

红毛菜生物学研究进展 · 生活史和有性生殖研究

Biology of Bangia · Life history and sexual reproduction

汪文俊^{1,2}, 王广策¹, 许璞³, 朱建一³, 林祥志⁴, 黄春恺⁵

(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. 莆田市海洋渔业局, 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: P641

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2008)04-0092-06

红毛菜 (*Bangia* Lyngbye) 是一类原始红藻, 属红藻门 (Rhodophyta), 原红藻纲 (Protofloridae), 红毛菜目 (Bangiales), 红毛菜科 (Bangiaceae), 红毛菜属 (*Bangia*)^[1]。红毛菜一般生长在多岩石、风浪较大的高潮间带, 在淡水河流或湖泊中则生长在靠近水平线的位置。红毛菜分布广泛, 从 70°N 的 Greenland^[2] 到 22°N 的中国香港^[3], 从南半球 28°S 澳大利亚的 New South Wales^[4] 到 43°S 新西兰的 Christchurch^[5], 几乎遍布亚寒带到亚热带地区。在中国分布也很广泛, 海洋种群从香港到天津, 淡水种群在山西、河南、甘肃、青海、重庆、四川、云南、西藏等地都有分布^[6,7]。

红毛菜形态结构简单, 对于有性生殖种群, 其生活史具有两个形态不同的世代: 配子体世代和孢子体世代。而无性生殖群体通过形成无性孢子不断重复原叶体阶段, 其生活史中不具有丝状体阶段。

红毛菜味道鲜美, 营养丰富, 主要成分为蛋白质和糖类^[8]。含有大量游离氨基酸, 其中大部分是呈味氨基酸和牛磺酸^[9,10]; 而且类胡萝卜素、藻红蛋白和藻蓝蛋白的含量也很高^[11,12]。不饱和脂肪酸占总脂肪酸的比例很大, 其中 EPA 的含量非常高, 占 50% 以上^[10,11], 每 100 g 干藻中 EPA 达 437 mg^[13] 甚至更高。因此, 红毛菜一直是市场上畅销的海产品, 销售到中国台湾地区和东南亚等国。近年来, 中国福建等沿海一带已经发展了红毛菜的人工栽培产业。

目前对红毛菜的研究主要集中在以下几个方面: 生活史的研究, 包括生活史类型, 生殖模式, 两个世代藻体的生长发育特征; 细胞学研究主要为染色体组型, 包括染色体的数目、长度、着丝粒类型; 系统分类学方面, 主要研究淡水和海水红毛菜种群间的关系等。

1 红毛菜的生活史

红毛菜科藻类的生活史类型主要有两大类: 一类为异型世代交替, 即生活史中具有配子体 (原叶

体) 和孢子体 (丝状体) 两个世代, 具有有性生殖和无性生殖两种繁殖方式; 一类无世代交替现象, 不行有性生殖, 只产生无性孢子, 重复原叶体阶段。另外有一些学者观察到红毛菜科藻类行无配生殖 (apogamy), 直接产生丝状体的现象^[14,15]。

1.1 红毛菜原叶体和丝状体的形态特征

红毛菜原叶体为不分枝的单列或多列丝状藻体, 从横切面看, 单列藻体为圆柱状, 多列藻体细胞呈不规则的辐射状排列; 基部几个到几十个细胞特化为延长的假根, 附着在适当基质上。藻体颜色根据组成色素比例不同, 呈现不同的颜色。细胞内具有一个星状叶绿体, 其中一般具有一个蛋白核; 没有中央液泡和围周类囊体; 穿过蛋白核的类囊体呈不规则分布; 含有大量的红藻淀粉; 细胞间不具有孔状联系 (Plugged pit connection)。丝状体为分枝的单列丝状藻体, 不具有特化的假根。细胞细长, 一般长度为宽度的几倍到十几倍。光学显微镜下观察其星状叶绿体呈片状或带状, 叶绿体中具有一至多个蛋白核; 具有中央液泡和围周类囊体; 穿过蛋白核的类囊体为规则的连续分布; 红藻淀粉的含量明显少于原叶体阶段; 细胞间具有孔状联系。

红毛菜科藻类的丝状体阶段具有部分真红藻纲的特征, 如生长方式, 叶绿体形式, 围周类囊体和孔状联系的存在^[16,17], 以及细胞壁成分中纤维素的出现^[18-21]等, 因此, 推测丝状体阶段可能代表着更加高等的形式^[17,22]。

收稿日期: 2006-12-10; 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; 国家自然科学基金项目 (2007LS700310); 国家自然科学基金项目 (Nos. U0633006, 40476059)

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

1.2 丝状体阶段的发现及其生长发育特征

丝状体最初在紫菜生活史中被发现^[23],曾被认为是另一种独立的藻类壳斑藻(*Conchocelis rosea*)^[24],或者是一种病态的生长^[25]。Drew^[26~28]与曾呈奎等^[29~30]通过对其生长发育的深入研究,提出它是紫菜生活史中不同于原叶体的另一个阶段,即丝状体阶段(conchocelis-phase),与原叶体分别代表红毛菜科藻类生活史中两个不同的阶段。Drew^[31]和 Kurogi^[32]分别观察到红毛菜的丝状体阶段。丝状体根据生长发育阶段的不同,藻丝的形态也有明显的差异。主要可以分为营养藻丝(vegetative conchocelis)、孢子囊枝(conchosporangial branch)和壳孢子形成(conchospore formation)3个阶段。孢子囊枝曾被称作生殖细胞群(fertile cell rows)^[27,33]或单孢子囊枝(monosporangial branches)^[32],曾呈奎等^[29]曾称其为膨大细胞分枝。Drew^[27]发现紫菜丝状体会形成小藻体(plantlets),这种结构不产生孢子,可能直接发育为原叶体^[34]。红毛菜丝状体中也有类似的 plantlets 形成,随环境条件的不同(光照时间),plantlets 有两种不同的发育途径:形成原叶体或返回到丝状体^[35,36]。Cole^[37]发现紫菜 *Porphyra schizophylla* 和 *P. variegata* 的丝状体在培养过程中,会形成无分化极性的细胞团称为 protohallus,最后两极分化萌发形成紫菜叶状体。目前报道至少有4种紫菜丝状体会形成 protohallus 结构^[38]。而 protohallus 结构在红毛菜种类中的报道目前还未见到。丝状体可以通过自身的断裂(fragmenting)^[39]或形成中性壳孢子(neutral conchospore)和 archeospore 进行营养增殖^[14]。

1.3 环境因子对生活史的影响

环境条件(主要为温度和光照)对红毛菜的生活史影响很大,一般说来长光照(大于12h)、低温条件(15℃),有利于丝状体阶段的形成和保持;在这个基础上,光照时间缩短时,丝状体形成孢子囊枝,并放散壳孢子,重复原叶体阶段。而在短光照(小于12h)和高温(18~22℃)条件下,原叶体产生大量无性孢子,重复原叶体阶段^[40,41]。

1.4 有关孢子的性质和定义

红毛菜科藻类产生的孢子可以分为无性和有性两大类。无性生殖孢子的叫法很多,有静孢子 aplano-spores^[37],中性孢子 neutral spores^[32,42],生殖胞 gonidia^[33],单孢子 monospores^[43],spores and [28],原孢子 archeospores^[44]和 agamospores^[45]。由于红藻门藻类产生的孢子均为不动孢子,静孢子不能表达出红毛菜科无性孢子的特征,现在已经不

再采用这种叫法。Drew^[28]曾将红毛菜纲藻类原叶体阶段产生的孢子分为3种类型。类型Ⅰ:由分化的孢子囊细胞形成的单孢子,即由一个营养细胞经过一次不等分裂形成两个细胞,较大的保持营养状态,较小的则形成孢子囊,然后孢子囊母细胞的全部内容物释放形成一个单孢子。类型Ⅱ:一个营养细胞成为一个孢子囊细胞,内容物全部释放形成一个单孢子。形成孢子母细胞的细胞分裂和营养细胞的分裂没有区别,因此孢子母细胞和营养细胞很难区分。类型Ⅲ:一个母细胞经过连续垂直分裂形成多个孢子,由于母细胞在分裂过程中体积没有明显的增大,因此分裂次数越多,形成的孢子越小。以后的一些学者虽然对各种孢子有不同叫法,但是其形成特征总归属于以上 Drew 所归结描述的三种类型。类型Ⅰ和类型Ⅱ单孢子分化程度不同,前者由已或多或少分化的细胞形成,而后者相当于一个完全未分化的营养细胞的原生质体释放,代表了更加古老的类型,因此被后期一些学者定义为 Archeospore^[44]。

根据 Nelson^[14]对紫菜生活史中出现的各种孢子进行总结的结果,Drew 类型Ⅰ孢子可能为 agamospores,neutral spores 或 zygotospores,当产物性质未知时统称为 Phyllospore。其中 agamospore 和 neutral spore 都由一营养细胞经过多次有丝分裂形成,agamospore 萌发形成丝状体,neutral spore 萌发形成原叶体;zygotospore 为有性孢子,即原来的果孢子(carpospore),是雌雄配子体受精后的分裂产物。Nelson^[46]还在紫菜中发现一种内生孢子(endospore),为一营养细胞分裂形成的不定数目不规则排列的孢子。后 Gargiulo 等^[47]也在一个生活在淡水环境的红毛菜种类中发现内生孢子的形成。丝状体阶段具有3种类型孢子:壳孢子(conchospore)、中性壳孢子(neutral conchospore)和 Conchocelis archeospore^[14]。壳孢子由丝状体分化形成的孢子囊枝释放,萌发产生原叶体。中性壳孢子的形成方式与 conchospore 相同,只是原位萌发形成丝状体;conchocelis archeospore 由丝状体营养细胞分化而成,萌发形成丝状体,原来称为 monospore^[38,39]。

早期研究者已观察到红毛菜原叶体中孢子的释放^[28],但是他们观察到的红毛菜多已形成多列藻丝,由单列藻丝到多列藻丝的细胞增殖是否一直是营养状态,还是多列藻丝维持一定时期的营养生长再形成生殖细胞,这两个问题尚未明确,因此无法确定孢子的类型和性质。Schmitz^[43]和 Kylin^[48]提到单列藻丝放散单孢子的情况,而 Drew 观察到在单列到多列藻丝中都有类型Ⅰ孢子的释放^[31]。类型Ⅰ孢子是

否同样在单列和多列藻丝中都可以形成呢? Rosenving^[33]观察到在单列和多列藻体中,一个母细胞经过一次到两次分裂形成 2 个或 4 个生殖胞,从他的描述看来应该属于类型孢子。多列藻丝中,一个母细胞可以分裂形成 4 个或 8 个孢子。产生 8 个孢子时,形成一个平行于藻丝表面的细胞壁(平行壁),而在 4 个孢子产物的孢子囊中则没有平行壁^[49]。在孢子形成过程中,曾以有无平行壁的出现作为判断孢子性别的标志,有平行壁的孢子囊内为有性孢子,否则为无性孢子^[48,50]。Drew 所描述的类型孢子可能是 agamospores、neutral spores 或 zygospores。当孢子萌发后,neutral spore 可以与 agamospore 和 zygospore 区分开;但 agamospore 与 zygospore 萌发产物相同,前者由营养母细胞分裂形成,后者由雌配子受精后分裂形成,Kornmann^[51]认为可以根据原始受精丝的有无从母细胞时期将两者区分开,但并非所有种类都具有原始受精丝^[52]。事实上红毛菜同一藻体会形成不同类型的孢子,有性孢子和无性孢子混杂在一起,两者在形态上十分相似,很难分辨。雄性藻体的精子囊间也会形成中性孢子,后者萌发产生原叶体^[32]。

综上所述,红毛菜科藻类的生活史还有很多问题急待解决,例如,在这些孢子萌发前,怎样很好地区分辨认有性或无性孢子;文献中出现的多种孢子的描述是否具有普遍性和规律性,它们的形成本质以及以后的发育途径到底如何等。

2 红毛菜的有性生殖

关于红毛菜科藻类(紫菜属和红毛菜属)是否具有有性生殖,以及生活史中两个世代间(原叶体和丝状体)的核相,一直是众多藻类学家研究和争论的热点,直到 Hawkes 在 1978 年对 *Porphyra gardneri* Hawks 的有性生殖过程进行了系统阐述,才使得这个一直存在争议的问题得到解决。

2.1 雌雄生殖器官

红毛菜精子为不动精子,呈浅黄色或浅绿色,叶绿体退化,核呈浓缩状态,一般没有淀粉粒。早期工作者因为没有观察到受精过程,曾对精子的概念和功能持怀疑态度。Richardson^[35]在红毛菜的多列藻丝中发现,一个细胞经过多次分裂会形成 64 个产物,但是未得到这些产物行使精子功能的证据,也没有观察到它们萌发的现象,与 Conway^[39,53,54]在紫菜中观察到的孢子性质一致。对类型孢子,Richardson^[36]认为低于 16 个产物的,受光照时间的调控,会有两种不同的萌发方式,形成原叶体或丝状

体;而多于 16 个产物的,则既不发育行使精子的功能,也不萌发。Sommerfeld 对红毛菜原叶体和丝状体阶段的形态、生长和发育分别进行了比较详尽的研究,但是对精子和果孢的形成没有具体的描述,Sommerfeld^[40]虽然采取了精子的叫法,但是与 Richardson 和 Conway 等人一样,认为这种结构既不行使精子的功能也不萌发。McDonald^[55]和 Hawkes^[52]分别对红毛菜和紫菜的这种多次分裂产物的超微结构进行了研究,并且 Hawkes 观察到他们在受精过程中确实行使精子的功能,而不是所谓的孢子。

雌性细胞在成熟前很难分辨,Berthold^[50]认为正常的果孢与营养细胞外形相同,只是前者细胞较大而颜色较淡,而 Kunieda^[25]观察到果孢在体积变大的同时颜色也在加深。有些学者建议以有无精子的附着作为区分果孢和营养细胞的依据,若有精子附着则为果孢^[33],但是这种说法缺乏广泛的认可,因为成熟的精子被释放后也会附着在雄性的藻体上。Joffé^[46]和 Kunieda^[25]等观察到紫菜果孢具有不同长度的突起物(protuberance),他们认为这种丝状突起物与真红藻类的受精丝(trichogyne)是相同的构造;Joffé认为这种突起出现在年轻的藻体中为雌性细胞生成,出现在老的藻体中为营养细胞生成;Berthold^[50]也观察到一些具有丝状突起物的细胞,但他认为这是老的未受精的果孢延缓受精的结果;Dangeard^[57]研究却表明这种结构在紫菜某些种类的受精过程中存在,有些种类则没有,并且认为这种突起与真红藻类的受精丝不一样,因此称之为假受精丝(pseudo-trichogynes)。雌性生殖结构具有受精丝是真红藻类区别于其他藻类的主要特征之一,在红藻进化史上具有重要的意义。因此,曾呈奎对甘紫菜的这种丝状突起的发生和发展进行了系统的研究,发现这种所谓的“受精丝”结构是果孢成熟后细胞质活动的产物,其长度与成熟的时间有一定关系,受精以后会逐渐收缩。在延缓受精的条件下,果孢的丝状突起逐渐增长,有的作弯曲状变态,或在顶端长出大小不等的泡状结构,直径大的可达十几 μm 以上。这种结构对紫菜的受精作用有帮助,但与真红藻类的受精丝有本质的不同,前者是雌性细胞的临时性突起,后者是雌性细胞外的独立构造,具有自己的细胞核,在受精后逐渐萎缩。因此,曾呈奎^[30]提出原始受精丝(prototrichogyne)这一概念。以后又出现有类受精丝(trichogyne-like)的叫法^[58]。但目前一致认为原始受精丝是对这个结构最恰当的描述^[52]。紫菜属藻类果孢似乎都具有形成原始受精丝的潜在性,只是在一些胶膜较厚、藻体坚韧的种类中

由于阻力才没有形成这种构造^[30];但也可能一些种类本身就不具备形成这种特殊构造的能力,因此代表了比较原始的种类^[52]。大多数单层紫菜种类在果孢两端各有一个原始受精丝,双层紫菜种类的果孢只在接近藻体表面的一端具有原始受精丝^[59]。而红毛菜果孢中有关原始受精丝的报道比较少^[60,61],其形成和功能还有待深入研究。

红毛菜根据成熟期的不同,原叶体呈现单列到多列藻丝不等。由单列藻丝到多列藻丝的细胞增殖是否一直是营养状态的,还是多列藻丝维持一定时期的营养生长再形成生殖细胞?雌性细胞是存在单列藻体中还是多列藻体中或者都存在?目前这些问题还没有得到很好的解决。Berthold^[50],Darbishire^[62],Drew^[28],Tanaka^[63]等认为雌性生殖细胞出现在单列藻体中;出现在多列藻体中的细胞应该为已受精过的果孢^[57]。Rosenving^[33]认为果孢可能出现在较细的藻体中(仅少数几列细胞),也可能出现在粗的藻体中。

2.2 受精过程

在紫菜属藻类的受精过程中,会形成受精管将精子和果孢相连,然后精子的内容物通过受精管进入到果胞内^[30,52]。红毛菜受精时也会形成受精管^[50,57],受精管在受精后或随着精子一起消失,或仍存在一段时间^[33],有时在受精果孢分裂后仍然存在^[62]。受精的细胞学证据最早来自 Dangeard^[57],Cole^[37]也在红毛菜的果孢中观察到两个相邻的核,有精子附着于果孢上,两者由受精管相连。但是对受精过程的研究还缺少有力的直接证据,是否与 Hawkes^[52]对 *Porphyra gardneri* Hawks 的研究结果一致?

Berthold^[50]认为红毛菜受精果孢的第一次分裂为平周分裂,Rosenving 沿用了这个观点,但他认为在受精前后营养状态的平周分裂也会发生;Dangeard^[57]认为受精果孢的第一次分裂是垂周分裂,而 Darbishire^[62]和 Tanaka^[63]认为没有明显规律性。果孢受精后分裂形成 8~32 个数目不等的果孢子。果孢子释放后可作变形运动,萌发形成丝状体。Conway^[39]认为有时候同一种孢子(孢子,即果孢子)会萌发形成原叶体和丝状体,显然他没有将果孢子和无性孢子进行区分。事实上,同一藻体上会形成不同类型的孢子,有性孢子和无性孢子混杂在一起,两者在外形上又十分相似,很难区分。

2.3 减数分裂的位置

减数分裂发生的时期和位置是有性生殖中另一个至关重要的问题。长期以来很多藻类学家认为受

精果孢的第一次分裂为减数分裂^[30,57,64],但是这个理论无法解释后来很多学者观察到的二倍体丝状体的存在^[52,59,65]。由于红毛菜科的有丝分裂过程具有体细胞配对(somatic pairing)现象^[66],因此对染色体数目和倍性进行计数有一定的困难,可能造成错误的观察结果。但是有关紫菜和红毛菜丝状体为单倍性的报道很多^[34,35,40,58],不太可能是观察的误差,可能是无配生殖的结果。后来有学者认为丝状体形成孢子囊枝时进行了减数分裂,因此壳孢子为单倍体^[65,67],但这种观点无法解释色素嵌合体等现象。目前主流认为减数分裂发生在壳孢子萌发时的前两次分裂^[68~70]。以上有关减数分裂理论的探讨都是以紫菜为对象,迄今,对红毛菜的核分裂研究报道尚未见到。

红毛菜的有性和无性生殖的研究历史很长,但仍有很多问题没有研究透彻,尤其是红毛菜的有性生殖还未进行系统的研究,大多是来源于紫菜有性生殖的间接资料。

参考文献:

- [1] van den Hoek C, Mann D G, Jahns H M. Algae[M]. Cambridge, UK: University Press, 1995. 62-70.
- [2] Müller K M, Cole K M, Sheath R G. Systematics of *Bangia* (Bangiales, Rhodophyta) in North America, . Biogeographic trends in karyology: chromosome numbers and linkage with gene sequence phylogenetic trees[J]. **Phycologia**, 2003, 42: 209-219.
- [3] Tseng C K. Marine algae of Hong Kong. : the order Bangiales[J]. **Lingnan Science Journal**, 1948, 22: 121-132.
- [4] Woolcott G W, King R J. *Porphyra* and *Bangia* (Bangiaceae, Rhodophyta) in warm temperate waters of eastern Australia: morphological and molecular analyses[J]. **Phycological Research**, 1998, 46: 111-123.
- [5] 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: 1 197-1 207.
- [6] 石瑛,谢树莲,梁雅丽,等. 娘子关泉域藻类植物的初步研究[J]. 生物多样性, 2003, 11: 47-52.
- [7] 谢树莲,凌元洁. 山西省地淡水红藻[J]. 西北植物学报, 2004, 24: 1 489-1 492.
- [8] 田标,何素晓. 不同提取方法对红毛藻可溶性成分提取效果的研究[J]. 食品工业科技, 2004, 24: 30-31.
- [9] 吴纹茵,蔡晓军,郑淑贞. 红毛菜的化学组成[J]. 海洋科学, 1982, 6: 28-30.
- [10] 马家海,李水军,纪焕红,等. 红毛菜的氨基酸和脂

- 肪酸分析[J]. 中国海洋药物, 2002, 5: 40-42.
- [11] Li Shuijun, Ma Jiahai, Ji Huanhong, *et al.* Evaluation of nutrient components of *Bangia* sp. [J]. **Acta Oceanologica Sinica**, 2003, 22: 89-95.
- [12] 黄岩, 曾繁杰, 蒋丽金, 等. 几种海洋红藻中的 R-藻红蛋白对胰岛素抗体的免疫反应研究[J]. 生物化学与生物物理学报, 1993, 25: 469-474.
- [13] 黄文凤, 黄建明, 董飞强. 红毛菜的营养成分特征和价值[J]. 海洋水产研究, 1998, 19: 57-61.
- [14] Nelson W A, Brodie J, Guiry M D. Terminology used to describe reproduction and life history stages in the genus *Porphyra*(Bangiales, Rhodophyta) [J]. **Journal of Applied Phycology**, 1999, 11: 407-410.
- [15] Notoya M, Iijima N. Life history and sexuality of archeospore and apogamy of *Bangia atropurpurea* (Roth) Lyngbye (Bangiales, Rhodophyta) from Fukaura and Enoshima, Japan[J]. **Fisheries Science**, 2003, 69: 799-805.
- [16] Cole K, Conway E. Phenetic implications of structural features of the Perennating phase in the life history of *Porphyra* and *Bangia* (Bangiophyceae, Rhodophyta) [J]. **Phycologia**, 1975, 14: 239-245.
- [17] Lin H P, Swafford J R, Sommerfeld M R. Comparative ultrastructure of the alternating vegetative phases of *Bangia fuscopurpurea* (Bangiophyceae, Rhodophyta) [J]. **Botanica Marina**, 1977, 20: 339-343.
- [18] Mukai L S, Craigie J S, Brown R G. Chemical composition and structure of the cell walls of the conchocelis and thallus phases of *Porphyra tenera* (Rhodophyceae) [J]. **Journal of Phycology**, 1981, 17: 192-198.
- [19] Gretz M R, Aronson J M, Sommerfeld M R. Cellulose in the cell walls of the Bangiophyceae (Rhodophyta) [J]. **Science (New Series)**, 1980, 207: 779-781.
- [20] Gretz M R, Sommerfeld M R, Aronson J M. Cell wall composition of the generic phase of *Bangia atropurpurea* (Rhodophyta) [J]. **Botanica Marina**, 1982, 25: 529-535.
- [21] Gretz M R, McCandless E L, Aronson J M, *et al.* The galactan sulphates of the conchocelis phases of *Porphyra leucostricta* and *Bangia atropurpurea* (Rhodophyta) [J]. **Journal of Experimental Botany**, 1983, 34: 705-711.
- [22] Belcher J H. Culture studies of *Bangia atropurpurea* (Roth) Ag[J]. **New Phytology**, 1960, 59: 367-373.
- [23] Janczewski E. Etudes anatomiques sur les *Porphyra* [J]. **Ann Sci Nat V Bot**, 1873, 17: 241.
- [24] Batters E A L. On *conchocelis*, a new genus of perforating algae[J]. **Phycological Memoirs**, 1892, 1: 25.
- [25] Kunieda H. On the life-history of *Porphyra tenera*, Kjellm[J]. **Journal College of Agriculture Tokyo Imperial University**, 1939, 14: 377.
- [26] Drew K M. Conchocelis-phase in the life-history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz [J]. **Nature**, 1949, 164: 748.
- [27] Drew K M. Studies in the Bangioideae. The Life-history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *lorciniata* (Lightf.) J. Ag.: A. The Conchocelis-Phase in culture[J]. **Annual Botany**, 1954, 18: 183-184.
- [28] Drew K M. Reproduction in the Bangiophyceae[J]. **Botanic Review**, 1956, 22: 533-611.
- [29] 曾呈奎, 张德瑞. 紫菜的研究. 甘紫菜的生活史[J]. 植物学报, 1954, 3(3): 287-302.
- [30] 曾呈奎, 张德瑞. 紫菜的研究. 紫菜的有性生殖[J]. 植物学报, 1955, 4: 153-166.
- [31] Drew K M. Studies in the Bangioideae. I. Observations on *Bangia fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb in culture[J]. **Phytomorphology**, 1952, 2: 38-51.
- [32] Kurogi M. Life history of *Bangia* (preliminary report) [R]. Paris: International Botanical Congress, 1954. 17: 74-76.
- [33] Rosenvinge L K. The marine algae of Denmark. Contributions to their natural history. Part. Rhodophyceae. (Gigartinales, Rhodymeniales, Nemastomatales) [J]. **Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, 7. Række, Naturvidenskabelig Mathematisk Afdeling Dansk**, 1931, 7(4): 1.
- [34] Krishnamurthy V. The conchocelis phase of three species of *Porphyra* in culture[J]. **Journal of Phycology**, 1969, 5: 42-47.
- [35] Richardson N, Dixon P S. Life history of *Bangia fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb in culture [J]. **Nature**, 1968, 218: 496-497.
- [36] Richardson N. Studies on the photobiology of *Bangia fuscopurpurea* [J]. **Journal of Phycology**, 1970, 6: 215-219.
- [37] Cole K, Conway E. Studies in the Bangiaceae: reproductive modes[J]. **Botanica Marina**, 1980, 23: 545-553.
- [38] Notoya M. Diversity of life history in the Genus *Porphyra*[J]. **Natural History Research**, 1997, 3 (Special Issue): 47-56.
- [39] 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.
- [40] Sommerfeld M R, Nichols H W. Developmental and cytological studies of *Bangia fuscopurpurea* in culture [J]. **American Journal of Botany**, 1970, 57: 640-648.
- [41] Sommerfeld M R, Nichols H W. The life cycle of *Bangia fuscopurpurea* in culture. Effects of tem-

- perature and photoperiod on the morphology and reproduction of the *Bangia* phase[J]. **Journal of Phycology**, 1973, 9: 205-210.
- [42] 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.
- [43] Schmitz F, Hauptfleisch P. Rhodophyceae [A]. Engler A, Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien [C]. Leipzig Deutschland: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1897. 298-544.
- [44] Magne F. Classification and phylogeny in the lower Rhodophyta: a new proposal [J]. **Journal of Phycology**, 1991, 27 (Suppl.): 46.
- [45] Kornmann P. Life histories of monostromatic *Porphyra* species as a basis for taxonomy and classification [J]. **European Journal of Phycology**, 1994, 29: 69-71.
- [46] Nelson W A, Knight G A. Endosporangia - a new form of reproduction in the genus *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) [J]. **Botanica Marina**, 1995, 38: 17-20.
- [47] Gargiulo G M, Genovese G, Morabito M, et al. Sexual and asexual reproduction in a freshwater population of *Bangia atropurpurea* (Bangiales, Rhodophyta) from eastern Sicily (Italy) [J]. **Phycologia**, 2001, 40: 88-96.
- [48] Kylin H. Über die entwicklungsgeschichte der Bangiaceen [J]. **Ark Bot**, 1922, 17(5): 1.
- [49] Hamel G. Floridées de France [J]. **Rev Algol** 1924, 1: 278.
- [50] Berthold G. Die Bangiaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abchnitte [J]. **Fauna Flora Golfes v Neapel**, 1882, 8: 1-28.
- [51] Kornmann P, Sahling P H. The *Porphyra* species of Helgoland (Bangiales, Rhodophyta) [J]. **Helgolander wiss Meeresunters**, 1991, 8: 167-175.
- [52] Hawkes M W. Sexual reproduction in *Porphyra gardneri* (Smith et Hollenberg) Hawkes (Bangiales, Rhodophyta) [J]. **Phycologia**, 1978, 17: 329-353.
- [53] Conway E. Autecological studies of the genus *Porphyra*: . The species found in Britain [J]. **British Phycological Bulletin**, 1964, 2: 342-348.
- [54] Conway E, Mumford Jr T F, Scagel R F. The genus *Porphyra* in British Columbia and Washington [J]. **Syesis**, 1975, 8: 185-244.
- [55] McDonald K L. Life-history and cytological studies of some Rhodophyceae [D]. Ph.D. thesis, Berkeley: University of California, 1972. vi + 170.
- [56] Joff éR. Observations sur le fecundation des Bangiac é[s] [J]. **Bull Soc Bot France**, 1896, 43: 143-147.
- [57] Dangeard P. Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra* [J]. **Le Botaniste**, 1927, 18: 183-244.
- [58] Conway E, Cole K M. Observations on an unusual form of reproduction in *Porphyra* (Rhodophyceae, Bangiales) [J]. **Phycologia**, 1973, 12: 213-225.
- [59] Hawkes M W. A field, culture and cytological study of *Porphyra gardneri* Smith & Hollenberg) Comb. Nov., (*Porphyrella gardneri* Smith & Hollenberg), (Bangiales, Rhodophyta) [J]. **Phycologia**, 1977, 16: 457-469.
- [60] Yabu H. Nuclear division in *Bangia fuscopurpurea* (Dillwyn) Lyngbye [J]. **Hokkaido Daigaku Suisan Gakubu Kenkyu Iho**, 1967, 17: 163-164.
- [61] Gargiulo G M, Genovese G, Morabito M, et al. Sexual and asexual reproduction in a freshwater population of *Bangia atropurpurea* (Bangiales, Rhodophyta) from eastern Sicily (Italy) [J]. **Phycologia**, 2001, 40: 88-96.
- [62] Darbishire O V. Über *Bangia pumila* Aresch., eine endemische Algae der östlichen Ostsee [J]. **Wiss Meeresunters Kiel**, 1927, 3: 25.
- [63] Tanaka T. The Japanese species of Protofloridae [J]. **Sci Pap Inst Algal Res Hokkaido Univ**, 1944, 2(2): 1.
- [64] Ishikawa M. Cytological studies on *Porphyra tenera* Kjellm [J]. **Bot Mag Tokyo**, 1921, 35: 206.
- [65] Migita S. Cytological studies on *Porphyra yezoensis* Ueda [J]. **Bull Fac Fish Hokkaido Univ**, 1967, 24: 55-64.
- [66] 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.
- [67] Kito H. Cytological observations on the conchocelis-phase in three species of *Porphyra* [J]. **Bull Tohoku Reg Fish Res Lab**, 1974, 33: 101-117.
- [68] Ma J H, Miura A. Observation of the nuclear division in the conchospores and their germling in *Porphyra yezoensis* Ueda [J]. **Japanese Journal of Phycology**, 1984, 32: 373-378.
- [69] Ohme M, Kunifuji Y, Miura A. Cross experiments of color mutants in *Porphyra yezoensis* Ueda [J]. **Japanese Journal of Phycology**, 1986, 34: 101-106.
- [70] Tseng C K, Sun A S. Studies on the alternation of the nuclear phases and chromosome numbers in the life history of some species of *Porphyra* from China [J]. **Botanica Marina**, 1989, 32: 1-8.

(本文编辑:张培新)