



海藻遗传学

The Genetics of Marine Algae

张学成 秦 松 编著
马家海 许 璞

 中国农业出版社

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

海藻遗传学

The Genetics of Marine Algae

张学成 秦 松 编著
马家海 许 璞

中 国 农 业 出 版 社

图书在版编目 (CIP) 数据

海藻遗传学 / 张学成等编著. —北京: 中国农业出版社, 2004. 12

ISBN 7-109-09525-8

I. 海... II. 张... III. 海藻-遗传学

IV. Q949. 203

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 130721 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 傅玉祥

责任编辑 林珠英

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

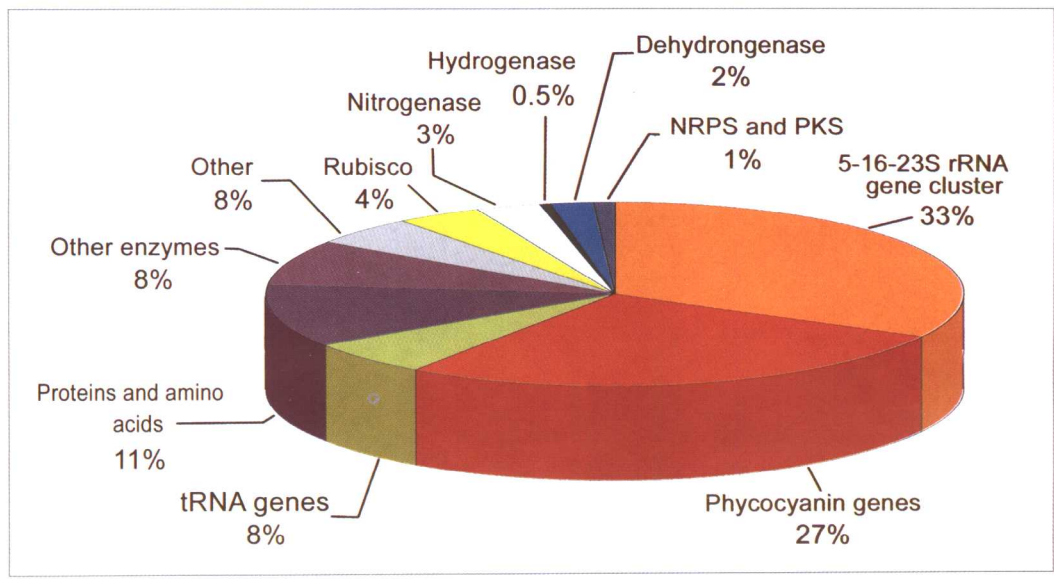
2005 年 1 月第 1 版 2005 年 1 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 22 插页: 4

字数: 500 千字 印数: 1~1 000 册

定价: 88.00 元

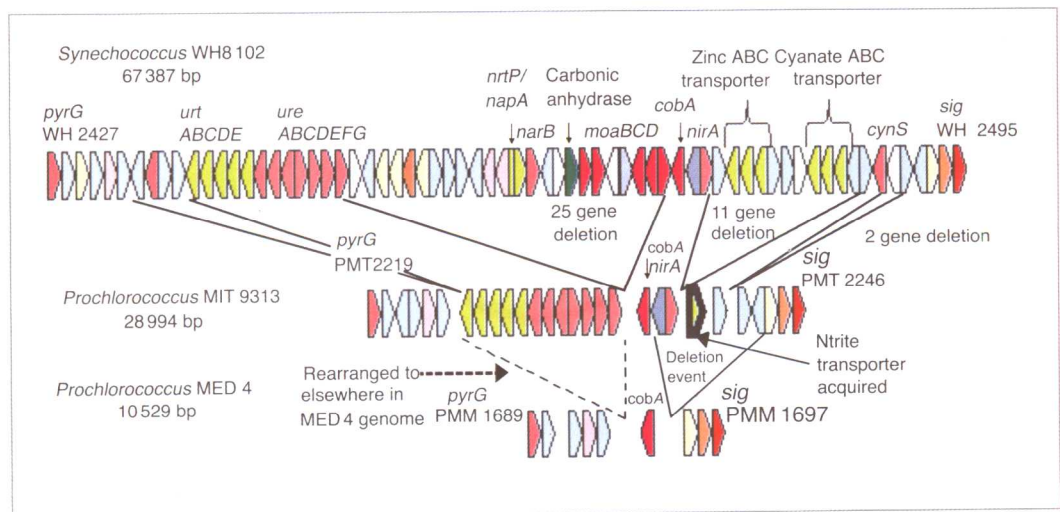
(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)



图版 I GenBank 登录的蓝藻基因功能分类

Plate I Cyanobacterial functional gene sequences registered in GenBank

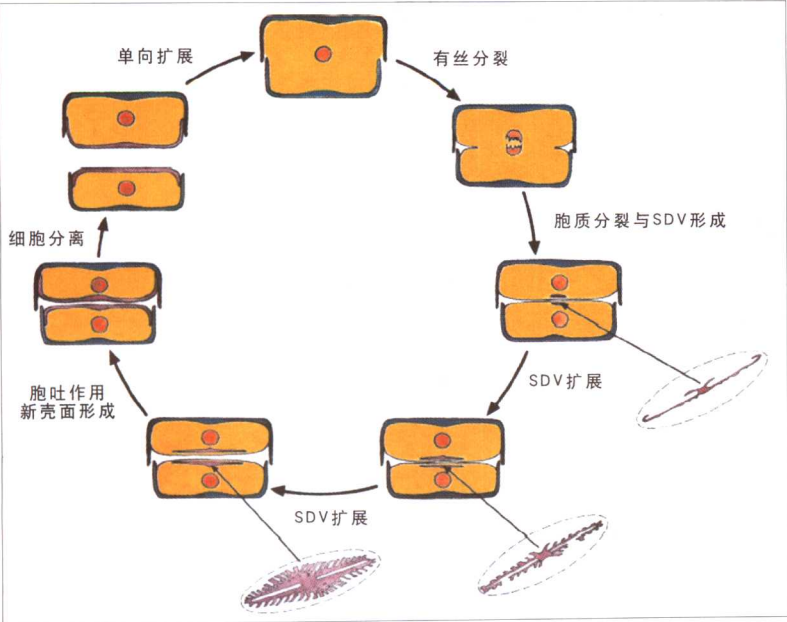
Nitrogenase: 固氮酶 Hydrogenase: 氢酶 Dehydrogenase: 脱氢酶 NRPS: 非核糖体多肽合成酶
 PKS: 聚酮合成酶 Phycocyanin: 藻蓝蛋白 Rubisco: 1,5-二磷酸缩化酶 / 加氧酶
 (引自 Burja 等, 2003)



图版 II 原绿球藻和聚球藻氮源利用相关基因的比较

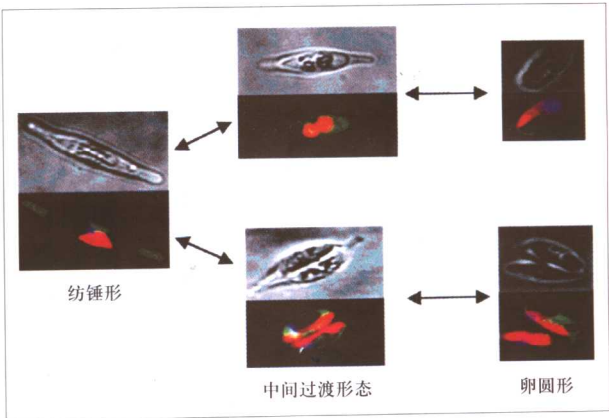
Plate II Comparisons of nitrogen usage genes between *Prochlorococcus* and *Synechococcus*

nrtP/napA (nitrate/nitrite transporter, 硝酸盐 / 亚硝酸盐转运肽) *narB* (nitrate reductase, 硝酸盐还原酶)
cynS (cyanate lyase, 氰酸盐裂解酶) *nirA* (nitrite reductase, 亚硝酸盐还原酶)
urt cluster (urea transporter, 尿素转运肽) *ure* cluster (urease, 脲酶)
 (引自 Rocap 等, 2003)



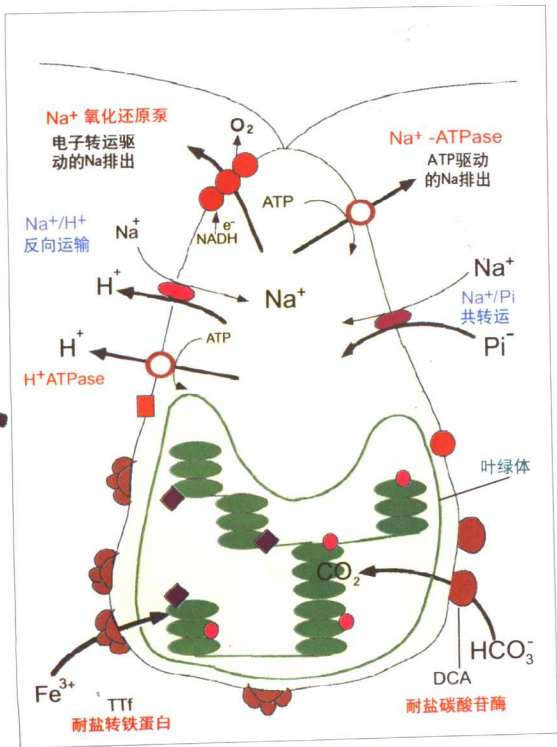
图版 III 硅藻有丝分裂及下壳形成过程示意图

Plate III Schematic diagram of mitosis and hpovalve formation in diatom (引自 Falciatore, 2002)



图版 IV 通过绿色荧光蛋白基因转化研究三角褐指藻形态转变

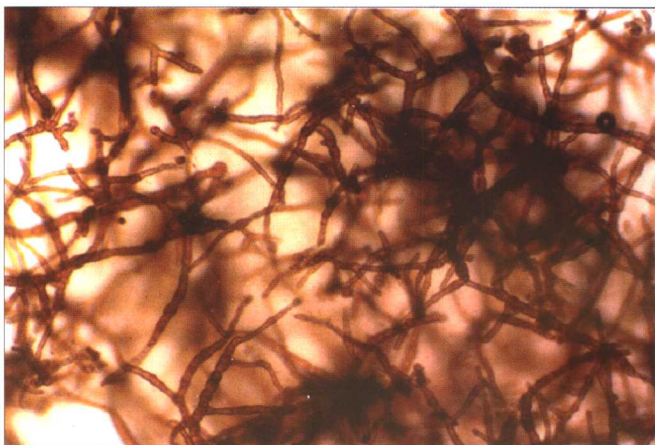
Plate IV The morphotype transformation of *Phaeodactylum tricornutum* (红色：叶绿素荧光；蓝色：细胞核荧光；绿色：细胞质中表达的绿色荧光蛋白) (引自 Scala, 2001)



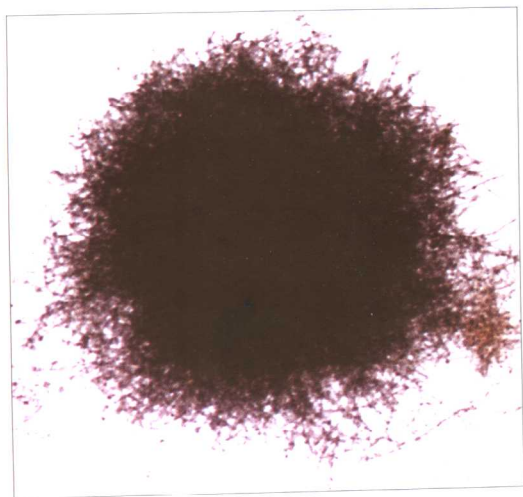
图版 V 杜氏藻在高盐环境下的离子运输
Plate V Ion transport of *Dunaliella* in high salinity condition (引自 Pick, 2001)



图版 VI 海带
Plate VI *Laminaria japonica*
(引自 Tseng, 1983)



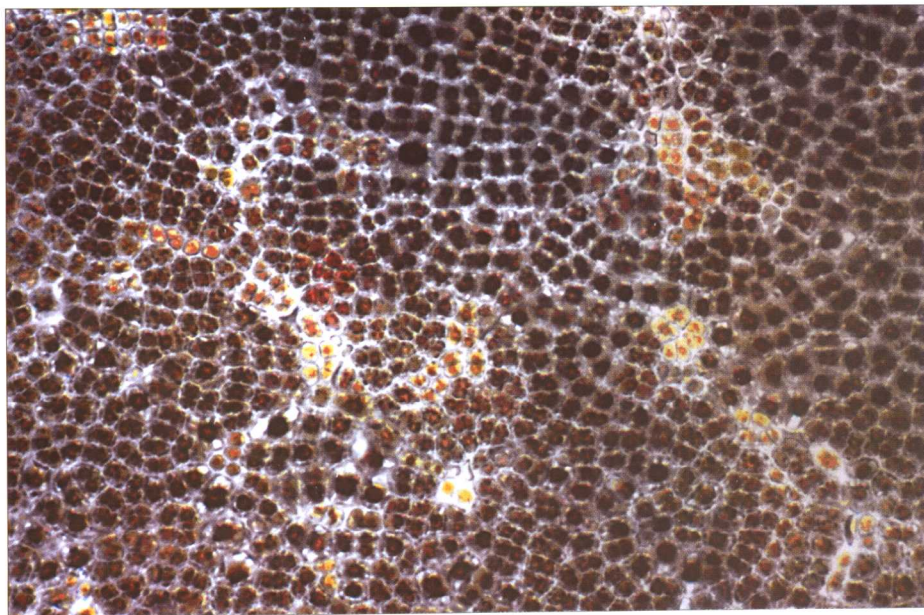
图版 VII 海带雌配子体丝状体
Plate VII Female gametophytic filaments of
Laminaria japonica



图版 VIII 海带雌配子体丝状体簇球
Plate VIII Filiform ball of female gametophyte of *Laminaria japonica*



图版 IX 裙带菜
Plate IX *Undaria pinnatifida*
(引自 Tseng, 1983)

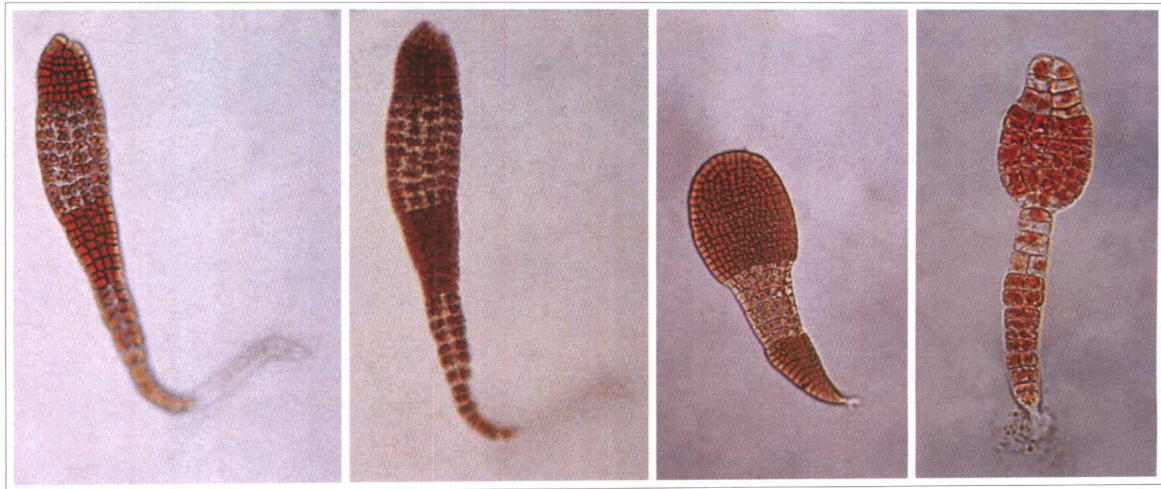


图版 X 条斑紫菜叶状体诱变后形成的突变色素斑块
 Plate X Induced pigmentation mutant chimeric macula of *Porphyra yezoensis* thallus



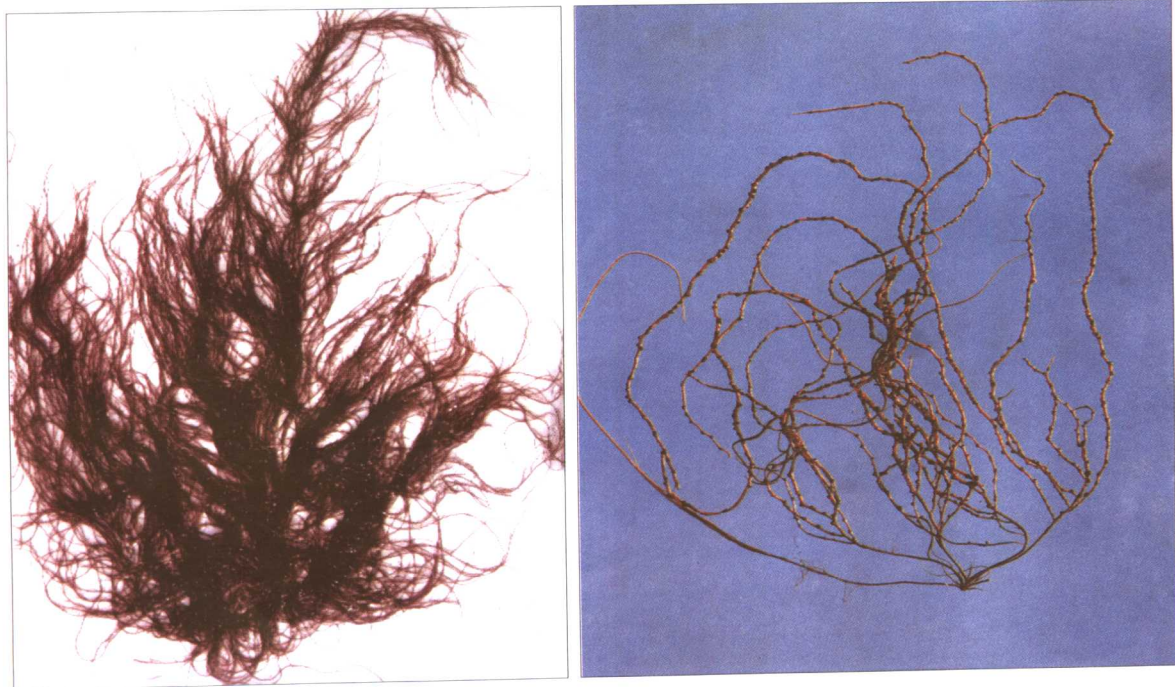
图版 XI 条斑紫菜和甘紫菜种间杂交
 Plate XI The interspecific hybridization of *Porphyra yezoensis* Ueda and *P. tenera* Kjellm

1. 少量正常子一代叶状体 2. 大量死亡的4细胞期叶状体残骸
 1. Only a few of normal F_1 of thalli 2. A large number of thallus remains of four-cell period



图版 XII 条斑紫菜四分子嵌合体

Plate XII Tetrad chimera in *Porphyra yezoensis*



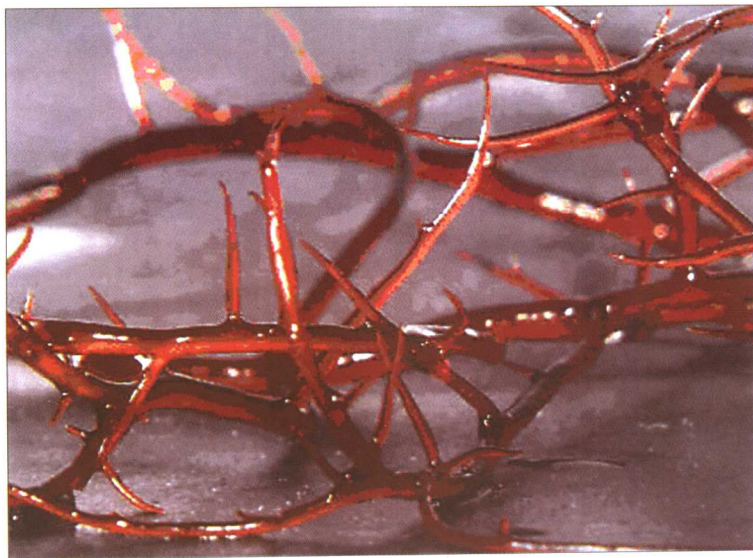
图版 XIII 龙须菜(*Gracilaria lemaneiformis*)形态图

Plate XIII Morphology of *Gracilaria lemaneiformis*

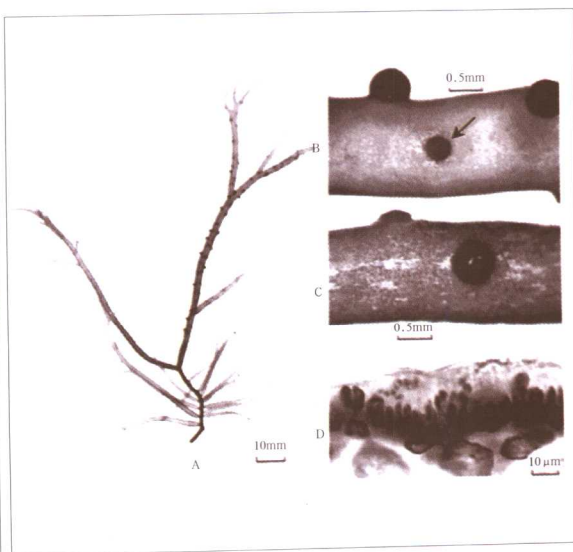
左: 人工栽培的藻体 右: 自然生长的藻体 (雌配子体)

left: cultivated thalli right: natural thalli (female gametophyte)

图版 XIV 提克江藻——大型海藻
遗传学研究模式生物
Plate XIV *Gracilaria tikvahiae*
— Model organism
in genetic study of
seaweeds



图版 XV 龙须菜的色素突变体和形态突变体
Plate XV Pigment and morphological mutants
of *Gracilaria lemnaeformis*

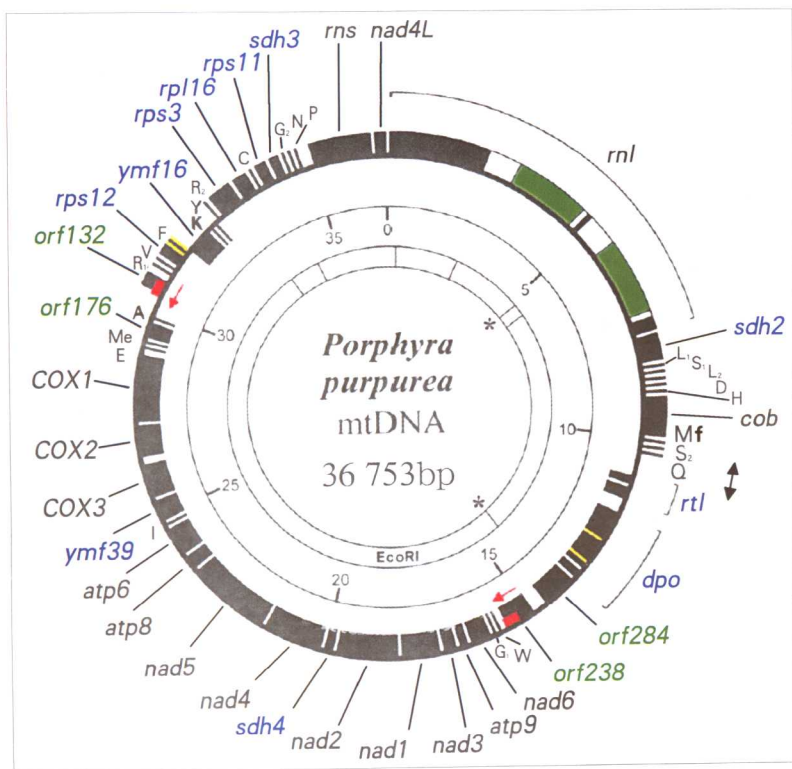


图版 XVI 提克江藻的两性配子体
Plate XVI Bisexual gametophyte of *G. tikvahiae*

A. 一株雄配子体上出现了两性突变枝条 B. 在未成熟的囊果周围可见精子囊 C. 老枝条上有明显的精子囊 D. 横切面可见发育正常的精子囊

A. Bisexual mutant branch formed from a gametophyte B. Spermatia around the immature cystocarp C. Obvious spermatia along the old branch D. Normal spermatia seen on the cross section

(引自 van der Meer, 1984)

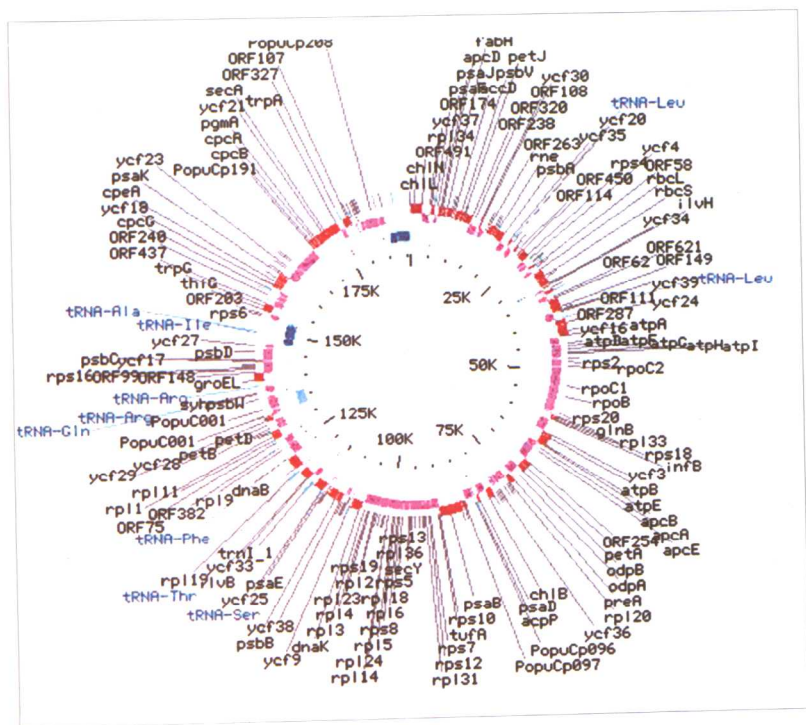


基因、外显子和无内含子 ORF 以黑色框区表示；具内含子 ORF 示以绿色。最外圈内层和外层基因分别是以逆时针和顺时针方式转录。黄色部分表示重叠基因。tRNA 基因示以扁黑条，字母表示代表的氨基酸种类，数字表示编码同一氨基酸的不同基因。编号的 tRNA 基因的反密码子为：L1, (UAA)；L2, (UAG)；S1, (GCU)；S2, (UAG)；G1, (UCC)；G2, (GCC)；R1 (ACG)；R2, (UCU)。Me 和 Mf 分别为延伸和起始因子。黑色表示的基因为通常的真菌和动物线粒体基因或 ORF；蓝色为原生动植物和植物基因；绿色为 *Porphyra purpurea* 特有基因。图中还显示了标尺及 *EcoRI* 的限制性内切酶图谱，其中 5198 和 14334 (★表示) 的限制位点为多态性位点。紫红色箭头和框区表示两个拷贝的内部重复序列，双向箭头表示推测的双向启动子的位置。基因名称含义见附录

(引自 Burger 等, 1999)

图版 XVII *Porphyra purpurea* 的线粒体基因图谱

Plate XVII Map of mitochondrial genome of *Porphyra purpurea*



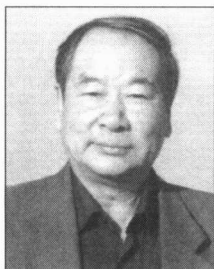
红色示正链方向转录，粉红色示副链方向转录，深蓝色示正链转录 rRNA 或 tRNA 基因，浅蓝色示副链转录 rRNA 或 tRNA 基因。tRNA 基因名称以蓝色字表示，基因名称见附录

(引自 Reith 等, 1995)

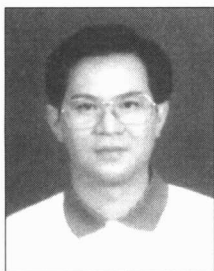
图版 XVIII *Porphyra purpurea* 的质体基因图谱

Plate XVIII Plastid genome of *Porphyra purpurea*

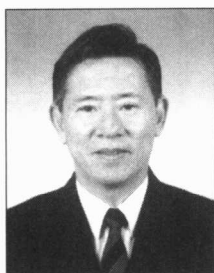
◇ 作者简介



张学成 1940 年生于山东潍坊。1968 年中国海洋大学生物系研究生毕业。现任中国海洋大学教授、博士生导师，中国藻类学会副理事长，国家水产原良种审定委员会委员，中国科学院海洋研究所实验海洋生物学重点实验室学术委员，《海洋水产研究》编委。长期从事藻类遗传学和藻类分子生物学研究。主持和参加国家及省市项目 20 余项，发表科研论文百余篇，主编专著 3 部，参编 5 部。获得国家科技进步二等奖、教育部科技进步一等奖、国家海洋局科技进步一等奖、国务院特殊津贴、青岛市专业技术拔尖人才称号，以及多项省市奖励。



秦松 1968 年生于山东曲阜。1988 年毕业于复旦大学生物工程系遗传与遗传工程专业，1994 年获中美联合培养海洋生物学博士学位。现任中国科学院海洋研究所研究员、博士生导师，中国药科大学博士生导师，中国科学院海洋研究所实验海洋生物学重点实验室副主任，亚太海洋生物技术学会主席，亚太应用藻类学会理事，中国藻类学会副理事长，中国生物工程学会理事，中国海洋湖沼学会理事，中国药学会海洋药物专业委员会副主任委员和青岛市生物工程学会理事长。主持了十余项国家级、省部级课题，取得多项科技成果，申请国际专利三项，获得国家发明专利授权两项，发表论文百余篇，主编专著 4 部。



马家海 1940 年生于上海市。1963 年毕业于南京大学生物系。现任上海水产大学教授、博士生导师，生物科学学科带头人。中国野生植物保护协会理事，农业部全国水产技术推广总站技术咨询组专家，上海海洋湖沼协会理事。研究方向为海洋植物种苗工程及增养殖，曾主持和参加国家、部、省级科研项目 10 多项，其中首批农业科技跨越计划项目“紫菜养殖加工出口产业链开发”任首席专家。在国内外发表论文 40 多篇，主编、参编专著各一部。获国务院特殊津贴、国家科技进步三等奖、全国优秀水产科技工作者等奖励。



许璞 1953 年出生于上海市。1977 年毕业于厦门水产学院养殖系，1997 年获中国科学院海洋研究所海洋生物学博士学位。现任江苏省海洋水产研究所研究员。主要从事海藻生物学、栽培学和遗传育种学研究。在紫菜遗传育种学方面，系统地研究探索了紫菜遗传的基本规律和遗传特性，建立了紫菜诱变方法并诱导出多个突变株系，改善了紫菜种质和栽培技术体系。获国家科技进步二等奖、江苏省科技进步二等奖、国务院特殊津贴、江苏省有突出贡献的中青年专家等奖励。

古书记载，我国民间早有采用海藻的习惯，或食以果腹，或入药治病，特别是在沿海各地，已流传千年以上。海藻是海洋有机物质的原始生产者，是“海中森林”，它们产生的有机碳数量大大超过陆生高等植物。如果没有海藻，海水里的有机物数量就不可能增加，因此就不可能有形形色色海洋动物的生长繁衍，也不可能有海洋渔业。海藻不但给人类提供了食品、保健品、药品、化妆品、工业原料和新能源，而且在全球气候调节和海洋环境修复中发挥着重大的作用。

我国的海藻栽培业始于20世纪50年代，经过半个世纪的发展，成为海藻栽培大国。栽培的物种主要有海带、紫菜、裙带菜和江蓠等，年产量超过100万t（干重），占世界海藻栽培年产量的2/3以上，创造了巨大的生态效益、社会效益和经济效益。海藻栽培业带动了相关学科的发展，如海藻种苗生物学、海藻栽培学、海藻生理学、海藻遗传学和海藻分子生物学等，都取得了长足的进步。海藻的基础理论研究和应用研究，又推动了海藻栽培业的持续发展。

1957年，我国的海带栽培业已经开展起来了。我总感到，一个几千里之外的日本物种移植到我国黄海海域，生态条件差别很大，我们需要对其进行遗传改良，使它能够更好地适应我国的海域环境。我请山东海洋学院（现中国海洋大学）方宗熙教授进行海带的遗传育种研究。在他的领导下，培育出“海青一号”等海带新品系，提高了海带的产量和质量。20世纪70年代以后，方宗熙教授又发明了海带配子体分离和克隆培养技术，发现了海带孤雌生殖和无配生殖，为海带的杂种优势利用和良种选育开辟了新的途径，方宗熙教授也成为海藻遗传学

的奠基人之一。80年代以来,我国藻类学家在紫菜的生活史研究、色素突变诱导及其遗传学分析和良种选育,在江蓠的孟德尔遗传和细胞质遗传、杂种优势和不稳定突变等方面进行了系统的研究,在以海带为代表的褐藻和以龙须菜为代表的红藻分子生物学研究中都很有建树。

国外第一部藻类遗传学专著是Lewin先生1976年主编的《The Genetics of Algae》,此后再没有这方面的专著问世。中国海洋大学张学成教授、中国科学院海洋研究所秦松研究员、上海水产大学马家海教授、江苏省海洋水产研究所许璞研究员等编著的《海藻遗传学》,是我国出版的第一部海藻遗传学方面的专著。这本专著全面总结和展现了当前国内外海藻遗传学研究的成果,阐述了大型褐藻、大型红藻、大型绿藻和微藻的遗传学和分子生物学研究的历史和现状,阐明了海藻遗传学的基本原理以及藻类遗传的特征和机理,并突出介绍了我国海藻遗传学研究的科研实践,尤其是在海带、裙带菜、紫菜和江蓠遗传学,褐藻及红藻的分子生物学研究的水平和成就。《海藻遗传学》的出版,不仅填补了我国这方面的空白,对进一步推动我国海藻栽培业和加工业的发展也具有重要意义。

海藻遗传学研究水平在总体上落后于高等植物。我国的海藻遗传学研究虽然取得了很大成就,但是相对于庞大的海藻栽培业,还存在研究人员和研究力度不足的问题,在海藻分子生物学研究方面,与发达国家相比,还有不少差距。因此,我希望这本专著问世,能启迪我国藻类工作者自觉地将遗传学原理应用于藻类种质改良的研究,推动海藻栽培业和加工业的持续发展。

中国科学院资深院士

翟中和

海藻是海洋中的初级生产者。海藻可以直接为人类提供食物，也可以作为饲料转化为动物蛋白后为人类提供食物。海藻还是重要的药源生物，我国将海藻入药已有 1 000 多年的历史，《本草纲目》中就收录了海洋药物 101 种。近年来，我国科学家仅用海带为原料就成功地开发出治疗心血管病的 PSS、甘糖酯和治疗肾病的肾海康等多种药物。此外，海藻也是重要的化工原料。17 世纪，欧洲人就开始用海藻生产纯碱，到 19 世纪中叶发展成为重要的化工产业。海藻为我们提供了琼胶、卡拉胶、褐藻胶等以及碘、甘露醇等原料，可以加工成食品、保健品、药品、化妆品、肥料、农药和饲料等。同时，海藻还可利用太阳光，把二氧化碳和水合成有机物并且放出氧气，提高大气中的氧含量，降低二氧化碳含量，有利于改善人类生存环境。

20 世纪 50 年代末，我国著名藻类学家曾呈奎先生等率先在世界上创立了海带筏式栽培技术，开辟了人工大规模海藻栽培的先河，60 年代建立了紫菜栽培产业。现在，我国是世界上海藻栽培第一大国。据《中国海洋年鉴》记载，2000 年我国的海藻产量达到 1 221 988 t（干重），占海水养殖总产量的 11.5%，已经形成了从海藻育苗、栽培、加工到精加工的产业群，是我国海洋经济的重要支柱产业，产生了显著的经济效益和社会效益。还应当特别提及的是海藻栽培的生态效益，由于海藻是自养生物，可以修复不良的海洋生态环境（尤其是富营养化环境），对改善近岸水域的水质有重要作用。因此，发展我国海藻栽培业，对维持海洋生态平衡、促进我国海水养殖业可持续发展具有重要意义。

我国大型经济海藻——海带规模化栽培成功后，遗

传学家方宗熙先生从20世纪60年代开始海带遗传学的研究。特别是70年代初,将配子体分离和杂交技术用于大型褐藻研究中,使大型褐藻遗传学研究进入了一个新阶段。之后,我国在海带和裙带菜杂交育种研究方面得到了快速发展,并对海藻栽培业产生了显著的推动作用。在紫菜遗传育种学研究方面,利用色素突变体技术培育出了适应我国海区栽培的紫菜品系。80年代起,又对江蓠属的龙须菜进行了系统的遗传学研究。90年代对海带和江蓠分子遗传学进行了研究,也取得了丰硕的研究成果。

在国外,大型藻类的遗传学研究始于20世纪60年代挪威藻类学家Føyn和Fjeld等对石莼的研究,他们的出发点是用藻类为材料解决发育遗传学的问题。70年代起,加拿大遗传学家van der Meer对江蓠属的提克江蓠进行了系统的遗传学研究。70~80年代,为了满足紫菜栽培业的需要,日本藻类学家进行了大量的紫菜遗传育种研究工作,使日本紫菜栽培的产量和质量得到大幅度提高。到目前为止,遗传学三大规律、数量性状遗传、性别决定和性别分化、多倍体诱发等遗传学理论都在海藻中得到了验证。20世纪80年代末,海藻分子遗传学研究开始兴起。最初的研究是用RFLP、PCR和RAPD等技术,研究不同物种基因组的差异,绘制分子进化树。后来研究者对质体基因组、rRNA基因以及重要的功能基因结构与功能进行了研究,并在转基因系统建立等方面取得了长足的进展。

但是,我们也看到,海藻遗传学的研究水平落后于高等植物,我国的藻类学工作者在藻类种质改良中对遗传学原理运用还很不够。本书作者希望通过系统介绍国外在海藻遗传学和海藻分子遗传学领域的研究进展,总结我国海藻遗传学研究成果,使我国藻类工作者能在实践中自觉运用遗传学原理,能提高经济海藻种质质量,促进我国海藻产业的可持续发展,这是编写《海藻遗传学》的目的。

众所周知，藻类是生物多样性非常丰富的植物类群，不同门类之间，甚至同一门类的不同属种之间的生物学特性都可能有很大差异，不同门类进行遗传学研究的切入点、研究方法和研究水平都不相同，因此，每章的组织结构和写作体系也有差异。我们力求本书内容全面、系统、深入浅出，使读者能够理解和掌握海藻遗传学的基本原理。

全书由九章组成，第一章由张学成编写；第二章由秦松等编写；第三章由茅云翔编写；第四章由沈颂东编写；第五章由张学成等编写；第六章由秦松等编写；第七章由马家海和许璞等编写；第八章由张学成编写；第九章由隋正红编写。

由于作者水平有限，不妥与错误之处在所难免，希望专家和读者批评指正。

编著者

2004年11月

目 录

序 前言

＞ 第一章 绪论	1
＞ 第二章 海洋原核微藻分子遗传学	15
第一节 海洋原核微藻结构基因组学研究	16
第二节 海洋原核微藻功能基因研究	24
第三节 海洋蓝藻基因操作	34
第四节 海洋原核微藻分子系统学和分子生态学研究	36
＞ 第三章 海洋真核微藻遗传学	53
第一节 真核微藻的起源与进化	53
第二节 衣藻遗传研究	56
第三节 海洋硅藻分子遗传研究	73
第四节 海洋真核微藻耐盐及重要生物活性物质合成的遗传基础	88
＞ 第四章 海洋绿藻遗传学	108
第一节 绿藻生物学特性	108
第二节 石莼形态突变体遗传分析	113
第三节 伞藻遗传研究	120
＞ 第五章 海洋褐藻遗传学	128
第一节 海洋褐藻生物学特性	129
第二节 海带孤雌生殖和孤雌生殖生活史	137
第三节 海带无配生殖和无配生殖孢子体的遗传特性	142
第四节 海带属孢子体组织培养与发育多样性	144
第五节 海带质量性状和数量性状遗传	146
第六节 裙带菜遗传研究	158