

弯枝藻目 Compsopogonales 系统分类研究进展*

高一帆 南芳茹 冯 佳 吕俊平 谢树莲**

(山西大学生命科学学院, 太原 030006)

摘 要:弯枝藻目 Compsopogonales 是淡水红藻中一个比较重要的类群, 主要特征是: 藻体分枝丝状, 有匍匐和直立丝体的分化, 幼体单列细胞, 成熟时单列轴细胞外有皮层细胞包被, 一般以单孢子繁殖。本文综述了弯枝藻目系统分类、繁殖方式及我国该目植物区系分类的研究进展。目前, 该目已报道过的分类单位有 2 科, 4 属, 30 多个种, 但其系统分类方面仍存疑甚多。中国迄今已报道的该目植物只有 6 种。根据目前发展趋势, 利用分子生物学手段对我国该目植物进行深入系统的、多特征的分类研究是今后的主要方向。

关键词:弯枝藻目; 系统分类; 繁殖; 中国; 综述

中图分类号: Q941

文献标识码: A

doi:10.16507/j.issn.1006-6055.2015.03.021

Review of Systematics of Compsopogonales (Rhodophyta) *

GAO Yifan NAN Fangru FENG Jia LU Junping XIE Shulian **

(School of Life Science, Shanxi University, Taiyuan 030006)

Abstract: The order Compsopogonales is quite an important group of freshwater red algae. Currently, the main features of the order are considered; the thalli are filamentous with creeping and erect branches; young plants are unicellular, and with the cortical cells when they are mature; asexual reproduction is by monospores. In this paper, the progress in systematics, reproduction and taxa distributed in China of Compsopogonales is reviewed. Up to now, more than 30 species belonged to 4 genera, 2 families of Compsopogonales have been described all over the world and Six species of Compsopogonales were recorded in China. Some doubts on systematic of the order are pendent. It will be focused on the systematics based on multicharacteristics for Compsopogonales using molecular biological data. Furthermore, the phylogenetics will be researched and the molecular phylogenetic tree will be constructed about Compsopogonales in China.

Key words: Compsopogonales; systematics; reproduction; China; review

1 引言

弯枝藻目 Compsopogonales 属红藻门 Rhodophyta, 红藻纲 Fulodophyceae, 红毛菜亚纲 Bangiophycidae, 是一个独特的、具有明显特征的自然类群。虽然该目最早的种类在约 190 年前就已有记载^[1], 但至今, 这一类群的分类系统多次变化, 所包含的种类差别很大, 仍然是一个分类比较混乱的藻类植物类群。本文针对弯枝藻目的分类系统、生长繁殖和中国弯枝藻目的区系分类进展做一综合评述。

2 弯枝藻目 Compsopogonales 的分类系统

1846 年, Montagne 建立了弯枝藻类植物的第一个属弯枝藻属(美芒藻属) *Compsopogon*, 模式种是 *C. caeruleus* (该种的模式标本曾在 1824 年由 Balbis 命名为 *Conferva caerulea*。但由于早期对藻类植物

的认识不够全面深入, 因此出现了把同属的种类归于不同的科属或把不同种类归于同一属的现象, 其中最典型的是 *Conferva* 属, 该属中包括很多形态特征不同的低等植物, 早期发现的藻类植物很多被置于这一属。随着对藻类植物认识的不断深入, 这个大杂烩属中的种类已各归其属, *Conferva* 这一属名也已不再使用)。当时建立该属依据的主要特征是藻体丝状, 蓝色, 多次分枝, 有隔膜且隔膜处明显缢缩, 内部的细胞大而无色, 外部的细胞小形成皮层等, 但缺乏关于幼体和基部附着部分及繁殖方式的描述, 也没有明确其分类地位^[2]。

1897 年, Schmitz^[3] 进一步对弯枝藻属植物进行了研究, 以弯枝藻属为模式建立了独立的弯枝藻科(美芒藻科) Compsopogonaceae, 置于红毛菜目 Bangiales, 但他同时又指出这一处理是可疑的。1939 年, Skuja^[4] 首次提出将该科(属)提升为独立的弯枝藻目 Compsopogonales。Fritsch^[5] 把弯枝藻属置于红毛菜目, 红毛菜科 Bangiaceae, 星丝藻亚科 Erythrotrichieae, 不过, 这一观点没有得到后来学者的支持。

2014-12-01 收稿, 2015-01-13 接受

* 国家自然科学基金(31370239)资助

** 通讯作者, E-mail: xiesl@sxu.edu.cn

上世纪 60 年代前后, Krishnamurthy^[6-11]对弯枝藻类植物进行了较全面系统的研究, 支持弯枝藻科的建立, 指出该科的主要特征是藻体丝状, 有匍匐和直立丝体的分化, 幼体单列细胞, 成熟时单列轴细胞外有皮层细胞包被, 一般以单孢子繁殖。同时他还以先前形态特征较特殊的 *Compsopogon leptoclados* (= *Compsopogonopsis leptoclados*) 为模式, 建立了拟弯枝藻属 *Compsopogonopsis*, 也隶属弯枝藻科, 两属的主要区别在于分枝的密集程度和假根的发育方式。但他不赞同弯枝藻目的建立, 认为目的建立应该基于繁殖特点的不同, 而当时对其繁殖过程的研究并不透彻, 因此, 他将弯枝藻科置于星丝藻目 Erythropeltidale。

1964 年, Herndon^[12]基于管状或叶状的藻体, 以采于美国弗吉尼亚的一个淡水红藻为模式标本, 建立了一个新科(属) Boldiaceae (*Boldia*), 模式种是 *B. erythrosiphon*。他将该科置于红毛菜目 Bangiales, 但是也提到了该科(属)和弯枝藻属在形态结构方面相似。1980 年, Garbary 等^[13]认为 Boldiaceae 科应隶属于弯枝藻目。1998 年, Holton 等^[14]基于 18S rRNA 基因序列分析, 对 Boldiaceae 科的系统发育进行了分析, 进一步支持了该科与弯枝藻科关系密切, 应归于同一目。尽管 Kumano^[15]将 Boldiaceae 科放在了红毛菜目, 但未得到后来学者的支持^[16,17]。

1980 年, Garbary 等^[13]根据繁殖方式, 认为弯枝藻目应包含弯枝藻科, Boldiaceae 科和星丝藻科 Erythrotrichiaceae (= Erythropeltidaceae)。1996 年, Silva 等^[18]又建议星丝藻科应该从弯枝藻目中分离出去, 因为该科藻体较小且全部为海产。1999 年, Rintoul 等^[19]从分子生物学的角度, 又支持 Garbary 等的观点, 认为弯枝藻目还是应包含 3 个科。但是, 后来, Saunders、Hommersand^[16]和 Yoon 等^[17]基于电镜对细胞结构的研究结果, 建议弯枝藻目应包括弯枝藻科和 Boldiaceae 科 2 科。

2007 年, West 等^[20,21]以采于瓦努阿图并经过实验室培养分离的一个标本为模式, 建立了一个新属(种) *Pulvinaster* (*P. venetus*), 经过一系列形态结构、繁殖方式、生理生化和分子生物学特征研究, 建议将其置入弯枝藻目 Compsopogonales, 然而并未指出该属(种)归属哪一科。同年, Schneider、Wynne^[22]将其置于弯枝藻科。

综上所述, 弯枝藻目的分类仍存疑甚多, 有待进一步深入研究。

3 弯枝藻目 Compsopogonales 的生长和繁殖

从最早记录的弯枝藻目植物至今已 190 年^[1], 期间, Thaxter^[23]、Flint^[24]、Krishnamurthy^[6,7,11]、Jones^[25]、Patel 和 Francis^[26]、Nakamura 和 Chihara^[27]以及 Seto 等^[28,29]先后对该目植物的形态特征和发育进行过研究报道。用于该目植物的主要形态分类依据有匍匐部分的形态、藻体大小、皮层细胞的形成方式、小分枝的发生、皮层的数目和最外层皮层细胞的大小及单孢子的大小^[30,31]。

一般来说, 营养生长的形态特征可塑性较强, 变化幅度往往较大, 在分类鉴定中易出现难以把握和操作等具体困难和矛盾^[32-35]。

然而, 相对于营养特征来说, 较为稳定、在分类鉴定中较易把握的繁殖特征的研究在弯枝藻目中却是一个薄弱环节, 仍存在不少疑点。1900 年, Thaxter^[23]第一次以活体材料(采自美国迈阿密)观察了弯枝藻目植物的营养和繁殖特征, 发现其无性生殖可以通过产生大孢子(=单孢子)(macroaplanospore = monospore)和微孢子(microaplanospore)进行。Skuja^[36]认为微孢子是自然状态下产生的, 而大孢子(单孢子)是人工培养条件下产生的, 不过这一观点没有得到后来学者的支持。1947 年, Flint^[24]观察了采自美国路易斯安那的弯枝藻目标本, 发现有小型的、来自于无性藻体损伤细胞的有性藻体。1962 年, Krishnamurthy^[11]在观察了大量弯枝藻目植物标本(包括前两者研究的标本)后认为, Thaxter 所述的微孢子和 Flint 提到的精子囊群实际上是一个分枝的雏形。然而, Pandey 等^[37]在对产于印度的 *Compsopogon iyengarii* 观察中又发现了微孢子的存在。不过, 为数不多的关于弯枝藻目植物发育过程的研究中, 都报道是通过产生单孢子进行无性生殖^[25,30,32,38]。弯枝藻目植物的有性生殖过程是否存在? 无性生殖中的微孢子是否确实存在或什么条件下出现? 这些都还是悬而未决的问题。

此外, Nichols^[39]和 Scott^[40]等报道过弯枝藻目植物细胞的亚显微结构, Kremer^[41]、Gantt^[42]、Glazer^[43]、Karsten^[44]和 Levente、Bud^[45]等以该目植物为材料进行过一些生理生化研究。进入二十一世纪, 随着分子生物学手段的日益成熟, 生物学各分支学科的研究也进入了一个崭新的时期。Freshwater^[46]、Rintoul^[19]、Müller^[47]、Hoef-Emden^[48]、Necchi^[49]和 Hunt^[50]等在其研究报道中, 涉及到了弯枝

藻目植物的 *rbcL*、*SSU rDNA*、*psbA* 等基因序列,但涉及的种类极少,作为分类鉴定特征还非常不完善。

由此可见,目前弯枝藻目植物的分类还存在相当难度,虽然报道过的分类单位近 30 个(按照 Silva 等^[18]的定义),但多数名称几经变动,出现很多异名,极易混淆。要想对弯枝藻目植物进行客观、正确的界定,必须建立在多特征综合分析的基础上^[30,51]。

4 中国弯枝藻目 *Compsopogonales* 植物的区系分类

与国外相比,我国对弯枝藻目的研究开始较晚。最早报道我国弯枝藻目植物的是饶钦止先生^[52],1941 年报道了 3 种:弯枝藻(深紫美芒藻) *Compsopogon caeruleus*,小弯枝藻(小美芒藻) *C. minutus* 和灌木状美芒藻 *C. fruticosa*,其中后两个为当时报道的新种。1987 年,Seto^[28]对产于我国重庆的灌木状美芒藻 *C. fruticosa* 标本进行了重新研究,认为其应属于拟弯枝藻属 *Compsopogonopsis*,遂将其重新组合为灌木状拟弯枝藻 *C. fruticosa*。1998 年,谢树莲和凌元洁^[53]发表了分别产于我国山西和广西的两个新种:细弱弯枝藻(细弱美芒藻) *Compsopogon tenellus* 和疏枝弯枝藻(疏枝美芒藻) *C. sparsus*。在石瑛、谢树莲、施之新等^[54-56]的研究报道中,都提到了弯枝藻(深紫美芒藻) *C. caeruleus* 在我国山西的分布。2004 年, Liu、Wang^[57]报道了采自我国台湾的两种弯枝藻属植物:细弱弯枝藻(细弱美芒藻) *Compsopogon tenellus* 和硬枝弯枝藻 *C. chalybeus*。2013 年,潘鸿等^[58]报道采自广东定南的一个未定种 *Compsopogon* sp. 此外,刘少伦等^[59]对我国台湾产 *C. caeruleus* 无机碳的利用情况进行了研究,李映霞等^[60]对我国山西产 *C. caeruleus* 和一种紫菜的光合作用及藻胆素成分进行了研究。

由此可知,迄今我国已报道的弯枝藻目植物仅 6 种。我国地域辽阔,环境多样,生物种类繁多,属世界生物多样性最丰富地区,然而,对弯枝藻目植物的采集和分布研究还非常薄弱,很多新记录乃至新分类群还有待发现,需要深入研究。

5 结束语

目前,分子生物学技术已成为生物系统分类研究的重要手段。但是,由于弯枝藻目这一类群的特殊性,有关其分子系统方面的研究还很少。今后一

段时间内,利用分子生物学手段对弯枝藻目植物进行深入的、多特征的研究,是一个主要方向。

我国是世界生物多样性最丰富地区之一。但是,对我国弯枝藻目植物的专门研究目前还很薄弱,许多地区还未进行调查采集,新纪录乃至新分类群还有待发现,已报道的种类也需要进一步澄清。

弯枝藻目植物的生境要求比较特殊,全部都生长于低温、弱光、溶氧较高的泉溪等洁净而流动的水体中^[61,62],其起源和迁移途径仍然不清^[63],虽然个别种类分布较广,如 *Compsopogon caeruleus* 在亚洲^[64-66]、非洲^[67]、欧洲^[68-70]、北美^[19,51,71,72]、南美^[73-75]和大洋洲^[76,77]都有分布,但多数种类为脆弱物种,分布范围狭窄,种群小而少,处于濒危和渐危状态^[78,79]。因此,加强对其的保护和研究是必要的。

参考文献

[1] AGARDH C. Systema Algarum [M]. Lundae: Literis Berlingianis, 1824;1-312.

[2] MONTAGNE C. Phyceae [C]. BORY S V J B, DURIEAU M. Flore d' Algerie. Paris: Imprimerie imperial, 1846;1- 600.

[3] SCHMITZ F. Bangiaceae and Compsopogonaceae [J]. Natürliche Pflanzenfam, 1897,1(2):307-320.

[4] SKUJA H. Versuch einer systematischen Einteilung der Bangioideen oder Protofloridae [J]. Acta Horti Botanica Universitatis Latavia, 1939,11-12(1):23-40.

[5] FRITSCH E. Structure and Reproduction of the Algae II [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1945.

[6] KRISHNAMURTHY V. On the structure and reproduction of a *Compsopogon* from Madras [J]. Phytomorphology, 1953,3(6):369-376.

[7] KRISHNAMURTHY V. The early stages of development in four species of *Compsopogon* [J]. Phytomorphology, 1957,7(6):398-403.

[8] KRISHNAMURTHY V. A note on *Compsopogon leptoclados* Montagne [J]. Current Science, 1961,31(1):99-100.

[9] KRISHNAMURTHY V. A *Compsopogon* occurring in the Reddish Canal near Manchester, England [J]. British Phycological Bulletin, 1961,2(2):87-87.

[10] KRISHNAMURTHY V. The formation of "microaplanosporangia" in *Compsopogon coeruleus* (Balbis) Montagne [J]. Revue Algologique, nouvelle série 1961,5(3):260-265.

[11] KRISHNAMURTHY V. The morphology and taxonomy of the genus *Compsopogon* Montagne [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1962,58(372):207-222.

[12] HERNDON W R. *Boldia*; a new rhodophyceae genus [J]. American Journal of Botany, 1964,51(6):575-581.

[13] GARBARY D J, HANSEN G L, SCAGEL R F. A revised classification of the Bangiophyceae (Rhodophyta) [J]. Nova Hedwigia, 1980,33(1-2):145-166.

[14] HOLTON R W, BOELE-BOS S A, STAM W T. Phylogenetic rela-

- tionships of the freshwater alga *Boldia erythrosiphon* (Compsopogonales, Rhodophyta) based 18S rRNA gene aequences [J]. *Journal of Phycology*, 1998, 34(3):555-557.
- [15] KUMANO S. *Freshwater Red Algae of the World* [M]. Bristol: Biopress Limited, 2002:1-375.
- [16] SAUNDERS G W, HOMMERSAND M. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data [J]. *American Journal of Botany*, 2004, 91(10):1494-1507.
- [17] YOON H S, MÜLLER K M, SHEATH R G, et al. Defining the major lineages of red algae (Rhodophyta) [J]. *Journal of Phycology*, 2006, 42(2):482-492.
- [18] SILVA P, BASSON P, MOE R. *Catalogue of the Benthic Marine Algae of the Indian Ocean* [M]. Berkeley: University of California Press, 1996:1-1259.
- [19] RINTOUL T L, SHEATH R G, VIS M L. Systematics and biogeography of the Compsopogonales (Rhodophyta) with emphasis on the freshwater families in North America [J]. *Phycologia*, 1999, 38(6):517-527.
- [20] WEST J A, ZUCCARELLO G C, SCOTT J L, et al. *Pulvinus veneticus* gen. et sp. nov. (Compsopogonales, Rhodophyta) from Vanuatu [J]. *Phycologia*, 2007, 46(3):237-246.
- [21] WEST J A, ZUCCARELLO G C, SCOTT J L, et al. Corrigendum. Correction to paper by West et al. , *Phycologia* 46(3):237 - 246 (2007) [J]. *Phycologia*, 2007, 46(4):478.
- [22] 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.
- [23] THAXTER R. Note on the structure and reproduction of *Compsopogon* [J]. *Botanical Gazette*, 1900, 29(4):259-267.
- [24] FLINT L H. Studies of freshwater red algae [J]. *American Journal of Botany*, 1947, 34(3):125-128.
- [25] JONES F R. Notes on the alga *Compsopogon* Mont. [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1955, 55(358):261-270.
- [26] PATEL R J, FRANCIS M A. Some interesting observations on *Compsopogon aeruginosus* (J. Ag.) Kuetzing, a species new to India [J]. *Journal of the Phycological Society*, 1969, 8(1):46-51.
- [27] NAKAMURA T, CHIHARA M. *Compsopogon aeruginosus* and *C. hookeri* (Compsopogonaceae, Rhodophyta) newly found in Japan [J]. *Journal of Japanese Botany*, 1983, 58(1):54-61.
- [28] SETO R. Study of a freshwater red alga, *Compsopogonopsis fruticosa* (Jao) Seto comb. nov. (Compsopogonales, Rhodophyta) from China [J]. *Japanese Journal of Phycology*, 1987, 35(3):265-267.
- [29] SETO R, YADAVA R N, KUMANO S. Development of short spinous branchlets of *Compsopogon aeruginosus* var. *catenatum* (Compsopogonaceae, Rhodophyta) [J]. *Japanese Journal of Phycology*, 1991, 39(4):369-373.
- [30] NECCHI O JR, G6ES R M, DIP M R. Phenology of *Compsopogon coeruleus* (Bailbis) Montagne (Compsopogonaceae, Rhodophyta) and evaluation of taxonomic characters of the genus [J]. *Japanese Journal of Phycology*, 1990, 38(1):1-10.
- [31] SETO R, KUMANO S. Reappraisal of some taxa of the genera *Compsopogon* and *Compsopogonopsis* (Compsopogonaceae, Rhodophyta) [J]. *Japanese Journal of Phycology*, 1993, 41(4):333-340.
- [32] NICHOLS H W. Culture and developmental morphology of *Compsopogon coeruleus* [J]. *American Journal of Botany*, 1964, 51(2):180-188.
- [33] SHYAM R, SARMA Y S R K. Cultural observations on the morphology, reproduction and cytology of a freshwater red alga *Compsopogon* Mont. from India [J]. *Nova Hedwigia*, 1980, 32(3):745-767.
- [34] ENTWISLE T J, KRAFT G T. Survey of freshwater red algae (Rhodophyta) of southeastern Australia [J]. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 1984, 35(2):213-259.
- [35] NECCHI O JR. Rhodophyta de agua doce do Estado de Sao Paulo: levantamento taxonomico [J]. *Boletim de Botanica da Universidade de São Paulo*, 1989, 11(1):11-69.
- [36] SKUJA H. Die Siisswasserrhodophyceen der deutschen limnologischen Sunda-Expedition [J]. *Archiv fur Hydrobiologie, Supplement*, 1938, 15:603-637.
- [37] PANDEY R S, TIWARI G L, PANDEY D C. A note on two forms of *Compsopogon* Mont. from the river Yamuna at Allahabad [J]. *Current Science*. 1973, 42(22):800-800.
- [38] DREW K M. Reproduction in the Bangiophycidae [J]. *The Botanical Review*, 1956, 22(8):554-604.
- [39] NICHOLS H W, RIDGWAY J E, BOLD H C. A preliminary ultrastructural study of the freshwater red alga *Compsopogon* [J]. *Annals of the Missouri Botanical*, 1966, 53(1):17-27.
- [40] SCOTT J, THOMAS J, SAUNDERS B. Primary pit connections in *Compsopogon coeruleus* (Bailbis) Montagne (Compsopogonales, Rhodophyta) [J]. *Phycologia*, 1988, 27(3):327-333.
- [41] KREMER B P. Aspects of CO₂-dixation in some freshwater Rhodophyceae [J]. *Phycologia*, 1978, 17(4):430-434.
- [42] GANTT E, SCOTT J, LIPSCHUTZ C. Phycobiliprotein composition and chloroplast structure in the freshwater red alga *Compsopogon coeruleus* (Rhodophyta) [J]. *Journal of Phycology*, 1986, 22(4):480-484.
- [43] GLAZER A N, CHAN C E, KARSTEN U, et al. Salinity tolerance biliprotein, and floridoside content of *Compsopogon coeruleus* (Rhodophyta) [J]. *Journal of Phycology*, 1994, 30(3):457-461.
- [44] KARSTEN U, WEST J A, ZUCCARELLO G C, et al. Low molecular weight carbohydrates of the Bangiophycidae (Rhodophyta) [J]. *Journal of Phycology*, 2003, 39(3):584-589.
- [45] LEVENTE V, BUD I. Effects of hydrogen peroxide on *Compsopogon caeruleus* (Rhodophycophyta) and two superior plants [J]. *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation International Journal of the Bioflux Society*, 2010, 3(5):367-372.
- [46] 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 of the united states of america USA*, 1994, 91(15):7281-7285.
- [47] MÜLLER K M, OLIVEIRA M C, SHEATH R G, et al. Ribosomal DNA phylogeny of the Bangiophycidae (Rhodophyta) and the origin of secondary plastids [J]. *American Journal of Botany*, 2001, 88(8):1390-1400.
- [48] HOEF-EMDEN K, SHRESTHA R P, LAPIDOT M, et al. Actin phylogeny and intron distribution in bangiophyte red algae (Rhodoplan-tae) [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2005, 61(3):360-371.
- [49] NECCHI O JR. Light-related photosynthetic characteristics of fresh-

- water rhodophytes [J]. Aquatic Botany, 2005, 82(3): 193-209.
- [50] HUNT J M. A *psbA* phylogeny for selected Rhodophyceae [D]. University of North Carolina Wilmington, 2006.
- [51] VIS M L, SHEATH R G, COLE K M. Systematics of the freshwater red algal family Compsopogonaceae in North America [J]. Phycologia, 1992, 31(6): 564-575.
- [52] JAO C C. Studies on the freshwater algae of China. VIII. A preliminary account of the Chinese freshwater Rhodophyceae [J]. Sinensia, 1941, 12(2): 245-290.
- [53] 谢树莲, 凌元洁. 中国山西、广西美芒藻属两新种 [J]. 植物分类学报, 1998, 36(1): 81-83.
- [54] 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(1): 47-52.
- [55] 谢树莲. 山西省的淡水红藻 [J]. 西北植物学报, 2004, 24(8): 1489-1492.
- [56] SHI Ying, XIE Shulian, LI Zhen, et al. Effect of environmental factors on distribution of stream macroalgae in Niangziguan Spring in Shanxi Province, North China [J]. African Journal of Biotechnology, 2012, 11(18): 4168-4179.
- [57] LIU S L, WANG W L. Two new members of freshwater red algae in Taiwan: *Compsopogon tenellus* Ling et Xie and *C. chalybeus* Kützinger (Compsopogonaceae, Rhodophyta) [J]. Taiwan, 2004, 49(1): 32-38.
- [58] 潘鸿, 杨扬, 唐宇宏. 广东省淡水红藻弯枝藻属一种 (*Compsopogon* sp.) 的形态描述及分类地位探讨 [J]. 植物科学学报, 2013, 31(6): 540-544.
- [59] LIU S L, WANG L C, WANG W L. Inorganic carbon utilization of the freshwater red alga *Compsopogon coeruleus* (Balbis) Montagne (Compsopogonaceae, Rhodophyta) evaluated by *in situ* measurement of chlorophyll fluorescence [J]. Taiwan, 2004, 49(3): 209-217.
- [60] LI Yingxia, WANG Guangce, NIU Jianfeng, et al. Comparison between *Compsopogon coeruleus* and *Porphyra yezoensis* in their O₂ evolution rates and phycobilisome composition [J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2008, 55(2): 185-192.
- [61] SHEATH R G, HAMBROOK J A. Mechanical adaptations to flow in freshwater red algae [J]. Journal of Phycology, 1988, 24(1): 107-111.
- [62] NECCHI O JR, BRANCO C C A, GOMES R R A. Microhabitat and plant structure of *Compsopogon coeruleus* (Compsopogonaceae, Rhodophyta) populations in stream from São Paulo State, southeastern Brazil [J]. Cryptogamie. Algol, 1999, 20(2): 75-87.
- [63] SKUJA H. Comments on freshwater Rhodophyceae [J]. The Botanical Review, 1938, 4(12): 665-676.
- [64] KUMANO S. On the distribution of some freshwater red algae in Japan and Southeast Asia [C]. Proceedings of the First Workshop for the Promotion of Limnology in Developing Countries (Kyoto), 1980: 3-6.
- [65] 施之新, 谢树莲, 华栋. 中国淡水藻志, 第 13 卷, 红藻门和褐藻门 [M]. 北京: 科学出版社, 2006: 1-208.
- [66] RATHA S K, JENA M, RATH J, et al. Three ecotypes of *Compsopogon coeruleus* (Rhodophyta) from Orissa State, East Coast of India [J]. Algae, 2007, 22(2): 87-93.
- [67] MONTAGNE C. Cryptogamia guyanensis, seu plantarum cellularium in Guyana gallica annis 1835-1849 [J]. Annales des Sciences Naturelles, 1850, 3(14): 283-309.
- [68] GRITNER G. *Compsopogon coeruleus* (Balbis) Montagne, newly reported from a freshwater aquarium in Tyrol (Austria) [J]. Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck, 1987, 74(1): 41-47.
- [69] STOYNEVA M P, VANHOUTTE K, VYVERMAN W. First record the tropical invasive alga *Compsopogon coeruleus* (Balbis) Montagne (Rhodophyta) in Flanders (Belgium) [C]//OGNANOVA-RUMENOVA N, MANOYLOV K. Advances Phycological Studies. Moscow: Pensoft Publishers and University Publishing House, 2006: 203-212.
- [70] KWANDRANS J, ELORANTA P. Diversity of freshwater red algae in Europe [J]. Oceanological and Hydrobiological Studies, 2010, 39(1): 161-169.
- [71] CAMBURNK E, WARREN M L JR. Epizoic occurrence of *Compsopogon coeruleus* (Rhodophyta) on *Lernaea* (Copepoda) from Kentucky fishes [J]. Canadian Journal of Botany, 1983, 61(12): 3545-3548.
- [72] MANNY B A, EDSALL T A, WUJEK D E. *Compsopogon* cf. *coeruleus*, a benthic red alga (Rhodophyta) new to the Laurentian Great Lakes [J]. Canadian Journal of Botany, 1991, 69(6): 1237-1240.
- [73] STARMACH K. Some taxa of freshwater red algae (Rhodophyta) from Cuba [J]. Fragmenta Floristica Et Geobotanica, 1986-1987, 31/32: 473-494.
- [74] D'LACOSTE L G V, GANESAN E K. Notes on Venezuelan freshwater red algae I [J]. Nova Hedwigia, 1987, 45(2): 263-281.
- [75] NECCHI O JR, DIP M R. The family Compsopogonaceae (Rhodophyta) in Brazil [J]. Algological Studies. 1992, supplement Volumes (66): 105-118.
- [76] CHAPMAN V J, CAMERON H. *Compsopogon* in New Zealand [J]. New Zealand Journal of Botany, 1967, 5(4): 548-552.
- [77] SOUTH G R, SKELTON P A. Occurrence and use of *Compsopogon coeruleus* (Rhodophyta; Compsopogonaceae) in Fiji, South Pacific [J]. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 2002, 36(4): 879-882.
- [78] SHEATH R G, MÜLLER K M, LARSON D J, et al. Incorporation of freshwater Rhodophyta into the cases of caddisflies (Trichoptera) from North America [J]. Journal of Phycology, 1995, 31(6): 889-896.
- [79] 韩晓静, 冯佳, 谢树莲. 奥杜藻属 *Audouinella* 系统分类研究进展 [J]. 世界科技研究与发展, 2011, 33(2): 173-175.

作者简介

高一帆 (1990-), 女, 博士在读, 主要研究方向: 淡水藻类资源;
南芳茹 (1990-), 女, 博士在读, 主要研究方向: 淡水藻类系统分类;
冯佳 (1980-), 女, 博士, 副教授, 主要研究方向: 淡水藻类资源;
吕俊平 (1986-), 男, 博士, 讲师, 主要研究方向: 淡水藻类资源;
谢树莲 (1962-), 女, 博士, 教授, 主要研究方向: 淡水藻类系统分类。