

中国异枝软骨凹顶藻 *Chondrophycus intermedius* (Yamada) Garbary et Harper 的形态及解剖学^{*}

丁兰平 黄冰心 曾呈奎

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

异枝凹顶藻 *Laurencia intermedia* Yamada 广泛地分布于东亚西太平洋沿岸的中国、朝鲜半岛 (Nam *et al.*, 1984) 及日本 (Yoshida *et al.*, 1998)。在东南亚的菲律宾 (Silva *et al.*, 1987), 太平洋的斐济岛 (Nyeurt *et al.*, 1996), 东非、印度次大陆及印度洋的斯里兰卡、肯尼亚、坦桑尼亚及 Réunion (Silva *et al.*, 1996), 以及西非的利比里亚、象牙海岸及加纳 (Lawson *et al.*, 1987) 等地均有报道。

Howe (1934) 最早报道了中国的异枝凹顶藻。1962 年, 曾呈奎、张峻甫在“黄海西部沿岸海藻区系的温度性质”一文中也提到了该藻。1983 年, 曾呈奎等在《Common seaweeds of China》中报道了黄海沿岸的异枝凹顶藻。1983 年, 杭金欣等在《浙江海藻原色图谱》报道了浙江嵊山、渔山和南鳎岛的异枝凹顶藻。1988 年, 张峻甫等也再次对该藻进行了报道。2000 年, 黄淑芳报道了台湾的异枝凹顶藻。

近年来, 该种的属级地位发生了一些变动。Nam (1994) 认为凹顶藻属应该划分成两个属, 即凹顶藻属 *Laurencia* 和拟凹顶藻属 (新拟) *Osmunda* Stackhouse。随后, Garbary 等 (1998) 认为新的凹顶藻属应该再划分成两个属, 即凹顶藻属及软骨凹顶藻属 *Chondrophycus* (Tokito *et al.*) Garbary *et Harper*。至此, 早期的凹顶藻属划分成了 3 个属, 即凹顶藻属、软骨凹顶藻属及拟凹顶藻属。我们赞同 Garbary 的观点, 过去我国鉴定的异枝凹顶藻应该归入新的软骨凹顶藻属, 即异枝软骨凹顶藻 *Chondrophycus intermedius* (Yamada) Garbary *et Harper*。

但长期以来, 有关中国的异枝软骨凹顶藻的描述并不完全准确, 有些甚至是错误的, 与栅状软骨凹顶藻 *Chondrophycus palisadus* (Yamada) K.W. Nam (原名为栅状凹顶藻 *Laurencia palisada* Yamada)、头状软骨凹顶藻 *Chondrophycus capituliformis* (Yamada) Garbary *et Harper* (原名为头状凹顶藻 *Laurencia capituliformis* Yamada) 之间的关系也混淆不

^{*} 中国科学院生物分类区系学科发展特别支持费及中国科学院海洋研究所创新访日课题关键资助。

通讯作者: 丁兰平, 男, 研究员, 现从事海藻方面的研究。Email: dinglp@ms qln. ac. cn

收稿日期: 2004 年 4 月 1 日。

清, 需要进一步澄清。因此, 本文作者结合最新的资料, 利用中国科学院海洋生物标本馆保存的大量标本, 对其进行了较详细的形态及解剖学探讨并初步讨论了该种在分布上存在的问题。

一、材料与方法

1. 实验材料

野外采集的新鲜标本及保存在中国科学院海洋生物标本馆 (原中国科学院海洋研究所植物标本室) 的凹顶藻类腊叶和液浸标本。采集时间范围为 1933 ~ 2001 年。

2. 研究方法

(1) 外形特征描述

主要包括藻体颜色、基部情况、藻体外形轮廓、主轴、分枝方式、小枝外形、腊叶和液浸标本的质地等。

(2) 解剖特征描述

藻体表皮细胞外形、大小, 樱桃体存在与否、大小及数目; 藻体横、纵切面的表皮细胞形状、大小、是否突起, 皮层细胞的形状、大小, 髓细胞的大小、形状、透镜加厚存在与否, 轴细胞与围轴细胞间的关系 (围轴细胞的数目), 内部细胞的排列方式, 端部凹陷及表皮细胞情况; 四分孢子囊形状、大小、排列方式; 囊果的形状、大小、是否存在喙状突起; 精子囊端细胞大小、细胞核位置等。

(3) 组织结构染色

利用 0.5% 苯胺兰、1% 孔雀石绿、0.5% 醋酸洋红、品红、甲基蓝等染色剂对实验材料进行组织染色, 目的是获得不同结构的明显特征。

(4) 显微制片

利用实验材料经涂手切片或切片机制片后染色而制成显微镜下观察的薄玻璃切片。

(5) 显微照相和绘图

根据需要, 对形态和解剖学特征进行显微摄影。显微镜和解剖镜 (体视显微镜) 自配的显微照相设备, 数码照相机, 以及滤镜的正确使用。利用显微镜和解剖镜的自配描绘装置绘图并上墨。

(6) 图像处理

对手绘和显微照片在电脑上进行图像处理 (如 Photoshop 图像处理软件), 获得较清晰的凹顶藻外部形态和结构解剖学特征的图像资料。

二、观察结果

异枝软骨凹顶藻 *Chondrophycus intermedius* (Yamada) Garbary et Harper 1998: 195

异名: 异枝凹顶藻 *Laurencia intermedia* Yamada, 1931, p. 191 ~ 192, pl. 1, Fig. 6

pl. 2, Howe, 1934, p. 667; 曾呈奎, 张峻甫, 1962, p. 49; Saito Y., 1967, p. 38 ~ 44.

Plates XII & XIII, Text Figs 31~35, Tseng *et al*, 1983 p 150 Pl 78 Fig.3 杭金欣、孙建璋, 1983 p 98 Zhang et Xia 1988 p 249 黄淑芳, 2000 p 199

藻体直立，高达 20 cm，粗 1~2 mm，圆柱状，丛生(图 1~图 2)。基部由稍缠绕且稍接合的匍匐分枝组成(图 2)，其上产生几个直立轴，但常有一个及顶轴(图 1，图 3)。一般黑紫色，干燥后变成黑色，幼时有时呈绿色，成熟后呈微黄色。藻体软骨质的，硬，干燥后完全不粘在纸上。主轴圆柱状(图 5)，高 4~13 cm，各个方向上产生圆锥花序状分枝，不及顶时分裂一次或多次；其基部稍细，直径 960~1 150 μm ，中部稍粗，直径为 1.9~2.9 mm。分枝对生，亚轮生或互生(图 4 图 9)，分枝直径 1 110~2 040 μm ；末端小枝棒状(图 4~图 5)，末端不育小枝直径 270~620 μm ；幼时端部截形，成熟后的分枝和小枝覆盖着浓密的小瘤状小枝(图 6~图 9)。分枝和小枝圆柱状(图 19)。从表面处观察到，主轴的表皮细胞常呈六角形，长 12~17 μm ，宽 14~19 μm ，分枝的表皮细胞纵向延长(图 16)，长 35~62 μm ，宽 16~27 μm ；末小枝端部的表皮细胞圆形且侧向延长(图 15 18)，长 10~16 μm ，宽 13~22 μm 。藻体横切面上，表皮细胞放射延长且栅状排列，长 26~37 μm ，宽 10~18 μm 。小枝横切面之表皮细胞明显放射延长，长大约 32~39 μm ，宽 10~16 μm ，栅状排列(图 20 图 22)，表面观不突起(图 22)。髓细胞壁缺乏透镜加厚(图 19)。在纵向或侧向上，表皮层细胞从不通过次生纹孔连结相连(图 18 图 23~图 25)。纵切面上的表皮细胞完全呈栅状排列(图 21 图 23~25)。末小枝顶细胞位于端部凹陷(图 17)的底部。藻体表皮细胞及生毛细胞缺乏樱桃体(图 14~图 16)。营养性轴节的每个轴细胞产生 2 个围轴细胞(图 26~图 28)。

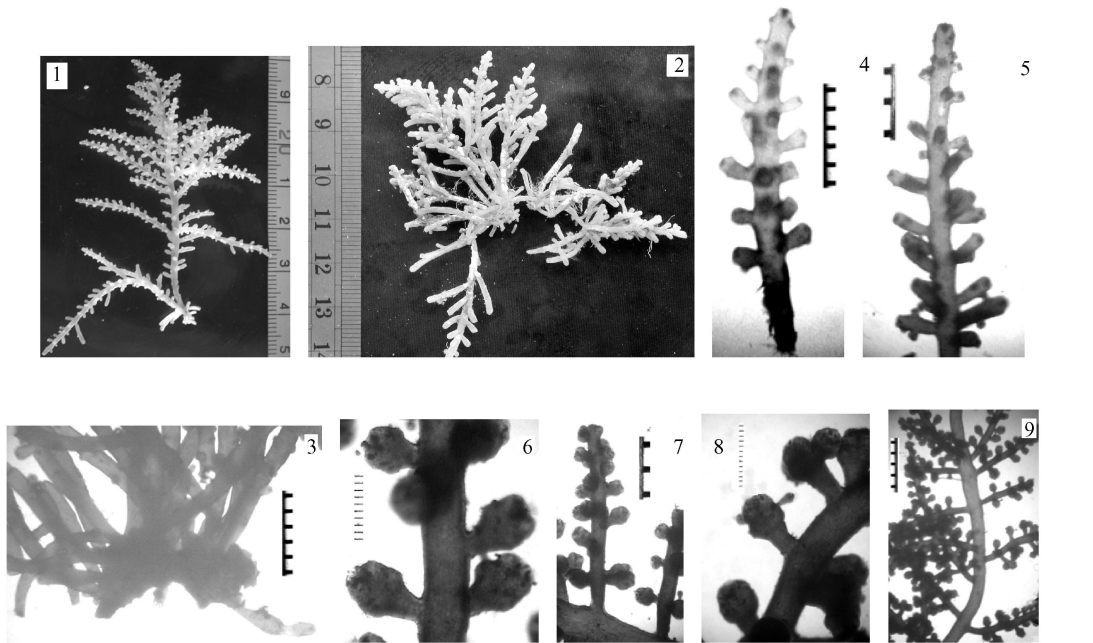


图 1~图 9 1. 藻体 2 藻体(具有基部匍匐枝); 3. 藻体基部; 4. 藻体分枝; 5 主轴上部; 6~7 四分孢子囊末小枝; 8 四分孢子囊末小枝上的附生末小枝; 9 主轴分枝(标尺: 3~5 7 9为 1mm; 6 8为 100 μm)

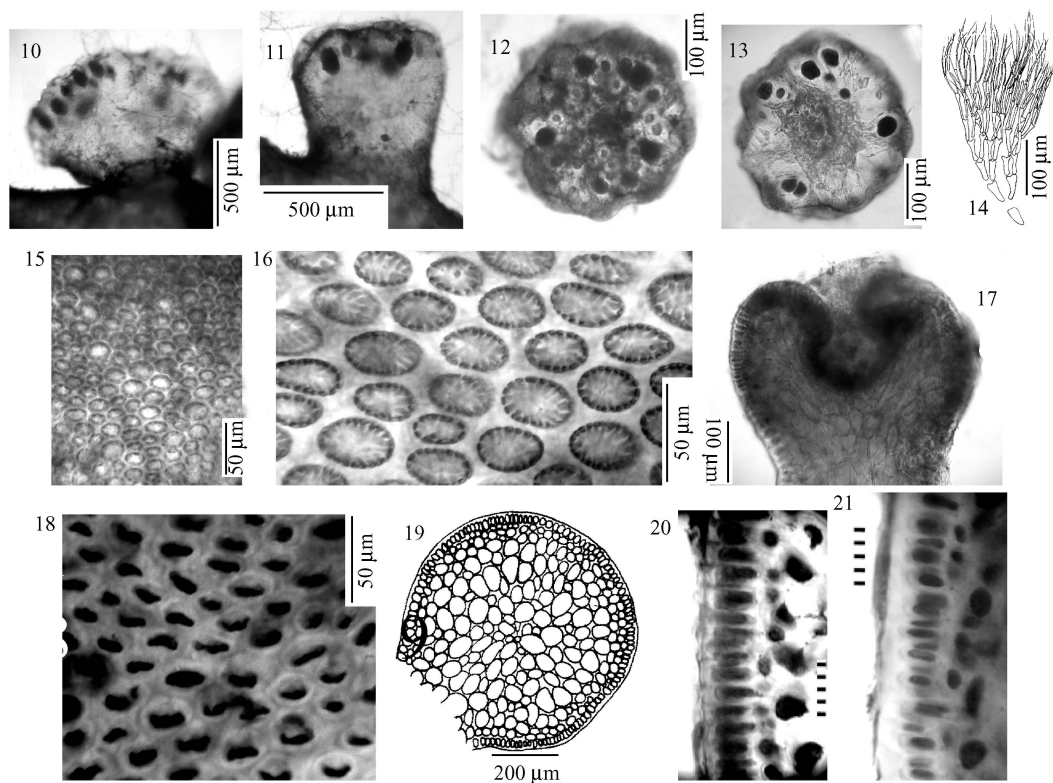


图 10~21: 10~11. 垂直排列的四分孢子囊; 12. 四分孢子囊末小枝端部观; 13. 四分孢子囊末小枝近端部横切面; 14. 生毛丝; 15. 末小枝上部的表皮细胞; 16. 分枝表皮细胞表面观(无樱桃体); 17. 末小枝的端部凹陷(纵切面); 18. 末小枝表皮细胞(无纹孔连结); 19. 末小枝横切面; 20. 分枝横切面之栅状表皮细胞; 21. 分枝纵切面之栅状表皮细胞(标尺: 20~21为 10 μm , 15~16为新鲜材料)

在四分孢子体植株(图 1)中, 末小枝转化为四分孢子囊末小枝(图 6~9)。四分孢子囊末小枝不育时为圆柱状, 但成熟时则变为棒状, 特别是在分枝下部的, 则产生瘤状的四分孢子囊末小枝(图 6~9)。四分孢子囊末小枝直径 690~920 μm , 有许多黑紫色的斑点或四分孢子囊散生在它们的端部表面。孢子流出后, 这些斑点就变成空洞, 呈无色, 使得四分孢子囊末小枝表面观似波状。孢子囊四面体型分裂。孢子囊达到四分孢子囊末小枝侧表面前后, 孢子就流出来了, 因此, 从表面观, 孢子囊散生在四分孢子囊末小枝近端部的表面(图 10~图 13), 从纵切面观, 孢子囊与中央轴呈垂直排列。

在雌植株中, 不育时的末小枝圆柱状, 但随着果胞系和囊果的发育而变成棒状。成熟的囊果卵形, 直径达 850 μm , 位于小枝侧上部, 具孔口但无喙。

在雄植株中, 末小枝的端部特征性地增粗, 直径达 770~1 660 μm , 产生一到多个精子囊凹陷, 深 140~520 μm 。每个精子囊母细胞产生 1~3 (或者多个)卵形的精子囊, 精子囊端细胞泡状, 卵形, 通常较大, 长达 50 μm , 直径 42 μm , 具有一个端部核。

模式标本 日本神奈川江岛, 模式标本号为 SAP 13871, 保存在日本北海道大学理学部。

习性 生长在潮间带下部和潮下带上部的岩石上。

地理分布 中国、朝鲜半岛及日本；东南亚的菲律宾；太平洋的斐济岛 (N Yeurt *et al.*, 1996), 东非、印度次大陆及印度洋的斯里兰卡、肯尼亚、坦桑尼亚及 Réunion (Silva *et al.*, 1996) 和西非的利比里亚、科特迪瓦及加纳 (Law son *et al.*, 1987)。

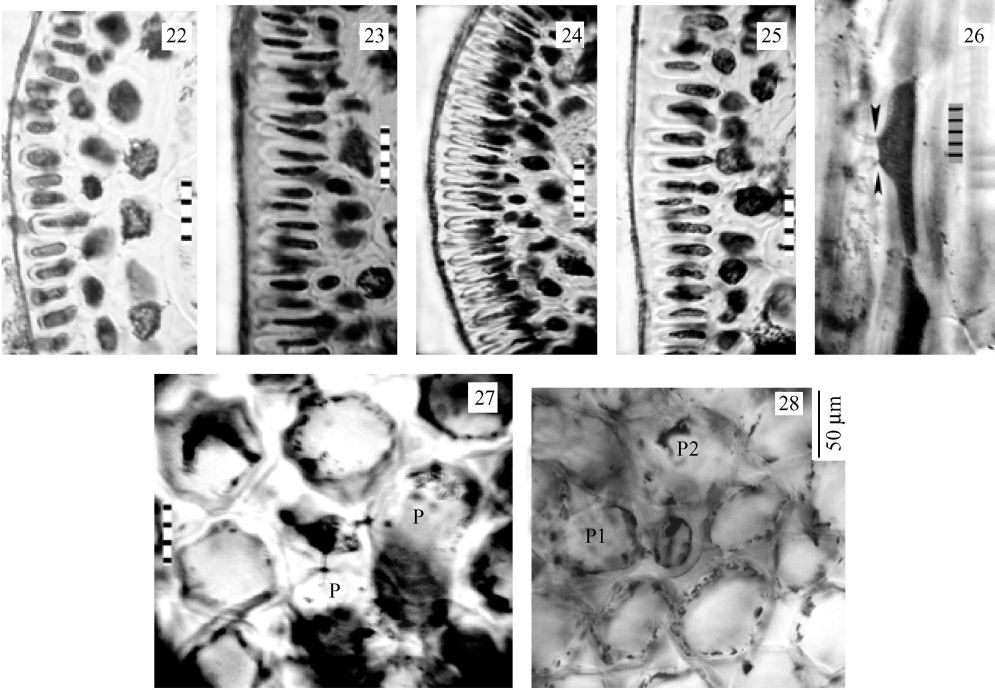


图 22~29 22 末小枝横切面之表皮细胞; 23~24 末小枝近端部纵切面之表皮细胞 25 末小枝中部纵切面之表皮细胞; 26 轴纵切面 (示轴细胞及二个围轴细胞); 27~28 分枝髓部横切面 (示轴细胞及二个围轴细胞) (标尺: 22~27 为 10 μm)

三、讨 论

异枝凹顶藻最初是 Yamada (1931) 根据日本的四分孢子体标本建立的。

Gabary 等 (1998) 根据支序系统学分析, 提升以前的凹顶藻属的两亚属分类系统为属级分类系统, 即凹顶藻属 *Laurencia* 和软骨凹顶藻属 *Chondrophycus* (Tokido et Saito) Gabary et Haper 根据其每个轴细胞具有二个围轴细胞的特征, 异枝凹顶藻被归入软骨凹顶藻属, 即现在的异枝软骨凹顶藻 *C. intermedius*。

异枝软骨凹顶藻 *C. intermedius* 是中国、韩国和日本水域凹顶藻类中最常见的种类之一, 主要分布在西太平洋北部。Yamada (1931) 把本种归入栅状组, 认为它最相似于圆锥软骨凹顶藻 *Chondrophycus paniculatus* (C. Agardh) G. Fumari 也相似于瘤状软骨凹顶藻 *Chondrophycus papillosus* (C. Agardh) Gabary et Haper, 该种幼时小枝松散, 与 *C. paniculatus* 非常相似, 而当它变老时, 分枝和小枝上浓密地覆盖着像 *C. papillosus* 一样

的小瘤状末小枝。但他认为 *C. intermedius* 与 *C. papillosus* 和 *Chondrophycus patentirameus* (Montagne) K. W. Nam [Siva et al 1987 p 68认为它应该为 *L. paniculata* (C. Ag) J Ag, 即现在的 *C. paniculatus*] 之间的关系需要进一步确认。

Nam 等 (1991) 认为, *C. papilbsus* 通过外部形态和某些解剖学特征很容易与 *C. intermedius* 相区分。*C. papillosus* 有许多乳头状小枝, 其藻体横切面缺少栅状排列的表皮细胞, 常常仅产生一个附生的产四分孢子囊的围周细胞。相反, *C. intermedius* 皮细胞栅状排列, 形成 1~3 个附生的产四分孢子囊的围周细胞。

Nam 等 (1995) 认为 *C. intermedius* 藻体解剖特征和繁殖发育特征与 *C. tumidus* (Saito et Womersley) Gabary et Harper 的相似。但 *C. tumidus* 与本种的地理分布及生活习性是不同的。他们认为法国的 *C. patentirameus* 明显与 *C. intermedius* 相同, 但需要对模式标本进行检查来确认。

C. intermedius 和 *C. capituliformis* (Yamada) Gabary et Harper 的藻体也比较相似。过去对它们的特征描述不详细, 所以经常引起误解。根据 Saito (1967) 和我们的观察, 此两个种的藻体在外形及部分解剖学上基本相同, 在宏观方面的差异较小, 仅能通过其粘纸特性及囊果形态相区分。*C. intermedius* 的藻体一般较硬, 干燥后不粘在纸上, 而 *C. capituliformis* 的干燥后则粘在纸上。它们的另一个差别表现在果孢子体上, *C. capituliformis* 的囊果具有一个明显突出的果孔 (Nam et al 1995 Saito 1967 有图示但未提及), 而 *C. intermedius* 的囊果则没有突出的果孔。在其四分孢子囊特征上, *C. capituliformis* 区分于 *C. intermedius* 之处在于其可育轴节常产生一个附生的产四分孢子囊围周细胞, 而 *C. intermedius* 则形成 1~3 个附生的产四分孢子囊的围周细胞。

根据作者的观察, *C. intermedius* 和 *C. palisadus* (Yamada) K. W. Nam 之间亦难区分, 它们的特征比较见表 1。

表 1 *C. intermedius* 和 *C. palisadus* 之间的形态学和解剖学比较

特征	<i>C. intermedius</i>	<i>C. palisadus</i>
基部	丛生, 具基部匍匐枝	盘状固着器, 丛生, 匍匐枝少
质地	硬, 干燥后不粘纸	硬软骨质, 干燥后不粘纸
藻体	5~20 cm	15 cm
轴	圆柱状, 直径 1.9~2.9 mm	基部圆柱状, 中下部稍扁压直径 2.2~4 mm, 上部圆柱状直径 1~1.2 mm
分枝	各个方向分枝	扁压部分二列分枝
瘤状末小枝	丰富	存在
附生末小枝	缺乏	存在
次生纹孔	无	无
栅状表皮	存在	存在
透镜增厚	无	无
围轴细胞	2个	2个
囊果	没有突出的喙	具有突出的喙

根据作者对我国已经采集到的标本分析,发现异枝软骨凹顶藻 *C. intermedius* 的分布应该只限于黄渤海,在浙江分布的可能性不大。根据《浙江海藻原色图谱》的描述“髓细胞一侧加厚呈半月形”(杭金欣等, 1983),证明这是一个错误鉴定。从其在中国的分布地域推断,异枝软骨凹顶藻是典型的亚热带种类。

但是异枝软骨凹顶藻 *C. intermedius* 在前文(见地理分布)中所列的不同地区的分布现象,说明它在地理分布方面是存在一些问题需要探讨的。在中国,根据目前的资料,它仅分布于黄渤海沿岸,其以南地区除了台湾(东北角)外则未见报道,在中国科学院海洋生物标本馆的馆藏标本中也未鉴定出中国黄海以南地区的此种海藻。在东亚的其他两个地区(朝鲜半岛及日本),它的分布也限定在一个特定的区域,即北纬 28° 以北地区。然而,在菲律宾及斐济岛报道了这个种则无法合理解释,因为其地处北纬 20° 以南,而在相同纬度的中国沿海岸地区却没有发现它的分布。东非、印度次大陆及印度洋的斯里兰卡、肯尼亚、坦桑尼亚及 Réunion 西非的利比里亚、象牙海岸及加纳报道了这个种,更是令人不可思议。东非和西非的分布地域在纬度上比较接近,大约处在与中国最南端的曾母暗沙相近的纬度线上。由此看来,这个种在太平洋、印度洋及大西洋的不同纬度地区主要呈点式分布。如此带来了几个问题:①中国南部为什么没有此种分布;②哪些因素决定了这个种有如此与众不同的分布特点;③分布在西非大西洋沿岸的是一个独立的种群吗?如果不是,它又是怎样在此出现的呢?对这些问题的一个合理解释就是鉴定错误,那么我们对异枝软骨凹顶藻是典型亚热带种类的推断则可认为是正确的,或者真的有某些未知的因素需要海洋学家去解开。

参 考 文 献

- 杭金欣,孙建璋. 1983. 浙江海藻原色图谱. 杭州:浙江科学技术出版社, 1~119
- 黄淑芳. 2000. 台湾东北角海藻图谱. 台北:台湾博物馆印行, xii + 233
- 吉田忠生(Yoshida). 1998 新日本海藻志. 内田老鹤圃, 东京: 1~25+1~1222
- 曾呈奎, 张峻甫. 1962 黄海西部沿岸海藻区系的分析研究 I 区系的温度性质. 海洋与湖沼, 4(1~2): 49~59
- 周贞英, 陈灼华. 1983. 福建海藻目录. 台湾海峡, 2(1): 91~102
- Cordero Jr P. A. 1977. Studies on Philippine marine red algae. *Spec. Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* IV: 5~254
- Garbay D. J Harper J. T. 1998 A phylogenetic analysis of the *Laurencia* complex (Rhodomelaceae) of the red algae. *Cryptogamic Algology* 19: 185~200
- Howe M. A. 1934. Some marine algae of the Shantung Peninsula. *Lingn. Sci. J.*, 13(4): 667~670
- Lawson G. W., John D. W. 1987. The marine algae and coastal environment of tropical West Africa (Second Edition). Berlin: vi + 415
- Nam K. W., Kang J. W. 1984 The classification of genus *Laurencia* in Korea. *Bull. Nat. Fish. Univ. Pusan* 24: 23~68
- Nam K. W., Maggs C., Garbay D. 1994. Resurrection of the genus *Osmunda* with an emendation of the generic delineation of *Laurencia* (Ceramiales: Rhodophyta). *Phycologia* 33: 384~395
- Nam K. W., Saito Y. 1991. Anatomical characteristics of *Laurencia papillosa* (Rhodomelaceae: Rhodophyta) from Guam and Palau. *Micronesia*, 24: 87~94
- Nam K. W., Saito Y. 1995. Vegetative and reproductive anatomy of some *Laurencia* (Ceramiales: Rhodophyta) species with a description of *L. marisnubri* sp. nov. from the Red Sea. *Phycologia* 34: 157~165
- Nyeurt A. D. R., South G. R., Keats D. W. 1996. A revised checklist of the benthic marine algae of the Fiji Islands South Pacific (including the island of Rotuma). *Micronesia*, 29: 49~98

- Saito Y. 1967. Studies on Japanese species of *Laurencia* with special reference to their comparative morphology. *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, **15**: 38~44
- Silva P. C., Basson P., Moe R. L. 1996. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. University of California Publication in Botany **79**: 1~1259
- Silva P. C., Menezes E. G., Moe R. L. 1987. Catalog of the benthic marine algae of the Philippines. Smithsonian Contributions to Marine Sciences **27**: iv + 179
- Tseng C. K. 1983. Common Seaweeds of China. Science Press, Beijing: 1~316
- Yamada Y. 1931. Notes on *Laurencia* with special reference to the Japanese species. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **16**: 185~310
- Zhang J. F. (Chang C. F.), Xia B. M. 1988. *Laurencia* from China: key, list and distribution of the species. In Abbott I. A. (Ed.). Taxonomy of Economic Seaweeds with References to Some Pacific and Caribbean Species. Vol. II. California Sea Grant College, University of California, La Jolla: 249~252

The Morphology and Anatomy of *Chondrophycus intemedius* (Yamada) Garbary et Harper from China Coasts

DING Lanping HUANG Bingxin C. K. Tseng

(Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071)

ABSTRACT

The hierarchical rank of *Laurencia* complex was changed recently and divided into three genera: *Chondrophycus*, *Laurencia* and *Osmunda*. This alga *Chondrophycus intemedius* (Yamada) Garbary et Harper distributes mainly along the coasts of East Asia Pacific. The other distributions in other places are also given. In China, ever as *Laurencia intemedius*, it was described insufficiently or reported erroneously or mixed up with *Chondrophycus palisadus* (Yamada) K. W. Nam (original *L. palisada*) and *Chondrophycus capituliformis* (Yamada) Garbary et Harper (original *L. capituliformis*). Some questions need to be clarified. Its morphology and anatomy from China coasts specimens are observed in detail with a lot of figures and compared with other related species. As a distinct species, it differs from *C. palisadus* (Yamada) K. W. Nam and *C. capituliformis* (Yamada) Garbary et Harper in the physical characteristics such as sticking to the paper, the shape of cystocarp and the arrangement of superficial cells, and so on. Some questionable distributions are discussed.