

海洋经济红藻江蓐科的分类研究现状及存在的问题

丁兰平, 杨楠, 刘金梅, 姜晶晶, 黄冰心
(天津师范大学生命科学学院、动植物抗性重点实验室, 天津 300387)

摘要:江蓐科红藻是重要的经济海藻,用途十分广泛。然而,近年来受分子生物学技术引入等的影响,其分类学地位引起了极大争议。针对这个问题,本研究以争议比较大的江蓐属(*Gracilaria*)、拟江蓐(龙须菜)属(*Gracilariopsis*)和多穴藻属(*Polycavernosa*)为对象,总结归纳了其物种多样性、国内外研究进展、存在的问题、学者试图解答的问题以及部分自己的研究结果。以期为该类群的研究提供相对详细、客观的参考数据。

关键词:海洋生物学;红藻;江蓐科;分类系统;物种

DOI: 10.3969/J. ISSN. 2095-4972. 2020. 01. 019

中图分类号: P735

文献标识码: A

文章编号: 2095-4972(2020)01-0144-08

江蓐科^[1]隶属于红藻门、真红藻纲、杉藻目,为暖水性藻类,热带、亚热带及温带都有生长^[2-3]。大多数江蓐科海藻种类的用途十分广泛,可用作食品,是提取琼胶的主要原料和鲍鱼养殖的主要饲料,对富营养化海水养殖区具有明显的生物修复作用,已成为了重要的大型经济栽培海藻种类。

近年来,由于分子生物学研究技术的介入,该科的分系统发生了较大的变化,国内外相关学者对如何归类存在着较大的争议。针对这个问题,本研究在收集专业文献的基础上,结合作者长期从事大型海藻分类学研究的经历,尝试就该科的分系统研究历史和现状做详细介绍,并分析其存在的问题,旨在为江蓐科的研究提供参考。

1 江蓐科的物种多样性现状

1.1 国际及亚洲江蓐科分类的主要研究进展

根据文献记录,江蓐科已报道有14属,分别为 *Ceramianthemum*、双孢江蓐属(*Congracilaria*)、*Corallopsis*、*Curdiea*、*Flagellaria*、江蓐属(*Gracilaria*)、藓生藻属(*Gracilariophila*)、拟江蓐(龙须菜)属(*Gracilariopsis*)、*Hydropuntia*、*Melanthalia*、*Plocaria*、多穴藻属

(*Polycavernosa*)、*Sarcocladia* 和 *Tyleiophora*, 共计235种(变种或变型)^[4]。其中,有些学者认为 *Ceramianthemum*、双孢江蓐属、*Flagellaria*、*Hydropuntia*、多穴藻属和 *Sarcocladia* 需要并入其他属中,超过10个种的属分别为 *Curdiea* (12种)、江蓐属(186种)和拟江蓐(龙须菜)属(24种)等3属。

亚洲沿海都有江蓐科物种的报道。其中,东亚有8属93种(含变种、变型),即 *Ceramianthemum* (2种)、双孢江蓐属(1种)、*Corallopsis* (6种及变种)、江蓐属(70种及变种变型)、藓生藻属(3种)、拟江蓐(龙须菜)属(6种)、*Hydropuntia* (3种)和多穴藻属(2种);中国江蓐科物种达8属86种(其中特有种55种)^[2,5-6];日本次之,为4属36种(其中特有种为5种)^[7]。东南亚有7属123种,即双孢江蓐属(1种)、*Corallopsis* (3种)、江蓐属(87种)、藓生藻属(6种)、拟江蓐(龙须菜)属(10种)、*Hydropuntia* (7种)和多穴藻属(9种);其中,菲律宾的物种最多,达5属53种;越南次之,为3属50种。东南亚有2属62种,即江蓐属(58种)和拟江蓐(龙须菜)属(4种),物种比较丰富的国家包括印度有2属43种(含20个特有种),斯

收稿日期: 2018-12-03

基金项目: 国家自然科学基金面上资助项目(31670199, 31400186);天津市教委科研计划资助项目(JW1705号);天津师范大学引进人才基金资助项目(2016—2019);天津市高校“学科领军人才培养计划”资助项目(2017—2019)

作者简介: 丁兰平(1969—),男,博士,教授;E-mail: skydlp@tjnu.edu.cn

通讯作者: 黄冰心(1974—),女,博士,副教授;E-mail: skyhbx@tjnu.edu.cn

里兰卡有 1 属 22 种(含 6 个特有种),伊朗有 2 属 16 种(含 5 个特有种)。

1.2 与我国有关的国内外江蓐科分类的主要研究进展

自 20 世纪 70 年代以来,国际主流期刊发表江蓐科分类学研究论文 80 余篇,极大地丰富和完善了该科分类学知识。由于内容庞杂,为了研究的针对性及介绍的简洁,本研究仅对主要类群的国际分类学专业文献、我国的研究进展及与下文所述的分系统讨论有关的内容进行介绍。

江蓐属由 Greville (1830) 建立^[8],目前已报道的物种达 180 余种^[4,8]。在过去的数十年间,有大量的学者对它展开了分类学研究^[9-19]。利用核 DNA 基因序列和叶绿体 *rbcL* 序列,江蓐属大约有 150 种的系统发育关系被推断^[14-15,17-21]。

拟江蓐(龙须菜)属是由 Dawson (1949) 从江蓐属中分出的新属^[10],主要以两个囊果特征(具有小细胞的产孢丝和缺乏营养丝)为划分依据,*G. sjostedtii* (Kylin) Dawson 为模式种。之后,先后有 Ohmi (1958)^[11]、Fredericq 等 (1989)^[22]、Zhang 等 (1991)^[23]、Steentoft 等 (1995)^[24]、Gurgel 等 (2003)^[25-26]、Le 等 (2006)^[27]、Bellorin 等 (2008)^[28]、Kim 等 (2008)^[29]、Lin^[30]、Muangmai 等 (2014)^[31] 和 Norris (2014)^[3] 通过形态学、解剖学和分子系统发育学等方法对该属开展过分类研究。

多穴藻属由我国藻类学家张峻甫等 (1963)^[32] 建立,有部分学者开展了该属的分类学研究^[33-38]。

Hydropuntia 由 Montagne (1842) 建立^[39]。直到 Wynne (1989) 认为多穴藻属为 *Hydropuntia* 的异名^[40] 后才引起学者关注。先后有 Rios (1991)^[41]、Gurgel 等 (2010)^[17] 和 Conklin 等 (2014)^[42] 开展过该属的研究工作。

我国江蓐科的形态分类学研究资料比较丰富,报道了 8 属 86 种^[2,5-6],大部分只是记录性的;目前有较详细描述和有 4 属,为拟石花属 (*Gelidiopsis*)、江蓐属(中国的多穴藻属已被并入该属)、藓生藻属、拟江蓐(龙须菜)属,共 42 种及变种(型)^[2,7,9,12,19,23,30,43-55]。

我国江蓐科具有创新性的工作可归纳为如下 4 个方面:①报道了许多新分类群,特有种数为 55 种^[4];②报道了一个新属即多穴藻属^[32];③从解剖学、繁殖发育学和系统演化等 3 个方面完善和补充了 Yamamoto (1975)^[56] 的江蓐属 3 亚属分类系统 (*Gracilariella*、*Textoriella*、江蓐亚属),为 4 亚属系统 (*Gracilariella*、*Textoriella*、江蓐亚属、*Hydropuntia*^[9]),

并推荐利用精子囊排列方式来区分 4 个亚属的雄性植株 (S 型, *Gracilariella*; T 型, *Textoriella*; V 型, *Gracilaria*; P 型, *Hydropuntia*)^[9];④分析了拟江蓐(龙须菜)属不能作为独立属存在的原因^[22],建议将其并入江蓐属的 *Gracilariella* 亚属中^[9,48]。

2 国内外江蓐科分类研究存在的问题

2.1 国际江蓐科分类系统的问题

2.1.1 多穴藻属 多穴藻属由张峻甫等于 1963 年建立^[32]。1989 年, Wynne 认为多穴藻属为 *Hydropuntia* 的异名^[40],因为两者的主要鉴定特征相同。基于分类学命名的优先权,多穴藻属的拉丁名被“*Hydropuntia*”取代并逐渐得到国际认可。

2.1.2 *Hydropuntia* *Hydropuntia* 建立得比较早,近 150 a 间鲜有研究者。直到 1989 年由 Wynne 的研究^[40] 后才被逐渐被认识。Abbott 等 (1991)^[48] 认为后来的学者过份强调 Yamamoto^[56] 的“精子囊类型”的观点。因为精子囊类型的起源存在争议:① Yamamoto^[56] 认为 V 型精子囊(江蓐亚属)源于外皮层细胞,而 Fredericq 等^[22] 认为是间生的(亚表皮细胞);② Fredericq 等 (1985)^[33] 报道 P 型精子囊分枝系统 (*Hydropuntia*/多穴藻属)源自于内皮层或外髓层的细胞,而 Xia 等 (1985)^[45] 则认为来自于亚皮层细胞;③ Abbott 等^[48] 认为 P 型是 V 型的变形,它们能同时存在于相同的藻体上,或仅有 V 型,因此他们推断:在某些种中,P 型精子囊是 V 型的成熟表现,而在其他来自中国的种类如繖房江蓐 (*G. coronopifolia*)、真江蓐 (*G. asiatica*)、红江蓐 (*G. rubra*)、海南江蓐 (*G. hainanensis*)、节江蓐 (*G. articulata*) 和缢江蓐 (*G. salicornia*) 等仅存在 V 型精子囊。因此, Abbott 等认为这些观察结果影响了江蓐属^[48]、其几个亚属^[56] 和 *Hydropuntia* 的划分界限。本研究通过 UPA 和 CO I 基因的系统发育分析发现, *Hydropuntia* 为江蓐属的属下分类阶元^[57]。Lyra 等 (2015)^[58] 基于分子系统发育学研究认为 *Hydropuntia* 不是一个单系属,也建议将其并入江蓐属中。但精子囊类型可能也不能完全区分江蓐属的各亚属,因为 Yamamoto (1984)^[59] 报道了另外两种精子囊类型,但并没有推荐新的亚属。

2.1.3 江蓐属和拟江蓐(龙须菜)属间的关系 拟江蓐(龙须菜)属于 1949 年建立,是从江蓐属中分离出来的新属,在此之前的百余年间,其物种都是作为江蓐属的种类对待。拟江蓐(龙须菜)属的存在与否,国际上争议比较大。

一种观点支持成立拟江蓐(龙须菜)属^[10-11,22],

认为两个囊果特征(具有小细胞的产孢丝和缺乏营养丝)能作为属级鉴定特征使用。Zhang 等^[23]、Bird (1995)^[60]、Steentoft 等^[24]、Gurgel 等^[25-26]、Le 等^[27]、Bellorin 等^[28]、Kim 等^[29]、Lin^[30]、Muangmai 等^[31]、Norris^[3]基于形态和分子系统发育分析认同了这种观点。本研究通过 UPA 和 CO I 基因的系统发育分析发现,拟江蓠(龙须菜)属部分物种与江蓠

属的区分明显,独立聚为一支^[56]。

另一种观点认为 Dawson^[10]的拟江蓠(龙须菜)属不成立^[2,9,13,48,61],仅以有限的特征来区分 *Hydropuntia* 和拟江蓠(龙须菜)属是不够的(表 1),以“营养细胞”或“营养丝”作为一个主要的属级分类特征存在问题^[48]。

表 1 江蓠科类群间的主要鉴定特征比较

Tab. 1 Comparison of important characteristics among the Gracilariaceae

属	管状营养细胞	精子囊原	四分孢子囊	果孢子囊	参考文献
江蓠属	存在,在囊果底部没有配子体细胞的转化	间生皮层细胞	仅基部	呈链式	[22]
拟江蓠(龙须菜)属	缺乏,在囊果底部的细胞分裂转化为营养组织	表皮	顶端细胞	簇生或呈链式	[64]
<i>Hydropuntia</i>	存在/缺乏,通过管状营养细胞融合到囊果底部的次生融合	亚皮层(间生)	侧生或基部	呈排或呈链式	[33, 45]

代表管状营养细胞^[62]的名词有多个,如吸收丝^[35,45,63]、营养丝^[10]、穿丝^[64]等。实际上,营养细胞或营养丝并未证明具有营养的功能,仅仅代表在杉藻目中与产生果胞融合相关联的一类不同的丝体细胞。

Papenfuss (1967)^[61]鉴定了英国江蓠属的 *G. verrucosa* (Hudson) Papenfuss,发现营养丝不是稳定存在的,江蓠属的 *G. verrucosa* 与拟江蓠(龙须菜)属的模式种 *G. sjostedtii* (Kylin) Dawson 的产孢丝细胞大小间没有本质差异,因此他建议合并这两个属。Fredericq 等^[22]恢复了拟江蓠(龙须菜)属,认为它与江蓠属的主要区别在于它缺少管状营养细胞和精子囊在藻体表面的位置。对 Papenfuss^[61]的观察结果,Fredericq 等暗示是物种鉴定错误。

在 Fredericq 等^[22]的拟江蓠(龙须菜)属中,“营养细胞”仅作为精子囊模式的第二特征,而更早的文献中隐含地提到至少在 *G. folifera* 的成熟果胞中存在这样的特征^[65]。而其他物种如红江蓠(V型精子囊^[11])的果胞中能见到穿丝,因此与江蓠属的 *G. verrucosa*^[62]相似;而细基江蓠(*G. tenuistipitata*)具有 T 型精子囊^[12],其果胞中缺乏穿丝,因此与拟江蓠(龙须菜)属^[22]S 型精子囊的物种相似。而在多穴藻属中,一些种类有穿丝,而另一些种类则缺乏。还有一些种类,由于在某些现存标本中存在综合的精子囊类型,故不能完全根据雄性类型来划分这几个类群。

Lin 等(2012)^[55]基于 rbcL 的系统发育分析发现,仅含 T 型或同时含有 T 型和 V 型精子囊的叶状

江蓠物种形成一个大的集合体,包括模式种 *G. bursa-pastoris* (Gmelin) Silva;有完整片状边缘的叶状江蓠种类不是单系起源的。其对 T 型精子囊发育的研究结果与 Yamamoto^[56]的观察结果一致。因此,他们认为对具有 V 型精子囊的种类,还需要进一步的观察结果来支持。

2.2 中国江蓠科分类存在的问题

2.2.1 分类系统

关于江蓠科分类系统,我国藻类学家提出了自己的观点:报道了一个新属,提出了江蓠属的 4 亚属分类系统,分析了拟江蓠(龙须菜)属不能作为独立属存在的原因,如上文“1.2”所述,然而国际上仍存在争议。

我国已记录的江蓠科有 8 属,综合当前各种观点来看,实际可能会远少于此数。其中,有详细描述和有 5 属,即拟石花属、江蓠属、藓生藻属、拟江蓠(龙须菜)属、*Hydropuntia*。根据 Gerung 等(2002)^[66]的研究,我国藓生藻属的 3 个种现全部转入 *Gracilariocolax*,而后者的科级系统归属仍未有定论^[67];根据 Saunders(1999)^[68]的研究,拟石花属在系统上现归为节藻科;如上文所述,拟江蓠(龙须菜)属和 *Hydropuntia* 与江蓠属的关系并未理清。而在《藻类名词及名称》^[69]中,江蓠属 *Gracilaria* Greville 的同属异名有 *Polycavernosa* Chang et Xia、*Hydropuntia* Montagne 和 *Gracilariopsis* Dawson。

因此,关于我国江蓠科的属级分类单位,目前可以定论的只有一个属,即江蓠属。

2.2.2 物种鉴定

江蓠科的物种变异情况较大,很多时候难于鉴定。例如:我国的真江蓠(*G. vermiculophylla*

(Ohmi) Papenfuss^[7]),在不同时期有不同的鉴定结果,真江蓐 *G. asiatica* Zhang et Xia^[2,46]、江蓐 *G. verrucosa* Sensu Chang et Xia^[12]、江蓐 *G. verrucosa* (Huds.) Papenfuss^[43],其他学者则分别鉴定为 *G. confervoides*^[70-73] 和 *Sphaerococcus confervoides*^[74]。其他还有多个种都存在这样的鉴定问题。

我国已记录的江蓐科物种达 86 种及变种(变型),其中含特有种 55 种,较详细描述有 42 种及变种(变型),其中绝大部分工作是基于形态学研究的结果。这个数字在国际上都是比较突出的,许多物种存在与否都值得进一步核实。

目前基于形态学及分子系统发育分析,已有学者做过一些比较好的重新鉴别工作^[19,30,54]。李敏等(2009)^[75]、李文红等(2010)^[76]、李婷婷等(2012)^[77]、赵小波等(2013)^[78]、Xu 等(2014)^[79]也进行过一些报道,虽然也利用了现代分子生物学方法,但只是跟随国际流行观点。例如我国目前广泛栽培的龙须菜(*G. lemaneiformis*),因为对分类系统争论的不了解,出现了是属于江蓐属还是属于拟江蓐(龙须菜)属的争论。

笔者所在研究团队近年来开展了一些前期研究工作^[54,57],通过对 6 个种的形态比较与分子系统发育分析,发现细基江蓐、长喙江蓐(*G. longirostris*)和细基江蓐繁枝变种(*G. tenuistipitata* var. *liu*)为同一物种,脆江蓐(*G. chouae*)和 *G. parvispora* 形态相似,可能为同一物种的不同地理类群^[57]。但所分析的物种数量较少,目前还无法全面、深入地解释某些现象。

由此可看出,我国江蓐的分类还有许多问题有待澄清。

3 结论

本研究基于文献资料及部分作者自己的研究数据,较详细地介绍了江蓐科分类研究的历史现状,以及当前国际上争议比较大的江蓐属、拟江蓐(龙须菜)属和多穴藻属之间在形态学、解剖学以及分子序列分析中的相关性及存在的各种问题,为该类群的研究提供相对详细、客观的参考数据,将有利于促进对我国目前该科分类中属、种地位的判断与认知。

参考文献:

- [1] NÄGELI C. Die neuern Algensysteme und versuch zur begründung eines eigenen systems der algen und Florideen[M]. Freistaat Bayern: Schulthess in Komm, 1847.
- [2] 夏邦美,张峻甫. 中国海藻志 第二卷 红藻门 第五册 伊谷藻目 杉藻目 红皮藻目[M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- [3] NORRIS J N. Marine algae of the northern gulf of California, II: Rhodophyta[M]. Washington D. C. : Smithsonian Institution Scholarly Press, 2014.
- [4] GUIRY M D, GUIRY G M. Subclass corallinophycidae[DB/OL]. [2019-11-11]. <https://www.algaebase.org/browse/taxonomy/detail/?taxonid=90866>.
- [5] 丁兰平,黄冰心,谢艳齐. 中国大型海藻的研究现状及其存在的问题[J]. 生物多样性, 2011, 19(6): 798-804.
- [6] 丁兰平,黄冰心,王宏伟. 中国海洋红藻门新分类系统[J]. 广西科学, 2015, 22(2): 164-188.
- [7] YOSHIDA T. Marine Algae of Japan[M]. Tokyo: Uchida Rokakuho, 1998.
- [8] GREVILLE R K. Algae britannicae, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British islands, belonging to the order Algae; with plates illustrative of the genera[M]. London: Baldwin and Cradock, 1830: 1-19.
- [9] TSENG C K, XIA B M. On the *Gracilaria* in the western Pacific and the southeastern Asia region[J]. Botanica Marina, 1999, 42(3): 209-218.
- [10] DAWSON E Y. Studies of the northeast Pacific Gracilariaceae[J]. Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation, 1949, 7: 1-105.
- [11] OHMI H. The species of *Gracilaria* and *Gracilariopsis* from Japan and adjacent waters[J]. Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University, 1958, 6(1): 1-66.
- [12] 张峻甫,夏邦美. 中国江蓐属海藻的分类研究[J]. 海洋科学集刊, 1976(11): 91-166.
- [13] YAMAMOTO H. Systematic and anatomical study of the genus *Gracilaria* in Japan[J]. Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University, 1978, 25(2): 97-152.
- [14] BIRD C J, RAGAN M A, CRITCHLEY A T, et al. Molecular relationships among the Gracilariaceae (Rhodophyta): further observations on some undetermined species[J]. European Journal of Phycology, 1994, 29(3): 195-202.
- [15] BELLORIN A M, OLIVEIRA M C, OLIVEIRA E C. Phylogeny and systematics of the marine algal family Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) based on small subunit rDNA and ITS sequences of Atlantic and Pacific species[J]. Journal of

- Phycology, 2002, 38(3): 551-563.
- [16] LIAO L M, HOMMERSAND M H. A morphological study and taxonomic reassessment of the genotype species in the Gracilariaceae[J]. Journal of Phycology, 2003, 39(6): 1 207-1 232.
- [17] GURGEL C F D, FREDERICQ S. Systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta): a critical assessment based on rbcL sequence analysis[J]. Journal of Phycology, 2010, 40(1): 138-159.
- [18] IYER R, TRONCHIN E M, BOLTON J J, et al. Molecular systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) with emphasis on Southern Africa[J]. Journal of Phycology, 2005, 41(3): 672-684.
- [19] LIN S M, CLERCK O D. A new species of flattened *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta) from Taiwan[J]. Cryptogamie Algologie, 2006, 27: 1-12.
- [20] BHATTACHARYA D, ELWOOD H J, GOFF L J, et al. Phylogeny of *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta) based on sequence analysis of its small subunit ribosomal RNA coding region[J]. Journal of Phycology, 1990, 26(1): 181-186.
- [21] GURGEL C F D, FREDERICQ S, NORRIS J N. Molecular systematics and taxonomy of flattened species of *Gracilaria* Greville (Gracilariaceae, Gracilariales, Rhodophyta) from the western Atlantic[M]//ABBOTT I A, MCDERMID K J. Taxonomy of economic seaweeds: with reference to the Pacific and other locations volume IX. Honolulu: Hawaii Sea Grant College Program, 2004: 159-199.
- [22] FREDERICQ S, HOMMERSAND M H. Comparative morphology and taxonomic status of *Gracilariopsis* (Gracilariales, Rhodophyta) [J]. Journal of Phycology, 1989, 25(2): 228-241.
- [23] ZHANG J F, XIA B M. A new specific name in the genus *Gracilaria* [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 1991, 9(3): 290.
- [24] STEENTOFT M, IRVINE L M, FARNHAM W F. Two terete species of *Gracilaria* and *Gracilariopsis* (Gracilariales, Rhodophyta) in Britain[J]. Phycologia, 1995, 34(2): 113-127.
- [25] GURGEL C F D, FREDERICQ S, NORRIS J N. *Gracilariopsis silvana* sp. nov., *G. hommersandii* sp. nov., and *G. cata-luziana* sp. nov., three new species of Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) from the western Atlantic [J]. Hidrobiológica, 2003, 13(1): 57-68.
- [26] GURGEL C F D, LIAO L M, FREDERICQ S, et al. Systematics of *Gracilariopsis* (Gracilariales, Rhodophyta) based on rbcL sequence analyses and morphological evidence[J]. Journal of Phycology, 2003, 39(1): 154-171.
- [27] LE N H, LIN S M. *Gracilariopsis nhatrangensis* (Gracilariaceae, Rhodophyta), a new marine red alga from Nhatrang, southern Vietnam[J]. Botanical Studied, 2006, 47: 329-337.
- [28] BELLORIN A M, BURIYO A, SOHRABIPOUR J, et al. *Gracilariopsis mclachlanii* sp. nov. and *Gracilariopsis persica* sp. nov. of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyceae) from the Indian Ocean[J]. Journal of Phycology, 2008, 44(4): 1 022-1 032.
- [29] KIM M S, YANG E C, KIM S Y, et al. Reinstatement of *Gracilariopsis chorda* (Gracilariaceae, Rhodophyta) based on plastid rbcL and mitochondrial cox1 sequences[J]. Algae, 2008, 23(3): 209-217.
- [30] LIN S M. Morphological and phylogenetic studies of *Gracilariopsis chiangii*, new species (Gracilariaceae, Rhodophyta), an alga presently known as *Gracilaria chorda* in Taiwan[J]. Raffles Bulletin of Zoology Supplement, 2008, 19: 19-26.
- [31] MUANGMAI N, YAMAGISHI Y, ZUCCARELLO G C, et al. Transferring *Gracilaria irregularis* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from Thailand to *Gracilariopsis* based on morphological and molecular analyses[J]. Phycological Research, 2014, 62(1): 29-35.
- [32] 张峻甫, 夏邦美. 江蓠科的一个新属: 多穴藻属[J]. 海洋科学集刊, 1963(3): 119-126.
- [33] FREDERICQ S, NORRIS J N. Morphological studies on some tropical species of *Gracilaria* Grev. (Gracilariaceae, Rhodophyta): taxonomic concepts based on reproductive morphology[M]//ABBOTT I A, NORRIS J N. Taxonomy of economic seaweeds: with reference to some Pacific and Caribbean species. California: California Sea Grant College Program, 1985: 137-155.
- [34] MENESES I, ABBOTT I A. *Gracilaria* and *Polycavernosa* (Rhodophyta) from Micronesia[J]. Micronesica, 1987, 20: 187-200.
- [35] XIA B M, ABBOTT I A. New species of *Polycavernosa* Chang and Xia (Gracilariaceae, Rhodophyta) from the western Pacific [J]. Phycologia, 1987, 26(4): 405-418.
- [36] ABBOTT I A. Some species of *Gracilaria* and *Polycavernosa* from Thailand[M]//ABBOTT I A, NORRIS J N. Taxonomy of economic seaweeds: with reference to some Pacific and Caribbean species. California: California Sea Grant College Program,

- 1988: 137-150.
- [37] PRICE J H, JOHN D M, LAWSON G W. Seaweeds of the western coast of tropical Africa and adjacent islands: a critical assessment, IV: Rhodophyta (Florideae) 2. Genera G[J]. Bulletin of the British Museum (Natural History) Botany, 1988, 18: 195-273.
- [38] RIOS N R. *Polycavernosa albornozi* sp. nov. (Rhodophyta, Gigartinales, Gracilariaceae), una nueva especie del sur del Caribe[J]. Ernstia, 1988, 46: 1-7.
- [39] MONTAGNE C. Prodomus generum specierumque phycearum novarum, in itinere ad polum antarcticum regis ludovici philippi jussu ab illustri Dumont d'Urville peracto collectarum, notis diagnosticis tantum huc evulgatarum, descriptionibus verò fusioribus nec non iconibus analyticis iam iamque illustrandarum[M]. Parisiis; Apud Gide, 1842.
- [40] WYNNE M J. The re-instatement of *Hydropuntia* Montagne (Gracilariaceae, Rhodophyta)[J]. Taxon, 1989, 38: 476-479.
- [41] RIOS N R. *Hydropuntia pauciramosa* (Rodriguez) Rodriguez, combinacion nueva (Rhodophyta, Gracilariaceae)[J]. Ernstia, 1991, 1: 39.
- [42] CONKLIN K Y, O' DOHERTY D C, SHERWOOD A R. *Hydropuntia perplexa*, n. comb. (Gracilariaceae, Rhodophyta), first record of the genus in Hawai'i[J]. Pacific Science, 2014, 68(3): 421-434.
- [43] 张峻甫, 夏邦美. 中国江蓐属植物地理学的初步研究[J]. 海洋与湖沼, 1962, 4(2): 189-198.
- [44] CHIANG Y M. *Gracilaria* from Taiwan: key, list and distribution of the species[M]//ABBOTT I A, NORRIS J N. Taxonomy of economic seaweeds; with reference to some Pacific and Caribbean species. California: California Sea Grant College Program, 1985: 81-83.
- [45] XIA B M, ABBOTT I A. The genus *Polycavernosa* Chang et Xia (Gracilariaceae, Rhodophyta): a comparison with *Gracilaria* Grev., and a key to the species[M]//ABBOTT I A, NORRIS J N. Taxonomy of economic seaweeds; with reference to some Pacific and Caribbean species. California: California Sea Grant College Program, 1985: 157-162.
- [46] 张峻甫, 夏邦美. 中国的真江蓐和英国江蓐[J]. 海洋与湖沼, 1985, 16(3): 175-180.
- [47] ZHANG J F, XIA B M. On two new *Gracilaria* (Gigartinales, Rhodophyta) from South China[M]//ABBOTT I A, NORRIS J N. Taxonomy of economic seaweeds; with reference to some Pacific and Caribbean species, California: California Sea Grant College Program, 1988: 127-129.
- [48] ABBOTT I A, ZHANG J F, XIA B M. *Gracilaria mixta*, sp. nov. and other western Pacific species of the genus (Rhodophyta: Gracilariaceae)[J]. Pacific Science, 1991, 45: 12-27.
- [49] ZHANG J F, XIA B M. Studies on two new *Gracilaria* from South China and a summary of *Gracilaria* species in China[M]//ABBOTT I A. Taxonomy of economic seaweeds; with reference to some Pacific and western Atlantic species. California: California Sea Grant College, 1992: 195-206.
- [50] ZHANG J F, XIA B M. Three foliose species of *Gracilaria* from China[M]//ABBOTT I A. Taxonomy of economic seaweeds; with reference to some Pacific species. California: California Sea Grant College Program, 1994: 103-110.
- [51] ZHANG J F, XIA B M, WANG Y C, et al. Additions to the species of *Gracilaria* of China[M]//ABBOTT I A. Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific and Caribbean species. California: California Sea Grant College Program, 1995: 197-205.
- [52] HUANG S. Floristic studies on the benthic marine algae of northeastern Taiwan[J]. Taiwaniana, 1999, 44(2): 271-298.
- [53] XIA B M, WANG Y Q. A new species of *Gracilaria* from China[M]//ABBOTT I A, MCDERMID K. Taxonomy of economic seaweeds; with reference to some Pacific species volume VIII. California: California Sea Grant College Program, 2002: 231-235.
- [54] 丁兰平, 谭华强, 孙国栋, 等. 粤东地区江蓐属 *Gracilaria*(江蓐科, 红藻门)的形态分类学[J]. 热带海洋学报, 2014, 33(4): 33-39.
- [55] LIN S M, LIU L C, PAYRI C. Characterization of *Gracilaria vieillardii* (Gracilariaceae, Rhodophyta) and molecular phylogeny of foliose species from the western Pacific Ocean, including a description of *G. taiwanensis* sp. nov.[J]. Phycologia, 2012, 51(4): 421-431.
- [56] YAMAMOTO H. The relationship between *Gracilariopsis* and *Gracilaria* from Japan[J]. Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University, 1975, 26(3): 217-222.
- [57] 李军. 两大经济红藻(紫菜和江蓐)DNA 条形码的筛选及其初步应用研究[D]. 汕头: 汕头大学, 2014.
- [58] LYRA G M, COSTA E S, DE JESUS P B, et al. Phylogeny of Gracilariaceae (Rhodophyte): evidence from plastid and mitochondrial nucleotide sequences[J]. Journal of Phycology, 2015, 51(2): 356-366.
- [59] YAMAMOTO H. An evaluation of some vegetative features and some interesting problems in Japanese populations of *Gracilaria*

- [C]//BIRD C J, RAGAN M A. Proceedings of the eleventh international seaweed symposium. Qingdao: Eleventh International Seaweed Symposium, 1984: 51-54.
- [60] BIRD C J. A review of recent taxonomic concepts and developments in the Gracilariaceae (Rhodophyta)[J]. Journal of Applied Phycology, 1995, 7(3): 255-267.
- [61] PAPENFUSS G F. Notes on algal nomenclature IV: various genera and species of Chlorophyceae, Phaeophyceae and Rhodophyceae[J]. Phycos, 1967, 5: 95-105.
- [62] FREDERICQ S, HOMMERSAND M H. Proposal of the Gracilariales ord. nov. (Rhodophyta) based on an analysis of the reproductive development of *Gracilaria verrucosa*[J]. Journal of Phycology, 1989, 25(2): 213-227.
- [63] MIKAMI H. A systematic study of the Phylloporaceae and Gigartineae from Japan and its vicinity[J]. Scientific Papers of the Institute of Algological Research, Faculty of Science, Hokkaido University, 1965, 5(2): 181-285.
- [64] KRAFT G. Transfer of the New Zealand red alga *Tylosis proliferus* (Gracilariaceae, Gigartinales) to the genus *Gracilaria*[J]. New Zealand Journal of Botany, 1977, 15(2): 495-502.
- [65] BIRD C J, MCLACHLAN J. Taxonomy of *Gracilaria*: evaluation of some aspects of reproductive structure[J]. Hydrobiologia, 1984: 41-46.
- [66] GERUNG G S, YAMAMOTO H. The taxonomy of parasitic genera growing on *Gracilaria* (Rhodophyta, Gracilariaceae) [M]//ABBOTT I A, MCDERMID K. Taxonomy of economic seaweeds: with reference to some Pacific species volume VIII. California: California Sea Grant College Program, 2002: 209-213.
- [67] SCHNEIDER C W, WYNNE M J. A synoptic review of the classification of red algal genera a half century after Kylin's "Die Gattungen der Rhodophyceen"[J]. Botanica Marina, 2007, 50(4): 197-249.
- [68] SAUNDERS G W, STRACHAN I M, KRAFT G T. The families of the order Rhodymeniales (Rhodophyta): a molecular-systematic investigation with a description of Faucheaceae fam. nov[J]. Phycologia, 1999, 38(1): 23-40.
- [69] 曾呈奎, 毕列爵. 藻类名词及名称[M]. 2版. 北京: 科学出版社, 2005.
- [70] GEPP E S. Chinese marine algae[J]. Journal of Botany, 1904, 42: 161-166.
- [71] COTTON D. Some Chinese marine algae[J]. Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Botanic Gardens, Kew), 1915, 3: 107-113.
- [72] HOWE M A. Chinese marine algae[J]. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1924, 51: 133-144.
- [73] TSENG C K, LI L. Some marine algae from Tsingtao and Chefoo Shantung[J]. Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology (Botany), 1935, 6(4): 183-235.
- [74] MARTENS G V. Die Preussische expedition nach Ost-Asien; nach amtliche quellen[M]. Berlin: Verlag der Königlichen Geheimen Ober-Hofbuchdruckerei, 1866.
- [75] 李敏, 隋正红, 易恒, 等. 龙须菜 5.8S rRNA 和 ITS 区的克隆与系统学分析[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2009, 39(1): 77-83.
- [76] 李文红, 覃志彪. 3 个细基江蓠繁枝变种 (*Gracilaria tenuistipitata* var. *Liu*) 群体亲缘关系的分析[J]. 广西农业科学, 2010, 41(6): 606-608.
- [77] 李婷婷, 陈斌斌, 陈省平, 等. 江蓠属和龙须菜属 5 种海藻 ITS 序列分子系统学分析[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2012, 51(4): 97-105.
- [78] 赵小波, 逢少军, 刘峰. 几种江蓠属海藻 3 个分子序列的系统学分析[J]. 海洋科学, 2013, 37(6): 8-15.
- [79] XU J, SUN J, YIN J, et al. Comparative analysis of four essential Gracilariaceae species in China based on whole transcriptomic sequencing[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2014, 33(2): 54-62.

Taxonomic status and problems on marine economic red algal Family Gracilariaceae

DING Lan-ping, YANG Nan, LIU Jin-mei, JIANG Jing-jing, HUANG Bing-xin

(Collage of Life Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, Tianjin 300387, China)

Abstract: The red algae of Family Gracilariaceae are important and widely used economic species. However, their

taxonomic status has caused great controversy in recent years due to the application of molecular biology technology. Aiming at this problem, the genera *Gracilaria*, *Gracilariopsis* and *Polycavernosa* as key disputed groups are focused, and their species diversity, research progress and problems are summarized with the affiliation that scholars tried to answer. Some supporting data from authors are introduced briefly as results as well. It is expected to provide relatively detailed and objective references for scientific and educational personnel who engage in the research of these groups.

Key words: marine biology; red algae; Gracilariaceae; classification system; species

DOI: 10.3969/J. ISSN.2095-4972.2020.01.019

(责任编辑:方建勇)