



· 综述 ·

大型海藻育种技术研究进展及其应用

王文磊^{1,2,3,4}, 徐燕^{1,2,3,4}, 纪德华^{1,2,3,4}, 谢潮添^{1,2,3,4*}

(1. 集美大学水产学院, 福建 厦门 361021;

2. 福建省水产生物育种与健康养殖工程研究中心, 福建省发展和改革委员会, 福建 厦门 361021;

3. 集美大学, 农业农村部东海健康养殖重点实验室, 福建 厦门 361021;

4. 集美大学水产学院, 海水养殖生物育种全国重点实验室, 福建 宁德 352100)

摘要: 大型海藻栽培业是全球最活跃的渔业产业之一, 近二十年增幅是整体渔业增幅的两倍以上, 发展前景十分广阔。其中, 中国大型海藻产量占全球总产量的 59%, 海带、紫菜、裙带菜、龙须菜以及羊栖菜产量均排名世界第一。水产种业是水产养殖业的“芯片”和整个产业链的源头, 大型海藻产量 99% 来自人工栽培, 这更体现了新品种对产业的贡献度和重要性。但目前经过审定的大型海藻新品种仅有 24 个, 约占海水养殖新品种的 18%, 与其产量占比并不匹配。为此, 本文介绍了大型海藻产业的特点、近 60 年育种技术进展和育种成果, 并针对大型海藻育种技术发展现状提出了相关建议, 以期为大型海藻育种研究提供一些思路。

关键词: 大型海藻; 新品种; 育种技术

中图分类号: S 917.3

文献标志码: A

我国的大型海藻栽培产业是从 20 世纪 50 年代在老一辈海藻学家的努力下, 先后突破了海带夏苗培育法、紫菜半人工和全人工育苗技术之后形成的^[1]。如今, 我国已成为海藻栽培生产大国, 在产业规模、产量、产值、从业人员数量、栽培种类等方面均位居世界首位, 为化工、海洋药物、水产动物养殖等产业提供了充沛的生产要素, 也丰富了人们的健康食品来源, 成为了“海洋牧场”和“蓝色粮仓”的重要组成部分, 创造了显著的经济价值, 同时在推动乡村振兴、提供就业岗位以及增加居民收入等方面也创造了极大的社会价值。

大型海藻作为海洋初级生产力, 在生长过程中能大量吸收海水中的氮、磷和 CO₂, 同时排出 O₂, 在消除近海水域富营养化, 调节海洋生态平

衡, 扩大养殖动物容量, 增加碳汇等方面发挥着极为重要的作用。在国家海洋生态环境保护、海洋生态文明建设和国家双碳战略实施的大背景下, 大型海藻产业的持续稳定发展将发挥良好的生态效益, 有力支撑海洋产业的绿色低碳发展。

尽管 60 多年来, 我国的海藻产业实现了快速发展, 但产业发展主要是建立在规模扩张的基础上, 栽培良种培育率低和栽培品种退化仍然是产业面临的主要问题, 不仅造成产量下降、病害频发、品质降低问题, 而且严重制约了栽培产业的健康发展。优良品种是实现养殖业健康高效发展的基础, 也是海水养殖产业核心竞争力的直接体现, 通过良种实现高质量发展是我国大型海藻产业可持续发展的必然选择。为此, 本文介绍了大

收稿日期: 2023-10-06 修回日期: 2023-10-17

资助项目: 国家自然科学基金(U21A20265、42176117); 现代农业产业技术体系专项(CARS-50); 中国科协青年人才托举工程(2021QNRC001)

第一作者: 王文磊, 从事大型海藻抗逆机制解析及其应用, E-mail: wlwang@jmu.edu.cn

通信作者: 谢潮添(照片), 从事大型海藻遗传育种与应用, E-mail: ctxie@jmu.edu.cn



型海藻产业的特点、近 60 年育种技术进展和育种成果, 并针对大型海藻育种技术现状和未来发展趋势提出了相关建议, 以期为大型海藻育种研究提供参考。

1 大型海藻产业特点

1.1 全球最活跃的渔业产业之一

据统计, 全球大型海藻产量超过 3 200 万 t (湿重), 占海水养殖总产量的 51%, 且近 20 年保持年均约 4% 的增长率 (2000—2020), 是渔业整体增幅的 2 倍以上^[2], 在沿海经济和社会发展中发挥了重要支撑作用。2022 年, 我国的海带 (*Saccharina japonica*)、紫菜 (*Porphyra* spp.)、裙带菜 (*Undaria pinnatifida*)、江蓠 (*Gracilaria* spp.) 以及羊栖菜 (*Hizikia fusiformis*) 等海藻的栽培总面积为 134978 hm², 年产量达到 2498824 t (干品)^[3], 全球占比超过 50%。从北到南, 大型海藻栽培已经成为了我国许多沿海县市的支柱产业, 吸纳了大量劳动力, 为渔村振兴和稳定居民收入做出了贡献。

1.2 养殖贡献率高

我国水产养殖业已成为农业和食品产业中增长率最快的产业^[4]。其中, 大型海藻产品主要来源于人工栽培, 占比接近 100%, 野生收获量近可忽略^[3], 远高于其他水产动物养殖对产品总量的贡献。

1.3 规模化养殖对象少

全球所产大型可食用藻类超过 50 种, 我国可栽培种类约 20 种, 但目前实现大面积规模化栽培 (超过 500 公顷) 的大型海藻只有海带、条斑紫菜 (*P. yezoensis*)、坛紫菜 (*P. haitanensis*)、裙带菜、龙须菜 (*Gracilariopsis lemaneiformis*)、羊栖菜 6 种, 这 6 个养殖对象的产量占大型海藻总产量的 95% 以上^[2-3], 其他大型海藻的人工栽培规模还有待进一步发展。

1.4 养殖区域集中

目前, 亚洲是大型海藻的主要栽培地区, 贡献了 99.54% 的全球海藻产量^[2]。其中, 中国和印度尼西亚的大型海藻产量分别占全球总产量的 59% 和 27%, 其他亚洲国家占比约 12%。相比其他国家, 中国大型海藻产量不仅规模最大, 栽培对象的类型为也最为丰富, 包括海带、裙带菜、

长心卡帕藻 (*Kappaphycus alvarezii*)、龙须菜、坛紫菜和条斑紫菜、羊栖菜、红毛菜 (*Bangia fuscopurpurea*)、琼枝 (*Betaphycus gelatinae*)、浒苔 (*Ulva prolifera*)、脆江蓠 (*Gracilaria chouae*)、细基江蓠繁枝变种 (*G. tenuistipitata* var. *liui*)、菊花心江蓠 (*Gracilaria lichevodes*)、长心葡萄蕨藻 (*Caulerpa lentillifera*) 以及石花菜 (*Gelidium amansii*) 等^[1]。

1.5 发展前景广阔

相比于水产养殖动物而言, 藻类栽培的主要区别之一是不需要“投饵”, 反而可以作为鲍鱼、海参等重要养殖对象的主要饵料藻。其次, 大型海藻可以快速吸收无机氮和磷, 防止海水富营养化; 同时, 还可以通过光合作用改善海区贫氧环境。第三, 大型海藻是蓝碳的主要物种, 据统计, 每年栽培海藻大约去除 605 830 t 碳, 70 615 t 氮和 8 515 t 磷; 捕获 344 128 t 碳, 产生 2 533 221 t 氧气^[5]。第四, 不与陆地作物争夺土地资源, 但可以提供优质植物蛋白, 且发展栽培面积巨大。因此, 大型海藻栽培业符合全球可持续发展的目标和要求^[6]。按照近 20 年平均 4% 的增长率, 预计到 2050 年, 全球海藻养殖产量将达到 1.167 6 亿 t, 是目前产量的 3.3 倍。而且, 如果按照日本的海藻食用标准 (每人每天 5.3 g 干海藻), 大型海藻栽培的增长潜力会更高^[6]。由于大型海藻的多样化应用, 2023 年“中央 1 号文件”明确指出要培育壮大海藻产业 (《中共中央国务院关于做好 2023 年全面推进乡村振兴重点工作的意见》)。韩国也设置了“金种子计划”等项目, 以增加对海藻新品种选育的研发投入^[7]。有了政策和经费支持, 大型海藻栽培产业的发展前景将越来越广阔。

2 大型海藻育种技术

我国是世界上最早开展海藻遗传育种理论、技术与育种应用的国家。20 世纪 60 年代以来, 国内多个科研院所在全球率先开展了以海带、紫菜为代表的藻类遗传育种研究, 早期主要采用的是传统的选择育种技术, 以群体或个体为研究对象, 首先在自然群体中筛选个体大, 色泽好, 性状明显的个体为苗种进行采苗, 以后发展到从栽培群体中筛选性状优良的个体进行留种栽培, 经生产检验后推广。随着科学技术的发展和对海藻生物学特征认识的逐步加深, 诱变育种、杂交育种和细胞工程育种等育种技术也逐步在海藻育种中应用, 形成了较为完整的常规育种技术体系。

2.1 选择育种

选择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, 直到形成新品种(系)。中国最早开展了藻类的选择育种, 1962年, 方宗熙等^[8]利用定向选择和连续自交技术选育了海带新品种“海青一号”。海带“海农1号”是以2014年从山东威海荣成俚岛海区海带养殖群体中藻体基部及中部平直的20株个体为基础群体, 以产量(鲜重)为目标性状, 采用群体选育技术, 经连续4代选育而成, 于2023年通过审定(http://www.moa.gov.cn/govpublic/YYJ/202307/t20230725_6432818.htm)。日本藻类学者以人工栽培群体为亲本, 经过多次选育培育出了具有稳定遗传性状的紫菜良种“奈良轮条斑紫菜”(*P. yezoensis* f. *narawaensis*) 和“大叶甘紫菜”(*P. tenera* var. *tamatsuensis*), 这两个新品种的选育和推广加快了日本藻类产业的健康发展^[9]。骆其君等^[10]结合选择育种技术和细胞工程育种技术培育出的坛紫菜“浙东1号”于2015年通过审定, 该新品种具有藻体厚、产量高的特点, 主要在浙江和闽北沿海推广栽培。此外, 韩国超过85%的大型海藻新品种培育以选择育种技术为主^[7]。由此可见, 选择育种是大型海藻育种研究最早、使用最广泛的技术, 这主要是由于大型海藻藻体表型性状易于观察和挑选, 同时选育过程在海区进行^[11], 可以有效地选育出区域特适新品种。虽然常规选择育种目前仍然是大型海藻新品种选育的主要技术手段之一, 但是紫菜选择育种目前还无法依据性状的遗传学基础进行^[12]。因此, 大型海藻新品种的选育周期长且效率低。

2.2 诱变育种

藻类诱变育种技术是指利用物理和化学方法诱发藻体产生遗传变异, 从而在短时期内获得有价值的突变体的育种方法。诱变育种操作简单、易产生性状突变, 对于遗传多样性较低、种质资源少的物种育种工作尤为重要^[13]。因而, 诱变育种技术同样被广泛应用于大型海藻新品种选育过程中, 已成为获得大型藻类新种质的重要手段。在诱变育种技术方法中, ⁶⁰Co- γ 射线物理诱变和N-甲基-N'-硝基-N-亚硝基胍(MNNG)化学诱变已被证实可以对紫菜叶状体进行有效诱变。严兴洪团队利用⁶⁰Co- γ 射线诱变技术培育出了我国第一个紫菜新品种坛紫菜“申福1号”以及“申福2

号”^[14-16]。坛紫菜“闽丰1号”和“闽丰2号”的亲本制备同样应用了诱变技术^[17]。朱建一等^[18]探究了诱变对条斑紫菜各个生长发育阶段的影响及其突变规律, 并提出丝状体是最适合用于紫菜诱变的材料。基于此技术, 江苏省海洋水产研究所联合常熟理工学院研究培育出了条斑紫菜新品种“苏通1号”和“苏通2号”^[11]。集美大学谢潮添团队利用⁶⁰Co- γ 射线诱变技术构建了坛紫菜突变体库, 培育出包括长度、厚度、色泽等各具不同性状的突变体品系67个^[19]。在紫菜遗传操作技术体系不成熟的背景下, 这一突变体库为紫菜重要性状遗传机制解析和亲本快速精准选择提供了难得的突变体材料。此外, 诱变育种也是龙须菜新品种培育的主要育种技术。龙须菜新品种“981”和“2007”的培育均进行了化学(MNNG)诱变处理。其中, “2007”是以“981”为基础材料经诱变选育获得, 该新品种在耐受高温、琼胶含量和品质等方面均优于“981”^[20-21]。

2.3 杂交育种

种内杂交 杂交育种是选育海藻新品种的重要而有效的方法之一, 可以通过有目的地选择亲本, 发挥杂交重组优势, 从而实现父母本各自优良性状在子代上的聚合^[22-23]。海带新品种东方红系列、“901”、“单海1号”以及“荣福”等, 紫菜新品种“苏通1号”和“苏通2号”, “闽丰1号”和“闽丰2号”, “申福1号”和“申福2号”, 裙带菜新品种“海宝1号”和“海宝2号”均应用了杂交育种技术。例如, 方宗熙等^[24]利用海带雌性配子体与杂种海带雄配子体杂交后, 经过4代连续单株自交选育, 培育出了第一个海带杂交新品种“单海1号”。陈昌生等^[15]通过坛紫菜野生选育型和色素突变体进行杂交, 培育出了高产、耐高温性强的坛紫菜新品种“闽丰1号”, 以及耐高温、优质和高产的“闽丰2号”^[17]。裙带菜新品种选育技术同样以杂交育种为主, 主要包括配子体克隆杂交子一代的直接利用和配子体克隆杂交与累代定向选育相结合^[25]。

种间杂交 藻类育种工作者还实现了大型海藻的种间杂交, 例如, 吴宏肖等^[26]通过坛紫菜与印度产紫菜(*Pyropia radi*)的杂交, 从杂交子代中选育出了具有生长快、品质好、壳孢子放散量大等优良性状的新品系HR-6。科研人员利用长海带(*S. longissima*)的雌配子体与“早厚成1号”的雄配子体杂交, 再经过连续5代的自交, 培育出了具有高产、耐高温以及抗衰老等性状的海带新品

种“901”^[27]。张泽宇等^[28]构建了包括6种海带: 日本群体海带 (*S. japonica*)、鬼海带 (*S. diabolica*)、利尻海带 (*S. ochotensis*)、长叶海带、二石海带 (*S. angustata*) 和皱海带 (*S. religiosa*) 配子体在内的24个种间杂交组合, 从中获得了18组F1代孢子体, 其中有13个杂交组合在叶片长度上表现出超亲优势, 9个组合在叶片宽度上表现出超亲优势。Druehl等^[29]评估了7种东北太平洋海带间的杂交效果, 结果显示, 在 *Macrocystis integrifolia* 和 *Nereocystis leutkeana* 之间的杂交中, 当 *Nereocystis leutkeana* 是雌性亲本时产生的假定杂交种具有强壮的柄, 叶片光滑, 边缘无明显刺凸; 而 *Eisenia arborea* 和 *Lessoniopsis littoralis* 之间的杂交获得了最接近雌性亲本的假定杂交种, 当 *E. arborea* 是雌性亲本时, 假定的杂交种具有平坦的叶片, 刺发育较弱; 当 *L. littoralis* 是雌性亲本时, 子代为由分生组织发育而来的具有较少分枝的藻体。这些种间杂交育种尝试为培育海藻新品种提供了理论参考。

远缘杂交 20世纪80年代末, 中国海洋大学创建了海带物种间杂交以及远缘杂交育种技术, 克服了海带种间远缘杂交不育, 利用太平洋物种海带 (*S. japonica*) 雌配子体克隆与大西洋物种糖海带 (*S. accharina*) 雄配子体杂交后, 经连续选育, 培育出首个利用远缘杂交育种方法进行育种的海带新品种“远杂10号”, 较普通品种增产约30%^[30]。方宗熙等^[31]等将中国海带种群雌配子体克隆与德国糖海带雄配子体克隆杂交后发现了较强的杂种优势, 利用该杂种优势子代与海带品种杂交, 经过连续2代选育, 培育出了海带新品系“单杂10号”。此外, 李晓丽^[32]还尝试进行了裙带菜和海带的远缘杂交, 通过海区实验筛选得到了具有明显生长优势的裙♀×海♂F₁孢子体。由此可见, 相比选择育种和诱变育种技术, 杂交育种提高了藻类新品种培育的效率。

2.4 细胞工程育种

由于紫菜的减数分裂发生在壳孢子萌发时的第一次和第二次细胞分裂时期, 因而最初的四个子细胞会“肩并肩”发育成线性嵌合体^[33-34]。因此, 无论是采用突变育种还是杂交育种方法, 均需要对紫菜叶状体进行纯化, 而纯化过程无疑增加了紫菜新品种培育的工作量和周期。幸运的是, 紫菜叶状体容易产生色素突变体^[14, 35-38], 而不同颜色可以作为标记鉴定嵌合藻体中不同遗传背景的藻

块。之后再利用体细胞克隆技术制备获得纯系藻体, 即将某一色块藻体进行酶解获得原生质体(n)^[39-40], 原生质体经饥饿诱导, 即可诱发染色体自动加倍发育成双单倍体纯合丝状体(2n), 丝状体成熟后放散出壳孢子, 壳孢子经过减数分裂后再发育成叶状体^[41]。为了确保获得纯系藻体, 新品种选育过程中至少需进行四代纯化^[17, 42]。

同样, 早在1973年, 方宗熙等^[43]就发现, 海带雌配子体在排卵后, 可不经受精在第1和第2次细胞分裂期时染色体加倍, 进而发育成孢子体, 即孤雌生殖; 而且海带雌配子体通过孤雌生殖产生的后代可以放散孢子, 说明其后代是可育的, 因此, 雌配子体的这一特点可以被用于单倍体育种^[44]。方宗熙等^[24]利用孤雌生殖的孢子体作为母本与正常的雄配子体进行杂交, 经过4代自交选育后培育出了“单海1号”海带新品系。相反, 海带雄配子体细胞直接发育成孢子体的现象称为无配生殖。但戴继勋等^[45]研究发现, 海带雄配子体虽然可以发育成孢子体, 但大多数是畸形孢子体, 染色体数目仍保持单倍型, 且高度不育。

2.5 多倍体育种

张泽宇等^[46-47]利用切除假根培养的方法从裙带菜幼孢子体中诱导出2n配子体后, 将其与正常配子体进行杂交得到了裙带菜3n和4n孢子体。海区栽培实验结果表明, 与正常2n裙带菜孢子体相比, 3n裙带菜孢子体具有明显的生长优势, 但4n裙带菜孢子体生长速度不如正常2n孢子体; 同时, 3n裙带菜孢子体在繁殖期内无孢子叶形成, 表现出不育的特性; 4n孢子体虽然形成孢子叶, 但孢子囊形成的数量少, 发育水平也很低。之后, 李晓丽^[32]优化了裙带菜2n配子体的诱导条件, 研究了裙带菜2n配子体的生长发育特性及大量保存和扩繁的培养条件, 得到了大量裙带菜2n配子体, 为裙带菜3n孢子体幼苗规模化培育提供了技术支持。同时, 该团队首次利用海带孢子体体细胞诱导获得了2n雌雄配子体, 以此为基础获得了海带3n和4n幼孢子体。这些研究为利用多倍体育种方法培育海藻新品种提供了奠定了基础。

2.6 分子育种

目前, 在所有分子育种技术手段中, 分子标记辅助育种(molecular marker-assisted breeding, MAS)已初步应用到大型海藻新品种(系)选育过程中。分子标记辅助育种是借助与性状紧密相关

的分子标记对具有性状优势的等位基因或基因型的个体进行直接选择育种。目前, 基因/标记已运用到我国大多数水产养殖动物的种质鉴定和品种选育研究中, 取得了较大的进步^[48]。但大型海藻分子标记辅助育种研究尚处于起步阶段。

海带、条斑紫菜、坛紫菜、龙须菜和裙带菜的基因组结构和功能已被成功解析。其中, 中国水产科学院黄海水产研究所和中国海洋大学先后于 2015 年和 2019 年完成了海带基因组测序工作^[49-50]; 中国海洋大学和宁波大学分别于 2019 年和 2022 年完成了坛紫菜基因组测序工作^[51-52]; 日本国家渔业科学研究所和中国海洋大学分别于 2013 年和 2020 年完成了条斑紫菜的基因组测序工作^[53-54]; 中国科学院海洋所和韩国成均馆大学分别于 2020 年和 2021 年发表了裙带菜基因组测序结果^[55-56]。韩国成均馆大学还解析了龙须菜的基因组结构和功能^[57]。这些经济海藻的基因组结构和功能解析为绘制相应海藻的高密度遗传连锁图谱, 解析生长和品质性状遗传调控机制提供了强有力的数据支持。科研人员还构建了海带^[58-60]、紫菜^[61-62] 和裙带菜^[63-64] 的遗传连锁图谱, 并初步实现了部分性状的 QTL 单位, 开发了长度、重量、性别以及颜色等性状相关的分子标记。但由于这些经济海藻的染色体级高质量基因组解析晚又少、群体子代少、高通量表型精准测定技术缺乏等原因, 所构建的遗传连锁谱图不够“密”(平均标记间隔为 0.69~13 cM), 获得的 QTL 定位不够精细, 因而筛选出的连锁标记尚无法应用于实际育种中。集美大学坛紫菜遗传育种与应用团队构建了坛紫菜双单倍体 (DH) 群体 (包含 480 个纯系子代), 利用极端混池测序 (BSA) 和分子生物学方法鉴定到了与坛紫菜藻体长度、厚度以及颜色紧密连锁的分子标记, 并利用厚度和颜色分子标记 (未发表), 结合常规育种技术选育出了一个藻体薄、野生色且生长速度快的新品系 W28, 目前正在海区开展生产性能测试^[42]。此外, 三海海带新品种通过杂交育种, 以线粒体基因亲本鉴别技术和靶位区域扩增多态性 (target region amplified polymorphism, TRAP) 标记选择等核心技术, 实现了叶片宽度性状和产量性状的有效改良, 在综合生产性状方面取得了显著的遗传进展。总体来说, 大型经济海藻分子标记辅助选择育种仍处于起步阶段, 主要工作集中在育种群体材料的遗传多样性和遗传结构分析、亲缘关系分析和种质鉴定上^[65], 育种可

用的分子标记非常少。

相比于分子标记辅助育种, 大型海藻藻类基因工程育种研究尚处于探索阶段。在 20 世纪 90 年代初, 王素娟等^[66-67] 利用电穿孔法实现了 GUS 基因在坛紫菜原生质体中的瞬间表达; 同一时期, 海带转基因系统也被初步建立, 即以 SV40 为启动子, CAT 基因为选择标记, 通过基因枪法实现了在孤雌生殖海带中的成功表达。之后, 条斑紫菜 GUS 基因^[68-69]、PyLHCI 基因^[70]、碳酸酐酶 γ CAL1^[71] 等基因, 海带绿色荧光蛋白 GFP、瑞替普酶 rt-PA 和鲨素基因 tac 等基因^[72], 裙带菜瑞替普酶基因 rt-PA^[73] 和 β -半乳糖苷酶基因 (lacZ)^[74] 等基因的表达系统逐渐被建立, 为进一步完善大型海藻的转基因操作技术, 研究紫菜基因功能提供了技术支撑。值得高兴的是, 中国海洋大学 Zhang 等^[75] 利用基因枪直接转化蛋白质核酸复合体的方法在龙须菜中实现了 CRISPR / LbCas12a 基因编辑, 并证实了单链构象多态性分析有助于在大量野生型细胞中筛选编辑结果。但目前关于大型海藻基因工程的理论和技术研究及其育种应用仍有待加强。

3 大型海藻新品种选育

种业是农业的“芯片”, 是国家战略性、基础性核心产业。作为增速最快、产量最高的渔业产业, 近几年我国大型海藻的栽培面积逐渐稳定, 维持在 14 万 hm^2 左右, 但产量整体在逐年增加^[3, 76-79], 充分体现了大型海藻新品种和栽培新技术对产业的贡献度在逐渐增加。我国于 20 世纪 50 年代开始进行了海带、紫菜的生物学特征、遗传改良技术和苗种培育的研究工作, 历经 60 多年的发展, 经历了基础理论研究、育种技术研发、新品种选育与示范推广等发展阶段, 海藻育种工作者利用选择育种、杂交育种、突变育种和细胞工程育种等方法先后培育出了 24 个海藻新品种 (表 1)。其中, 共选育出 12 个海带和 7 个紫菜新品种。裙带菜和龙须菜育种研究相对较晚, 于 19 世纪 80 年代开始, 目前分别选育出 2 个和 3 个新品种。

日本紫菜、裙带菜的发展时期、轨迹与中国类似, 目前已审批 13 个紫菜新品种, 但裙带菜并没有培育出新品种。韩国大型海藻育种研究起步较晚, 于 19 世纪 80 年代开展了紫菜、海带和裙带菜的育种研究, 2012 年将海藻纳入植物育种产

表 1 我国现有大型海藻新品种

Tab. 1

序号 no.	种类 species	新品种名称 name of the new variety	育种技术 breeding techniques	新品种特点 features of the new variety	选育单位 institution	审定年份 year of being approved	品种登记号 the new variety registration number
1	海带 <i>S. japonica</i>	901	杂交	藻体长度长、宽度宽、色泽浓褐、纵沟较明显、基部楔形, 生长速度快、生长期长、耐高温、抗衰烂。	烟台市水产技术推广中心	1997	GS-01-001-1997
2	海带 <i>S. japonica</i>	东方2号	杂交	叶片宽大, 色泽深褐, 基部近圆形, 纵沟明显, 根系发达, 抗强光能力强, 厚成期适中等。	山东东方海洋科技股份有限公司	2004	GS-02-001-2004
3	海带 <i>S. japonica</i>	荣福	选择、杂交	耐高温和高产性状突出, 养殖生长适宜达到21℃, 养殖生产平均增产20%以上, 生长期长。	中国海洋大学、山东荣成海兴水产有限公司	2004	GS-02-002-2004
4	龙须菜 <i>G. lemaneiformis</i>	981	诱变	四分孢子体成熟晚、分枝增加、直径减小、髓部细胞变小, 耐高温、生长率高、产量高、琼胶含量高。	中国科学院海洋研究所、中国海洋大学	2006	GS-01-005-2006
5	海带 <i>S. japonica</i>	东方3号	杂交	个体宽大, 厚度厚, 产量高, 经济效益显著; 色泽深褐, 无斑点, 适合加工出口薄嫩菜和大板菜; 抗强光, 厚成期晚。	山东烟台海带良种场	2007	GS-02-002-2007
6	坛紫菜 <i>P. haitanensis</i>	申福1号	诱变、杂交、细胞工程	优质、高产、抗高温、不易成熟, 干品比传统品种更柔软, 更容易被嚼碎, 口感更鲜更甜, 更适合于全自动机械加工。	上海海洋大学	2009	GS-01-003-2009
7	海带 <i>S. japonica</i>	爱伦湾	选择、杂交	加工率高、产量大、增产效果明显。	山东寻山集团公司, 中国海洋大学	2010	GS-01-010-2010
8	海带 <i>S. japonica</i>	黄官1号	选择	叶片宽大肥厚、平整, 中带部宽、叶缘厚度与中带部厚度相差不明显, 耐高温、成熟期晚, 成熟水温21℃以上。	中国水产科学研究院黄海水产研究所、福建省连江县官坞海洋开发有限公司	2011	GS-01-006-2011
9	海带 <i>S. japonica</i>	三海	选择、杂交、分子标记辅助	藻体宽、根系发达、中带部明显、体厚, 耐高温、生长快。	中国海洋大学, 福建省霞浦三沙鑫晟海带良种有限公司等	2012	GS-01-003-2012
10	坛紫菜 <i>P. haitanensis</i>	闽丰1号	诱变、杂交、细胞工程	生长快、生长期长、藻体成熟晚、高产、耐高温。	集美大学	2012	GS-04-002-2012
11	条斑紫菜 <i>P. yezoensis</i>	苏通1号	诱变、选育	高产、耐高光、品质优良。	江苏省海洋水产研究所, 常熟理工学院	2013	GS-01-008-2013
12	坛紫菜 <i>P. haitanensis</i>	申福2号	诱变、杂交、细胞工程 育种	壳孢子放散多、耐高温、生长速度快、不易成熟, 适合于全自动机械加工。	上海海洋大学, 福建省大成水产良种繁育试验中心	2013	GS-01-009-2013
13	裙带菜 <i>U. pinnatifida</i>	海宝1号	杂交、选择	藻体羽状裂叶繁茂, 叶片宽、柄宽、特级梗长, 孢子囊叶发达、高产。	中国科学院海洋研究所, 大连海宝渔业有限公司	2013	GS-01-010-2013
14	龙须菜 <i>G. lemaneiformis</i>	2007	诱变	藻体直径粗45%、高产、耐受27℃高温、琼胶含量和凝胶强度高。	中国海洋大学, 汕头大学	2013	GS-01-011-2013
15	海带 <i>S. japonica</i>	东方6号	杂交	固着器发达、基部扁圆形、纵沟明显、边缘较普通品种厚、褶皱较少、色泽深褐。耐高温、抗强光, 藻体长度、株鲜重和产量优势明显。	山东东方海洋科技股份有限公司	2013	GS-02-004-2013
16	海带 <i>S. japonica</i>	205	杂交、选择	抗高温、高光能力较强, 淡干海带色泽墨绿。	中国科学院海洋研究所、荣成市鲟江水产有限责任公司	2014	GS-01-010-2014
17	海带 <i>S. japonica</i>	东方7号	杂交、选择	个体宽大、固着器发达、基部呈扁圆形、纵沟不明显、叶片边缘皱褶较少、藻体色深, 适应性广, 抗强光能力强、藻体宽度、株鲜重和产量优势明显。	山东东方海洋科技股份有限公司	2014	GS-01-011-2014

· 续表 1 ·

序号 no.	种类 species	新品种名称 name of the new variety	育种技术 breeding techniques	新品种特点 features of the new variety	选育单位 institution	审定年份 year of being approved	品种登记号 the new variety registration number
18	裙带菜 <i>U. pinnatifida</i>	海宝2号	杂交、选择	在相同栽培条件下, 与普通裙带菜品种相比, 收割期延迟15-20天, 产量提高30.0%以上, 菜质较好。	大连海宝渔业有限公司、中国科学院海洋研究所	2014	GS-01-012-2014
19	坛紫菜 <i>P. haitanensis</i>	浙东1号	选择、细胞工程育种	藻体厚、产量高、壳孢子放散量大。	宁波大学, 浙江省海洋水产养殖研究所	2014	GS-01-013-2014
20	条斑紫菜 <i>P. yezoensis</i>	苏通2号	诱变、选择	藻体紫褐色、色深且光泽、薄, 单孢子放散适量、高产、品质优良。	常熟理工学院, 江苏省海洋水产研究所	2014	GS-01-014-2014
21	龙须菜 <i>G. lemaneiformis</i>	鲁龙1号	杂交、诱变、选择	在相同栽培条件下, 与普通龙须菜品种相比, 产量提高15.0%以上, 蛋白质含量提高约12.0%。	中国海洋大学、福建省莆田市水产技术推广站	2014	GS-04-001-2014
22	坛紫菜 <i>P. haitanensis</i>	闽丰2号	诱变、杂交、细胞工程育种	藻体披针形、基部脐形、呈棕红色、薄, 高产、耐高温、优质。	集美大学	2020	GS-01-010-2020
23	海带 <i>S. japonica</i>	中宝1号	杂交	孢子体晚熟, 在北方地区的相同栽培条件下, 与普通养殖海带相比, 产量平均提高63.9%; 烫菜加工出成率提高10%以上。	中国科学院海洋研究所、大连海宝渔业有限公司	2021	GS-02-002-2021
24	海带 <i>S. japonica</i>	海农1号	选择	成熟期孢子囊发达、适宜采苗操作, 且养殖中期增产效果明显, 可提前进行大规模收获。与普通养殖海带相比, 增产10%以上。	中国海洋大学、荣成海兴水产有限公司等	2023	GS-01-013-2023

权保护政策, 经过了 40 几年的发展, 经历了栽培面积快速增加、产量下降, 育种扶持计划实施, 育种理论和技术建立等发展阶段, 目前已成功选育出 15 个海藻新品种, 包括 9 个紫菜、5 个裙带菜以及 1 个海带新品种^[7]。但近几年, 日本和韩国从事大型海藻育种研究的团队逐渐减少, 新品种(系)培育数量不多。此外, 卡帕藻和麒麟菜主要产于印度尼西亚、菲律宾等东盟国家, 虽然其产量位居全球藻类产业第二位, 但是其育种研究较为薄弱, 目前仍然以营养繁殖为主。整体而言, 我国开展大型海藻新品种选育工作早、物种丰富、性状多元、推广面积大, 处于国际领先水平。

4 大型海藻分子育种研究展望

尽管我国已经建立了较为全面和系统的海藻常规育种技术, 并培育出了多个新品种以及一系列的地方品种和优良品系, 在一定程度上促进了大型海藻栽培产业的持续快速发展。但与陆生作物和水产养殖动物遗传改良工作相比, 大型海藻的良种培育技术水平仍存在较大的差距, 品种培育仍主要依赖于选择、诱变、杂交等常规育种技术。现代生物技术尚未发挥其提高育种效率的重要作用, 分子标记辅助育种仍主要用于纯度或杂交代代的辅助选择, 全基因组分子育种技术还未见报道, 转基因技术和基因编辑技术仍然处于前

期探索阶段, 还无法实现外源基因的稳定转化、基因编辑和育种应用。因此, 大型海藻育种仍然存在着精度差、效率低、周期长等问题, 急需进一步围绕种质资源评价与发掘、基因组结构和功能解析、经济性状表型高通量精确测定、遗传参数评估、分子调控机制解析和分子育种理论和技术研发等瓶颈问题开展研究, 构建现代育种技术体系来进一步提升大型海藻的育种技术水平与能力, 以进一步推动其良种化进程。

4.1 大型海藻种质资源评价与发掘利用

种业创新的关键在于拥有优异种质资源的数量与质量, 我国大型海藻种质资源极为丰富, 但目前种质资源的收集、保存和发掘利用还处于起步阶段, 已有的种质保存工作比较零散、缺乏系统性和规模化。种质资源收集保存种类和数量还不多, 表型测量、精准鉴定与系统评价范围和规模还不广, 标准也不统一, 表型和基因型联合数据库尚未建立, 对种质资源进行高效挖掘和利用的效率还相对偏低。亟待统一标准开展系统深入的研究, 构建以种质资源数据和基因组数据为核心的大数据平台, 发掘优异种质, 为海藻种业发展提供种质基础。

4.2 大型海藻高质量基因组结构和功能解析

高质量基因组是重要经济性状遗传解析和优

异基因挖掘利用的基础。虽然海带、坛紫菜、条斑紫菜、裙带菜、龙须菜以及红毛菜^[80]等经济海藻的基因组均已发表,但由于微生物污染、高GC含量、高杂合度等因素,这些已公布的海藻基因组仍然存在序列缺失、污染序列混杂、功能注释不清等诸多问题,基因组质量仍有待提升^[81]。目前发表的大部分共生体系(如珊瑚和藻类)的基因组学研究主要是通过抗生素处理、混合样品DNA测序组装序列后,跟已有的数据库比对的方法去除“污染”序列,但由于数据库不全或者物种间关系较远等因素,组装后的基因组序列中依然包含着共生生物的“污染”序列。基于机器学习建立的 Symbiont-Screener 方法不需要参考基因组或数据库比对,巧妙地基于家系或近缘物种信息,利用机器学习的算法区分出宿主的三代测序数据(如 Nanopore、PacBio)或共享条形码测序数据(如 stLFR, 10× Genomics)^[82]。该方法已展示出对藻类基因组数据良好的去污染效果,并且可以开源获取(<https://github.com/BGI-Qingdao/Symbiont-Screener>)。因此,将 Symbiont-Screener 方法与 Meta-Hi-C、T2T 等现代高通量测序技术相结合,为大型海藻高质量基因组解析提供了有效选择。

4.3 大型海藻高通量表型测定技术开发

传统的大型海藻表型测定方法比较简单,主要通过肉眼观察和简单测量获得藻体外部物理性状数据,如藻体长度、宽度、厚度、柄长、鲜重以及形态等,存在工作量大、效率低以及精度低等缺点。自动化表型采集技术主要依赖影像学以及遥感技术采集植物的数字化影像,经过人工智能技术快速转化成研究人员所能理解的表型信息,该技术在植物分子育种中发挥了重要作用。虽然大型海藻的形态构造简单(未有严格意义上的根茎叶分化),但可直接获取的表型性状较少,同时受海水影响,高通量提取大型海藻表型性状难度较大,这严重阻碍了大型海藻表型组学和分子育种学研究的进展^[83]。目前市面上的基于叶绿素荧光、高光谱以及多光谱等原理制造的植物表型自动化测定系统并不适合大型海藻表型数据提取,例如,现有的室内植物自动化表型测定设备很难检测几米长的海带、龙须菜甚至是紫菜藻体。因而,创新大型海藻高通量自动化表型采集技术,开发大型海藻表型高通量测定系统,将有助于关键性状的精准评价、精细定位和关键功能基因的挖掘。

<https://www.china-fishery.cn>

4.4 大型海藻育种群体构建和遗传参数评估

对各经济性状遗传参数的准确评估,遗传变异和表型全面准确的鉴定,以及清晰地描述二者之间线性或非线性关系是实现大型海藻分子育种的基础。无论是全基因组关联分析选择育种(GWAS)还是全基因组选择育种(GS),均需要构建性状遗传变异丰富的人工或自然群体,只有群体内积累足够多的重组和突变信息,利用全基因组进行分子育种的分辨率才会显著提高。同时,大数据科学提升了遗传变异检测的效率和准确性,并在筛选动植物功能变异中起到了巨大作用。随着高通量测序技术的快速发展,遗传变异检测目标已从单个 SNP 转向了结构变异和插入/缺失的等位变异^[84]。此外,由于可以同时检测多个生物分子指标,液相芯片已被广泛开发用于陆生动植物和水生动物的遗传多样性评价、种质鉴定和新品种培育等研究中。因此,在高质量基因组解析和规模化群体构建的基础上,开发高密度育种芯片提升遗传解析能力,同时结合遗传力、育种值等遗传参数评价,利用 BLUP、贝叶斯和机器学习等方法等进行遗传参数的准确评估,验证评估参数和算法的可靠性,可以实现海藻分子育种遗传参数的准确评估。

4.5 大型海藻重要经济性状的遗传解析和关键调控基因鉴定

阐明重要经济性状的遗传基础及调控机制是开展分子育种的基础和前提。大型海藻的重要经济性状主要包括长度、宽度、厚度、色泽、鲜重、干鲜比等外观和产量性状,呈味物质组成、糖组分、脂肪酸组分等品质性状,温度、盐度、抗病等抗逆性状。这些性状均受到多基因位点的共同调控,并且性状表达显著地受到环境条件(光照、温度、盐度、营养盐、流速等)和生长发育时期的影响,调控机制复杂。应在高质量基因组结构和功能解析的基础上,通过 GS 技术利用个体间亲缘关系矩阵进行高效的性状预测和个体选择。同时,综合运用组学、遗传学、系统生物学和计算生物学等手段^[85],解析大型海藻各性状的调控因子与分子网络,研究性状的基因组变异与表观变异规律及其应对环境变异的机制,从而阐明性状精准调控的分子机制,鉴定性状调控的关键基因。之后,利用人工智能模型准确预测相关遗传位点,为大型海藻分子设计育种提供靶位点。

中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

4.6 大型海藻基因编辑体系构建

基因编辑技术可以实现育种的快速、精准和高效定制。相较于体外定向进化技术, 基因编辑原位定向进化技术能够定向进化多数关键功能基因, 以达到生物改良的目的^[86]。目前, 只有在龙须菜中实现了基因编辑^[75]。因此, 急需开展大型海藻基因编辑理论和技术研究, 构建稳定的大型海藻基因编辑体系, 快速优化组合天然变异, 引入人工合成变异, 进而创制突破性海藻新品种。

最终, 集成种质资源保存和评价技术、高通量表型和基因型测定及其关联分析技术、关键基因鉴定和功能验证等技术, 构建大型海藻的分子育种技术体系。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 何培民, 张泽宇, 张学成, 等. 海藻栽培学 [M]. 北京: 科学出版社, 2018.
He P M, Zhang Z Y, Zhang X C, *et al.* Seaweed cultivation[M]. Beijing: Science Press, 2018 (in Chinese).
- [2] FAO. Fishery and aquaculture statistics, global aquaculture production[EB/OL]. <http://www.fao.org/fishery/>, 2022.
- [3] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国渔业统计年鉴 2023[M]. 北京: 中国农业出版社, 2023.
Fisheries and Fisheries Administration Bureau of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China fisheries statistical yearbook 2023[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2023 (in Chinese).
- [4] 桂建芳, 包振民, 张晓娟. 水产遗传育种与水产种业发展战略研究[J]. 中国工程科学, 2016, 18(3): 8-14.
Gui J F, Bao Z M, Zhang X J. Development strategy for aquaculture genetic breeding and seed industry[J]. *Strategic Study of CAE*, 2016, 18(3): 8-14 (in Chinese).
- [5] Gao G, Gao L, Jiang M J, *et al.* The potential of seaweed cultivation to achieve carbon neutrality and mitigate deoxygenation and eutrophication[J]. *Environmental Research Letters*, 2022, 17(1): 014018.
- [6] Duarte C M, Bruhn A, Krause-Jensen D. A seaweed aquaculture imperative to meet global sustainability targets[J]. *Nature Sustainability*, 2022, 5(3): 185-193.
- [7] Hwang E K, Yotsukura N, Pang S J, *et al.* Seaweed breeding programs and progress in eastern Asian countries[J]. *Phycologia*, 2019, 58(5): 484-495.
- [8] 方宗熙, 吴超元, 李家俊. 海带“海青一号”配子体和幼孢子体对高温的适应力[J]. 海洋与湖沼, 1962, 4(1-2): 29-37.
Fang Z X, Wu C Y, Li J J. Increased adaptability to high temperature of gametophytes and sporelings of the Haiqing No. 1 breed of *Laminaria japonica* aresch[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1962, 4(1-2): 29-37 (in Chinese).
- [9] 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.
Zeng C K. Biology of Economic seaweed germplasm[M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1999: 50-59 (in Chinese).
- [10] 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.
Luo Q J, Yang R, Lin S Z, *et al.* *Porphyra haitanensis* "Zhedong No. 1"[J]. *China Fisheries*, 2015(11): 57-59 (in Chinese).
- [11] 周伟, 胡传明, 陆勤勤, 等. 条斑紫菜的种质创新与应用[J]. 广西科学院学报, 2021, 37(1): 46-52.
Zhou W, Hu C M, Lu Q Q, *et al.* Germplasm innovation and application of *Pyropia yezoensis*[J]. *Journal of Guangxi Academy of Sciences*, 2021, 37(1): 46-52 (in Chinese).
- [12] 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 B J, Shi Y Y, Yang G P. Difficulties and methodological propositions of laver (*Porphyra* sp.) breeding[J]. *Marine Sciences*, 2008, 32(7): 85-87 (in Chinese).
- [13] 付峰, 隋正红, 孙利芹, 等. 藻类诱变育种技术研究进展[J]. 生物技术通报, 2018, 34(10): 58-63.
Fu F, Sui Z H, Sun L Q, *et al.* Research advance on the algal mutation breeding technologies[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2018, 34(10): 58-63 (in Chinese).
- [14] 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.
Yan X H, Liang Z Q, Song W L, *et al.* Induction and isolation of artificial pigmentation mutants in *Porphyra haitanensis* Chang et Zheng (Bangiales, Rhodophyta)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2005, 29(2): 166-172 (in Chinese).
- [15] 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, 2013: 134-153.
- National Fisheries Technology Extension Center. 2012 guide to the promotion of new aquatic varieties[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2013: 134-153 (in Chinese).
- [16] 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.
- National Fisheries Technology Extension Center. 2014 guide to the promotion of new aquatic varieties[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2014: 165-181 (in Chinese).
- [17] 梁艳, 徐燕, 陈昌生, 等. 坛紫菜优质新品系(Q-1)主要经济性状的研究[J]. 渔业科学进展, 2009, 30(4): 108-116.
- Liang Y, Xu Y, Chen C S, *et al.* Research on the main economic traits of the new strain of high quality *Porphyra haitanensis*[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2009, 30(4): 108-116 (in Chinese).
- [18] 朱建一, 陆勤勤, 马凌波, 等. 紫菜诱变育种研究 [D]. 南通: 江苏省海洋水产研究所, 2001-12-20.
- Zhu J Y, Lu Q Q, Ma L B, *et al.* Seaweed mutation breeding[D]. Nantong: Jiangsu Marine Fisheries Research Institute, 2001-12-20 (in Chinese).
- [19] 张亦弛, 王文磊, 徐燕, 等. 坛紫菜诱变及F₁代叶状体表型性状分析[J]. 渔业科学进展, 2023, 44(2): 137-148.
- Zhang Y C, Wang W L, Xu Y, *et al.* Mutagenesis and blade phenotypic traits of *Neoporphyra haitanensis* F₁ lines[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2023, 44(2): 137-148 (in Chinese).
- [20] 孟琳, 徐涤, 陈伟洲, 等. 龙须菜新品系07-2的筛选及性状分析[J]. 中国海洋大学学报, 2009, 39(S1): 94-98.
- Meng L, Xu D, Chen W Z, *et al.* Selection and characterization of a new strain of *Gracilaria lemaneiformis*[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2009, 39(S1): 94-98 (in Chinese).
- [21] 隋正红, 胡依依, 周伟, 等. 龙须菜栽培与遗传育种[J]. 中国海洋大学学报, 2020, 50(9): 98-104.
- Sui Z H, Hu Y Y, Zhou W, *et al.* Review on the cultivation and genetic breeding of *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta)[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2020, 50(9): 98-104 (in Chinese).
- [22] 何培民, 秦松, 严小军, 等. 海藻生物技术及其应用 [M]. 北京: 化学工业出版社, 2007: 86-98.
- He P M, Qin S, Yan X J, *et al.* Algae biotechnology and its application[M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2007: 86-98 (in Chinese).
- [23] 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 H C, Yan X H. Advances in *Pyropia* (formerly *Porphyra*) genetics and breeding[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(3): 592-603 (in Chinese).
- [24] 方宗熙, 崔竞进, 欧毓麟, 等. 海带“单海1号”新品种的选育—用海带单倍体材料培育新品种[J]. 山东海洋学院学报, 1983, 13(4): 63-70.
- Fang Z X, Cui J J, Ou Y L, *et al.* Breeding of the new variety “Danhai No. 1” of *Laminaria japonica* by using a female haploid clone of the kelp[J]. *Journal of Shandong College of Oceanology*, 1983, 13(4): 63-70 (in Chinese).
- [25] 单体锋, 李静, 逢少军. 我国裙带菜育苗和育种技术的回顾和展望[J]. 中国农业科技导报, 2016, 18(1): 164-170.
- Shan T F, Li J, Pang S J. Review and prospect on seedling production and breeding techniques of *Undaria pinnatifida* in China[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2016, 18(1): 164-170 (in Chinese).
- [26] 吴宏肖, 严兴洪, 宋武林, 等. 坛紫菜与 *Pyropia radii* 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.
- 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 radii*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2014, 38(8): 1079-1088 (in Chinese).
- [27] 张全胜, 刘升平, 曲善村, 等. “901”海带新品种培育的研究[J]. 海洋湖沼通报, 2001, 23(2): 46-53.
- Zhang Q S, Liu S P, Qu S C, *et al.* Studies on rearing new variety of kelp “901”[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2001, 23(2): 46-53 (in Chinese).
- [28] 张泽宇, 范春江, 曹淑青, 等. 海带属种间杂交育种的研究[J]. 大连水产学院学报, 1999, 14(4): 13-17.
- Zhang Z Y, Fan C J, Cao S Q, *et al.* Study on interspecific crossing of *Laminaria* species[J]. *Journal of Dalian Fisheries University*, 1999, 14(4): 13-17 (in Chinese).
- [29] Druhl L D, Collins J D, Lane C E, *et al.* An evaluation of methods used to assess intergeneric hybridization in kelp using pacific *Laminariales* (Phaeophyceae)[J]. *Journal of Phycology*, 2005, 41(2): 250-262.
- [30] 中国海洋大学. 海带远缘杂交育种技术及“远杂10号”品种的培育 [Z]. 青岛: 中国海洋大学, 2001-01-01.

- Ocean University of China. Breeding technology of kelp distant cross breeding and cultivation of "Far Hybrid No. 10" variety[Z]. Qingdao: Ocean University of China, 2001-01-01 (in Chinese).
- [31] 方宗熙, 欧毓麟, 崔竞进. 海带杂种优势的研究和利用——“单杂10号”的培育[J]. 山东海洋学院学报, 1985, 15(1): 64-72.
- Fang Z X, Ou Y L, Cui J J, *et al.* Breeding of hybrid Laminaria "Danza No. 10"—an application of the Laminarian haploid cell clones[J]. Journal of Shandong College of Oceanology, 1985, 15(1): 64-72 (in Chinese).
- [32] 李晓丽. 裙带菜、海带多倍体及杂交育种的研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2008.
- Li X L. Study on polyploid and cross breeding of *Undaria pinnatifida* and *Laminaria japonica*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2008 (in Chinese).
- [33] 曾呈奎, 王素娟, 刘思俭, 等. 海藻栽培学 [M]. 上海: 上海科技出版社, 1985.
- Zeng C K, Wang S J, Liu S J, *et al.* Seaweed Cultivation[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1985 (in Chinese).
- [34] 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(6): 467-473.
- [35] Miura A, Aruga Y, Fuseya M. Thremmatological studies of the cultivated *Porphyra*. II. Effect of selection on the form and color of foliose thalli in *Porphyra yezoensis* f. *narawaensis*[C]/Nippon Suisan Gakkai 1974 Spring Annual Meeting. 1974. (In Japanese)
- [36] 许璞, 费修缙, 张学成, 等. 紫菜色素突变体诱导的研究——I. NG对紫菜壳孢子诱变的效果及遗传分析[J]. 海洋通报, 2002, 21(5): 19-25.
- Xu P, Fei X G, Zhang X C, *et al.* Studies on pigmentation mutation inducement of *Porphyra* I: inducement effect and genetic analysis of N-Methy-N²-Nitro-N-Nitrosoguanidine (NG) to Conchospores of *Porphyra*[J]. Marine Science Bulletin, 2002, 21(5): 19-25 (in Chinese).
- [37] 张海波, 侯和胜. 紫菜色素突变体研究进展[J]. *生物技术通讯*, 2007, 18(2): 353-356.
- Zhang H B, Hou H S. Research progress in pigment mutants of *Porphyra*[J]. *Letters in Biotechnology*, 2007, 18(2): 353-356 (in Chinese).
- [38] 徐燕. 坛紫菜诱变与杂交育种初步研究 [D]. 厦门: 集美大学, 2007.
- Xu Y. Preliminary study on mutation and hybridization breeding of *Porphyra haitanensis* strains[D]. Xiamen: JiMei University, 2007 (in Chinese).
- [39] 朱仁华. 海螺酶解壁作用的研究[J]. 山东海洋学院学报, 1983, 13(4): 47-57.
- Zhu R H. Decomposing algae cell walls of digestive enzyme in the marine snails[J]. Journal of Shandong College of Oceanology, 1983, 13(4): 47-57 (in Chinese).
- [40] 王素娟, 徐志东, 王光远, 等. 坛紫菜原生质体的超微结构观察[J]. 海洋科学, 1986, 10(4): 21-24.
- Wang S J, Xu Z D, Wang G Y, *et al.* Ultrastructural study on protoplasts of *Porphyra haitanensis* (Bangio-phyceae, Rhodophyta)[J]. Marine Sciences, 1986, 10(4): 21-24 (in Chinese).
- [41] Xie C T, Chen C S, Xu Y, *et al.* Construction of a genetic linkage map for *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) based on sequence-related amplified polymorphism and simple sequence repeat markers[J]. *Journal of Phycology*, 2010, 46(4): 780-787.
- [42] Zhao R, Xu Y, Xu K, *et al.* Evaluation of the main economic characteristics of a narrow-thallus strain of *Neoporphyra haitanensis*[J]. *Aquaculture*, 2022, 558: 738395.
- [43] 方宗熙, 欧毓麟, 崔竞进, 等. 海带单倍体遗传育种的实验[J]. 中国科学, 1978, 8(2): 226-231.
- Fang Z X, Ou Y L, Cui J J, *et al.* Experiments on genetic breeding of *Laminaria japonica* haploids[J]. Chinese Science, 1978, 8(2): 226-231 (in Chinese).
- [44] 戴继勋, 崔竞进, 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): 105-107.
- Dai J X, Cui J J, Ou Y L, *et al.* Studies on the parthenogenesis and natural doubling of chromosomes in *Laminaria japonica*[J]. Acta Oceanologica Sinica, 1992, 14(1): 105-107 (in Chinese).
- [45] 戴继勋, 欧毓麟, 崔竞进, 等. 海带雄配子体的发育研究[J]. 青岛海洋大学学报, 1997, 27(1): 43-46.
- Dai J X, Ou Y L, Cui J J, *et al.* Study on the development of male gametophytes of *Laminaria japonica* aresch[J]. Journal of Ocean University of Qingdao, 1997, 27(1): 43-46 (in Chinese).
- [46] 张泽宇, 曹淑清, 邵魁双, 等. 裙带菜配子体采苗及育苗的研究[J]. 大连水产学院学报, 1999, 14(3): 19-24.
- Zhang Z Y, Cao S Q, Shao K S, *et al.* Study on the seed collecting of gametophytes and seeding rearing for

- Undaria pinnatifida*[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 1999, 14(3): 19-24 (in Chinese).
- [47] 张泽宇, 李晓丽, 柴宇, 等. 裙带菜3n、4n孢子体的人工育苗和海区栽培[J]. 水产学报, 2007, 31(3): 349-354. Zhang Z Y, Li X L, Chai Y, et al. Artificial seeding and cultivation on 3n and 4n sporophytes of *Undaria pinnatifida*[J]. Journal of Fisheries of China, 2007, 31(3): 349-354 (in Chinese).
- [48] 鲁翠云, 匡友谊, 郑先虎, 等. 水产动物分子标记辅助育种研究进展[J]. 水产学报, 2019, 43(1): 36-53. Lu C Y, Kuang Y Y, Zheng X H, et al. Advances of molecular marker-assisted breeding for aquatic species[J]. Journal of Fisheries of China, 2019, 43(1): 36-53 (in Chinese).
- [49] Ye N H, Zhang X W, Miao M, et al. *Saccharina* genomes provide novel insight into kelp biology[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 6986.
- [50] Liu T, Wang X M, Wang G L, et al. Evolution of complex thallus alga: genome sequencing of *Saccharina japonica*[J]. *Frontiers in Genetics*, 2019, 10: 378.
- [51] Cao M, Xu K P, Yu X Z, et al. A chromosome-level genome assembly of *Pyropia haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2020, 20(1): 216-227.
- [52] Chen H M, Chu J S C, Chen J J, et al. Insights into the ancient adaptation to intertidal environments by red algae based on a genomic and multiomics investigation of *Neoporphyra haitanensis*[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2022, 39(1): msab315.
- [53] Nakamura Y, Sasaki N, Kobayashi M, et al. The first symbiont-free genome sequence of marine red alga, *Susabi-nori* (*Pyropia yezoensis*)[J]. *PLoS One*, 2013, 8(3): e57122.
- [54] Wang D M, Yu X Z, Xu K P, et al. *Pyropia yezoensis* genome reveals diverse mechanisms of carbon acquisition in the intertidal environment[J]. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 4028.
- [55] Graf L, Shin Y, Yang J H, et al. A genome-wide investigation of the effect of farming and human-mediated introduction on the ubiquitous seaweed *Undaria pinnatifida*[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, 5(3): 360-368.
- [56] Shan T F, Yuan J B, Su L, et al. First genome of the brown alga *Undaria pinnatifida*: chromosome-level assembly using PacBio and Hi-C technologies[J]. *Frontiers in Genetics*, 2020, 11: 140.
- [57] Lee J, Yang E C, Graf L, et al. Analysis of the draft genome of the red seaweed *Gracilariopsis chorda* provides insights into genome size evolution in Rhodophyta[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2018, 35(8): 1869-1886.
- [58] Wang X L, Chen Z H, Li Q Y, et al. High-density SNP-based QTL mapping and candidate gene screening for yield-related blade length and width in *Saccharina japonica* (Laminariales, Phaeophyta)[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 13591.
- [59] Wang X L, Yang X Q, Yao J T, et al. Genetic linkage map construction and QTL mapping of blade length and width in *Saccharina japonica* using SSR and SNP markers[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2023, 10: 1116412.
- [60] Zhang J, Liu T, Feng R F, et al. Genetic map construction and quantitative trait locus (QTL) detection of six economic traits using an F₂ population of the hybrid from *Saccharina longissima* and *Saccharina japonica*[J]. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0128588.
- [61] 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.
- [62] Yu X Z, Wang L, Xu K P, et al. Fine mapping to identify the functional genetic locus for red coloration in *Pyropia yezoensis* thallus[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 867.
- [63] Shan T F, Pang S J, Li J, et al. Construction of a high-density genetic map and mapping of a sex-linked locus for the brown alga *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae) based on large scale marker development by specific length amplified fragment (SLAF) sequencing[J]. *BMC Genomics*, 2015, 16: 902.
- [64] Shan T F, Li Y Q, Pang S J. Identification of a genomic region linked with sex determination of *Undaria pinnatifida* (Alariaceae) through genomic resequencing and genetic linkage analyses of a segregating gametophyte family[J]. *Journal of Phycology*, 2023, 59(1): 193-203.
- [65] 刘福利, 王飞久, 孙修涛, 等. 分子育种及其在海带育种中的研究进展[J]. 海洋科学, 2012, 36(9): 128-134. Liu F L, Wang F J, Sun X T, et al. Molecular breeding and its research advances and prospects in *Laminaria japonica* breeding[J]. *Marine Sciences*, 2012, 36(9): 128-

- 134 (in Chinese).
- [66] 秦松, 王希华, 曾呈奎. 藻类的遗传转化 [M]//傅荣昭, 孙勇如, 贾士荣. 植物遗传转化技术手册. 合肥: 中国科学技术出版社, 1994: 79-82.
- Qin S, Wang X H, Zeng C K. Genetic transformation of algae[M]//Fu R Z, Sun Y R, Jia S R. Handbook of Plant Genetic Transformation Technology. Hefei: China Science and Technology Press, 1994: 79-82 (in Chinese).
- [67] Qin S, Jiang P, Tseng C. Transforming kelp into a marine bioreactor[J]. *Trends in Biotechnology*, 2005, 23(5): 264-268.
- [68] Shin Y J, Lim J M, Park J H, *et al.* Characterization of *PyGUS* gene silencing in the red macroalga, *Pyropia yezoensis*[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2016, 10(6): 359-367.
- [69] 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.
- [70] Zheng Z B, He B X, Xie X J, *et al.* Co-suppression in *Pyropia yezoensis* (Rhodophyta) reveals the role of *PyL-HCI* in light harvesting and generation switch[J]. *Journal of Phycology*, 2021, 57(1): 160-171.
- [71] Shao Z Z, Xie X J, Liu X Y, *et al.* Overexpression of mitochondrial *γCAL1* reveals a unique photoprotection mechanism in intertidal resurrection red algae through decreasing photorespiration[J]. *Algal Research*, 2022, 66: 102766.
- [72] 邓祥元. 转基因海带配子体的制备与高效增殖 [D]. 青岛: 中国科学院研究生院 (海洋研究所), 2009.
- Deng X Y. Preparation and rapid vegetative propagation of transgenic *Laminaria japonica* gametophytes[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2009 (in Chinese).
- [73] 任宝永. 裙带菜配子体转基因研究 [D]. 青岛: 中国科学院研究生院 (海洋研究所), 2011.
- Ren B Y. Research on the *Undaria pinnatifida* gametophytes genetic engineering[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2011 (in Chinese).
- [74] 秦松, 于道展, 姜鹏, 等. β -半乳糖苷酶基因(*lacZ*)在海藻裙带菜中的稳定表达[J]. *高技术通讯*, 2003, 13(7): 87-89.
- Qin S, Yu D Z, Jiang P, *et al.* Stable expression of *lacZ* reporter gene in seaweed *Undaria pinnatifida*[J]. *High Technology Letters*, 2003, 13(7): 87-89 (in Chinese).
- [75] Zhang J Y, Wu Q, Eléouët M, *et al.* CRISPR/LbCas12a-mediated targeted mutation of *Gracilariopsis lemaneiformis* (Rhodophyta)[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(2): 235-237.
- [76] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国渔业统计年鉴 2019[M]. 北京: 中国农业出版社, 2019.
- Fisheries and Fisheries Administration Bureau of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China fisheries statistical yearbook 2019[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2019 (in Chinese).
- [77] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国渔业统计年鉴 2020[M]. 北京: 中国农业出版社, 2020.
- Fisheries and Fisheries Administration Bureau of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China fishery statistical yearbook 2020[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2020 (in Chinese).
- [78] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国渔业统计年鉴 2021[M]. 北京: 中国农业出版社, 2021.
- Fisheries and Fisheries Administration Bureau of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China fisheries statistical yearbook 2021[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2021 (in Chinese).
- [79] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国渔业统计年鉴 2022[M]. 北京: 中国农业出版社, 2022.
- Fisheries and Fisheries Administration Bureau of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China fisheries statistical yearbook 2022[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2022 (in Chinese).
- [80] 曹天骏. 海水红毛菜 (*Bangia fuscopurpurea*) 基因组学研究 [D]. 南京: 南京大学, 2019.
- Cao T J. Sequencing and analysis of the full genome of *Bangia fuscopurpurea*[D]. Nanjing: Nanjing University, 2019 (in Chinese).
- [81] Hanschen E R, Starkenburg S R. The state of algal genome quality and diversity[J]. *Algal Research*, 2020, 50: 101968.

- [82] Xu M Y, Guo L D, Qi Y W, *et al.* Symbiont-screener: a reference-free tool to separate host sequences from symbionts for error-prone long reads[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2023, 10: 1087447.
- [83] Che S, Du G Y, Zhong X F, *et al.* Quantification of photosynthetic pigments in *Neopyropia yezoensis* using Hyperspectral imagery[J]. *Plant Phenomics*, 2023, 5: 0012.
- [84] 景海春, 田志喜, 种康, 等. 分子设计育种的科技问题及其展望概论[J]. *中国科学:生命科学*, 2021, 51(10): 1356-1365.
- Jing H C, Tian Z X, Chong K, *et al.* Progress and perspective of molecular design breeding[J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2021, 51(10): 1356-1365 (in Chinese).
- [85] Huang X H, Huang S W, Han B, *et al.* The integrated genomics of crop domestication and breeding[J]. *Cell*, 2022, 185(15): 2828-2839.
- [86] Chen K L, Wang Y P, Zhang R, *et al.* CRISPR/Cas genome editing and precision plant breeding in agriculture[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70: 667-697.

Advances in seaweed breeding technology and its applications

WANG Wenlei^{1,2,3,4}, XU Yan^{1,2,3,4}, JI Dehua^{1,2,3,4}, XIE Chaotian^{1,2,3,4*}

(1. Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China;

2. Fujian Engineering Research Center of Aquatic Breeding and Healthy Aquaculture, Xiamen 361021, China;

3. Key Laboratory of Healthy Mariculture for the East China Sea, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Xiamen 361021, China;

4. State Key Laboratory of Mariculture Breeding, Fisheries College, Jimei University, Ningde 352100, China)

Abstract: The large-scale seaweed cultivation industry is one of the most active sectors in global fisheries. Over the past two decades, its growth rate has been more than twice that of the overall fisheries industry, indicating significant growth potential. China dominates this industry, accounting for 59% of the world's total seaweed production, including *Laminaria japonica*, *Undaria pinnatifida*, *Pyropia/Porphyra* spp., *Gracilaria* spp., and *Hizikia fusiformis*, with the highest production volumes globally. The aquatic seed industry serves as the "core" of aquaculture and the source of the entire industry. Approximately 99% of large-scale seaweed production are from artificial cultivation, highlighting the contribution and importance of new seaweed varieties to the industry. However, there are currently only 24 approved new varieties of large-scale seaweed, representing about 17% of new aquatic species for marine cultivation, which is not proportionate to its production share. Therefore, the present paper introduces the characteristics of the large-scale seaweed industry, the progress in breeding technology over the past 60 years, and the breeding achievements. It also offers recommendations to address the current challenges of outdated breeding techniques in the large-scale seaweed industry, aiming to provide insights for future research in seaweed breeding.

Key words: seaweed; new varieties; breeding technology

Corresponding author: XIE Chaotian. E-mail: ctxie@jmu.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (U21A20265, 42176117); China Agriculture Research System (CARS-50); Young Elite Scientists Sponsorship Program by the China Association of Science and Technology (2021QNRC001)