

## ◆海岸带底栖生物◆

## 红藻门仙菜科 Ceramiaceae 的分类现状与展望\*

丁兰平,刘美媛,闫盼竹,王艺晓,王雪聪,黄冰心

(天津师范大学生命科学学院,天津动植物抗性重点实验室,天津 300387)

**摘要:**仙菜科 Ceramiaceae 海藻作为红藻门中的一个重要类群,具有较高的研究价值。但由于科级以下分类系统、系统演化和物种数目在不同历史时期的变化比较大,仙菜科分类研究还存在着许多争议。本文梳理目前国际与国内仙菜科分类学上的各种变动与争议,总结该科分类系统存在的问题,概述分子标记在仙菜科系统发育分析中存在的问题。同时,为我国仙菜科海藻分类研究今后的发展提出了建议,即以形态学特征为基础,辅以关键分子标记的 DNA 条形码,可为仙菜科分类学研究提供有力支持。

**关键词:**仙菜科 海藻 分类学 红藻门 分类系统 系统发育

中图分类号:Q944-3 文献标识码:A 文章编号:1005-9164(2022)01-0131-16

DOI:10.13656/j.cnki.gxkx.20220314.001

仙菜科 Ceramiaceae 隶属红藻门 Rhodophyta 仙菜目 Ceramiales,作为红藻门中的重要类群,由 Dumortier<sup>[1]</sup>于1822年建立。仙菜科海藻广泛分布于世界各地海岸,大部分属暖温带海域<sup>[2]</sup>,仅有少数几个种分布于淡水生境<sup>[3,4]</sup>。仙菜科海藻多生长于低潮线附近的岩石上或珊瑚上,或附生、缠绕于其他海藻藻体上,或与其他海藻混生,其也是浮动码头上污损生物群落的主要组成部分<sup>[5]</sup>。仙菜科海藻具有良好的应用价值,其含胶丰富,可制琼胶,如三叉仙菜 *Ceramium kondoi* 可用于制造低凝固点琼胶<sup>[6]</sup>,钩凝菜 *Campylaephora hypnaeiodes* 和波登仙菜 *Ceramium boydenii* 也是制作琼胶的良好辅助材料,且可

供食用,钩凝菜还具有良好的药用价值<sup>[2]</sup>。

仙菜科海藻藻体大多数为单轴型,少数为多轴型,多为丝状,皮层有或无;生长点在藻体顶端,顶端细胞分化形成一列中轴细胞;皮层的发生最初在节部产生一圈围轴细胞。仙菜科部分藻类的围轴细胞不再分裂;部分分裂并延伸至节间,使节部和节间均包裹皮层。仙菜科海藻进行无性生殖可产生四分孢子或多分孢子等,四分孢子囊无柄或有柄;部分可进行有性生殖,有性生殖中精子囊常生于特殊的分枝上,成簇或散生于皮层内;果胞枝由4个细胞组成,受精后,由支持细胞或其他相关细胞形成辅助细胞,产生产孢丝,再由产孢丝产生果孢子囊,成熟的囊果裸露

收稿日期:2021-09-24

\*天津市教委科研计划项目(JW1705)资助。

## 【作者简介】

丁兰平(1969-),男,教授,主要从事海藻学研究,E-mail:skydlp@tjnu.edu.cn。

## 【引用本文】

丁兰平,刘美媛,闫盼竹,等.红藻门仙菜科 Ceramiaceae 的分类现状与展望[J].广西科学,2022,29(1):131-146.

DING L P, LIU M Y, YAN P Z, et al. Classification Status and Prospects of the Family Ceramiaceae, Rhodophyta [J]. Guangxi Sciences, 2022, 29(1): 131-146.

或被藻丝总苞包围<sup>[2]</sup>。

有关该科分类研究,如 Hommersand<sup>[7]</sup>、Abbott<sup>[8]</sup>、Itono<sup>[9]</sup>、Huisman & Kraft<sup>[10,11]</sup>、Huisman<sup>[12]</sup>、Ballantine & Wynne<sup>[13]</sup>、Stegenga<sup>[14,15]</sup>、Searles & Schneider<sup>[16]</sup>、Stegenga & Bolton<sup>[17]</sup>、Abbott & Norris<sup>[18]</sup>等,先后发表了该科的新属和新种。然而,随着研究的深入,新方法、新观点等不断涌现,新的鉴定特征被采纳,导致仙菜科分类系统随之变化。因此,其科级以下分类系统、系统演化和物种数目在不同历史时期的变化比较大,存在许多争议。本文介绍目前国际上仙菜科分类学上的各种变动,为学术研究与教学提供参考依据。

## 1 分类学研究现状

### 1.1 国际仙菜科分类、系统变迁与争议

#### 1.1.1 国际仙菜科系统变迁与争议

最早对仙菜科开展研究的主要有 Dumortier<sup>[1]</sup>、Nägeli<sup>[19,20]</sup>、Nägeli & Cramer<sup>[21]</sup>等。Dumortier<sup>[1]</sup>于1822年建立了仙菜科。Nägeli<sup>[20]</sup>于1861年描述了23属18亚属,最早提及红藻初生纹孔栓(Pit plugs)和仙菜科的果胞丝(系)(Procarps),但他忽视了分类等级<sup>[22]</sup>,目前,他描述的亚属至少有2个被提升为属级,他描述的另外几个属被划入顶丝藻目和杉藻目。其后, Bornet & Thuret<sup>[23,24]</sup>、Schmitz<sup>[25]</sup>、Zerlang<sup>[26]</sup>、Phillips<sup>[27,28]</sup>和 Oltmanns<sup>[29]</sup>等学者认识到果胞丝(系)在红藻分类中的重要性,并对其展开详细研究。

仙菜科比较现代的分类研究是由 Schmitz<sup>[30]</sup>于1889年进行的,他划分了15群(Family)及1个位置未定群(非正式,偶尔使用“Gruppe”)40属,但 Choi等<sup>[31]</sup>于2008年将其划分为14群39属。Schmitz & Hauptfleisch<sup>[32]</sup>于1897年仍沿用 Schmitz 的系统,但 Athanasiadis<sup>[4]</sup>写成25群40属、Choi等<sup>[31]</sup>写成24群40属。De Toni<sup>[33]</sup>沿用 Schmitz 的15个已知分类等级,但把“群”作为“亚科”处理,仍使用“ieae”作为后缀。Kylin<sup>[34]</sup>不太关注“群”,而是把仙菜科分为2个进化支。第1进化支,果胞丝(系)生长在不定生轴上,包括 Crouanieae、Wrangelieae 和 Ceramieae;第2进化支,果胞丝(系)仅生长在定生轴上,包括 Spermothamnieae、Griffithsieae、Monosporeae、Callithamnieae 和 Ptiloteae。他发现在第1进化支中存在螺旋分枝,并认为螺旋分枝上的果胞枝(carpogonial branch)可作为进化的过渡标志。Feldmann-Mazoy-

er<sup>[35]</sup>在采纳 Kylin 仙菜科分类系统基础上把 Schmitz 的“群”作为“族”(tribes)处理,并增加4个新族;在 Kylin 的第1进化支中增加 Callithamnieae、Dohrnelleae、Ptilocladopsidae 和 Spyridieae 4个族,维持第2进化支 Spermothamnieae、Griffithsieae 和 Ptiloteae 3个族,并增加 Compsothamnieae 和 Sphondylothamnieae 2个族,但与 Kylin 的一样,仅限于地中海的分类群;在 Crouanieae 族中保留对丝藻属 *Antithamnion*,并把之前认为是对丝藻属、拟对丝藻属 *Antithamnionella* 和扁丝藻属 *Pterothamnion* (= *Platythamnion*) 的物种归入其中。Itono & Tanaka<sup>[36]</sup>建立了 Crouanieae 的第4个属,巴里藻属 *Balliella*。现在,这4个属各自归入不同的独立族<sup>[3]</sup>。

Kylin<sup>[37]</sup>又使用了“Gruppe”的称谓,列出11群61属,并增加8个位置未定的属。他坚持了 Feldmann-Mazoyer 的大 Crouanieae 族(Kylin 称之为“群”)的观点,包括12属,但他认为对丝藻属、拟对丝藻属和扁丝藻属在遗传上具有特殊性。

然而, Hommersand<sup>[7]</sup>指出,果胞丝(系)的位置高度可变。基于营养枝类型、果胞枝的特定细胞排列和受精后的发育模式,他把仙菜科分为两个亚科:(1) Crouanioideae (包括 Callithamnieae、Crouanieae、Spyridieae 和可能的 Wrangelieae 4个族)和(2) Ceramioideae [包括 Antithamnieae(新建立)、Ceramieae、Compsothamnieae、Dasyphileae、Dohrnelleae、Griffithsieae、Ptiloteae 和 Spermothamnieae 8个族]。在新族 Antithamnieae 中,包括之前属于 Crouanieae 族的9个属,即端枝藻属 *Acrothamnion*、对丝藻属、拟对丝藻属、*Ballia*、*Bracebridgea*、*Heterothamnion*、扁丝藻属、羽枝藻属 *Ptilocladia* 和 *Warrenia*。他也认为松节藻科 Rhodomelaceae、红叶藻科 Delesseriaceae 和绒线藻科 Dasyaceae 作为独立进化枝(并系)产生于 Antithamnieae。

Wollaston<sup>[38-54]</sup>显著地扩大了人们对印度-太平洋 Crouanieae、Antithamnieae、Dasyphileae 族成员的认识,并新建立了 Heterothamnieae 族,描述了几个新属。之后许多世界同行跟随了她的研究<sup>[9,14,55-58]</sup>。

Itono<sup>[9]</sup>也强调了果胞丝(系)和受精后的发育特征,但他把仙菜科划分为3个亚科:(1) Antithamnioideae,包括 Antithamnieae、Ceramieae、Crouanieae、Delesseriopseae、Dohrnelleae、Heterothamnieae、Spyridieae、Warrenieae 和 Wrangelieae 9个族;

(2) Callithamnioideae, 仅包括 Callithamnieae 族;  
(3) Compsothamnioideae, 包括 Compsothamnieae、Dasyphileae、Griffithsieae、Ptiloteae、Spermothamnieae 和 Sphondylothamnieae 6 个族。然而, Moe & Silva<sup>[55]</sup> 认为仙菜科的物种都来源于一个共同的祖先, 因此他们拒绝采纳亚科分类等级, 主张自然地划分为 18 族。

之后, 仙菜科(或仙菜目)增加了几个新的分类群, 如新族 Liagorothamnieae<sup>[59]</sup>、新属 *Inkyuleea*<sup>[60]</sup>、*Irtugovia*<sup>[61]</sup> 和 *Elisiella*<sup>[62]</sup>, 以及对丝藻属、拟对丝藻属和 *Perithamnion* 属中报道的几个新种。

根据系统发育分析, Athanasiadis<sup>[3,4]</sup> 建议仙菜科按 Itono 的 3 亚科 [Antithamnioideae (Athanasiadis 认为是 Ceramioideae)、Callithamnioideae 和 Compsothamnioideae] 处理, 并增加 1 个未定位置的亚科级分类单位。支序分析表明, 仙菜亚科 Ceramioideae 存在几个单系群(过去的独立族), 支持 Hommersand 关于仙菜目 3 科(松节藻科、红叶藻科和绒线藻科)与仙菜科并系发生的进化观点<sup>[3]</sup>。

根据上述基于形态的意见和建议, 仙菜科超过 180 属 890 余种(包括几个淡水种), 是仙菜目的第二大科(第一大科为松节藻科), 在红藻门中也是比较大的科。

仙菜目中科的起源问题, 早期有些不同意见, 有人认为绒线藻科、红叶藻科和松节藻科来源于单个共同祖先<sup>[63]</sup>, 也有人认为它们来源于该科的独立进化

支<sup>[7,37]</sup>。但随着系统发育分析方法的介入, 多数分类学家接受绒线藻科 Dasyaceae、红叶藻科 Delesseriaceae、松节藻科 Rhodomelaceae 和 Sarcomeniaceae (DDRS) 都起源于仙菜科的观点。

仙菜科早期的分子系统发育分析(主要使用 rbcL、SSU rDNA、LSU rDNA 和 COX2-3) 主要目的是用来研究各级分类系统及进化关系, 但结果往往相互矛盾<sup>[60,64-70]</sup>。Freshwater 等<sup>[64]</sup> 的研究属于分子数据中比较早的文献, 其结果不支持上述的仙菜目进化观点。Saunders 等<sup>[65]</sup> 的研究结果却支持了 Athanasiadis<sup>[3]</sup> 的观点。Saunders 等<sup>[65]</sup> 的研究结果又与 Jong 等<sup>[66]</sup> 部分不一致, 但后者的研究结果支持了仙菜目的科级系统可分成 2 大类群 (Callithamnioideae 和 Ceramioideae) 且该目中较早的松节藻科、绒线藻科和红叶藻科均来源于仙菜科。Choi 等<sup>[60]</sup> 的研究结果表明, *Inkyuleea* 在仙菜目中的位置较远, 但其研究缺少 Callithamnioideae 的物种数据支持。Harper & Saunders<sup>[69]</sup> 也利用 LSU rDNA 研究仙菜科的关系, 但仅有 3 个属(扁丝藻属、纵胞藻属 *Centroceras* 和篮子藻属 *Spyridia*) 的 3 个种。这些研究仅包括来自于仙菜科的有限物种, 且它的亚科和/或族之间的系统关系并没有得到恰如其分的评价, 无法对 DDRS 复合体的大多数类群做精确定位。

Choi 等<sup>[31]</sup> 利用分子数据, 研究仙菜科部分物种的进化关系, 把过去主要以形态学特征为基础的仙菜科划分为 5 个科, 结果见表 1。

表 1 Choi 等(2008)的仙菜科分类系统

Table 1 Classification system of Ceramiaceae by Choi et al. (2008)

科(2008 年以前) Family (before 2008)	科(2008) Family (2008)	族 Tribe
仙菜科 Ceramiaceae	Callithamniaceae	Callithamnieae, Crouanieae, Euptiloteae, Rhodocallideae
	Ceramiaceae	Antithamnieae, Ceramieae, Dohrnilleae, Heterothamnieae, Pterothamnieae, 1 个位置未定族(a tribe incertae sedis)
	Inkyuleaceae	-
	Spyridiaceae	-
	Wrangeliaceae	Compsothamnieae, Dasyphileae, Griffithsieae, Monosporeae, Ptiloteae, Spermothamnieae, Sphondylothamnieae, Spongoconiae, Wrangeliaceae
	位置未定科 Family incertae sedis	1 个位置未定族 A tribe incertae sedis

其他还有一些学者以经典分类学<sup>[71-81]</sup> 和/或分子辅助的分类学方法<sup>[82-87]</sup> 研究仙菜科不同类群的物种。其中, Secilla<sup>[79]</sup> 以“广义”和“狭义”来区分仙菜科分类系统, 主要以形态学特征为基础的称为“广义仙菜科”

(Ceramiaceae sensu lato), 主要以分子数据为基础的称为“狭义仙菜科”(Ceramiaceae sensu stricto)。因此, 广义仙菜科即为与 DDRS 并列的科, 狭义仙菜科

仅含5个族及1个未定位置族。但 Secilla 在自己的著作中使用了广义仙菜科, 将巴西的仙菜科划分为16个族, 却没有采纳亚科的概念。Mateo-Cid 等<sup>[81]</sup>赞同仙菜科存在亚科和族的划分, 并介绍仙菜科共有24族120属, 显然他也接受了广义仙菜科的观点, 因为狭义仙菜科目前只有14个确定的有属的族。

Guiry & Guiry<sup>[88]</sup>在 AlgaeBase 中综合之前学者的意见, 列出了狭义仙菜科分类系统, 结果见表2。

表2 狭义仙菜科 *Ceramiaceae sensu stricto* 的分类系统<sup>[88]</sup>

亚科 Subfamily	族 Tribe	属(无种属) Genus (Genus without species)
Ceramioideae	Antithamnieae	6(1)
	Ceramiaceae	18(6)
	Dohrnilleae	4(1)
	Heterothamnieae	7
	Pterothamnieae	3(2)
	Scagelieae	1
	Scagelothamnieae	1
	Compsothamnioideae	Antarcticothamnieae
Compsothamnioideae	Compsothamnieae	10(1)
	Delesseriopseae	2
	Lasiothaliaeae	1
	Radiathamnieae	3
	Warrenieae	1

表3 国外仙菜科海藻部分研究报道

Table 3 Some research reports of *Ceramiaceae* from the foreign authors

作者 Author	时间 Time	地点 Place	类别 Sort
Dawson <sup>[97]</sup>	1962	墨西哥太平洋海岸 Pacific Coast of Mexico	仙菜科 <i>Ceramiaceae</i>
Itono <sup>[98]</sup>	1969	日本南部及其附近海域 Southern Japan and adjacent waters	对丝藻属 <i>Antithamnion</i>
Itono <sup>[99]</sup>	1971	日本南部及其附近海域 Southern Japan and adjacent waters	对丝藻属 <i>Antithamnion</i>
Itono <sup>[100]</sup>	1971	日本南部 Southern Japan	仙菜科 <i>Ceramiaceae</i>
Abbott <sup>[8]</sup>	1971	加利福尼亚 California	仙菜科 <i>Ceramiaceae</i>
Itono <sup>[101]</sup>	1972	日本南部 Southern Japan	仙菜属 <i>Ceramium</i>
Womersley & Cartledge <sup>[102]</sup>	1975	澳大利亚南部 Southern Australia	篮子藻属 <i>Spyridia</i>
Abbott & Isabella <sup>[103]</sup>	1979	维尔京群岛和其他热带、亚热带地区 Virgin Islands and other tropical and subtropical areas	对丝藻属 <i>Antithamnion</i>

续表

Continued table

亚科 Subfamily	族 Tribe	属(无种属) Genus (Genus without species)
Spongoclonioideae	Spongoclonieae	5(2)
位置未定亚科 Subfamily incertae sedis	位置未定族 Tribe incertae sedis	2
未指定亚科 Unspecified subfamily	Episporieae	0
	Liagorothamnieae	0
	Skeletonelleae	1
未指定亚科 Unspecified subfamily	未指定族 Unspecified tribe	39(22)

很明显, 若选用狭义仙菜科系统(表2), 过去的广义仙菜科系统就被大大缩减(表1)。但从文献报道来看, 利用分子方法仍无法有效解决科下类群的划分<sup>[88]</sup>(表1, 2), 体现了该方法的局限性。

#### 1.1.2 国际仙菜科中属种分类现况

仙菜科建立以来的近200年里, 不断有新属和新种被报道, 也不乏有研究对特定地区仙菜科物种进行归纳。其中仙菜属 *Ceramium* 是仙菜科中最大的属<sup>[89]</sup>, 广泛分布于热带至极地海岸<sup>[90-92]</sup>。近20年来, 该属常有新种被报道<sup>[89, 90, 93-95]</sup>。目前, 北太平洋地区已报道的仙菜属物种约60种<sup>[84, 93, 96]</sup>。表3和表4分别总结了国外仙菜科海藻部分研究报道及仙菜科中和我国相关的23个属的物种数目。

续表

Continued table

作者 Author	时间 Time	地点 Place	类别 Sort
Dixon & Price <sup>[104]</sup>	1981	不列颠群岛 British Isles	绢丝藻属 <i>Callithamnion</i>
Boo & Lee <sup>[105]</sup>	1984	韩国 Korea	篮子藻属 <i>Spyridia</i>
Huisman & Kraft <sup>[106]</sup>	1984	澳大利亚东部 Eastern Australia	巴里藻属 <i>Balliella</i>
Boo & Lee <sup>[107]</sup>	1985	韩国 Korea	纵胞藻属 <i>Centroceras</i>
Stegenga <sup>[14]</sup>	1986	南非 South Africa	仙菜科 Ceramiaceae
Ballantine & Wynne <sup>[13]</sup>	1986	波多黎各 Puerto Rico	仙菜科 Ceramiaceae
Norris <sup>[58]</sup>	1987	非洲东南海岸 Southeast African coast	对丝藻属 <i>Antithamnion</i>
Searles & Schneider <sup>[16]</sup>	1989	美国东南部 Southeastern United States	仙菜科 Ceramiaceae
Kim & Lee <sup>[108]</sup>	1991	韩国 Korea	冠毛藻属 <i>Anotrichium</i>
Norris & Abbott <sup>[109]</sup>	1992	夏威夷 Hawaiian	仙菜科 Ceramiaceae
Abbott & Norris <sup>[18]</sup>	1993	夏威夷群岛 Hawaiian Islands	仙菜科 Ceramiaceae
Norris <sup>[110]</sup>	1994	夏威夷 Hawaiian	仙菜科 Ceramiaceae
Mateo-Cid, et al. <sup>[111]</sup>	2002	墨西哥 Mexico	短丝藻属 <i>Crouania</i>
Cho & Fredericq <sup>[94]</sup>	2006	佛罗里达群岛 Florida Keys	仙菜属 <i>Ceramium</i>
Schneider & Lane <sup>[112]</sup>	2007	百慕大 Bermuda	洞毛藻属 <i>Griffithsia</i>
Won, et al. <sup>[75]</sup>	2010	纳塔尔 Natal	纵胞藻属 <i>Centroceras</i>
Schneider, et al. <sup>[85]</sup>	2015	百慕大 Bermuda	纵胞藻属 <i>Centroceras</i>

表 4 仙菜科中与中国相关的 23 属<sup>[91]</sup> 物种数目统计<sup>[88]</sup>Table 4 Species number statistics of 23 genera<sup>[91]</sup> associated with China in Ceramiaceae<sup>[88]</sup>

属名 Generic name	物种记录 Species record	已证实的种 Proven species	未证实的种 Unproved species	同物异名种 Synonym species	属名 Generic name	物种记录 Species record	已证实的种 Proven species	未证实的种 Unproved species	同物异名种 Synonym species
丽丝藻属 <i>Aglaothamnion</i>	46	30	2	14	巴里藻属 <i>Balliella</i>	10	10	0	0
冠毛藻属 <i>Anotrichium</i>	20	15	0	5	绢丝藻属 <i>Callithamnion</i>	438	84	57	297
对丝藻属 <i>Antithamnion</i>	183	42	18	123	凝菜属 <i>Campylaeophora</i>	9	6	0	3
拟对丝藻属 <i>Antithamnionella</i>	42	28	1	13	毛果藻属 <i>Carpoblepharis</i>	9	5	0	4

续表

Continued table

属名 Generic name	物种记录 Species record	已证实的种 Proven species	未证实的种 Unproved species	同物异名种 Synonym species	属名 Generic name	物种记录 Species record	已证实的种 Proven species	未证实的种 Unproved species	同物异名种 Synonym species
纵胞藻属 <i>Centroceras</i>	37	21	0	16	毡藻属 <i>Haloplegma</i>	11	7	0	4
仙菜属 <i>Ceramium</i>	911	260	340	311	爬软藻属 <i>Herpochondria</i>	6	6	0	0
珊瑚藻属 <i>Corallophila</i>	12	11	0	1	多孢藻属 <i>Pleonosporium</i>	47	31	1	15
短丝藻属 <i>Crouania</i>	34	19	1	14	扁丝藻属 <i>Pterothamnion</i>	48	30	1	17
喜毛藻属 <i>Dasyphila</i>	4	3	0	1	任宝藻属 <i>Reinboldiella</i>	8	6	0	2
艳丽藻属 <i>Gayliella</i>	16	16	0	0	篮子藻属 <i>Spyridia</i>	60	20	10	30
小柯达藻属 <i>Gordoniella</i>	1	1	0	0	软毛藻属 <i>Wrangelia</i>	66	27	13	26
凋毛藻属 <i>Griffithsia</i>	106	45	8	53					

## 1.2 我国仙菜科分类学研究现状

我国目前已报道仙菜科共 23 属<sup>[2,113-117]</sup> (表 4)。其中仙菜属海藻 25 种<sup>[2,113,114,117,118]</sup> (表 5), 其他属在我国均较少报道, 大多数的属仅有 1-3 种, 最多 5 或 6 种<sup>[2,113-119]</sup>, 且具有参考价值 (含藻体特征描述) 的少。近年来, 笔者报道了艳丽藻属 *Gayliella* 5 个

种<sup>[91,120]</sup>, 分别是分布于西沙群岛的短毛艳丽藻 *Gayliella fimbriatum*, 台湾的优美艳丽藻 *G. flaccidum*, 西沙群岛的泰式艳丽藻 *G. taylorii*, 汕头的马沙艳丽藻 *G. mazoyerae* 和汕头的横轴艳丽藻 *G. transversalis*, 其中前 3 个种是从仙菜属归并至艳丽藻属的。这是近年来我国仅有的研究报道。

表 5 中国仙菜属物种地理分布

Table 5 Distribution of the genus *Ceramium* in China

中文名 Chinese name	拉丁学名 Latin name	国内分布 Domestic distribution
内枝仙菜	<i>C. aduncum</i> Nakamura	海南、台湾、浙江 Hainan, Taiwan, Zhejiang
窄皮小仙菜	<i>C. affine</i> Setchell et Gardner	西沙群岛 Xisha Islands
波登仙菜	<i>C. boydenii</i> Gepp	河北、辽宁、山东、浙江 Hebei, Liaoning, Shandong, Zhejiang
细毛仙菜	<i>C. camouii</i> Dawson	西沙群岛 Xisha Islands
睫毛仙菜	<i>C. ciliatum</i> (Ellis) Ducluzeau	台湾 Taiwan
睫毛仙菜粗大变种	<i>C. ciliatum</i> var. <i>robustum</i> (J. Agardh) Mazoyer*	台湾 Taiwan
帚状仙菜	<i>C. cimbricum</i> Petersen	台湾 Taiwan
窄皮仙菜	<i>C. comptum</i> Borgesen	西沙群岛 Xisha Islands
透明仙菜	<i>C. diaphanum</i> (Lightfoot) Roth*	河北、辽宁、山东、台湾、浙江、西沙群岛 Hebei, Liaoning, Shandong, Taiwan, Zhejiang, Xisha Islands
直顶仙菜	<i>C. deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby*	台湾 Taiwan
皮刺仙菜	<i>C. hamatispinum</i> Dawson	西沙群岛 Xisha Islands

续表

Continued table

中文名 Chinese name	拉丁学名 Latin name	国内分布 Domestic distribution
日本仙菜	<i>C. japonicum</i> Okamura	河北、山东、辽宁、西沙群岛、浙江 Hebei, Shandong, Liaoning, Xisha Islands, Zhejiang
三叉仙菜	<i>C. kondoi</i> Yendo	河北、辽宁、山东、浙江 Hebei, Liaoning, Shandong, Zhejiang
皮角仙菜	<i>C. koronensis</i> Itono	西沙群岛 Xisha Islands
偏胞仙菜	<i>C. mazatlanense</i> Dawson	西沙群岛 Xisha Islands
裸露仙菜	<i>C. nakamurae</i> Dawson	台湾 Taiwan
裸枝仙菜	<i>C. nudiusculum</i> (Kützing) Rabenhorst*	台湾 Taiwan
圆锥仙菜	<i>C. paniculatum</i> Okamura	台湾、浙江 Taiwan, Zhejiang
罗氏仙菜	<i>C. rosenvingei</i> Petersen*	台湾 Taiwan
偏枝仙菜	<i>C. secundatum</i> Lyngbye*	台湾 Taiwan
纤细仙菜	<i>C. seriosporum</i> Dawson	西沙群岛 Xisha Islands
伏枝仙菜	<i>C. serpens</i> Setchell et Gardner	西沙群岛 Xisha Islands
柔质仙菜	<i>C. tenerrimum</i> (Martens) Okamura	海南、山东、辽宁、浙江、台湾 Hainan, Shandong, Liaoning, Zhejiang, Taiwan
细枝仙菜	<i>C. tenuissimum</i> (Lyngbye) J. Agardh	海南、山东、浙江 Hainan, Shandong, Zhejiang
笔头仙菜	<i>C. vagans</i> Silva	台湾、西沙群岛 Taiwan, Xisha Islands

注: \* 报道于“TaiBNET(Catalogue of Life in Taiwan)”<sup>[118]</sup>Note: \* Reported in “TaiBNET (Catalogue of Life in Taiwan)”<sup>[118]</sup>

## 2 存在的问题

### 2.1 国际仙菜科分类系统研究存在的问题

#### 2.1.1 分类问题

由于不同学者所持学术观点不同,仙菜目中科级划分也有不同。如在《中国海藻志》中仙菜目(Ceramiales)分类系统依据 Kylin 的 *Die Gattungen der Rhodophyceen* 和 Yoshida 的《新日本海藻志》编排,分为仙菜科、绒线藻科、红叶藻科和松节藻科 4 个科<sup>[2,89]</sup>;而 Schneider & Wynne<sup>[121]</sup>把仙菜目分为仙菜科、红叶藻科、Sarcomeniaceae、绒线藻科和松节藻科 5 个科;Choi 等<sup>[31]</sup>从仙菜科中分离出 Callithamniaceae、Inkyuleeaceae、Spyridiaceae 和 Wrangeliaceae 4 个科;根据 Diaz-Tapia & pasella<sup>[122]</sup>的观点,目前有 9 个被承认的科,其中 Ceramiaceae、Wrangeliaceae 和 Rhodomelaceae 已确定,而其他 6 个科需要重新分

类,并且提出一个新目 Inkyuleeales。

另外,虽然仙菜科是仙菜目中地位稳定且物种数目最多的科,但是由于科级分类单元的划分差异、分子系统学探讨的不断深入、同物异名和错误鉴定等,仙菜科下属级分类单元的划分也存在很大争议。根据 Wynne & Schneider<sup>[123]</sup>的分类系统,过去属于仙菜科的一些属被重新归入新科,如丽丝藻属、绢丝藻属和短丝藻属 3 属被列入 Callithamniaceae;冠毛藻属、喜毛藻属、小柯达藻属、凋毛藻属、毡藻属、多孢藻属和软毛藻属 7 属被列入 Wrangeliaceae;篮子藻属被列入 Spyridiaceae。还有一些属因科的重新划分位置尚不确定<sup>[123]</sup>。除此之外,如上文所述,仙菜科物种起源、分子系统发育分析部分相悖及仙菜科分类系统分为狭义和广义两种、部分分类内容不统一等问题,都为该类群的分类、类群划分以及物种数量统计带来了困难。

### 2.1.2 仙菜科物种鉴定问题

由于仙菜科大部分物种藻体微小、柔弱且形态多变<sup>[90]</sup>,其属间和属内物种的分类还缺乏令人满意的界定<sup>[124]</sup>。其中有些报道只列出了物种的学名,缺乏具体的特征描述,此类报道的准确性还有待验证。Wollaston等<sup>[43]</sup>根据藻体小枝及腺细胞等特征,将对丝藻属的一些物种移至拟对丝藻属,这些特征能否支撑物种的属名重置有待检验。Cho等<sup>[125]</sup>指出优美仙菜复合体(*Ceramium flaccidum* complex)(包括短毛仙菜 *C. fimbriatum*、优美仙菜 *C. flaccidum*、横列仙菜 *C. gracillimum* 和泰式仙菜 *C. taylorii* 4个物种)可能是一种新组合,但没有一个通用的名称来命名。Cho等<sup>[126]</sup>提出的艳丽藻属,目前已被国际主流学术界所接受<sup>[120]</sup>。虽然他们选用了目前国际上比较通用的分子标记用于系统发育分析,但这些分子标记并不是物种鉴定的关键特征标记,其研究结果还需要更多的证据支持<sup>[127,128]</sup>。

另外,物种的同物异名及物种原变种与变种的区分不明显、错误鉴定等对仙菜科物种鉴定也产生了较大影响。针对爱尔兰西海岸的 *C. gracillimum*<sup>[129]</sup>、佛罗里达的 *C. byssoideum*<sup>[130]</sup> 和百慕大的 *C. transversale*<sup>[131]</sup>, Børgesen<sup>[132]</sup> 认为 *C. byssoideum* 和 *C. transversale* 是 *C. gracillimum* 的同物异名, Feldmann-Mazoyer<sup>[133]</sup> 认为 *C. byssoideum* 是 *C. gracillimum* 的变种 *C. gracillimum* var. *byssoideum*。墨西哥太平洋海岸的 *C. masonii*<sup>[134]</sup> 与 *C. gracillimum* 相似,且在营养藻体结构上与欧洲 *C. transversale* 的相同,但四分孢子囊却在节部规则地轮生,而欧洲种的四分孢子囊则 1-2 个偏生于节部一侧。Taylor<sup>[135]</sup> 仍把 *C. masonii* 作为 *C. byssoideum* 处理。

除了上述两大类问题,仙菜科海藻的地理分布特点也有待研究与探讨。Won<sup>[136]</sup> 认为在诸多研究中仙菜科海藻虽然被称作是“世界性”的物种,但实际上其地理分布是有限的,而其他物种则具有更广泛的分布模式。

## 2.2 我国仙菜科分类系统研究存在的问题

### 2.2.1 分类系统问题

关于仙菜科的分类系统,国际上存在科属分类不明确、分类系统不统一等问题。我国对该类群的深入研究较少,仅为学者根据个人判断或观点取舍,部分学者采用分子系统发育学为主,部分支持以传统形态学为主,影响了我国该门类物种的准确归类,其分类系统的分类界限有待细化。

梁成伟等<sup>[137]</sup> 利用 *rbcL* 基因序列分析了烟台和威海的柔质仙菜,吴菲菲<sup>[138]</sup> 利用 COI、UPA 和 LSU 基因序列分析了山东半岛潮间带仙菜属的透明仙菜、日本仙菜、三叉仙菜、柔质仙菜和绢丝藻属的绢丝藻 *Callithamnion corymbosum* 等海藻。近十年,国内主要有笔者课题组对仙菜科展开的分类学研究,将原归于仙菜属的短毛仙菜、优美仙菜、泰式仙菜归并至艳丽藻属<sup>[120]</sup>,并发现了 3 个我国新纪录种,即周锥仙菜 *Ceramium periconicum*、温氏仙菜 *C. womersleyi* 和盖斯纵胞藻 *Centroceras gasparrinii*<sup>[91,120]</sup>。但也仅对三叉仙菜、波登仙菜、纵胞藻等进行分子及形态结合鉴定,因为仙菜科物种个体较小且柔弱,样品保存困难、DNA 易降解, DNA 序列扩增不易成功等问题,所以也为分子系统发育分析带来了困难。

### 2.2.2 鉴定问题

仙菜科的藻体细小,有的属间或种间差异极小,如凝菜属与仙菜属在外形上的不同之处仅为基部固着器的细胞组成,而赫勃对丝藻 *Antithamnion hubbsii* 与日本对丝藻 *A. nipponicum* 的差别为第一回羽状枝的细胞数目和第二回对生枝的对数。同一物种也可能因环境不同或成熟度不同而出现不同的形态特征,如株高、细胞大小等<sup>[2,9]</sup>,都可能造成同物异名、错误鉴定等问题。我国报道的横列仙菜,也把 *Ceramium gracillimum* var. *byssoideum*、*C. byssoideum* 和 *C. transversale* 作为其异名处理<sup>[2]</sup>。目前认为这个种广泛分布于世界各地,但历史上命名混乱。这些问题对物种鉴定和数量统计等相关研究工作带来极大困难。由于该科海藻在我国海藻区系中分布广泛<sup>[2]</sup>,也给物种地理分布特点研究及多样性研究增加巨大的工作量。另外,取样困难、生境恶化、人才流失、研究手段冲突落后、研究者知识掌握不全面等问题,均给该科海藻分类研究造成极大阻碍<sup>[139]</sup>。

### 2.3 分子标记在仙菜科系统发育分析中存在的问题

系统发育分析采用特定算法计算生物间的进化关系,其关系用进化树来描述。近年来被广泛用于红藻系统发育的是 DNA 条形码技术<sup>[140]</sup>。据报道,利用分子工具结合形态学分析可以解决种、属、科和门等几乎所有水平的分类问题<sup>[141]</sup>。目前,被用于仙菜科分类学的分子标记主要有 *rbcL*、*rbcS*、LSU、SSU 和 COI 等。Cho 等<sup>[126]</sup> 利用 LSU 和 *rbcL* 序列分析建立了新属——*Gayliella*, Lee 等<sup>[142]</sup> 利用 *rbcS* 对 *Antithamnion* 及其近缘属进行了分析, Kostrezwa 等<sup>[143]</sup> 分析了丝藻 *Antithamnion* sp. 的 *rbcL* 和



*rbc* S, Bruce & Saunders<sup>[144]</sup> 对 *Ceramium secundatum* 做了基于 COI 的群体遗传分析。

然而,通过分析,笔者认为目前国际上推荐的用于系统演化研究的上述基因序列与传统生物分类关键表型不一致,由其构建的系统树无法代表物种树,因为它们几乎都为营养性功能基因,与当前生物学中真实“物种”界定标准(生殖隔离)存在差异<sup>[127,128]</sup>。随着物种样本数量的增加,其缺陷就会越来越明显。这导致近年来国际上仙菜科的研究出现两个明显的趋势:(1)基于基因型的系统不稳定,全面系统性的研究工作(如著作类)趋向于选取比较稳定的经典分类系统<sup>[79,81]</sup>; (2)基于表型的局限性,属、种等热点研究趋向于选取分子辅助的形态分类学方法(MAAT),这也是当前国际上红藻门的最新分类研究趋势<sup>[82,85-86,145-150]</sup>。

### 3 展望

仙菜科的分类研究,既取得了成绩,也存在许多问题。由于它们自身的独特性,在传统分类(表型分类)方面存在一定的问题,而当分子生物学技术和方法引入后,一些新的问题又相继发生。因此,如何同时从表型与基因型两方面着手,开展相关研究,揭示其真实的物种系统发育关系,是值得探讨的问题。

在形态分类学方面,解决物种样本的采集、储存,关键鉴定特征的具体化,以及生物地理分布特征划分等具有重要意义。同时,具有丰富知识储备及研究经验的高水平研究者必不可少,这也是目前学科最缺乏的资源。

在分子系统发育学方面,关键是要筛选合适的分子标记,构建真实的物种树,这应该是学科探索的主要方向。只有保持与现代生物学中物种(基于进化论的物种)形成一致的分子标记,由其所构建的系统树才最接近物种树,才能更真实地反映形态分类学的分类系统内涵。

相对地,当前的仙菜科系统发育研究仅仅是开始,纠正不足,选用合适的分子标记,开展深入研究正当时。以形态学为基础,辅以关键分子标记的 DNA 条形码技术,有助于更好地进行物种鉴定、分类系统构建等工作,研究结果将更全面、准确,才能为仙菜科分类学研究提供有力支持。

#### 参考文献

- [1] DUMORTIER B C. Commentations botanicae [M]. Torunay: C. Casterman-Dieu, 1822.
- [2] 郑柏林,刘剑华,陈灼华. 中国海藻志: 第二卷 红藻门 第六册[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [3] ATHANASIADIS A. Morphology and classification of the Ceramioideae (Rhodophyta) based on phylogenetic principles [J]. Opera Botanica, 1996, 128: 1-216.
- [4] ATHANASIADIS A. Recent additions to the subfamily Ceramioideae (Rhodophyta) and the nature of the ceramialean ancestor [J]. Constancea, 2002, 83: 6.
- [5] CHO T O, RIOSMENA-RODRÍGUEZ R, BOO S M. Developmental morphology of a poorly documented alga, *Ceramium recticorticum* (Ceramiaceae, Rhodophyta), from the Gulf of California, Mexico [J]. Cryptogamie Algologie, 2002, 23(4): 277-289.
- [6] 李智恩,史升耀,黄家刚. 红藻多糖的化学: I. 五种琼胶海藻的研究[J]. 海洋与湖沼, 1993, 24(1): 93-99.
- [7] HOMMERSAND M H. The morphology and classification of some Ceramiaceae and Rhodomelaceae [J]. University of California Publications in Botany, 1963, 35: 165-366.
- [8] ABBOTT I A. On some Ceramiaceae (Rhodophyta) from California [J]. Pacific Science, 1971, 25(3): 349-356.
- [9] ITONO H. Studies on the Ceramiaceous algae (Rhodophyta) from southern parts of Japan [J]. Bibliotheca Phycologica, 1977, 35: 1-499.
- [10] HUISMAN J M, KRAFT G T. *Deucalion* gen. nov. and *Anisoschizus* gen. nov. (Ceramiaceae, Ceramiales), two new propagule-forming red algae from southern Australia [J]. Journal of Phycology, 1982, 18(2): 177-192.
- [11] HUISMAN J M, KRAFT G T. *Gymnophycus*, a new genus of Ceramiaceae (Rhodophyta) from eastern Australia [J]. Phycologia, 1983, 22(3): 285-294.
- [12] HUISMAN J M. *Rhipidothamnion secundum* gen. et sp. nov. and *Spermothamnion miniatum* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) from eastern Australia [J]. Phycologia, 1985, 24(1): 55-66.
- [13] BALLANTINE D L, WYNNE M J. Notes on the marine algae of Puerto Rico. II. Additions of Ceramiaceae (Rhodophyta) including *Ceramium verongiae* sp. nov. [J]. Botanica Marina, 1986, 29(6): 497-502.
- [14] STEGENGA H. The Ceramiaceae (excl. *Ceramium*) (Rhodophyta) of the south west Cape Province, South Africa [J]. Bibliotheca Phycologica, 1986, 74: 1-149.
- [15] STEGENGA H. Notes on Ceramiaceae (Rhodophyta) from the eastern Cape Province, South Africa. I. New

[1] DUMORTIER B C. Commentations botanicae [M]. To-

- records and remarks on morphology [J]. *Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 1988, 33(2):371-393.
- [16] SEARLES R B, SCHNEIDER C W. New genera and species of Ceramiaceae (Rhodophyta) from the southeastern United States [J]. *Journal of Phycology*, 1989, 25(4):731-740.
- [17] STEGENGA H, BOLTON J J. Ceramiaceae (Rhodophyta) of the Cape Province, South Africa: Distribution in relation to concepts of marine provinces [J]. *Botanica Marina*, 1992, 35(2):99-107.
- [18] ABBOTT I A, NORRIS R E. New species of Ceramiaceae (Rhodophyta) from the Hawaiian Islands [J]. *Phycologia*, 1993, 32:451-461.
- [19] NÄGELI C. Die neuern algensysteme und versuch zur Begründung eines eigenen systems der algen und Florideen [J]. *Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die Gesamten*, 1847, 9(2):1-275.
- [20] NÄGELI C. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ceramiaceae Sitzungsberichte der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München [J]. *Sitzungsberichte der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München*, 1861(2):297-415.
- [21] NÄGELI C, CRAMER C. Pflanzenphysiologische Untersuchungen: Part 1 [M]. Zurich: Friedrich Schulthess, 1855.
- [22] SILVA P C. Remarks on algal nomenclature. IV. [J]. *Taxon*, 1970, 19:941-945.
- [23] BORNET É, THURET G. Notes Algologiques. Fasc. 1 [M]. Paris: Masson, 1876.
- [24] BORNET É, THURET G. Notes Algologiques. Fasc. 2 [M]. Paris: Masson, 1880.
- [25] SCHMITZ F. Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen [J]. *Sber Akad Wiss*, 1883:215-258.
- [26] ZERLANG O E. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Florideen-Gattungen *Wrangelia* und *Naccaria* [J]. *Flora*, 1889, 72:371-407.
- [27] PHILLIPS R W. On the development of the cystocarp in Rhodymeniales [J]. *Annals of Botany*, 1897, 11(3):347-368.
- [28] PHILLIPS R W. The development of the cystocarp in Rhodymeniales: II. Delesseriaceae [J]. *Annals of Botany*, 1898, 12(46):173-202.
- [29] OLTMANN F. Zur Entwicklungsgeschichte der Florideen [J]. *Botanische Zeitung*, 1898, 56:99-140.
- [30] SCHMITZ F. Systematische bersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen [J]. *Flora - Morphology Distribution Functional Ecology of Plants*, 1889, 72:435-456.
- [31] CHOI H G, KRAFT G T, KIM H S, et al. Phylogenetic relationships among lineages of the Ceramiaceae (Ceramiaceae, Rhodophyta) based on nuclear small subunit rDNA sequence data [J]. *Journal of Phycology*, 2008, 44(4):1033-1048.
- [32] SCHMITZ F, HAUPTFLEISCH P. Die natürlichen Pflanzenfamilien [J]. *Ceramiaceae*, 1897, 1 (Part 2):481-504.
- [33] DE TONI G B. Sylloge algarum omnium hucusque cognitarum. vol. IV. Florideae. Sectio III. pp. [i], frontispiece, [iii - V] [M]. Patavii [Padua]: Sumptibus Auctoris, 1903.
- [34] KYLIN H. Über die Entwicklungsgeschichte der Florideen [J]. *Acta Universitatis Lundensis*, 1930, 26(6):1-104.
- [35] FELDMANN-MAZOYER G. Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale [D]. Alger: Imprimerie Minerva, 1940.
- [36] ITONO H, TANAKA T. *Balliella*, a new genus of Ceramiaceae (Rhodophyta) [J]. *The Botanical Magazine = Shokubutsu-gaku-zasshi*, 1973, 86(4):241-252.
- [37] KYLIN H. Die Gattungen der Rhodophyceen [M]. Lund: CWK Gleerups Forlag, 1956.
- [38] WOLLASTON E M. Morphology and taxonomy of southern Australian genera of *Crouanieae* Schmitz (Ceramiaceae, Rhodophyta) [J]. *Australian Journal of Botany*, 1968, 16:217-417.
- [39] WOLLASTON E M. Generic features of *Antithamnion* (Ceramiaceae, Rhodophyta) in the Pacific Region [J]. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, 1971, 7:142-145.
- [40] WOLLASTON E M. The morphology and relationships of *Warrenia comosa* (Harvey) Kuetzing [J]. *Phycologia*, 1971, 10:291-298.
- [41] WOLLASTON E M. The genus *Platythamnion* J. Ag. (Ceramiaceae, Rhodophyta) on the Pacific coast of North America between Vancouver, British Columbia, and southern California [J]. *Syesis*, 1972, 5:43-53.
- [42] WOLLASTON E M. The morphology and relationships of *Muellerena wattsi* (Harvey) Schmitz (Ceramiaceae, Rhodophyta) [J]. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 1972, 96:119-124.

- [43] WOLLASTON E M. *Antithamnion* and related genera occurring on the Pacific coast of North America [J]. *Syesis*, 1972, 4: 73-92.
- [44] WOLLASTON E M. Sexual reproduction in *Ballia mariana* Harvey and *Ballia ballioides* (Sonder) Wollaston (Ceramiaceae, Rhodophyta) [J]. *Phycologia*, 1974, 13: 21-26.
- [45] WOLLASTON E M. *Antithamnion*, *Hollenbergia*, *Antithamnionella*. In Abbott I A and Hollenberg G J marine algae of California [M]. California: Stanford University Press, 1976.
- [46] WOLLASTON E M. Morphology and life history of *Dasyphila preissii* Sonder with notes on the taxonomic position of *Muellerena wattsi* (Harvey) Schmitz (Rhodophyta, Ceramiaceae) [J]. *Phycologia*, 1977, 16: 443-450.
- [47] WOLLASTON E M. Morphology and taxonomy of the genus *Acrothamnion* J. Ag. (Ceramiaceae, Rhodophyta) [J]. *Bulletin of the Japanese Society for Phycology*, 1977, 25(Suppl. ): 385-393.
- [48] WOLLASTON E M. Two new species of *Platythamnion* J. Agardh (Ceramiaceae, Rhodophyta) from eastern and southern Australia [J]. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 1978, 102: 1-8.
- [49] WOLLASTON E M. Recognition of *Pterothamnion* Naegeli with taxonomic notes on *P. simile* (Hooker and Harvey) Naegeli and *Platythamnion nodiferum* (J. Ag.) Wollaston (Rhodophyta, Ceramiaceae) [J]. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 1979, 103(8): 191-196.
- [50] WOLLASTON E M. Descriptions of two new genera, *Scageliopsis* and *Glandothamnus* (Ceramiaceae, Rhodophyta), including five previously undescribed species from Southern Australia [J]. *Pacific Science*, 1980, 34(2): 109-127.
- [51] WOLLASTON E M. George Frederik Papenfuss November 4 1903 - December 8 1981 [J]. *Phycologia*, 1983, 22(3): 337.
- [52] WOLLASTON E M. Species of Ceramiaceae (Rhodophyta) recorded from the International Indian Ocean Expedition, 1962 [J]. *Phycologia*, 1984, 23(3): 281-299.
- [53] WOLLASTON E M. Recognition of the genera *Spongoclonium* Sonder and *Lasiothalia* Harvey (Ceramiaceae, Rhodophyta) in southern Australia [J]. *Botanica Marina*, 1990, 33(1): 19-30.
- [54] WOLLASTON E M. Morphology and taxonomy of *Thamnocarpus* (Ceramiaceae, Rhodophyta) in southern Australia and east Africa [J]. *Phycologia*, 1992, 31(2): 138-146.
- [55] MOE R L, SILVA P C. Morphological and taxonomic studies on Antarctic Ceramiaceae (Rhodophyceae). I. *Antarcticothamnion polysporum* gen. et sp. nov. [J]. *British Phycological Journal*, 1979, 14(4): 385-405.
- [56] MOE R L, SILVA P C. Morphological and taxonomic studies on Antarctic Ceramiaceae (Rhodophyceae). II. *Pterothamnion antarcticum* (Kylin) comb. nov. (*Antithamnion antarcticum* Kylin) [J]. *British Phycological Journal*, 1980, 15(1): 1-17.
- [57] MOE R L, SILVA P C. Morphological and taxonomic studies on Antarctic Ceramiaceae (Rhodophyceae). III. *Georgiella* and *Plumariopsis* (tribe Ptiloteae) [J]. *British Phycological Journal*, 1983, 18(3): 275-298.
- [58] NORRIS R E. Species of *Antithamnion* (Rhodophyceae, Ceramiaceae) occurring on the southeast African coast (Natal) [J]. *Journal of Phycology*, 1987, 23(2): 18-36.
- [59] HUISMAN J M, BALLANTINE D L, WYNNE M J. *Liagorothamnion mucooides* gen. et sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) from the Caribbean Sea [J]. *Phycologia*, 2000, 39(6): 507-516.
- [60] CHOI H G, KRAFT G T, SAUNDERS G W. Nuclear small subunit rDNA sequences from *Ballia* spp. (Rhodophyta): Proposal of the Balliales ord. nov., Balliaceae fam. nov., *Ballianana* sp. nov. and *Inkyuleea* gen. nov. (Ceramiaceae) [J]. *Phycologia*, 2000, 39(4): 272-287.
- [61] PERESTENKO L P. Red algae of the Far-Eastern seas of Russia [M]. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, 1994.
- [62] WOMERSLEY H B S. The marine benthic flora of southern Australia Rhodophyta Part III C. Ceramiales - Ceramiaceae, Dasyaceae [M]. Canberra & Adelaide: Australian Biological Resources Study & State Herbarium of South Australia, 1998.
- [63] PAPPENFUSS G F. Structure and taxonomy of *Taenio-ma*, including a discussion of the phylogeny of the Ceramiales [J]. *Madroño*, 1944, 7(7): 193-214.
- [64] FRESHWATER D W, FREDERICQ S, BUTLER B S, et al. A gene phylogeny of the red algae (Rhodophyta) based on plastid rbcL [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1994, 91(15): 7281-7285.
- [65] SAUNDERS G W, STRACHAN I M, WEST J A, et al. Nuclear small-subunit ribosomal RNA gene se-

- quences from representative Ceramiaceae (Ceramiiales, Rhodophyta) [J]. *European Journal of Phycology*, 1996, 31(1): 23-29
- [66] JONG Y D, WURFF A V D, STAM W, et al. Studies on Dasyaceae. 3. Towards a phylogeny of the Dasyaceae (Ceramiiales, Rhodophyta), based on comparative *rbcL* gene sequences and morphology [J]. *European Journal of Phycology*, 1998, 33(3): 187-201.
- [67] CHOI H G, KRAFT G, LEE L K, et al. Phylogenetic analyses of anatomical and nuclear SSU rDNA sequence data indicate that the Dasyaceae and Delesseriaceae (Ceramiiales, Rhodophyta) are polyphyletic [J]. *European Journal of Phycology*, 2002, 37(4): 551-569.
- [68] CHOI H G, LEE E Y, OH Y S, et al. Nuclear DNA quantification of some Ceramiacean algal spermatia by fluorescence microscopic image processing and their nuclear SSU rDNA sequences [J]. *Algae*, 2004, 19(2): 79-90.
- [69] HARPER J T, SAUNDERS G W. The application of sequences of the ribosomal cistron to the systematics and classification of the florideophyte red algae (Florideophyceae, Rhodophyta) [J]. *Cahiers De Biologie Marine*, 2001, 42(1): 25-38.
- [70] ZUCCARELLO G, SANDERCOCK B, WEST J. Diversity within red algal species: Variation in world-wide samples of *Spyridia filamentosa* (Ceramiaceae) and *Murrayella pericladus* (Rhodomelaceae) using DNA markers and breeding studies [J]. *European Journal of Phycology*, 2002, 37(3): 403-417.
- [71] ATHANASIADIS A. Typification of *Antithamnion nipponicum* Yamada et Inagaki (Antithamniae, Ceramioideae, Ceramiaceae, Ceramiiales, Rhodophyta) [J]. *Botanica Marina*, 2009, 52(3): 256-261.
- [72] GARCÍA M, GÓMEZ S. Primer registro de *Ceramium cingulatum* Weber - van Bosse (Ceramiaceae, Rhodophyta) para el Océano Atlántico Occidental [J]. *Ernstia*, 2009, 19(1): 55-65.
- [73] CARLILE A L, CHO T O, WAALAND J R. The conspecificity of *Ceramium pacificum* and *Ceramium washingtoniense* (Ceramiaceae, Rhodophyta) [J]. *Phycologia*, 2010, 49(4): 336-344.
- [74] MOREIRA A R, FUJII M T. Notes on the first occurrence of *Ceramium fujianum* Barros - Barreto and Maggs (Ceramiaceae, Rhodophyta) from the Caribbean [J]. *Caribbean Journal of Science*, 2010, 46(1): 124-126.
- [75] WON B Y, FREDERICQ S, CHO T O. Two new species of *Centroceras* (Ceramiaceae, Rhodophyta) from KwaZulu-Natal, South Africa [J]. *European Journal of Phycology*, 2010, 45(3): 240-246.
- [76] SERIO D, CATRA M, COLLODORO D, et al. *Ceramium cormacii* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta), a new Mediterranean species epizoic on loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) [J]. *Botanica Marina*, 2011, 54(6): 545-550.
- [77] KIM H S, LEE I K. Algal flora of Korea. volume 4, number 5. Rhodophyta: Florideophyceae: Ceramiiales: Ceramiaceae I (Non-corticate species) [M]. Incheon: National Institute of Biological Resources, 2012.
- [78] KIM H S. Algal flora of Korea. volume 4, number 6 Rhodophyta: Florideophyceae: Ceramiiales: Ceramiaceae II (Corticated Species), Dasyaceae [M]. Incheon: National Institute of Biological Resources, 2012.
- [79] SECILLA A. La familia Ceramiaceae *sensu lato* en la costa de Bizkaia [J]. *Guineana*, 2012, 18: 1-369.
- [80] HAUSSOUN M, WYNNE M J, MOUSSA H, et al. An investigation of members of the tribe Ceramiaceae (Ceramiaceae, Rhodophyta) occurring on both the Mediterranean and Atlantic shores of Morocco [J]. *Algae*, 2018, 33(3): 243-267.
- [81] MATEO-CID L E, MENDOZA-GONZÁLEZ A C, NORRIS J N, et al. A taxonomic account of species in the tribe Spongoconionae (Ceramiaceae, Ceramiiales, Rhodophyta) reported from Atlantic and Pacific Mexico [J]. *Phytotaxa*, 2018, 340(3): 229-245.
- [82] WON B Y, CHO T O, FREDERICQ S. Morphological and molecular characterization of species of the genus *Centroceras* (Ceramiaceae, Ceramiiales), including two new species [J]. *Journal of Phycology*, 2009, 45(1): 227-250.
- [83] YANG E C, LEE S Y, LEE W J, et al. Molecular evidence for recolonization of *Ceramium japonicum* (Ceramiaceae, Rhodophyta) on the west coast of Korea after the last glacial maximum [J]. *Botanica Marina*, 2009, 52(4): 307-315.
- [84] WON B Y, CHO T O. *Ceramium riosmenae* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta): A new complete corticated species on *Gracilaria* from Baja California Sur, Mexico [J]. *Algae*, 2011, 26(4): 289-297.
- [85] SCHNEIDER C W, CIANCOLA E N, POPOLIZIO T R, et al. A molecular-assisted alpha taxonomic study of the genus *Centroceras* (Ceramiaceae, Rhodophyta) in Bermuda reveals two novel species [J]. *Algae*, 2015, 30(1): 15-33.

- [86] FILLORAMO G V, SAUNDERS G W. Application of multigene phylogenetics and site-stripping to resolve intraordinal relationships in the Rhodymeniales (Rhodophyta) [J]. *Journal of Phycology*, 2016, 52(3): 339-355.
- [87] SUZUKI M, LIN S M. Systematic revision of the genus *Reinboldiella* (Ceramiaceae, Rhodophyta) from Taiwan based on comparative morphology and *rbcL* sequence analyses, including two new species of *Reinboldiella* [J]. *European Journal of Phycology*, 2017, 52(3): 292-302.
- [88] GUIRY M D, GUIRY G M. AlgaeBase: World-wide electronic publication [DB/OL]. Galway: National University of Ireland, 2021. <http://www.algaebase.org>.
- [89] SOUTH G R, SKELTON P A. A review of *Ceramium* (Rhodophyceae, Ceramiales) from Fiji and Samoa, South Pacific [J]. *Micronesica*, 2000, 33(1/2): 45-98.
- [90] BOO S M, LEE I K. *Ceramium* and *Campylaeophora* (Ceramiaceae, Rhodophyta) [M]// Akatsuka I. Biology of economic algae. Hague: SPB Academic Publishing, 1994: 1-33.
- [91] 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.
- [92] CHO T O, FREDERICQ S, BOO S M. *Ceramium inkyuui* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) from Korea: a new species based on morphological and molecular evidence [J]. *Journal of Phycology*, 2003, 39(1): 236-247.
- [93] CHO T O, RIOSMENA-RODRIGUEZ R. *Ceramium periconicum* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta): A new subtidal species from Baja California Sur, Mexico [J]. *Botanica Marina*, 2008, 51(4): 307-312.
- [94] CHO T O, FREDERICQ S. Two creeping *Ceramium* species (Ceramiaceae, Rhodophyta) from the Florida Keys: *C. reptans* sp. nov. and recircumscription of *C. codii* (Richards) Mazoyer [J]. *Phycologia*, 2006, 45(5): 495-504.
- [95] HAUSSOUN M, SALHI G, MOUSSA H, et al. *Ceramium cornutum* and *Ceramium pallidum* (Rhodophyta; Ceramiales) two new records for Morocco: Morphology and reproductive structures [J]. *Botany Letters*, 2016, 163(1): 25-31.
- [96] CHO T O, FREDERICQ S, MURRAY S N, et al. New insights in the taxonomy of the *Ceramium sinicola* complex: Resurrection of *Ceramium interruptum* (Ceramiaceae, Rhodophyta) [J]. *Journal of Phycology*, 2003, 39(4): 775-788.
- [97] DAWSON E Y. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 7. Ceramiales: Ceramiaceae, Delesseriaceae [J]. *Allan Hancock Pacific Expeditions*, 1962, 26(1): 1-207.
- [98] ITONO H. The genus *Antithamnion* (Ceramiaceae) in southern Japan and adjacent waters- I [J]. *Memoirs of the Faculty of Fisheries, Kagoshima University*, 1969, 18: 29-45.
- [99] ITONO H. The genus *Antithamnion* (Ceramiaceae) in southern Japan and adjacent waters- II [J]. *Memoirs of the Faculty of Fisheries, Kagoshima University*, 1971, 20(1): 209-216.
- [100] ITONO H. The genera *Callithamnion*, *Aglaothamnion*, *Seirospora*, *Pleonosporium* and *Mesothamnion* (Ceramiaceae, Rhodophyta) in southern Japan [J]. *Memoirs of the Faculty of Fisheries, Kagoshima University*, 1971, 20(1): 217-237.
- [101] ITONO H. The Genus *Ceramium* (Ceramiaceae, Rhodophyta) in Southern Japan [J]. *Botanica Marina*, 1972, 15(2): 74-86.
- [102] WOMERSLEY H B S, CARTLEDGE S A. The southern Australian species of *Spyridia* (Ceramiaceae; Rhodophyta) [J]. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 1975, 99: 221-233.
- [103] ABBOTT, ISABELLA A. Some tropical species related to *Antithamnion* (Rhodophyta, Ceramiaceae) [J]. *Phycologia*, 1979, 18(3): 213-227.
- [104] DIXON P S, PRICE J H. The genus *Callithamnion* (Rhodophyta; Ceramiaceae) in the British Isles [J]. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 1981, 9(2): 100-139.
- [105] BOO S M, LEE I K. Two Korean species of *Spyridia* J. Agardh (Rhodophyta, Ceramiaceae) [J]. *Korean Journal of Environmental Biology*, 1984, 2(1): 59-64.
- [106] HUISMAN J M, KRAFT G T. The genus *Balliella* Itono and Tanaka (Rhodophyta; Ceramiaceae) from eastern Australia [J]. *Journal of Phycology*, 1984, 20(1): 73-82.
- [107] BOO S M, LEE I K. Two Korean species of *Centroceras* Kutzing (Ceramiaceae, Rhodophyta) [J]. *Korean Journal of Botany*, 1985, 28: 297-304.
- [108] KIM H S, LEE I K. Two species of *Anotrichium* Naegeli (Ceramiaceae, Rhodophyta) in Korea, specially referred to the subgeneric groups [J]. *Algae*, 1991, 6(1): 13-22.
- [109] NORRIS R E, ABBOTT I A. New taxa of Ceramiaceae (Rhodophyta) from Hawai'i [J]. *Pacific Science*, 1992, 46(4): 453-465.
- [110] NORRIS R E. Notes on some Hawaiian Ceramiaceae

- (Rhodophyceae), including two new species [J]. Japanese Journal of Phycology, 1994, 42: 149-155.
- [111] MATEO-CID L E, MENDOZA-GONZALEZ A C, SEARLES R B. New mexican records of marine algae including *Crouania mayae* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) [J]. Caribbean Journal of Ence, 2002, 38(3/4): 205-221.
- [112] SCHNEIDER C W, LANE C E. Notes on the marine algae of the Bermudas. 8. Further additions to the flora, including *Griffithsia aestivana* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) and an update on the alien *Cystoseira compressa* (Sargassaceae, Heterokontophyta) [J]. Botanica Marina, 2007, 50(2): 128-140.
- [113] 夏邦美. 中国海藻志: 第二卷 红藻门 第七册 仙菜目 松节藻科[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [114] 刘瑞玉. 中国海洋生物名录[M]. 北京: 科学出版社, 2008.
- [115] 刘剑华. 西沙群岛仙菜科部分种类研究[J]. 山东海洋学院学报, 1979(2): 27-40.
- [116] 周贞英, 陈灼华. 福建海藻名录[J]. 台湾海峡, 1983, 2(1): 91-102.
- [117] LEWIS J E, CHIU M L. The species of *Ceramium* (Ceramiaceae, Rhodophyta) around Taiwan [J]. Hydrobiologia, 1996, 326(1): 149-157.
- [118] SHAO K T. TaiBNET (Catalogue of Life in Taiwan) [DB/OL]. [2021-09-24]. <http://taibnet.sinica.edu.tw>.
- [119] 刘剑华. 浙、闽海域仙菜科[CERAMIACEAE(RHODOPHYTA)]海藻研究 I [J]. 青岛海洋大学学报, 1996, 26(1): 57-63.
- [120] 王艺晓, 姜晶晶, 丁兰平, 等. 中国海洋仙菜科(Ceramiaceae)新记录属——盖氏藻属 *Gayliella* (红藻门)的分类研究[J]. 海洋与湖沼, 2020, 51(2): 328-334.
- [121] 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.
- [122] DÍAZ-TAPIA P, PASELLA M M, VERBRUGGEN H, et al. Morphological evolution and classification of the red algal order Ceramiales inferred using plastid phylogenomics [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2019, 137: 76-85.
- [123] WYNNE M J, SCHNEIDER C W. Addendum to the synoptic review of red algal genera [J]. Botanica Marina, 2010, 53(4): 291-299.
- [124] MAGGS C A, WARD B A, MCIVOR L M, et al. Molecular analyses elucidate the taxonomy of fully corticated, nonspiny species of *Ceramium* (Ceramiaceae, Rhodophyta) in the British Isles [J]. Phycologia, 2002, 41(4): 409-420.
- [125] CHO T O, BOO S M, HANSEN G I. Structure and reproduction of the genus *Ceramium* (Ceramiaceae, Rhodophyta) from Oregon, USA [J]. Phycologia, 2001, 40(6): 547-571.
- [126] CHO T O, BOO S M, HOMMERSAND M H, et al. *Gayliella* gen. nov. in the tribe Ceramiaceae (Ceramiaceae, Rhodophyta) based on molecular and morphological evidence [J]. Journal of Phycology, 2008, 44(3): 721-738.
- [127] 姜晶晶, 刘金梅, 马鑫, 等. 广东汕尾凹顶藻类(红藻门)的形态分类学研究[J]. 广西科学, 2020, 27(3): 248-259.
- [128] 刘金梅, 黄冰心, 马鑫, 等. 沙菜属(红藻门, 杉藻目)的分类学问题探讨[J]. 海洋科学, 2021, 45(8): 109-117.
- [129] HARVEY W H. Phycologia Britannica, or, a history of British sea-weeds: Containing coloured figures, generic and specific characters, synonymes, and descriptions of all the species of algae inhabiting the shores of the British Islands. I - IV [M]. London: Reeve & Benham, 1851.
- [130] HARVEY W H. Nereis boreali-americana, or, contributions towards a history of the marine algae of the atlantic and pacific coasts of North America. Part II. Rhodospermeae [M]. Washington: Smithsonian Institution, 1853.
- [131] COLLINS F S, HERVEY A B. The algae of Bermuda [J]. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences, 1917, 53(1): 1-195.
- [132] BØRGESEN F. Contributions to a south Indian marine algal flora. II [J]. Journal of the Indian Botanical Society, 1937, 16: 311-357.
- [133] FELDMANN-MAZOYER G. Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée Occidentale [D]. Alger: Imprimerie Minerva, 1940.
- [134] DAWSON E Y. A review of *Ceramium* along the Pacific coast of North America with special reference to its Mexican representatives [J]. Farlowia: A Journal of Cryptogamic Botany, 1950, 4(1): 113-138.
- [135] TAYLOR W R. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas [J]. Science, 1960, 132(3435): 1245-1246.
- [136] WON B Y. Phylogenetic and systematic studies of Ceramiaceae (Ceramiaceae, Rhodophyta) with a focus on three tribes: Ceramiaceae, Antithamnieae, and Spyridieae

- [D]. Louisiana; University of Louisiana at Lafayette, 2007.
- [137] 梁成伟,王娟娟,张晓文,等. 山东部分海域红藻的鉴定与多样性分析[J]. 海洋科学,2013,37(2):22-29.
- [138] 吴菲菲. 山东半岛潮间带红藻分子条形码鉴定[D]. 青岛:中国海洋大学,2013.
- [139] 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.
- [140] 黄艳,孙彬,何培民. DNA条形码技术在大型红藻分子鉴定中的应用[J]. 基因组学与应用生物学,2018,37(3):1321-1333.
- [141] BYRNE K, ZUCCARELLO G C, WEST J A, et al. *Gracilaria* species (Gracilariaceae, Rhodophyta) from southeastern Australia, including a new species, *Gracilaria perplexa* sp. nov.: Morphology, molecular relationships and agar content [J]. Phycological Research, 2002, 50(4):295-311.
- [142] LEE S R, OAK J H, SUH Y, et al. Phylogenetic utility of *rbc* S sequences: An example from *antithamnion* and related genera (Ceramiaceae, Rhodophyta) [J]. Journal of Phycology, 2001, 37(6):1083-1090.
- [143] KOSTREZWA M, VALENTIN K, MAID U, et al. Structure of the rubisco operon from the multicellular red alga *Antithamnion* spec. [J]. Current Genetics, 1990, 18(5):465-469.
- [144] BRUCE M R, SAUNDERS G W. Population genetic analyses are consistent with the introduction of *Ceramium secundatum* (Ceramiaceae, Rhodophyta) to Narragansett Bay, Rhode Island, USA [J]. Ecology and Evolution, 2015, 5(21):5088-5095.
- [145] CIANCIOLA E N, POPOLIZIO T R, SCHNEIDER C W, et al. Using molecular-assisted alpha taxonomy to better understand red algal biodiversity in Bermuda [J]. Diversity, 2010, 2(6):946-958.
- [146] CLARKSTON B E, SAUNDERS G W. A comparison of two DNA barcode markers for species discrimination in the red algal family Kallymeniaceae (Gigartinales, Florideophyceae), with a description of *Euthora timburtonii* sp. nov. [J]. Botany, 2010, 88(2):119-131.
- [147] CLARKSTON B E, SAUNDERS G W. Resolving species diversity in the red algal genus *Callophyllis* (Kallymeniaceae, Gigartinales) in Canada using molecular assisted alpha taxonomy [J]. European Journal of Phycology, 2013, 48(1):27-46.
- [148] SAUNDERS G W, MCDONALD B. DNA barcoding reveals multiple overlooked Australian species of the red algal order Rhodymeniales (Florideophyceae), with resurrection of *Halopeltis* J. Agardh and description of *Pseudohalopeltis* gen. nov. [J]. Botany, 2010, 88(7):639-667.
- [149] HIND K R, GABRIELSON P W, SAUNDERS G W. Molecular-assisted alpha taxonomy reveals pseudocryptic diversity among species of *Bossiella* (Corallinales, Rhodophyta) in the eastern Pacific Ocean [J]. Phycologia, 2014, 53(5):443-456.
- [150] SAUNDERS G W, MILLAR K R. A DNA barcode survey of the red algal genus *Mazzaella* in British Columbia reveals overlooked diversity and new distributional records: Descriptions of *M. dewreedei* sp. nov. and *M. macrocarpa* sp. nov. [J]. Botany, 2014, 92(3):223-231.

## Classification Status and Prospects of the Family Ceramiaceae, Rhodophyta

DING Lanping, LIU Meiyuan, YAN Panzhu, WANG Yixiao, WANG Xuecong, HUANG Bingxin (Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, College of Life Science, Tianjin Normal University, Tianjin, 300387, China)

**Abstract:** As an important group in the red algae, Ceramiaceae has a higher research value. However, due to the large changes in the classification system, system evolution and species number under the family level in different historical periods, there are still many controversies in the classification study of Ceramiaceae. The

current international and domestic changes and controversies in taxonomy of Ceramiaceae are sorted out in this article, the problems existing in the classification system are summarized, and the problems of molecular markers in the phylogenetic analysis of Ceramiaceae are summarized. At the same time, some suggestions are put forward for the future development of the classification study of Ceramiaceae in China, that is, DNA barcode based on morphological characteristics supplemented by key molecular markers can provide strong support for the taxonomic study of Ceramiaceae.

**Key words:** Ceramiaceae; marine algae; taxonomy; Rhodophyta; classification system; phylogenetic

责任编辑: 陆媛峰



微信公众号投稿更便捷

联系电话: 0771-2503923

邮箱: gxkx@gxas.cn

投稿系统网址: <http://gxkx.ijournal.cn/gxkx/ch>