

## 红毛菜生物学研究进展 II. 系统分类学研究

### Biology of *Bangia* II. Systematics and taxonomy

汪文俊<sup>1,2</sup>, 许 璞<sup>3</sup>, 王广策<sup>1</sup>, 朱建一<sup>3</sup>, 林祥志<sup>4</sup>, 黄春恺<sup>5</sup>

(1.中国科学院 海洋研究所, 山东 青岛 266071; 2.中国科学院 研究生院, 北京 100039; 3.常熟理工学院, 江苏 常熟 215500; 4.莆田海洋渔业局, 福建 莆田 351100; 5.福建省莆田县水产技术推广站, 福建 莆田 351100)

中图分类号: Q949.29

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096 (2008) 05-0073-05

红毛菜(*Bangia*)在淡水和海水环境都有广泛的分布, 有关这两种栖息生境红毛菜种群间的关系一直存在着争议, 直到现在也没有一个明确的定论。自 1806 年 Roth 首次报道一种生长在淡水环境的红毛菜以来, 目前在 Algaebase 中共统计了 136 种红毛菜属藻类。但是很多种类已被合并到 *Bangia fuscopurpurea* 或 *Bangia atropurpurea*, 如 *Bangia versicolor* Kützing, *Bangia vermicularis* Harvey, *Bangia maxima* Gardner<sup>[1]</sup>等。其中 *B. versicolor* Kützing 是 Kützing 1843 年在克罗地亚 (Croatia) 采集到的海生红毛菜, *B. vermicularis* Harvey 是 Harvey 1853 年在北美发现的; *B. maxima* Gardner 为 Gardner 1927 年在北美发现的一种大型红毛菜, 直径达 6 mm, 长达 35 cm。1862 年, Areschoug 在波罗的海沿岸采集到一种红毛菜, 当时定名为 *Bangia pumila* Aresch, 后来也被归属于 *B. fuscopurpurea*<sup>[2]</sup>。在北美原有 8 个红毛菜种类的描述, 但是后来只有 1~2 种在分类系统中被采用<sup>[3]</sup>。目前一般认为红毛菜属藻类共有 10 种。以上关于红毛菜种类的描述和划分是依据传统的形态学、细胞学、生活史、生活习性和分布等特征, 近年来发展了分子系统学。

#### 1 淡水和海水红毛菜

1806 年, Roth 在德国不莱梅威泽河采集到一种淡水红藻 *Conferva atropurpurea* Roth; 差不多同一时期, Dillwyn 在英国威尔士格拉摩根采集到海水红藻 *Conferva fuscopurpurea* Dillwyn。1819 年, Lyngbye 确立了红毛菜属 (*Bangia*), 并将 *Conferva fuscopurpurea* Dillwyn 定名为 *Bangia fuscopurpurea* (Dillwyn) Lyngb.。由于在形态上 *Conferva atropurpurea* Roth 与 *B. fuscopurpurea* 十分相似, Lyngbye 认为前者是后者的一个变种。C.Agardh 于

1824 年将 *Conferva atropurpurea* Roth 归到红毛菜属, 种名确立为 *Bangia atropurpurea* (Roth) C.Ag.。与 Lyngbye 相反, C.Agardh 认为海水红毛菜 *B. fuscopurpurea* 应为淡水红毛菜 *B. atropurpurea* 的变种。J.Agardh<sup>[2]</sup>继承了 C.Agardh 的观点, 并且根据颜色以外的其他外形特征, 较为详尽地论述了淡水与海水红毛菜的不同。

随后一些学者就淡水和海水红毛菜在盐度适应性方面作了一系列的研究, 以探讨两者之间的关系。Belcher<sup>[4]</sup>将 *B. fuscopurpurea* 和 *B. atropurpurea* 培养在不同盐度的营养液中, 结果发现 *B. atropurpurea* 在淡水培养基中生长健康, 在 50% 海水培养基中生长受到抑制, 而在 100% 海水培养基中没有生长; *B. fuscopurpurea* 的生长情况正好相反。另外, *B. atropurpurea* 的生长没有明显的季节性, 而 *B. fuscopurpurea* 在夏季的海边没有分布。由此, Belcher 认为 *B. fuscopurpurea* 和 *B. atropurpurea* 应为两个种。但是 Belcher 在实验设计中, 选取的盐度梯度较大, 后期一些学者研究发现盐度适应性与细胞壁的结构成分有一定关系, 淡水和海水红毛菜的细胞壁化学成分几乎相同, 因此缺乏适应较大盐度变化的能力<sup>[5]</sup>。den Hartog<sup>[6]</sup>和 Geesink<sup>[7]</sup>将两种红毛菜分别培养在盐度渐变的培养基中, 发现 *B.*

收稿日期: 2006-10-10; 修回日期: 2007-03-10

基金项目: 国家 863 计划项目 (2006AA10A413, 2006AA05Z112); 国家支撑计划项目 (2006BAD09A04); 天津市支撑计划科学技术重点项目; 国家基础研究项目 (2007LS700310); 国家自然科学基金项目 (Nos.U0633006,40476059)

作者简介: 汪文俊 (1979-), 女, 安徽池州人, 博士研究生, 研究方向为海洋生物学, E-mail: wwj0807@hotmail.com; 通讯作者: 许璞, E-mail: xupu66@sina.com; 王广策, E-mail: gcwang@ms.qdio.ac.cn

## 2 经典系统分类学

*fuscopurpurea* 最后能适应纯淡水环境, 而 *B. atropurpurea* 则可以在 100% 海水培养基中健康生长。且淡水红毛菜似乎比海水红毛菜具有更好的盐度适应能力, 如淡水红毛菜的孢子幼苗直接转到 100% 海水, 仍能存活, 但不能成熟产生孢子, 在 50% 海水中则正常生长发育; 而海水红毛菜要逐步适应以后才能在淡水培养基中存活生长<sup>[8]</sup>。这种盐度适应性发生在无性生殖孢子形成阶段<sup>[9]</sup>。在适应过程中, 胞内主要低分子量有机溶质糖苷的代谢起着重要的渗透调节作用。当环境盐度升高时, *B. atropurpurea* 中红藻糖苷 (floridoside) 的含量明显增加<sup>[10]</sup>; 除了红藻糖苷, D-异红藻糖苷或 L-异红藻糖苷的含量也会随环境盐度的变化或季节变更而改变<sup>[11, 12]</sup>。因此, 推断淡水红毛菜应来源于海水, 两者为同一个种, 按照国际命名法的惯例, 种名应定为 *Bangia atropurpurea* (Roth) C. Ag.<sup>[7]</sup>。

另外, 淡水和海水红毛菜在染色体数目上的一致性也支持了两者同种的观点<sup>[9, 13, 14]</sup>。Garbary<sup>[1]</sup>在报道温哥华 (British Columbia) 和北华盛顿 (Northern Washington) 地区红毛菜纲红藻时, 将 *B. fuscopurpurea* 和 *B. atropurpurea* 视为一种; 《日本海藻志》中也将两者视为同种异名。

一些学者就红毛菜的染色体组型进行深入研究, 虽然淡水和海水红毛菜群体的染色体数目相当, 染色体的长度却有差别, 淡水红毛菜的 3 号染色体明显短于海水红毛菜的 3 号染色体<sup>[15-17]</sup>, 而且着丝粒类型也不同。根据 DNA 序列以及染色体组型进行系统分析, 北美地区的淡水红毛菜种群具有几乎相同的 DNA 序列 (包括 SSU rRNA, *rbcL* gene, *rbcL-rbcS* spacer) 和染色体组型, 聚类在一起, 形成一独立于海水种群的分支。因此 Müller<sup>[17]</sup>认为淡水红毛菜应该为不同于海水红毛菜的种类。淡水红毛菜的模式标本产地在德国不莱梅威泽河, 由于原产地现在已经没有红毛菜的分布, 因此 Müller 根据在附近的 Ysselmeer (Netherlands) 采集到的淡水红毛菜建立了新模标本。

关于淡水和海水红毛菜种群的关系, 盐度适应性结果显示两种来源的红毛菜没有本质的不同, 红毛菜具有广盐性。大多报道淡水红毛菜种群只具有 3 条染色体, 且 3 号染色体的形态也不同于海水红毛菜, 分子系统分析得到独立于海水红毛菜的进化枝。但是红毛菜科藻类的染色体普遍很小, 不易观察, 尤其是进行具体的核型分析有很大的难度。在进行系统分析时, 由于取样的局限, 其他地区的红毛菜种群关系到底如何仍未知, 因此还不能给这两种来源红毛菜的关系下一定论。

红毛菜分类的依据主要有: 形态学, 主要为藻体直径、长度、颜色、成熟期的中空度等<sup>[3]</sup>; 细胞学包括染色体的数目、长度和着丝粒类型等<sup>[13]</sup>; 栖息地, 分为海水或淡水, 附生植物或石生; 地理分布和季节性<sup>[3]</sup>; 生活史类型, 其中有性生殖的有无是个重要的分水岭。

红毛菜的形态、生长以及生活史等特征受环境影响很明显, 如藻体的大小和颜色会随年龄、温度、光照和盐度等条件改变而改变<sup>[3, 18]</sup>。Sheath 发现北美地区红毛菜种群的藻体直径和孢子直径呈现明显的地理分布趋势, 分为太平洋、大西洋和五大湖区 3 个大类群; 而藻体长度和颜色不能用来作为区分种群的指标; 在 *B. enteromorphoides* Dawson, *B. maxima* Gardner 和 *B. vermicularis* Harvey 的模式标本采集地的种群, 其藻体直径和孢子直径与太平洋地区其他种群一致, 因此将以上 3 种红毛菜归到一个太平洋种类 *B. vermicularis* Harvey, 而将大西洋种群归为 *B. atropurpurea* (Roth) C. Ag.<sup>[3]</sup>。孙爱淑<sup>[19]</sup>对采自中国福建、江苏和青岛三地红毛菜的染色体数目和生活史类型研究表明, 福建红毛菜种群具有有性生殖, 染色体数为  $n=6/2n=12$ ; 江苏红毛菜种群具有有性生殖, 染色体数为  $n=8/2n=16$ ; 而青岛红毛菜为无性生殖种群,  $n=8$ 。Cole<sup>[20]</sup>结合染色体数目、繁殖方式、季节性和分布等特性将不列颠哥伦比亚沿海 88 个位置的红毛菜分为 4 个类型: 夏秋季 3 条染色体有性生殖群体, 分布在  $50^{\circ}$  N 以北暴露的低潮间带; 冬春季节 4 条染色体有性生殖群体, 分布在  $54^{\circ}$  N 以南暴露的高潮间带; 两无性生殖群体, 分别为 3 条和 6 条染色体, 没有季节性 (全年生), 分布在比较隐蔽的高潮间带。无性和有性生殖群体的分布具有时间或者空间上的隔离, Sheath<sup>[10]</sup>认为这可能反映了环境压力和生物竞争 (基质) 之间的平衡, 高潮间带由于潮汐、降雨等原因, 环境因子波动很大, 而无性生殖群体可以通过调节自身的脯氨酸和低分子量碳水化合物的含量, 来适应这种严峻的环境条件。Müller<sup>[17]</sup>对北美地区红毛菜的研究结果与 Cole 类似, 他推测 6 条染色体的无性生殖群体来源于 3 条染色体无性生殖群体的染色体加倍, 或者是由于 3 条染色体的有性生殖群体在壳孢子形成时缺失减数分裂而致; 4 条染色体的有性生殖群体来源于 3 条染色体的有性生殖群体, 由于在分裂前期染色单体的断裂和融合形成了较长的第 4 条染色体。3 条和 4 条染色体的有性生殖群体在日本沿海也有报道<sup>[21]</sup>。而 Gargiulo<sup>[14]</sup>对地中海和大西洋东北部地区红毛菜核型研究发现, 淡水和海水种群都是以 3 条染色体为主, 少量

为 4 条染色体，并且推断为非整倍体。4 条染色体的群体适应干燥环境的能力似乎更强<sup>[20]</sup>，Gargiulo 虽然未得出染色体数与环境适应性的直接相关性，但是，在夏季的地中海区域，当其他红毛菜群体都已消失，发现一具 4 条染色体的群体仍然存在。

丝状体的形态特征也可以作为分类的依据之一。Krishnamurthy<sup>[22]</sup>发现在相同的培养条件下，3 种紫菜营养丝状体细胞大小、孢子囊枝细胞大小和形态以及丝状体阶段单孢子的大小都不相同，且达到成熟的时间也有差别。另外，壳孢子的形成、释放和萌发也存在种间差异<sup>[23]</sup>。以上是在实验室培养条件，自由丝状体之间比较的结果。Zheng<sup>[24]</sup>研究了紫菜贝壳丝状体的形态特征，发现不定形细胞和膨大细胞的大小以及形状不易受环境条件影响，是相对比较稳定的性状，可以作为紫菜分类的标准。Campbell<sup>[25]</sup>通过对几种紫菜和红毛菜贝壳丝状体立体轮廓超微结构的观察，发现在不同的生长发育时期种类间存在差异，尤其是孢子囊枝。但是以丝状体阶段的形态特征作为分类依据的实例目前还没有，迄今为止，紫菜种类的描述都是根据原叶体的特征<sup>[26]</sup>。而不同红毛菜种类丝状体阶段的形态和生长发育特征还未进行比较研究。

### 3 分子系统学

对形态结构简单的种类，单纯利用形态特征进行分类和系统分析，将很难得到理想完善的结果<sup>[26, 27]</sup>。红毛菜的化石记录可以追溯到 12 亿年前<sup>[28]</sup>，在漫长的进化历程中，红毛菜的形态结构没有发生很大的变化，但是简单的外形下可能隐藏着丰富的遗传信息<sup>[26]</sup>，DNA 序列显示红毛菜科藻类的种间差异性确实很大<sup>[29]</sup>，如新西兰红毛菜种群的 SSU rDNA 序列间就有 103~163 bp 的不同<sup>[30]</sup>，甚至高于高等红藻科间的差异水平<sup>[16]</sup>。

根据 DNA 序列（包括 SSU rRNA, *rbcL* gene, *rbcL-rbcS* spacer）分析，北美地区的淡水红毛菜种群形成一具有较高支持率的进化枝。海水红毛菜具有一定程度的地理分布趋势，来自同一区域的种群倾向于聚类在一起，如一些分枝成员主要来自太平洋，一些分枝成员主要来自大西洋，有些则主要来自亚洲等<sup>[31]</sup>。另外，有一跨北极的 3 条染色体的无性生殖种群，具有相同的 *rbcL* DNA 序列和非常相似的 SSU rDNA，聚类在一起<sup>[16]</sup>。但是在北美中南部沿海，具有相同染色体数目的种群不一定聚类在一起；且相同地域来源的不同种群虽然有聚类的倾向，但并非总聚为一枝；以上可能是由于人为因素导致物种在地理分布上的迁移而致。总之，海水红毛菜种群间的系统分类还有待于深入研究<sup>[17]</sup>。

根据 DNA 序列对比结果来看，红毛菜属和紫菜属藻类间的差异性水平与同属不同种间的遗传距离水平相当<sup>[26]</sup>；系统分析结果表明，红毛菜属和紫菜属藻类并非单系分枝，它们之间不是传统分类系统中认为的姐妹类群关系，而是混合形成具有多个分枝的并系树<sup>[16, 17, 29, 31-34]</sup>。这些具有高支持率的进化分枝可能代表不同的属，而不是原先认为的仅红毛菜和紫菜两个属<sup>[31, 34]</sup>。在长期的进化过程中，原叶体的丝状形态（红毛菜）和膜状形态（紫菜）之间似乎是相互演化的<sup>[31]</sup>，Stiller<sup>[26]</sup>曾观察到扁平的红毛菜原叶体，似乎正在向紫菜的膜状体形态发展，不过迄今为止这一现象未见其他报道。Nelson<sup>[35]</sup>根据 Broom<sup>[30]</sup>对新西兰地区红毛菜的 SSU rDNA 序列研究结果，建立并描述了两个新属 *Dione arcuata* Nelson 和 *Minerva aenigmata* Nelson，形态上与红毛菜属十分相似，以往将它们看作红毛菜属中的一员。这两个属处在系统树的基部，说明是红毛菜科比较原始的种类。因此，他们认为丝状形态相对于膜状形态可能代表着更加古老的类型，并且推断南半球是现代红毛菜科藻类的起源中心和多样性中心。

以上分子系统分析结果，与传统的系统分类之间存在着很多不一致的地方<sup>[16]</sup>。形态上十分相似的种类，在分子系统进化树中可能会相距甚远，而形态上相差很大的种类，DNA 序列却十分相似<sup>[26]</sup>。比如紫菜属藻类的细胞层数是传统分类系统中重要的分类依据之一，但是在分子分类系统中则无关紧要<sup>[29, 33]</sup>。最明显的莫过于针对红毛菜和紫菜两个属之间的争议了。由于红毛菜科藻类形态构造简单，加之某些性状受环境条件影响很大，传统的分类法不可避免地存在着不足之处。而利用现代分子系统分类法，在进行研究分析时，选择不同的基因序列得到的结果会有很大差别；其次，存在取样不全面的问题，因此也难以得到科学全面的定论。由此可见，红毛菜科藻类的系统分类还有待于深入研究。

红毛菜自 1806 年首次报道以来，其研究历史已近 200 年。虽然研究历史很长，但仅集中在基础生物学方面的研究，包括系统分类和生活史的研究。对淡水和海水两种来源的红毛菜，一些学者研究发现它们在诸如形态、生殖模式、染色体组型等方面的不同。由于环境因子对红毛菜的形态、生殖模式等有很大的影响，加之红毛菜科藻类的染色体很小，不易观察，因此根据这些特征来将它们定为不同的种显然是不充分的。虽然红毛菜具有广泛的盐度适应性，但是在适应了不同的环境后，其生理生化特性到底有什么变化还没有系统的研究。根据

已有的研究资料,可以说淡水和海水红毛菜在基础生物学特征上没有本质的区别。虽利用 SSU rDNA 序列进行系统分析时发现,淡水红毛菜单独形成一进化枝,但是取样毕竟有限。在没有得到更充分全面的数据前,就对两者之间的关系下一定论似乎欠妥。由于红毛菜分布十分广泛,外形上又非常简单,因此,不同种群间的系统分类关系还有待解决,近年来利用分子系统学手段却得到与传统分类很不一致的结果,因此如何将两种方法科学地结合以及寻求新的技术方法以解决红毛菜科的系统分类问题显得至关重要。

#### 参考文献:

- [1] Garbary D J, Hansen G I, Scagel R F. The marine algae of British Columbia and northern Washington: Division Rhodophyta (red algae), Class Bangiophyceae [J]. **Syesis**, 1980, 13: 137-195.
- [2] Rosenvinge L K. The marine algae of Denmark. Contributions to their natural history. Part I. Introduction. Rhodophyceae I. (Bangiales and Nemalionales)[J]. **Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter**, 7. **Række, Naturvidenskabelig og Matematisk Afdeling**, 1909, 7: 55-79.
- [3] Sheath R G, Cole K M. Systematics of *Bangia* (Rhodophyta) in North America, I. Biogeographic trends in morphology[J]. **Phycologia**, 1984, 23: 383-396.
- [4] Belcher J H. Culture studies of *Bangia atropurpurea* (Roth) Ag[J]. **New Phytology**, 1960, 59: 367-373.
- [5] Youngs H L, Gretz M R, West J A, *et al.* The cell wall chemistry of *Bangia atropurpurea* (Bangiales, Rhodophyta) and *Bostrychia moritziana* (Ceramiales, Rhodophyta) from marine and freshwater environments[J]. **Phycological Research**, 1998, 46: 63-73.
- [6] den Hartog C. The effect of salinity tolerance of algae on their distribution, as exemplified by *Bangia* [A]. Nisizawa K. Proceedings of the Seventh International Seaweed Symposium[C]. Tokyo: University of Tokyo Press, 1972. 7: 274-276.
- [7] Geesink R. Experimental investigations on marine and freshwater *Bangia* (Rhodophyta) from the Netherlands [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1973, 11: 239-247.
- [8] Reed R H. On the conspecificity of marine and freshwater *Bangia* in Britain[J]. **British Journal of Phycology**, 1980, 15: 411-416.
- [9] Sheath R G, Cole K M. Distribution and salinity adaptations of *Bangia atropurpurea* (Rhodophyta), a putative migrant into the Laurentian Great Lakes[J]. **Journal of Phycology**, 1980, 16: 412-420.
- [10] Sheath R G, VanAlstyne K L, Cole K M. Distribution, seasonality and reproductive phenology of *Bangia atropurpurea* (Rhodophyta) in Rhode island, U.S.A. [J]. **Journal of Phycology**, 1985, 21: 297-303.
- [11] Karsten U, Barrow K D, King R J. Floridoside, L-isofloridoside, and D-isofloridoside in the red alga *Porphyra columbina*[J]. **Plant Physiology**, 1993, 103: 485-491.
- [12] Karsten U, West J A. Living in the intertidal zone — seasonal effects on heterosides and sun-screen compounds in the red alga *Bangia atropurpurea* (Bangiales)[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2000, 254: 221-234.
- [13] Cole K M. Chromosomes [A]. Cole K M, Sheath R G. Biology of the Red Algae [C]. New York: Cambridge University Press, 1990. 73-101.
- [14] Gargiulo G M, DE Masi F, Trpodi G. Karyology of *Bangia atropurpurea* (Bangiales, Rhodophyta) from Mediterranean and Northeastern Atlantic populations [J]. **Journal of Phycology**, 1991, 27: 306-309.
- [15] Gargiulo G M, Genovese G, Culoso F, *et al.* Karyotype analysis of marine and freshwater populations of *Bangia* (Bangiales, Rhodophyta) in Italy[J]. **Phycologia**, 1998, 37: 405-411.
- [16] Müller K M, Sheath R G, Vis M L, *et al.* Biogeography and systematics of *Bangia* (Bangiales, Rhodophyta) based on the RuBisco spacer, *rbcl* gene and 18 S rRNA gene sequences and morphometric analysis. I. North America [J]. **Phycologia**, 1998, 37: 195-207.
- [17] Müller K M, Cole K M, Sheath R G. Systematics of *Bangia* (Bangiales, Rhodophyta) in North America, II. Biogeographic trends in karyology: chromosome numbers and linkage with gene sequence phylogenetic trees [J]. **Phycologia**, 2003, 42: 209-219.
- [18] Sommerfeld M R, Nichols H W. The life cycle of *Bangia*

- fuscopurpurea* in culture. I. Effects of temperature and photoperiod on the morphology and reproduction of the *Bangia* phase[J]. **Journal of Phycology**, 1973, 9: 205-210.
- [19] 孙爱淑, 曾呈奎. 中国红毛菜繁殖方式和染色体研究[J]. 海洋与湖沼, 1998, 29: 269-273.
- [20] Cole K M, Hymes B J, Sheath R G. Karyotypes and reproductive seasonality of the genus *Bangia* (Rhodophyta) in British Columbia, Canada[J]. **Journal of Phycology**, 1983, 19: 136-145.
- [21] Yabu H. Nuclear division in *Bangia fuscopurpurea* (Dillwyn) Lyngbye[J]. **Hokkaido Daigaku Suisan Gakubu Kenkyu Iho**, 1967, 17: 163-164.
- [22] Krishnamurthy V. The conchocelis phase of three species of *Porphyra* in culture[J]. **Journal of Phycology**, 1969, 5: 42-47.
- [23] Conway E, Cole K. Studies in the Bangiaceae: structure and reproduction of the conchocelis of *Porphyra* and *Bangia* in culture (Bangiales, Rhodophyceae) [J]. **Phycologia**, 1977, 16: 205-216.
- [24] Zheng B F. Studies on the morphology of conchocelis of *Porphyra katadai* var. *hemiphylla* and related species[J]. **Hydrobiologia**, 1984, 116/117: 209-212.
- [25] Compwell S E, Cole K M. Developmental studies on cultured endolithic conchocelis (Rhodophyta)[J]. **Hydrobiologia**, 1984, 116/117: 201-208.
- [26] Stiller J W, Waaland J R. Molecular analysis reveals cryptic diversity in *Porphyra* (Rhodophyta)[J]. **Journal of Phycology**, 1993, 29:506-517.
- [27] Toyata Y. The history and future prospects of systematics of Bangiaceae, Rhodophyta[J]. **Natural History Research**, 1997, 3 (Special Issue): 1-4.
- [28] Butterfield N I, Knoll A H, Swett K. A bangiophyte red alga from the Proterozoic of Arctic Canada[J]. **Science**, 1990, 250: 104-107.
- [29] Oliveira M C, Kurniawan J, Bird C J, *et al.* A preliminary investigation of the order Bangiales (Bangiophyceae, Rhodophyta) based on sequences of nuclear small-subunit ribosomal RNA genes[J]. **Phycological Research**, 1995, 43: 71-79.
- [30] Broom J E S, Farr T J, Nelson W A. Phylogeny of the *Bangia* flora of New Zealand suggests a southern origin for *Porphyra* and *Bangia* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 2004, 31: 197-207.
- [31] Müller K M, Cannone J J, Sheath R G. A molecular phylogenetic analysis of the Bangiales (Rhodophyta) and description of a new genus and species, *Pseudobangia kaycoleia* [J]. **Phycologia**, 2005, 44: 146-155.
- [32] Woolcott G W, King R J. *Porphyra* and *Bangia* (Bangiaceae, Rhodophyta) in warm temperature waters of eastern Australia: morphological and molecular analyses[J]. **Phycological Research**, 1998, 46: 111-123.
- [33] Brodie J, Hayes P K, Barker G L, *et al.* A reappraisal of *Porphyra* and *Bangia* (Bangiophyceae, Rhodophyta) in the northeast Atlantic based on the rbcL-rbcS intergenic spacer[J]. **Journal of Phycology**, 1998, 34: 1069-1074.
- [34] Müller K M, Cannone J J, Gutell R R, *et al.* A structural and phylogenetic analysis of the group IC1 introns in the Order Bangiales (Rhodophyta)[J]. **Molecular Biology and Evolution**, 2001, 18:1654-1667.
- [35] Nelson W A, Farr T J, Broom J E S. *Dione* and *Minerva*, two new genera from New Zealand circumscribed for basal taxa in the Bangiales (Rhodophyta)[J]. **Phycologia**, 2005, 44: 139-145.

(本文编辑:张培新)