

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2019.19024

紫菜遗传育种研究进展

丁洪昌^{1, 2, 3}, 严兴洪^{1, 2, 3}

1. 上海海洋大学水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 201306;

2. 上海海洋大学水产科学国家级实验教学示范中心, 上海 201306;

3. 上海海洋大学上海水产养殖工程技术研究中心, 上海 201306

摘要: 对中国紫菜(*Pyropia/ Porphyra*)种质资源进行了详细的介绍, 从育种技术、育种目标和育种成果 3 个方面综述了紫菜育种领域的研究进展。育种技术以选择育种、杂交育种和诱变育种为主, 分子遗传育种在探索之中。育种目标在优质、高产的基础上, 结合气候变化、不同海区环境, 培育耐高温、耐低盐等抗逆性强的品种。目前, 中国已培育出紫菜新品种 6 个, 其中坛紫菜 4 个, 条斑紫菜 2 个。最后, 作者提出中国紫菜产业发展面临的一些问题, 期望良种选育与产业发展相结合, 为科研工作者进一步开展紫菜育种研究提供参考。

关键词: 紫菜育种; 种质资源; 育种技术; 育种目标

中图分类号: S968

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2019)03-0592-12

紫菜(*Pyropia/Porphyra* spp.)在系统分类学上隶属于红藻门(Rhodophyta), 原红藻纲(Protofloridae), 红毛菜目(Bangiales), 红毛菜科(Bangiaceae), 是一类生长在潮间带的海藻, 其分布范围涵盖了寒带、温带、亚热带和热带海域^[1]。紫菜营养丰富、味道鲜美, 富含蛋白质、无机化合物、不饱和脂肪酸、维生素和矿物质, 其中蛋白质的成分高达 25%~50%, 所以在食品和医药领域具有广阔的前景^[2]。另外, 近年来有关紫菜多糖和藻胆蛋白的抗衰老、抗凝血和降血脂作用也多有报道^[3-4]。紫菜是世界上产值最高的栽培海藻, 在中国、日本和韩国被大规模栽培^[5]。目前, 中国紫菜栽培产业规模达 64152 hm², 年产量 114171 t, 居世界首位, 产品已出口到五大洲 65 个国家和地区^[6]。另外, 紫菜具有较强的吸收氮磷和固定碳的能力, 其栽培对浅海富营养化的修复和改善也有重要作用^[7]。

紫菜栽培的历史最早可追溯到 300 多年前,

据《平潭县志》^[6]记载, 当地藻农用石灰水清除杂藻, 来提高紫菜的产量, 这种方法一直沿用到 20 世纪 50 年代, 被称作“菜坛养殖法”。1949 年, 英国藻类学家 Drew^[8]首次阐明了壳斑藻就是紫菜生活中的丝状体阶段。随后, 黑木宗尚^[9]和曾呈奎等^[10]几乎同时完成了紫菜生活史的研究, 开创了现代人工栽培紫菜新时期。初期的紫菜人工栽培模式, 其育苗方式是每年春季从栽培群体中选取成熟的叶状体为种藻, 或从自然分布的野生群体中采集叶状体为种藻, 随后收集它们放散的果孢子接种至贝壳上培养成贝壳丝状体, 待秋季时, 贝壳丝状体成熟后放散壳孢子, 后者附于网帘上, 并于海上被栽培成叶状体。这种传统的育苗方式, 虽然解决了紫菜栽培的“种子”数量问题, 但未解决“种子”的质量问题, 因为近亲繁殖, 易导致栽培种质性状质量下降。1957 年, 新崎敏盛首次在紫菜栽培筏架上观察到紫菜群体中具有不同生长特性的个体, 并且发现这些特性可遗传, 因此提

收稿日期: 2019-02-12; 修订日期: 2019-03-02.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31072208); 国家重点研发计划“蓝色粮仓科技创新”重点专项(2018YFD0900606); 浙江省农业(水产)新品种选育重大科技专项(2016C02055-6); 江苏省科技计划(现代农业)重点项目(BE2018335).

作者简介: 丁洪昌(1990-), 男, 博士研究生, 从事海藻遗传育种研究. E-mail: dhongchang@126.com

通信作者: 严兴洪, 教授, 从事海藻遗传育种、生理生态和分子生物学研究. E-mail: xhyan@shou.edu.cn

出了紫菜遗传育种的概念^[6]。

本文对中国紫菜种质资源进行详细的介绍, 并从育种技术、育种目标及育种成果等方面综述紫菜育种领域的研究进展, 同时提出当今中国紫菜产业发展面临的一些问题, 为科研工作者进一步开展紫菜育种研究提供参考。

1 中国紫菜种质资源

目前, 中国紫菜属有 24 种及变种^[11]。按照紫菜叶状体营养细胞的层数(1 层或 2 层), 以及细胞中星状色素体的个数(1 个或 2 个), 紫菜属又分为真紫菜亚属(*Euporphyra*)、双皮层紫菜亚属(*Diploderma*)和双色素体亚属(*Diplastidia*)3 个亚属^[12]。其中真紫菜亚属藻体的细胞层数为 1 层, 且单个细胞含 1 个星状色素体, 中国的紫菜属物种都属于该亚属。藻类学家曾呈奎等^[13]根据藻体边缘细胞的特征, 将真紫菜亚属分为 3 组: (1)全缘紫菜组, 叶片边缘平滑, 边缘细胞形态与其他营养细胞无区别; (2)刺缘紫菜组, 叶片边缘具明显的刺突, 后者由 1 个或几个细胞形成; (3)边缘紫菜组, 叶片边缘由几排退化细胞所组成。根据这种划分, 对中国的紫菜属物种分类如下: 全缘紫菜包括铁钉紫菜(*P. ishigecola*)、半叶紫菜华北变种(*P. katadai* var. *hemiphylla*)、少精紫菜(*P. oligospermatangia*)、青岛紫菜(*P. qingdaoensis*)、深裂紫菜(*P. schistothallus*)、列紫菜(*P. seriata*)、甘紫菜(*P. tenera*)、柔薄紫菜(*P. tenuis*)和条斑紫菜(*P. yezoensis*); 刺缘紫菜包括皱紫菜(*P. crispata*)、长紫菜(*P. dentata*)、福建紫菜(*P. fujianensis*)、广东紫菜(*P. guangdongensis*)、坛紫菜(*P. haitanensis*)、坛紫菜养殖变种(*P. haitanensis* var. *culta*)、坛紫菜巨齿变种(*P. haitanensis* var. *grandidentata*)、坛紫菜裂片变种(*P. haitanensis* var. *schizophylla*)、单孢紫菜(*P. monosporangia*)、多枝紫菜(*P. ramosissima*)、圆紫菜(*P. suborbiculata*)、圆紫菜青岛变种(*P. suborbiculata* var. *qingdaoensis*)和越南紫菜(*P. vietnamensis*); 边缘紫菜包括刺边紫菜(*P. denticulata*)和边紫菜(*P. marginata*)^[6]。

紫菜属物种虽然在寒带、温带、亚热带和热

带海域均有分布, 但亚热带至温带海域的物种多样性丰富^[6]。紫菜在中国的地理分布也遵循这个规律, 主要分布在黄渤海到东南沿海的潮间带, 另外, 也有少数紫菜物种分布在台湾和海南岛沿海, 且它们的分布具有区域性特征。在黄渤海自然分布的紫菜物种主要是条斑紫菜、甘紫菜和半叶紫菜, 在东南沿海主要是坛紫菜、皱紫菜和长紫菜等^[6]。另外, 圆紫菜在中国沿海分布较广, 从南到北均有其生长, 是一个广温性种类^[6]。目前, 以自然类群和生境环境为基础, 在中国形成了长江以北的条斑紫菜和长江以南的坛紫菜 2 大栽培区域^[14-15]。近 10 年来, 温室效应导致全球气候变暖, 海水温度逐渐升高, 对耐高温性更强的紫菜物种, 例如皱紫菜、长紫菜和圆紫菜的栽培和育种试验也在进行当中^[16-18]。另外, 分布于亚热带地区的紫菜, 例如印度产紫菜(*P. radi* 和 *P. chauhanii*), 其预测具有耐高温性强、与中国产紫菜亲缘关系较远等优点, 研究者将它们引进国内用于育种工作^[19-21]。

20 世纪 90 年代起, 随着对紫菜核相研究的深入, 以及减数分裂在紫菜生活史中发生时期的确定, 藻类学家认识到, 紫菜不能简单地通过不同基因个体之间的交配达到某些双亲基因功能复合的“共效”性质, 进而提出了以单倍体为背景构建紫菜育种学的基础, 以此为基础, 获得了一批稳定的育种材料, 选育出一些优质抗逆品系, 并于 1999 年建立了“国家级紫菜种质库”。该种质库主要负责紫菜种质资源的收集、鉴定和保存, 在此基础上对栽培种质进行优质、高产和抗逆等特性的选育和优化。目前该种质库保存了坛紫菜、条斑紫菜和半叶紫菜等 10 多个种的紫菜种质^[22]。

坛紫菜是中国南方沿海栽培规模最大的紫菜物种, 其年产量约占全国紫菜年产量的 75%^[14], 为保存坛紫菜种质资源的多样化, 2009 年在集美大学建立了“南方坛紫菜种质库”。该种质库采集了中国南方不同海区、不同生境的野生坛紫菜, 并将其制备成野生种质资源, 另外, 也对坛紫菜优良栽培种质进行制备、研究和推广, 共保存了坛紫菜种质 529 株系。

2 育种技术

紫菜育种是通过人为的方式, 改变紫菜的某些性状, 培育出能稳定遗传且具有优良性状的品种的过程^[23]。紫菜育种技术经历了几个阶段, 但大体是随着科学技术的进步和栽培经验的积累而发展的, 包括最初的大田选育(选择性育种), 以细胞生物学为基础的杂交育种、原生质体融合育种和诱变育种, 以及以分子技术为主导的基因工程育种。

2.1 选择性育种

选择性育种技术, 是通过从野生群体或人工栽培群体中选取具有优良性状的叶状体作为亲本, 并通过连续几代的栽培, 重复选择性状优良的叶状体, 直到形成良种。20 世纪 70 年代, 日本藻类学者首先对条斑紫菜和甘紫菜进行了选择性育种试验, 他们以人工栽培群体为亲本, 经过反复试验, 培育出了具有稳定遗传性状的栽培良种‘奈良轮条斑紫菜’(*P. yezoensis* f. *narawaensis*)和‘大叶甘紫菜’(*P. tenera* var. *tamatsuensis*)^[23]。这 2 个紫菜品种的培育成功, 极大地推动了日本紫菜产业的发展。20 世纪 80 年代, 中国藻类学家利用该技术也选育出了 1 个条斑紫菜长型品系, 后者在生产上表现出了明显的生长优势^[24]。2015 年, 骆其君等^[25]采用细胞工程育种和选择性育种技术相结合的方式, 培育出坛紫菜国审良种‘浙东 1 号’, 与坛紫菜野生栽培种相比, ‘浙东 1 号’的叶状体厚度提高 8.8%, 亩产量提高 15%以上, 壳孢子放散量提高 25%以上, 适宜在中国浙江和福建北部沿海栽培。

选择性育种的缺点: (1)选育过程受外界环境影响较大, 造成选育工作量大、周期长; (2)供选择的性状数目有限, 限制了育种的进一步操作。优点: (1)选育过程中个体表型性状易于观察和评判; (2)选育过程在海区进行, 待选育的藻体能表现出较好的海区适应性, 该方式结合细胞工程技术, 可以较为快速地选育出适宜生产栽培的新品种。

2.2 诱变育种

诱变育种技术, 是指利用物理或化学等诱变因子, 诱发紫菜组织细胞产生基因突变, 再从突

变体中筛选出具有生长、生化等优势个体的过程^[26]。近几年, 关于紫菜人工诱变育种所使用的诱变剂主要有物理诱变剂紫外线^[17-18]、 γ 射线^[16, 27]、重离子束^[28], 以及化学诱变剂 MNNG (N-甲基-N'-硝基-N-亚硝基胍)^[29-31]、EMS(甲基磺酸乙酯)^[32]等。

在化学诱变方面, 李琳等^[30]使用 MNNG 处理野生型坛紫菜叶状体, 从突变体中分离出了能稳定遗传的绿色突变体, 后者是进行坛紫菜遗传分析的宝贵材料。王金峰等^[33]利用 MNNG 处理了坛紫菜、条斑紫菜、少精紫菜和华北半叶紫菜的叶状体、丝状体和壳孢子, 发现这些组织经过诱变之后, 均可产生色素突变体, 同时这些色素突变体可用于后续的育种工作。Lee 等^[32]采用 EMS 对条斑紫菜的叶状体进行了诱变处理, 分离出一株生长速度快的品系。但 MNNG 和 EMS 均是致癌剂, 诱变过程中必须严密防护, 处理不当则会对人体伤害较大。

在物理诱变方面, γ -射线以穿透力强、诱发突变率高、周期短等优点而被广泛应用^[34]。严兴洪等^[35]证实了 ^{60}Co - γ 射线对紫菜叶状体的诱变效果较好, 且验证了突变品系的 F_1 叶状体是稳定突变体。随后利用该技术, 研究者培育出了中国第一个紫菜新品种坛紫菜‘申福 1 号’以及坛紫菜‘申福 2 号’等其他新品种(系)^[16, 36-39]。另外, Niwa 等^[28]利用重离子束诱变条斑紫菜也成功获得了色素突变体。但 γ -射线和重离子束是电离性质的, 具有一定的穿透力, 需要由专门人员在专门的设备中使用, 可操作性相对较差。紫外线的穿透能力较弱, 之前仅少量关于紫外线诱变紫菜原生质体的报道^[40], 近期, 研究者通过改变诱变过程中的操作方式, 利用紫外线诱变紫菜叶状体, 成功分离出稳定的色素突变体^[17-18]。紫外线对紫菜叶状体的诱变效果稍低于 ^{60}Co - γ 射线^[17-18, 35-36], 但其具有无须添加任何化学药品, 无二次污染, 具有高效、清洁、低成本且操作十分简便等优点, 在今后的紫菜诱变育种中具有较为广阔的前景。

诱变育种的缺点是随机性大, 诱变方向和性质不能控制, 较难实现有目的的调控; 优点是能在短时间内获得大量的突变体, 同时应用人工诱

变和逆境胁迫相结合的方法,也可较容易地选育出紫菜抗逆品系^[37-38, 41-46],其中的坛紫菜‘申福1号’和‘申福2号’、条斑紫菜‘苏通1号’和‘苏通2号’已被国家认定为适宜推广的水产新品种。

2.3 杂交育种

杂交育种技术,是通过基因型不同的紫菜品系进行交配,从产生的杂交种中,选取在生长、生化方面具有优势的新品种的方法。该技术的优势是可有目的地将亲本的优良性状集中到杂交后代中,同时可积累双亲中控制同一性状的不同微效基因,发挥杂交重组优势,产生在性状上超过亲本的类型^[26]。

1963年Suto^[47]利用当地的栽培品系进行杂交,打开了紫菜杂交育种的大门。随后,Miura等^[48]利用条斑紫菜2个色素突变体杂交培育出优良品系‘晓光号’。陈昌生等^[49]通过坛紫菜野生选育型和色素突变体进行杂交,获得5个具有一定生长优势和其他经济性状的杂交后代。纪德华通过坛紫菜品系间的杂交,培育出优质高产、耐高温性强的坛紫菜新品种‘闽丰1号’^[50]。刘美君等^[51]通过杂交选育出的条斑紫菜优良品系(HW-4),在壳孢子和叶状体的高温耐受性方面均得到明显提升。唐隆晨等^[52]和江灏等^[53]利用条斑紫菜色素突变体之间的杂交,分别选育出1个生长快、品质优、壳孢子放散量大且藻体颜色与野生色相近的品系(LC-14和A-18),有望在生产上应用。

在一定范围内,双亲之间的遗传距离越大,杂交重组优势越明显^[54],为此,相关研究者开展了一系列的紫菜种间杂交实验。Kim^[55]证明长紫菜与拟线形紫菜(*P. pseudolinearis*)的种间杂交是成功且可育的,并发现其杂交后代具有广温性,为后续选育广温性紫菜新品系奠定了基础。吴宏肖等^[19]通过坛紫菜与印度产紫菜(*P. radi*)的杂交,从杂交子代中选育出具有生长快、品质好、壳孢子放散量大等优良性状的新品系(HR-6)。但在进行条斑紫菜与甘紫菜^[56-57]、坛紫菜与长紫菜^[58]以及坛紫菜与皱紫菜(相关论文未发表)3组种间杂交实验中发现,杂合丝状体产生的壳孢子在萌发初期出现细胞崩溃死亡现象,最终的F₁壳孢子萌发体的存活率仅为1%左右,不易选育出具有优

良性状的新品系,较难进行后续的育种工作^[58]。

2.4 原生质体融合育种

原生质体融合育种,是通过PEG(聚乙二醇)化学融合或电融合等方法,诱导紫菜种内或种间的原生质体发生融合,并从后代中筛选新品系(种)。1982年,唐延林^[59]首次用酶法制备紫菜原生质体获得成功,为开展原生质体融合育种奠定了基础。Fujita等^[60]用PEG诱导融合条斑紫菜的野生型和绿色型原生质体,并获得了融合再生体。Araki等^[61]用PEG进行了条斑紫菜和甘紫菜的原生质体融合实验,但并未确定形成的细胞团来源于种间细胞发生的融合。戴继勋等^[62]用PEG诱导条斑紫菜和坛紫菜的原生质体发生融合,观察发现其融合率为5%~10%,融合细胞形成一个愈伤组织状的多细胞团,但后者并未发育成正常植株。陈昌生^[63]进行了坛紫菜和条斑紫菜原生质体的电融合实验,发现经优化的刺激电压、融合缓冲液种类和蛋白酶前处理,可使其融合率达到21%~31%,且融合细胞长成了多细胞团。随后,陈昌生^[64]分别应用PEG法和电融合法进行了坛紫菜和拟线形紫菜的原生质体融合实验,发现PEG法的细胞融合率为4.9%~10.2%,电融合法的细胞融合率达到32.3%,融合细胞先发育成细胞团,随后逐渐变成愈伤组织,经过诱导培养,从愈伤组织上长出小紫菜,这些小紫菜可能同时具有坛紫菜和拟线形紫菜的遗传信息,为进一步开展原生质体融合育种奠定了基础。Mizukami等^[65]将条斑紫菜和圆紫菜的原生质体进行电融合,融合细胞形成的细胞团经一段时间培养后可形成并释放单孢子,后者发育成小叶状体,同时从形态学发现,有些小叶状体预测是两种紫菜发生了基因重组后所产生的。

在紫菜种内或种间的原生质体融合研究方面,藻类研究者已开展了较多的研究,但至今仍未有利用此技术获得紫菜栽培品系的报道。另外,严兴洪^[66]进行了坛紫菜原生质体的融合实验,根据融合体的再生体及其无性繁殖体的观察结果,推断出原生质体融合体只发生了细胞质融合,并没有发生真正的核融合。进行融合的细胞其核基因不能发生遗传重组,并在后续的细胞分裂中发生

分离,融合再生体较难同时具有双亲的优点。因此,目前原生质体融合育种技术还不能成为一种实用的育种手段。

2.5 基因工程育种

紫菜基因工程技术,是以紫菜为研究对象,利用相关工具将特定基因运送到紫菜组织细胞中,并使之复制和表达,从而创造出紫菜新品种的技术。与细胞生物学诱变方法相比,以分子技术为主导的基因工程育种具有很强的目的性。Moon 等^[67]和 Goff 等^[68]发现许多红藻存在大量具有种特异性和转录活性的小片段质粒,从中筛选出 1 个可用做载体来进行紫菜基因工程研究。Kuang 等^[69]用 *GUS* 作指示基因在条斑紫菜中获得了瞬时表达。Fukuda 等^[70]以 *PyGUS* 作指示基因,以 *GAPDH* 为启动子,提高了条斑紫菜的瞬时表达系统的可重复性和有效性。Hirata 等^[71]首次报道了将选择标记连接到 *PyGUS* 指示基因,并转录到条斑紫菜细胞核中,被转录的基因在条斑紫菜整个生活史中均能得到稳定表达。Uji 等^[72]报道了利用细菌的抗生素基因(*PyAph7*)作为选择标记,在条斑紫菜中进行了稳定的表达。Kong 等^[73]以 *eGFP* 为报告基因、*Cat* 为选择标记、*PpsbA* 为启动子首先构建了条斑紫菜的质体表达系统。

紫菜的一些选育性状,例如叶状体的生长速度、耐低盐、耐高温等特性相关的基因筛选,应用到基因工程育种,对于针对性地选育出优质、高产、抗逆性强的紫菜新品种具有重大的意义。目前,相关研究者对紫菜基因工程育种方面也进行了一些尝试^[74-90],Xu 等^[75]构建了坛紫菜的遗传连锁图谱,并鉴定了 15 个与重要经济性状相关的 QTL(数量性状位点),为开展坛紫菜基因工程育种提供了重要的平台。Yang 等^[76]利用高通量测序技术,对条斑紫菜 8 个不同的样品进行转录组分析,获得了数百个与抗逆性相关的 *unigenes*,包括与干燥、高光耐受性、类黄酮生物合成、活性氧清除等抗逆性过程相关的调控基因,Im 等^[77]对列紫菜的配子体叶状体的转录组进行分析,筛选到 754 个应对非生物胁迫反应的差异表达基因,为后续研究紫菜抗逆性基因提供了宝贵的资源。Sun 等^[78]和 Wang 等^[79-80]分别进行了条斑紫菜和

坛紫菜应对高温胁迫的转录组分析,昌晶等^[81]筛选出了坛紫菜在高光胁迫下进行基因表达 qRT-PCR 分析的最适内参基因 *UBC*,为深入研究紫菜应对高温或高光胁迫的机制和进一步筛选耐高温或高光性相关基因提供了基础资料。随后,根据转录组分析结果,相关研究者对筛选到的一些紫菜抗逆性基因进行了克隆与表达分析^[82-90]。但整体而言,紫菜基因工程育种仍处于初级阶段,需要研究者进一步探索。

3 育种目标

育种目标,是指对所要育成品种应具备一系列优良性状的要求指标。紫菜育种的目的是提供符合生产发展需求的紫菜品种,因此育种目标也应随着生产和市场需求的改变而改变。

紫菜良种培育始于 20 世纪 70 年代,研究者发现栽培的紫菜种质质量性状下降,所以产量高是当时的主要育种目标。在品种选育中,紫菜叶状体的生长快慢是鉴定品种是否优良的关键指标。例如日本的紫菜栽培良种‘奈良轮条斑紫菜’和‘大叶甘紫菜’,在选育时以个体大、性状稳定为主要考察点^[23]。

随着生活水平的提高,人们越来越关注营养平衡和自身的健康,对紫菜产品的品质要求也有所提高,品质也成为紫菜育种的主要目标。紫菜品质的好坏主要取决于叶状体中 3 种主要光合色素(叶绿素 a、藻红蛋白和藻蓝蛋白)含量的高低^[91]。所以目前相关研究者在培育紫菜新品种(系)时,叶状体的色素蛋白含量高低是鉴定品种(系)优良与否的又一关键指标^[16-20, 45-46]。

近十几年,受全球气候变暖的影响,在紫菜壳孢子采苗期间和海区栽培的第 1 个月左右,温度回升现象时常发生,这影响了紫菜壳孢子的萌发和叶状体的生长,严重时会引起大规模掉苗和烂苗,给生产造成巨大的经济损失^[39, 41]。因此培育紫菜耐高温品种(系)对紫菜产业的可持续发展具有重要价值。目前,多位学者通过杂交育种和诱变育种等技术成功培育出多个耐高温性强的紫菜品种(系)^[37-39, 41, 43, 51],其中的坛紫菜国家审定良种‘申福 1 号’、‘申福 2 号’、和‘闽丰 1 号’均具

有产量高、品质优、耐高温性强等优点,它们的大规模推广,为解决坛紫菜栽培过程中的烂菜问题起到了积极作用。

在生产上使用新品种时,对壳孢子放散量也有较高的要求。若壳孢子放散量不足,只能通过增加贝壳丝状体的贝壳数量来满足采苗所要求的壳孢子数量,相对就增加了苗种成本,所以,壳孢子放散量也是紫菜新品种选育的一个重要目标性状^[19, 51-53]。

在紫菜栽培期间,尤其是刚下海挂网的壳孢子苗,如果遭遇强台风或者持续性的强降雨,会导致栽培海域表层的海水盐度急剧下降,造成壳孢子苗生长变慢或脱苗,影响产量,因此,培育耐低盐紫菜新品种(系)具有重要意义。另外,耐低盐紫菜新品种(系)也可在近河口的低盐度海区栽培,拓宽栽培海域,缓解传统紫菜栽培海区密度过大的压力。近年来研究者已经培育出多个耐低盐紫菜新品系^[42, 92-93],但海区栽培实验目前未见有报道。

4 中国紫菜育种成果

截至2018年,中国已有国家审定紫菜良种6个,其中坛紫菜4个,条斑紫菜2个。坛紫菜中的‘申福1号’^[37]、‘申福2号’^[38]和‘闽丰1号’^[50]具有优质高产、耐高温性强等优点;‘浙东1号’^[25]具有高产、壳孢子放散大等优点。条斑紫菜中的‘苏通1号’^[45]和‘苏通2号’^[46]具有优质高产、耐高光等优点。这些紫菜新品种的推广,促进了中国紫菜产业的健康发展,产生了巨大的经济效益和社会效益。

5 展望

5.1 充分利用已有的种质资源,选择性引进外来种质资源

紫菜种质资源至关重要,目前国内栽培的紫菜物种主要是坛紫菜和条斑紫菜,在它们的栽培过程中遇到的问题,可在其他紫菜物种中寻求解决办法。例如近年来,Monotilla等^[94]研究表明中国广东产的圆紫菜具有耐高温的潜力;陈伟洲等^[95]通过比较皱紫菜、长紫菜和坛紫菜的叶状体对高温胁迫的生理响应,发现皱紫菜和长紫菜的高温

耐受性均比坛紫菜强。在此基础上,可通过对圆紫菜、皱紫菜和长紫菜进行遗传育种研究,培育紫菜新品种,改善南方紫菜栽培过程中烂菜常发的现状。

另外,分布于亚热带和热带(如印度、菲律宾等)的紫菜物种,也预测其具有较强的高温或高光耐受性,可通过对它们的引进,结合诱变育种、杂交育种或基因工程育种等技术,培育出满足生产需求的紫菜新品种。

5.2 结合实际生产调整育种目标

条斑紫菜藻体较薄,以江苏为主的条斑紫菜加工企业通过引进、消化吸收日本一次加工、二次加工生产线和生产技术,生产附加值较高的标准紫菜片,产品以出口为主,远销韩国、日本等国家。坛紫菜藻体较厚,以福建和浙江为主的坛紫菜加工产品基本为低价值的圆饼紫菜,主要在国内进行销售;另外,坛紫菜的食用方式单一,大部分用于制作紫菜汤,市场需求量不高,导致近几年坛紫菜市场供大于求的现状一直存在,进一步压低坛紫菜从业者的生产利润,严重影响该产业的可持续发展。

紫菜的遗传育种工作,应与实际生产相结合,并根据需求调整育种目标,进而促进产业的可持续发展。例如,可通过引进薄叶型耐高温(29℃)紫菜,或对现有的坛紫菜进行改良,培育出藻体薄且适合在南方沿海栽培的紫菜品种,将栽培的紫菜加工成附加值较高的标准紫菜片,进而改变现有的坛紫菜产业模式,并促进该产业的转型和发展。

5.3 技术革新加速紫菜遗传育种

从方法和技术的层面构建新生物技术平台,对于深入发现和利用基因有重要的意义。随着测序技术的发展,紫菜的基因组、转录组、蛋白组和代谢组学也得到了蓬勃的发展。技术革新带来发展机遇,通过建立高水平、高通量的技术平台,进行高效的基因型和表型筛查,将加快紫菜遗传育种的发展,基因工程育种和全基因组选择育种是下一步育种技术发展的重要内容。

参考文献:

- [1] Yoshida T, Notoya M, Kikuchi N, et al. Catalogue of species

- of *Porphyra* in the world, with special reference to the type locality and bibliography[J]. Natural History Research Special Issue, 1997, 3: 5-18.
- [2] Guo L, Wang S J, Hao Q, et al. Advances in the biological functions of polysaccharide and phycoerythrin in *Porphyra*[J]. Food Research and Development, 2010, 31(6): 182-185. [郭雷, 王淑军, 郝倩, 等. 紫菜多糖和藻红蛋白生物活性的研究进展[J]. 食品研究与开发, 2010, 31(6): 182-185.]
- [3] Zhou H P, Chen Q H. Antiageing effect of the polysaccharide from *Porphyra yezoensis* Ueda[J]. Journal of China Pharmaceutical University, 1989, 20(4): 231-234. [周慧萍, 陈琼华. 紫菜多糖抗衰老作用的实验研究[J]. 中国药科大学学报, 1989, 20(4): 231-234.]
- [4] Zhou H P, Chen Q H. Anticoagulative and antilipemic effect of polysaccharide from *Porphyra yezoensis* Ueda[J]. Journal of China Pharmaceutical University, 1990, 21(6): 358-360. [周慧萍, 陈琼华. 紫菜多糖的抗凝血和降血脂作用[J]. 中国药科大学学报, 1990, 21(6): 358-360.]
- [5] Zhao S F. Marine Algae and Algae Culture Science[M]. Beijing: National Defense Industry Press, 2012: 282. [赵素芬. 海藻与海藻栽培学[M]. 北京: 国防工业出版社, 2012: 282.]
- [6] Zhu J Y, Yan X H, Ding L P, et al. Color Atlas of Chinese Laver[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2016: 22. [朱建一, 严兴洪, 丁兰平, 等. 中国紫菜原色图集[M]. 北京: 中国农业出版社, 2016: 22.]
- [7] Yang Y F, Fei X G. Prospects for bioremediation of cultivation of large-sized seaweed in Eutrophic mariculture areas[J]. Journal of Ocean University of Qingdao, 2003, 33(1): 53-57. [杨宇峰, 费修缙. 大型海藻对富营养化海水养殖区生物修复的研究与展望[J]. 青岛海洋大学学报, 2003, 33(1): 53-57.]
- [8] Drew K M. Conchocelis phase in the life history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz[J]. Nature, 1949, 164: 748-749.
- [9] Kurogi M. Life history study of *Porphyra*[J]. Research Report of Northeast Sea Fisheries Research Institute, 1953(2): 67-103. [黒木宗尚. アマノリ類の生活史の研究[J]. 東北海區水産研究所研究報告, 1953(2): 67-103.]
- [10] Tseng C K, Chang T J. Study of *Porphyra* I. The life history of *Porphyra tenera*[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 1954, 3(3): 287-302. [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.]
- [11] Zheng B F, Li J. Chinese Seaweed Flora (Volume II, Book I): Porphyridiales, Erythropeltidales Garbary Hansen et Scagel, Goniotrichales Skuja, Bangiales[M]. Beijing: Science Press, 2009. [郑宝福, 李钧. 中国海藻志(第二卷, 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.]
- [12] Kurogi M. Systematics of *Porphyra* in Japan[M]// Abbott I A, Kurogi M. Contributions to Systematics of Benthic Marine Algae of the North Pacific. Kobe: Japanese Society of Phycology, 1972.
- [13] Tseng C K, Chang T J. On *Porphyra marginata* sp. nov. and its systematic position[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 1958, 7(1): 15-25. [曾呈奎, 张德瑞. 边紫菜及其系统学地位[J]. 植物学报, 1958, 7(1): 15-25.]
- [14] Fujian Fisheries Bureau. Artificial Cultivation of *Porphyra haitanensis*[M]. Fuzhou: Fujian People's Publishing House, 1979: 1-101. [福建水产局. 坛紫菜人工养殖[M]. 福州: 福建人民出版社, 1979: 1-101.]
- [15] Ma J H, Cai S Q. Cultivation and Process of *Porphyra yezoensis*[M]. Beijing: Science Press, 1996: 1-58. [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: 1-58.]
- [16] Li S P, Yan X H. Isolation and characterization of *Pyropia dentata* (Bangiales, Rhodophyta) after being irradiated by ^{60}Co - γ ray[J]. Haiyang Xuebao, 2015, 37(10): 69-79. [李淑平, 严兴洪. ^{60}Co - γ 射线辐照对长紫菜的诱变效果及优良品系分离与特性分析[J]. 海洋学报, 2015, 37(10): 69-79.]
- [17] Zhang Q. The artificial mutation breeding of *Pyropia crispata* and its interspecific hybridization with *Pyropia haitanensis*[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018. [张倩. 皱紫菜(*Pyropia crispata*)的人工诱变育种及其与坛紫菜的种间杂交试验[D]. 上海: 上海海洋大学, 2018.]
- [18] Zhao S. Mutagenic effects of short-wavelength ultraviolet rays (UV-C) on *Pyropia suborbiculata* Kjellman and isolation of mutants[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018. [赵爽. 紫外线对圆紫菜的诱变效果与突变体的分离[D]. 上海: 上海海洋大学, 2018.]
- [19] Wu H X, Yan X H, Song W L, et al. Selection and characterization of an improved strain produced by genetic recombinant of interspecific hybridization between *Pyropia haitanensis* and *Pyropia radi*[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(8): 1079-1088. [吴宏肖, 严兴洪, 宋武林, 等. 坛紫菜与 *Pyropia radi* 种间杂交重组优良品系的选育与特性分析[J]. 水产学报, 2014, 38(8): 1079-1088.]
- [20] Chen S S, Ding H C, Yan X H. Isolation and characterization of an improved strain of *Porphyra chauhanii* (Bangiales, Rhodophyta) with high-temperature resistance[J]. Journal of Applied Phycology, 2016, 28(5): 3031-3041.
- [21] Zhang Y Y, Yan X H. India-endemic *Pyropia radi* (Bangiales, Rhodophyta): biology and life history[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2014, 45(1): 52-59. [张岩岩, 严兴洪.]

- 一种印度产紫菜(*Pyropia radi*)的生物学特性与部分生活史[J]. 海洋与湖沼, 2014, 45(1): 52-59.]
- [22] You S C. The work and operation of national laver germplasm bank[J]. China Fisheries, 2004(9): 66-67. [尤抒忱. 国家级紫菜种质库工作与运行情况[J]. 中国水产, 2004(9): 66-67.]
- [23] Tseng C K. Biology of Economic Algae Germplasm Seedlings[M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1999: 50-59. [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: 50-59.]
- [24] Zhang Y J, Yang Y X, Wang Q Y, et al. Studies on the breeding and genetics of *Porphyra yezoensis* Ueda[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 1985(4): 44-51. [张佑基, 杨以勋, 王清印, 等. 条斑紫菜(*Porphyra yezoensis* Ueda)遗传和育种的研究[J]. 海洋湖沼通报, 1985(4): 44-51.]
- [25] Luo Q J, Yang R, Lin S Z, et al. "Zhedong No. 1" of *Pyropia haitanensis*[J]. China Fisheries, 2015(11): 57-59. [骆其君, 杨锐, 林少珍, 等. 坛紫菜“浙东 1 号”[J]. 中国水产, 2015(11): 57-59.]
- [26] He P M, Qin S, Yan X J, et al. Seaweed Biotechnology and Its Application[M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2007: 86-98. [何培民, 秦松, 严晓军, 等. 海藻生物技术及其应用[M]. 北京: 化学工业出版社, 2007: 86-98.]
- [27] Lee H J, Choi J I, Kim G H. Characterization of *Porphyra lucasii* pigment mutant induced by gamma irradiation[J]. Phycological Research, 2018, 66(3): 199-208.
- [28] Niwa K, Hayashi Y, Abe T, et al. Induction and isolation of pigmentation mutants of *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta) by heavy-ion beam irradiation[J]. Phycological Research, 2009, 57(3): 194-202.
- [29] Yan X H, Aruga Y. Induction of pigmentation mutants by treatment of monospore germings with NNG in *Porphyra yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Algae, 1997, 12(1): 39-54.
- [30] Li L, Yan X H. Isolation and characterization of a green type mutant in *Porphyra haitanensis* Chang et Zheng (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2016, 15(1): 30-35. [李琳, 严兴洪. 坛紫菜绿色突变体的分离与特性分析[J]. 上海水产大学学报, 2006, 15(1): 30-35.]
- [31] Yan X, Fujita Y, Aruga Y. Induction and characterization of pigmentation mutants in *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Journal of Applied Phycology, 2000, 12(1): 69-81.
- [32] Lee H J, Choi J I. Isolation and characterization of a high-growth-rate strain in *Pyropia yezoensis* induced by ethyl methane sulfonate[J]. Journal of Applied Phycology, 2018, 30(4): 2513-2522.
- [33] Wang J F, Xu P, Zhu J Y, et al. Studies on the pigment mutation in *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Marine Fisheries Research, 2007, 28(2): 28-35. [王金峰, 许璞, 朱建一, 等. 紫菜属海藻色素突变的研究[J]. 海洋水产研究, 2007, 28(2): 28-35.]
- [34] Liang H. Plant Genetics and Breeding[M]. Guangzhou: Guangdong Higher Education Press, 2002: 197-206. [梁红. 植物遗传与育种[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 2002: 197-206.]
- [35] Yan X H, Liang Z Q, Song W L, et al. Induction and isolation of artificial pigmentation mutants of *Porphyra haitanensis* Chang et Zheng (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Journal of Fisheries of China, 2005, 29(2): 166-172. [严兴洪, 梁志强, 宋武林, 等. 坛紫菜人工色素突变体的诱变与分离[J]. 水产学报, 2005, 29(2): 166-172.]
- [36] Yan X H, Zhang S J, Huang L B. Induction and isolation of pigmentation mutants of *Porphyra yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta) by ^{60}Co - γ ray irradiation[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2009, 40(1): 56-61. [严兴洪, 张淑娟, 黄林彬. ^{60}Co - γ 射线对条斑紫菜(*Porphyra yezoensis*)的诱变效果与色素突变体分离[J]. 海洋与湖沼, 2009, 40(1): 56-61.]
- [37] National Fisheries Technology Extension Center. Promotion of New Varieties of Aquatic Guide in 2009[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2010: 42-57. [全国水产技术推广总站. 2009 水产新品种推广指南[M]. 北京: 中国农业出版社, 2010: 42-57.]
- [38] National Fisheries Technology Extension Center. Promotion of New Varieties of Aquatic Guide in 2014[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2014: 165-181. [全国水产技术推广总站. 2014 水产新品种推广指南[M]. 北京: 中国农业出版社, 2014: 165-181.]
- [39] Lü F, Yan X H, Liu C J, et al. Selection of a high-temperature tolerant strain of *Porphyra haitanensis* and its cultivation in sea area[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2010, 19(4): 457-462. [吕峰, 严兴洪, 刘长军, 等. 坛紫菜耐高温品系的选育与海区中试[J]. 上海海洋大学学报, 2010, 19(4): 457-462.]
- [40] Yan X H. Effects of UV irradiation on the development and variations of protoplast progenies in *Porphyra yezoensis*[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 1992, 1(1-2): 71-78. [严兴洪. 紫外线辐射与条斑紫菜原生质体后代发育和变异[J]. 上海水产大学学报, 1992, 1(1-2): 71-78.]
- [41] Wang H Z, Yan X H, Li L. Selection and characterization of a high-temperature resistant strain of *Porphyra yezoensis*

- Ueda (Bangiales, Rhodophyta)[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2012, 43(2): 363-369. [王华芝, 严兴洪, 李琳. 条斑紫菜(*Porphyra yezoensis*)耐高温品系的筛选及特性分析[J]. 海洋与湖沼, 2012, 43(2): 363-369.]
- [42] Yan X H, Chen M. Selection of low-salinity resistant improved varieties in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2008, 17(3): 316-320. [严兴洪, 陈敏. 坛紫菜耐低盐优良品系的筛选[J]. 上海水产大学学报, 2008, 17(3): 316-320.]
- [43] 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: 24-33.
- [44] Yan X H, Ma S Y. Selection of a high-temperature resistant strain of *Porphyra haitanensis* (Rhodophyta)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2007, 31(1): 112-119. [严兴洪, 马少玉. 坛紫菜抗高温品系的筛选[J]. 水产学报, 2007, 31(1): 112-119.]
- [45] National Fisheries Technology Extension Center. Promotion of New Varieties of Aquatic Guide in 2014[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2014: 145-164. [全国水产技术推广总站. 2014 水产新品种推广指南[M]. 北京: 中国农业出版社, 2014: 145-164.]
- [46] National Fisheries Technology Extension Center. Promotion of New Varieties of Aquatic Guide in 2015[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2015: 1-150. [全国水产技术推广总站. 2015 水产新品种推广指南[M]. 北京: 中国农业出版社, 2015: 1-150.]
- [47] Suto S. Intergeneric and interspecific crossing of lavers (*Porphyra*)[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1963, 29(8): 739-748.
- [48] Miura A, Shin J A. Crossbreeding in cultivars of *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta)—Preliminary report [J]. *Korean Journal of Phycology*, 1989, 4(2): 207-211.
- [49] Chen C S, Xu Y, Ji D H, et al. A preliminary study on cultivation of the crossbred *Porphyra haitanensis* thallus and their economic characteristics[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2007, 31(1): 97-104. [陈昌生, 徐燕, 纪德华, 等. 坛紫菜品系间杂交藻体选育及经济性状的初步研究[J]. 水产学报, 2007, 31(1): 97-104.]
- [50] National Fisheries Technology Extension Center. Promotion of new Varieties of Aquatic Guide in 2012[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2012: 134-153. [全国水产技术推广总站. 2012 水产新品种推广指南[M]. 北京: 中国农业出版社, 2012: 134-153.]
- [51] Liu M J, Huang L B, Yan X H. Isolation and characterization of the improved strain HW-4 by intraspecific hybridization in *Pyropia yezoensis*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(1): 33-43. [刘美君, 黄林彬, 严兴洪. 条斑紫菜种内杂交优良品系的筛选与特性分析[J]. 中国水产科学, 2015, 22(1): 33-43.]
- [52] Tang L C, Ding H C, Yan X H. Selection and characterization of the improved strain (LC-14) in *Pyropia yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, 24(4): 738-745. [唐隆晨, 丁洪昌, 严兴洪. 条斑紫菜优良品系(LC-14)的筛选与特性分析[J]. 中国水产科学, 2017, 24(4): 738-745.]
- [53] Jiang H, Ding H C, Yan X H. Selection and characterization of an improved strain (A-18) by hybridization recombinant in *Pyropia yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. *Haiyang Xuebao*, 2018, 40(2): 95-103. [江灏, 丁洪昌, 严兴洪. 条斑紫菜杂交重组品系(A-18)的筛选与特性分析[J]. 海洋学报, 2018, 40(2): 95-103.]
- [54] Ji D H, Xie C T, Xu Y, et al. ISSR analysis on the heterosis in hybrids of *Porphyra haitanensis*[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2008, 30(6): 147-153. [纪德华, 谢潮添, 徐燕, 等. 坛紫菜品系间杂交子代杂种优势的 ISSR 分析[J]. 海洋学报, 2008, 30(6): 147-153.]
- [55] Kim N G. Culture study on the hybrid by interspecific crossing between *Porphyra pseudolinearis* and *P. dentata* (Bangiales, Rhodophyta), two dioecious species in culture[J]. *Algae*, 2011, 16(1): 79-86.
- [56] Shin J A. Crossing between *Porphyra yezoensis* and *P. tenera* [J]. *Algae*, 1999, 14(1): 73-77.
- [57] Niwa K, Kobiyama A, Sakamoto T. Interspecific hybridization in the haploid blade-forming marine crop *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta): Occurrence of allodiploidy in surviving F₁ gametophytic blades[J]. *Journal of Phycology*, 2010, 46(4): 693-702.
- [58] Gu L Z, Ding H C, Yan X H. Phenomenon of cell breakdown and phenotypic observation on surviving blades in interspecific hybridization progeny between *Pyropia haitanensis* and *Pyropia dentata*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(1): 60-71. [谷灵芝, 丁洪昌, 严兴洪. 坛紫菜与长紫菜种间杂交后代的细胞崩溃现象与成活后代的表现型观察比较[J]. 水产学报, 2018, 42(1): 60-71.]
- [59] Tang Y L. Isolation and cultivation of the vegetative cells and protoplasts of *Porphyra suborbiculata* Kjellm[J]. *Journal of Shandong College of Oceanology*, 1982, 12(4): 37-50. [唐延林. 紫菜营养细胞和原生质体的分离和培养[J]. 山东海洋学院学报, 1982, 12(4): 37-50.]
- [60] Fujita Y, Migita S. Fusion of protoplasts from thalli of two different color types in *Porphyra yezoensis* Ueda and development of fusion products[J]. *Japanese Journal of Phycology*,

- 1987, 35(3): 201-208.
- [61] Araki T, Morishita T. Fusion of protoplasts from wild type *Porphyra yezoensis* and green type *P. tenera* thalli (Rhodophyta)[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 1990, 56(7): 1161.
- [62] Dai J X, Zhang Q Q, Bao Z M, et al. Studies on the pure line culture, mutagenization and interspecific fusion of *Porphyra* protoplasts[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1990, 21(3): 293-296. [戴继勋, 张全启, 包振民, 等. 紫菜原生质体的纯系培育、诱变处理和种间细胞融合的研究[J]. 海洋与湖沼, 1990, 21(3): 293-296.]
- [63] Chen C S. Electrofusion of protoplasts from *Porphyra haitanensis* and *Porphyra yezoensis* thalli (Rhodophyta)[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 1992, 8(1): 65-69. [陈昌生. 坛紫菜和条斑紫菜的原生质体电融合[J]. 生物工程学报, 1992, 8(1): 65-69.]
- [64] Chen C S. Protoplast fusion of *Porphyra haitanensis* and *P. pseudolinearis* and its culture[J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 1993, 12(2): 180-184. [陈昌生. 坛紫菜和拟线形紫菜的原生质体融合及培养[J]. 台湾海峡, 1993, 12(2): 180-184.]
- [65] Mizukami Y, Okauchi M, Kito H, et al. Culture and development of electrically fused protoplasts from red marine algae, *Porphyra yezoensis* and *P. suborbiculata*[J]. Aquaculture, 1995, 132(3-4): 361-367.
- [66] Yan X H. Intragenetic fusion of protoplasts from gametophytic blades and development of fusion products in *Porphyra* spp. (Rhodophyta)[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2001, 10(2): 109-117. [严兴洪. 紫菜种内原生质体的融合和融合体再生[J]. 上海水产大学学报, 2001, 10(2): 109-117.]
- [67] Moon D A, Goff L J. Molecular characterization of two large DNA plasmids in the red alga *Porphyra pulchra*[J]. Current Genetics, 1997, 32(2): 132-138.
- [68] Goff L J, Ashen J, Moon D. The evolution of parasites from their hosts: A case study in the parasitic red algae[J]. Evolution, 1997, 51(4): 1068-1078.
- [69] Kuang M, Wang S J, Li Y, et al. Transient expression of exogenous GUS gene in *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta)[J]. Chinese Journal of Oceanology Limnology, 1998, 16(S1): 56-61.
- [70] Fukuda S, Mikami K, Uji T, et al. Factors influencing efficiency of transient gene expression in the red macrophyte *Porphyra yezoensis*[J]. Plant Science, 2008, 174(3): 329-339.
- [71] Hirata R, Uji T, Fukuda S, et al. Development of a nuclear transformation system with a codon-optimized selection marker and reporter genes in *Pyropia yezoensis* (Rhodophyta)[J]. Journal of Applied Phycology, 2014, 26(4): 1863-1868.
- [72] Uji T, Hirata R, Fukuda S, et al. A codon-optimized bacterial antibiotic gene used as selection marker for stable nuclear transformation in the marine red alga *Pyropia yezoensis*[J]. Marine Biotechnology, 2014, 16(3): 251-255.
- [73] Kong F N, Zhao H L, Liu W X, et al. Construction of plastid expression vector and development of genetic transformation system for the seaweed *Pyropia yezoensis*[J]. Marine Biotechnology, 2017, 19(2): 147-156.
- [74] Feng C, Ding H C, Yan X H. Transcriptomic profiling of *Pyropia haitanensis* blade in responding to low-salinity stress[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(12): 1842-1849. [冯畅, 丁洪昌, 严兴洪. 低盐胁迫下坛紫菜叶状体的转录组分析[J]. 水产学报, 2016, 40(12): 1842-1849.]
- [75] Xu Y, Huang L, Ji D H, et al. Construction of a dense genetic linkage map and mapping quantitative trait loci for economic traits of a doubled haploid population of *Pyropia haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. BMC Plant Biology, 2015, 15: 228.
- [76] Yang H, Mao Y X, Kong F N, et al. Profiling of the transcriptome of *Porphyra yezoensis* with Solexa sequencing technology[J]. Chinese Science Bulletin, 2011, 56(20): 2119-2130.
- [77] Im S, Choi S, Hwang M S, et al. De novo assembly of transcriptome from the gametophyte of the marine red algae *Pyropia seriata* and identification of abiotic stress response genes[J]. Journal of Applied Phycology, 2015, 27(3): 1343-1353.
- [78] Sun P P, Mao Y X, Li G Y, et al. Comparative transcriptome profiling of *Pyropia yezoensis* (Ueda) M.S. Hwang & H.G. Choi in response to temperature stresses[J]. BMC Genomics, 2015, 16: 463.
- [79] Wang W L, Teng F, Lin Y H, et al. Transcriptomic study to understand thermal adaptation in a high temperature-tolerant strain of *Pyropia haitanensis*[J]. PLoS ONE, 2018, 13(4): e0195842.
- [80] Wang W L, Lin Y H, Teng F, et al. Comparative transcriptome analysis between heat-tolerant and sensitive *Pyropia haitanensis* strains in response to high temperature stress[J]. Algal Research, 2018, 29: 104-112.
- [81] Chang J, Chen L D, Xu Y, et al. Selection of the internal control gene for expression analyses of *Pyropia haitanensis* under high light stress by quantitative real-time PCR[J]. Journal of Fisheries of China, 2017, 41(7): 1064-1072. [昌晶, 陈陆丹, 徐燕, 等. 高光胁迫下坛紫菜定量 PCR 内参基因的筛选[J]. 水产学报, 2017, 41(7): 1064-1072.]

- [82] Mei G S, Ji D H, Li B, et al. Molecular cloning and expression analysis under high temperature stress of ribosomal protein S15a gene from *Porphyra haitanensis*[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(12): 1826-1833. [梅高尚, 纪德华, 李兵, 等. 坛紫菜核糖体蛋白 S15a 基因的克隆及高温胁迫表达分析[J]. 水产学报, 2012, 36(12): 1826-1833.]
- [83] Dai Z Z, Li B, Xu Y, et al. Cloning and expression pattern analysis of two heat shock protein (Hsp90) genes from *Pyropia haitanensis*[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(3): 340-349. [代真真, 李兵, 徐燕, 等. 坛紫菜两种 Hsp90 基因的克隆及表达特征分析[J]. 水产学报, 2014, 38(3): 340-349.]
- [84] Lin Y H, Wang W L, Xu Y, et al. Cloning and expression analysis of serine hydroxyl methyltransferase (SHMT) genes from *Pyropia haitanensis*[J]. Progress in Fishery Sciences, 2018, 39(5): 122-129. [林颖辉, 王文磊, 徐燕, 等. 坛紫菜丝氨酸羟甲基转移酶基因的克隆及表达特征[J]. 渔业科学进展, 2018, 39(5): 122-129.]
- [85] Kong F N, Mao Y X, Yang H, et al. Cloning and characterization of the HLIP gene encoding high light-inducible protein from *Porphyra yezoensis*[J]. Journal of Applied Phycology, 2012, 24(4): 685-692.
- [86] Xiao H D, Chen C S, Xu Y, et al. Cloning and expression analysis of the chloroplast fructose-1,6-bisphosphatase gene from *Pyropia haitanensis*[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2014, 33(4): 92-100.
- [87] Ji D H, Li B, Xu Y, et al. Cloning and quantitative analysis of five heat shock protein 70 genes from *Pyropia haitanensis*[J]. Journal of Applied Phycology, 2015, 27(1): 499-509.
- [88] Chen C S, Dai Z Z, Xu Y, et al. Cloning, expression, and characterization of carbonic anhydrase genes from *Pyropia haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Journal of Applied Phycology, 2016, 28(2): 1403-1417.
- [89] Im S, Lee H N, Jung H S, et al. Transcriptome-based identification of the desiccation response genes in marine red algae *Pyropia tenera* (Rhodophyta) and enhancement of abiotic stress tolerance by *PtDRG2* in *Chlamydomonas*[J]. Marine Biotechnology, 2017, 19(3): 232-245.
- [90] Na Y, Lee H N, Wi J, et al. *PtDRG1*, a desiccation response gene from *Pyropia tenera* (Rhodophyta), exhibits chaperone function and enhances abiotic stress tolerance[J]. Marine Biotechnology, 2018, 20(5): 584-593.
- [91] Aruga Y. Color and the pigments of *Porphyra yezoensis* [J]. Iden, 1980, 34(9): 8-13.
- [92] Tan Y H, Huang L B, Yan X H. Selection and characterization of a low-salinity tolerant strain in *Pyropia haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2014, 45(3): 504-512. [檀应华, 黄林彬, 严兴洪. 坛紫菜耐低盐品系的选育与特性分析[J]. 海洋与湖沼, 2014, 45(3): 504-512.]
- [93] Chen C S, Ji D H, Xie C T, et al. Breeding selection and comparison of the economic traits on the low salinity resistant strains of *Porphyra haitanensis*[J]. Journal of Jimei University: Natural Science, 2009, 14(1): 1-7. [陈昌生, 纪德华, 谢潮添, 等. 坛紫菜耐低盐品系的选育及经济性状的比较[J]. 集美大学学报: 自然科学版, 2009, 14(1): 1-7.]
- [94] Monotilla W D, Notoya M. Morphological and physiological responses of *Porphyra suborbiculata* Kjellman (Bangiales, Rhodophyta) blades from five localities[J]. Botanica Marina, 2004, 47(4): 323-334.
- [95] Chen W Z, Xu J B, Wu W T, et al. Physiological responses of three species of *Pyropia* thallus to high temperature stress[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2015, 34(1): 49-55. [陈伟洲, 许俊宾, 吴文婷, 等. 三种紫菜叶状体对高温胁迫的生理响应[J]. 热带海洋学报, 2015, 34(1): 49-55.]

Advances in *Pyropia* (formerly *Porphyra*) genetics and breeding

DING Hongchang^{1,2,3}, YAN Xinghong^{1,2,3}

1. Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Ministry of Education; Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. Shanghai Engineering Research Center of Aquaculture, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: *Pyropia* (formerly known as *Porphyra*) is an important large red algae (laver) that not only tastes delicious but also possesses several health-beneficial effects, such as antilipidemic and anti-ageing effects. In addition, *Pyropia* blades have a strong ability to absorb nitrogen and phosphorus and fix carbon, and its cultivation also plays an important role in the restoration and improvement of eutrophication in shallow seas. Herein, we introduce the germplasm resources of *Pyropia* in China and review the advances in its breeding technique, objectives, and achievements. At present, there are 24 species and varieties of laver in China, and they are mainly distributed from the south of the Huanghai and Bohai Seas to the southeast coast of Guangdong, and a few species are also common in Taiwan and Hainan Island. In the Huanghai and Bohai Seas, *P. yezoensis*, *P. tenera*, and *P. katadai* are the main species, and in the southeast coast, *P. haitanensis*, *P. crispata*, and *P. dentata* are the main species. Based on the natural groups and habitat environment, there are two cultivation areas, namely, the north and south of the Yangtze River cultivating *P. yezoensis* and *P. haitanensis*, respectively. Although the problem of seed quantity has been solved by traditional seedling methods, the problem of seed quality has not been resolved because inbreeding could easily decrease the quality of a cultivated germplasm. Therefore, genetic breeding of *Pyropia* is of great significance to promote its yield and quality. The breeding techniques of *Pyropia* have been improved with the progress in science and technology and with the accumulation of cultivation experience, through the initial field selection (selective breeding), mutation breeding and cross breeding, which are based on cell biology, and genetic engineering breeding. The purpose of genetic breeding of *Pyropia* is to provide varieties that meet the needs of production and development; therefore, the breeding objectives should also change with changes in production and market demand. In the early stage of breeding, yield and quality were used as key indicators to identify whether a variety is good. With changes in climate and marine environment, it is of great significance to cultivate varieties of *Pyropia* with high-temperature and low-salt resistance. At present, Chinese has cultivated 6 new varieties of *Pyropia*, and 4 of them are *P. haitanensis*, 2 of them are *P. yezoensis*. Finally, we put forward some problems in the development of laver industry in China, assuming that superior seed selection and industrial development are interrelated. Overall, the paper provide useful information for further studies in *Pyropia* genetics and breeding.

Key words: *Pyropia* (*Porphyra*) breeding; germplasm resource; breeding technique; breeding objective

Corresponding author: YAN Xinghong. E-mail: xhyan@shou.edu.cn