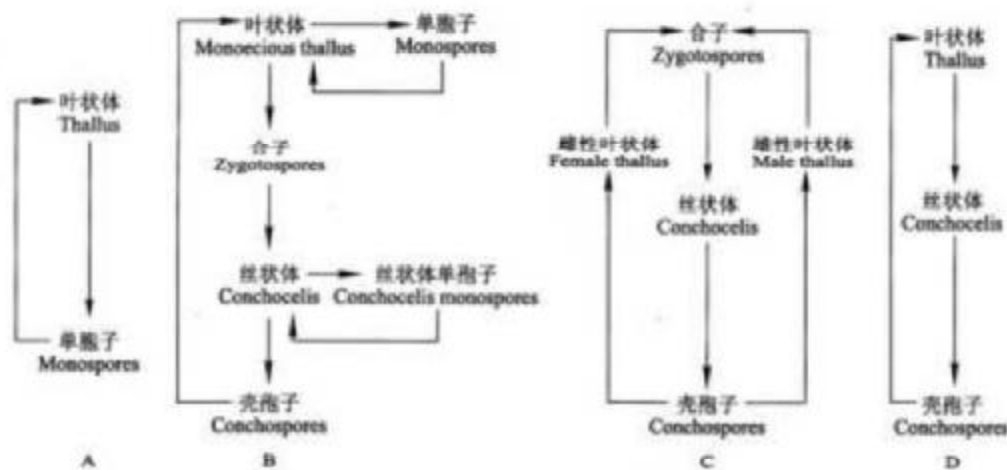


图1 紫菜的生活史

Fig.1 Life history of *Porphyra*

2.1 无性生活史

有些紫菜可以不经雌雄配子的结合而通过无性生殖方式繁殖后代,这种生活史在有性与无性混合生活史中较普遍,它们除存在有性生殖外也存在无性生殖,通过产生单孢子形成新的叶状体。无性生活史同时也有其特殊性。有极少数紫菜有性生殖的发育条件不具备,它们没有生殖细胞,而整个一生完全为无性生殖,如 Notoya^[42]发现有一种紫菜只能通过叶状体上的单孢子来产生叶状体后代。

2.2 有性与无性混合生活史

这个阶段一个个体的生活周期中同时存在有性与无性生殖。紫菜的有性生活史属于异型世代交替,由配子体世代——叶状体与孢子体世代——丝状体组成。叶状体成熟以后分别产生雌雄生殖细胞。两性细胞结合形成受精合子,经有丝分裂形成果孢子。果孢子脱离藻体钻入石灰质基质中(自然条件下多为贝壳)萌发成丝状体(即壳斑藻 conchocelis)。丝状体发育一段时间形成孢子囊枝,产生壳孢子。秋季气温降低,壳孢子放散,附着在自然或人工生长基上萌发成幼苗,长大成为叶状体。这种生活史在紫菜中占大多数,为雌雄同体,且多数是自交,如 *P. umbilicalis*、*P. ochotensis*、*P. perforata*、*P. tenera* 和 *P. gardneri* 等^[41]。过去认为坛紫菜叶状体只有有性生殖,但后来发现叶状体营养细胞能再生叶状体,并发现存在单孢子^[7]。Miura^[43]和马家海^[44]所提到的贝壳紫菜也属此类,只是丝状体端部的成熟细胞不脱离丝状体,当叶状体发育到

一定阶段再脱离丝状体。Krishnamurthy^[45]在 *P. cuneiformis* 的丝状体培养中也发现了同样的现象。

2.3 有性生活史

在自然状态下,叶状体只有有性生殖。这种类型的叶状体雌雄同体极少,雌雄异体占绝大多数。如 *P. dentata* 只有典型的有性生活史^[42]。一般来说,这种类型的紫菜藻体较厚,不易释放出孢子。

2.4 单倍核相生活史

这一时期雌性生殖细胞经细胞分裂发育成丝状体继续发育产生叶状体,染色体周史为 n 。如 *P. spiralis* 形成无配孢子萌发形成单倍体丝状体,然后放散单倍体壳孢子再萌发形成新叶状体^[26]; *P. umbilicalis*^[27] 和 *P. papenfussii*^[28] 的整个生活史都是单倍体; Conway^[29] 和 Mumford^[30] 在 *P. sanjuanensis*、*P. brumalis* 和 *P. variegata* 的研究中也未发现二倍体世代的存在。Freshwater 和 Kapraun^[31]则认为, *P. carolinensis* 一生只有二倍体世代, $2n$ 为 4,实际上它也是单倍体,即 $n=4$,而不是 $2n=4$ 。

总之,紫菜的生殖和生活史方面的研究虽取得了一定进展,但还有一些问题存在分歧,亟待解决。由于紫菜所处的进化地位,推测可能存在生殖方式的多样性,还有尚未发现的生殖方式或对其认识不够全面。紫菜在自然环境下与人工培养条件下生殖方式和生活史的表现是否不同,都有待于藻类学家进行更深入与广泛的研究。生殖方式的多样性决定了生活史的多样性,深入认识和了解紫菜的生殖和

生活史,不仅为紫菜的遗传理论基础提供资料,而且在育种实践中也具有重要意义。

参考文献:

- [1] FAO. 2003 Yearbook. , Fishery statistics, aquaculture production 2001. Vol. 92/2. Formerly published as: FAO Fisheries Circular N. 815 "Aquaculture Production Statistics" in [http://www.fao.org/fi/statist/statist.asp\(18/09/2003\)](http://www.fao.org/fi/statist/statist.asp(18/09/2003)).
- [2] 戴维助. 用海藻细胞工程技术发展我国的海水养殖业[J]. 世界科技研究与发展, 2002, 24(3): 28-31.
- [3] 戴维助. 大型海藻细胞工程研究与应用[A]. 中国科学技术前沿[C]. 北京: 高等教育出版社, 2002, 5: 695-722.
- [4] Nelson W A, Brodie J, Guiry M D. Terminology used to describe reproduction and life history stages in the genus *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) [J]. J Appl Phycol, 1999, 11: 407-410.
- [5] Magne F. Classification and phylogeny in the lower Rodophyta: a new proposal [J]. J Phycol, 1991, 27(Suppl.): 46.
- [6] 戴维助. 用细胞工程技术发展我国的紫菜养殖业[J]. 生物工程进展, 2000, 20(6): 3-4, 8.
- [7] 李世英. 坛紫菜叶状体形成放散孢子的初步研究[J]. 海洋与湖泊, 1988, 19(6): 594-597.
- [8] 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.
- [9] Komman P. Life histories of monostromatic *Porphyra* species as a basis for taxonomy and classification[J]. Eur J Phycol, 1994, 29: 69-71.
- [10] Kuragi M. Systematics of *Porphyra* in Japan[A]. Contributions to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific [J]. Kobe: Japanese Society of Phycology, 1972, 167-191.
- [11] Yan X H, Fujita Y, Aruga Y. High monospore-producing mutants obtained by treatment with MNNG in *Porphyra sensensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta) [J]. Hydrobiologia, 2004, 512 (1-3): 133-140.
- [12] 唐延林. 紫菜营养细胞和原生质体的分离与培养[J]. 山东海洋学院学报, 1982, 12(4): 37-44.
- [13] Nelson W A, Knight G A. Endosporangia—a new form of reproduction in the genus *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) [J]. Bot Mar, 1995, 38(1): 17-20.
- [14] Knight G A, Nelson W A. An evaluation of characters obtained from life history studies for distinguishing New Zealand *Porphyra* species [J]. J Appl Phycol, 1999, 11: 411-419.
- [15] Tang X, Fei X. Development of suspended conchocelis of *Porphyra haitanensis* [J]. Chin Ocean Limn, 1998, 16(4): 339-345.
- [16] 黑木宗尚, 岩崎英雄. 藻类繁殖的进步——ノリ生物学研究[M]. 东京: 恒星社厚生阁, 1971, 1-49.
- [17] 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]. Bot Mar, 1989, 32: 1-8.
- [18] Mitman G G, van der Meer J P. Meiosis, Blade development and sex determination in *Porphyra purpurea* (Rhodophyta) [J]. J Phycol, 1994, 30: 147-159.
- [19] Notuya M, Sagawara M. Influence of temperature and photoperiod on the life history of *Porphyra arigata* (Gelidium) Gelidium (Bangiales, Rhodophyta) in culture [J]. Bull Jap Society Sci Fish, 1999, 65(1): 55-59.
- [20] 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.
- [21] Nakahara H, Nakamura Y. Parthenogenesis, apogamy and apospory in *Alaria crassifolia* (Laminariales) [J]. Mar Biol, 1973, 18(4): 327-332.
- [22] 戴维助, 崔克进, 欧毓麟, 等. 海带孤雌生殖和染色体自然加倍的研究[J]. 海洋学报, 1992, 14(1): 107-109.
- [23] 戴维助, 欧毓麟, 官庆礼. 海带雌配子体的发育研究[J]. 青岛海洋大学学报, 1997, 27(1): 41-43.
- [24] 戴维助, 崔克进, 韩宝芹, 等. 海带雄配子体单性生殖叶状体的特性[J]. 海洋通报, 2000, 19(2): 20-24.
- [25] Hawkes M W. Sexual reproduction in *Porphyra ginseng* (Smith et Hollenberg) Hawkes (Bangiales, Rhodophyta) [J]. Phycologia, 1978, 17(3): 329-353.
- [26] Kapraun D F, Leman A J. Field and culture studies of *Porphyra spinulosa* var. *amplifolia* Oliveira Filho et Coll (Bangiales, Rhodophyta) from Isla de Margarita, Venezuela [J]. Bot Mar, 1987, 30: 483-490.
- [27] Krishnamurthy V. Cytological investigation of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) [J]. J Ag Ann Bot, N S, 1959, 24: 147-176.
- [28] Yabu H. Cytology in two species of *Porphyra* from the straits of Nereocystis leucomera (Mert.) Post. Ex Frpe [J]. Bull Fac Fish Hokkaido Univ, 1970, 20: 243-251.
- [29] Conway E, Cole K. Observations on an unusual form of reproduction in *Porphyra* (Rhodophyceae, Bangiales) [J]. Phycologia, 1973, 12(3/4): 213-225.
- [30] Mumford T F. Observations on the distribution and seasonal occurrence of *Porphyra Schizophylla* Hollenberg, *Porphyra turia* Krishnamurthy, and *Porphyra braumii* sp. nov. (Rhodophyta, Bangiales) [J]. Syesis, 1975, 8: 321-332.
- [31] Freshwater D W, Kapraun D F. Field, culture and cytological studies of *Porphyra carolinensis* Coll et Cox (Rhodophyta, Bangiales) from North Carolina [J]. Jap J Phycol, 1986, 34: 251-262.
- [32] 曹庆国, 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.
- [33] 阎作美. 华北半叶紫菜单个体细胞培养的研究[J]. 海洋药物, 1985, 14(2): 41-42.
- [34] Polne M, Beniaminov M, Gibor A. Vegetative propagation of *Porphyra perforata* [J]. Hydrobiologia, 1984, 116/117: 308-313.
- [35] 戴维助, 包振民. 坛紫菜原生质体的发育研究[J]. 遗传学报,

- 1988,15(4):299-302.
- [36] Muller H J. The relation of recombination to mutational advance [J]. *Mutat Res*, 1964,1:2-9.
- [37] 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.
- [38] Drew K M. Conchocelis-Phase in the life history of *Porphyra umbilicalis*(L.)Kütz[J]. *Nature*, 1949,164:748-749.
- [39] 马家海,许璞,朱建一. 海洋红藻遗传学——紫菜[A]. 海藻遗传学[M]. 北京:中国农业出版社,2005.193.
- [40] Notoya M, Kikuchi N, Matsuo M, et. Culture studies of four species of *Porphyra* (Rhodophyta) from Japan[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1993,59:431-436.
- [41] Kornmann P. Life histories of monostromatic *Porphyra* species as a basis for taxonomy and classification[J]. *Eur J Phycol*, 1994,29:69-71.
- [42] Notoya M. Diversity of life history in the genus *Porphyra*[J]. *Nat Hist Res Special Issue*, 1997,3:47-56.
- [43] Miura A. A new species of *Porphyra* and its conchocelis-phase in nature [J]. *J Tokyo Univ Fish*, 1961,47:305-311.
- [44] 马家海,申宗岩. 贝壳紫菜单孢子和叶状体的研究[J]. *水产学报*,1996,20(2):132-138.
- [45] Krishnamurthy V. The conchocelis phase of three species of *Porphyra* in culture[J]. *J Phycol*, 1969,5:42-47.

Reproduction and life history of *Porphyra*—A review

WANG Juan¹, DAI Ji-xun¹, ZHANG Yi-ting², YANG Kun-feng¹, ZHAO Rui-zhen¹

(1.Division of Life Science and Technology, Ocean University of China, Qingdao 266003, China; 2.Department of Agronomy, Heze College, Heze 274030, China)

Abstract: *Porphyra* is the highest economic-value seaweed in the world at present. *Porphyra* completes the life history and propagates its offspring by different reproduction fashions. Asexual reproduction and sexual reproduction are the two main reproduction fashions in *Porphyra*. Monogony is a special kind of sexual reproduction. The diversity of reproduction fashion decides the diversity of life history, which is a different response to different environment during the evolution. The study on genetic basis of *Porphyra* is very important to its breeding exploitation, including the reproduction and life history, which are controlled by gene. The status quo of studies on the reproduction and life history of *Porphyra* and the unsolved problems are discussed in this paper, which can provide references to further study and application. [Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(2): 322-327]

Key words: *Porphyra*; reproduction; life history

Corresponding author: DAI Ji-xun. E-mail: daijx@mail.ouc.edu.cn