

國立彰化師範大學生物學系

碩士論文

根據 *rbcL* 序列及形態觀察，重建台灣產乳節藻科鈣化藻屬之系統類緣關係
**The phylogenetic relationships of the calcified genera of Galaxauraceae
(Nemaliales, Rhodophyta) from Taiwan based on *rbcL* sequence and
morphological evidences**

研究生：劉少倫 撰
Graduate: Shao-Lun Liu

指導教授：王瑋龍 博士
林糸秀美 博士
**Advisor: Dr. Wei-Lung Wang
Dr. Showe-Mei Lin**

**A Thesis Submitted to
The Department of Biology
National Changhua University of Education
In Partial Fulfillment of the Requirements
for the Degree of Master of Biology**

中華民國九十三年六月
June, 2004

目錄

目錄.....	i
表目錄.....	iii
圖目錄.....	iv
謝辭.....	vi
摘要.....	vii
ABSTRACT.....	ix
專有名詞.....	xi
圖中英文文字縮寫.....	xii
壹、前言.....	1
貳、乳節藻科鈣化藻屬的特徵.....	13
一、藻體形態.....	13
(一)外部形態.....	13
(二)內部結構.....	13
(三)表面觀和細胞學特徵.....	13
(四)孢子的發芽.....	13
(五)產毛胞.....	13
二、生活史.....	13
三、有性生殖.....	15
四、無性生殖.....	15
參、前人研究.....	17
一、乳節藻之分類研究.....	17
二、本省研究.....	19
肆、材料和方法.....	21
一、藻種採集與保存.....	21
二、分子分析.....	22
(一)DNA 萃取.....	22
(二)基因擴增.....	25
(三)定序反應和基因定序.....	25
(四)親緣關係分析.....	25
三、形態觀察.....	26
(一)Aniline blue 染色.....	26
(二)Wittman's hematoxylin 溶液染色.....	26
四、乳節藻科各屬形態相似性比較.....	27
伍、結果.....	28
一、分子分析.....	28
二、藻體觀察.....	32
(一)乳節藻屬.....	33
(二)輻毛藻屬.....	44

(三)白果藻屬.....	56
(四)對生藻屬.....	70
三、種類名稱轉移.....	86
(一)乳節藻屬.....	86
(二)白果藻屬.....	87
(三)對生藻屬.....	87
四、乳節藻科各屬形態相似性比較.....	89
陸、討論.....	90
柒、結論.....	96
捌、參考文獻.....	97

表目錄

表一、Kjellman的乳節藻屬分類系統表.....	4
表二、全球乳節藻科鈣化藻屬種類一覽表.....	7
表三、台灣產乳節藻種類紀錄一覽表.....	11
表四、乳節藻科鈣化藻屬各種類、採集資訊、 <i>rbcL</i> 序列 GenBank 序號及其各種類 <i>rbcL</i> 序列百分比一覽表.....	23
表五、乳節藻科鈣化藻屬藻種中，用於 <i>rbcL</i> 基因連鎖聚合反應及定序之擴殖引子.....	25
表六、乳節藻科各鈣化藻屬間 <i>rbcL</i> 序列歧異度比較表.....	29
表七、乳節藻科鈣化藻屬各物種間 <i>rbcL</i> 序列歧異度比較表.....	30
表八、輻毛藻屬各種類間外部形態、營養及生殖結構異同比較表.....	48
表九、白果藻屬各種類間外部形態、營養及生殖結構異同比較表.....	59
表十、乳節藻科各藻屬間外部形態、營養及生殖結構異同比較表.....	88
表十一、乳節藻科鈣化藻屬間外部形態、營養及生殖結構異同比較表.....	91

圖目錄

圖一、乳節藻科鈣化藻屬藻體形態.....	14
圖二、乳節藻科鈣化藻屬藻種表面觀孢子萌芽方式.....	15
圖三、乳節藻科鈣化藻屬藻種的三世代生活史和其生活世代交替模式.....	16
圖四、台灣產乳節藻科鈣化藻屬採集地點圖.....	21
圖五、世界各地乳節藻科鈣化藻屬採集地點圖.....	22
圖六、乳節藻科鈣化藻屬藻種最大簡約親緣關係樹.....	28
圖七、 <i>Galaxaura fruticulosa</i> Kjellman 藻體外觀和營養結構.....	34
圖八、 <i>Galaxaura fruticulosa</i> Kjellman 未成熟和成熟果孢子體切面.....	35
圖九、 <i>Galaxaura pacifica</i> Tanaka 藻體外觀和營養結構.....	37
圖十、 <i>Galaxaura pacifica</i> Tanaka 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	38
圖十一、 <i>Galaxaura rugosa</i> (Ellis et Solander) Lamouroux 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程.....	40
圖十二、 <i>Galaxaura rugosa</i> (Ellis et Solander) Lamouroux 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	41
圖十三、 <i>Galaxaura rugosa</i> (Ellis et Solander) Lamouroux 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程描繪圖.....	42
圖十四、 <i>Galaxaura rugosa</i> (Ellis et Solander) Lamouroux 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程描繪圖.....	43
圖十五、 <i>Actinotrichia fragilis</i> (Forsskål) Børgesen 藻體外觀和營養結構.....	45
圖十六、 <i>Actinotrichia fragilis</i> (Forsskål) Børgesen 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	46
圖十七、 <i>Actinotrichia fragilis</i> (Forsskål) Børgesen 四分孢子體和四分孢子囊發育過程.....	47
圖十八、 <i>Actinotrichia robusta</i> Itono 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程.....	50
圖十九、 <i>Actinotrichia robusta</i> Itono 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	51
圖二十、 <i>Actinotrichia</i> sp. 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程.....	54
圖二十一、 <i>Actinotrichia</i> sp. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	55
圖二十二、 <i>Actinotrichia</i> sp. 四分孢子體和四分孢子囊發育過程.....	56
圖二十三、 <i>Tricleocarpa cylindrica</i> (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka 藻體外觀和營養結構.....	57
圖二十四、 <i>Tricleocarpa cylindrica</i> (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	58
圖二十五、 <i>Tricleocarpa fastigiata</i> (Decaisne) com. nov. 藻體外觀和營養結構.....	61
圖二十六、 <i>Tricleocarpa fastigiata</i> (Decaisne) com. nov. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	62
圖二十七、 <i>Tricleocarpa fragilis</i> (Linnaeus) Huisman et Townsend 藻體外觀和營養結構.....	64
圖二十八、 <i>Tricleocarpa fragilis</i> (Linnaeus) Huisman et Townsend 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	65
圖二十九、 <i>Tricleocarpa</i> sp. 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程.....	67
圖三十、 <i>Tricleocarpa</i> sp. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	68
圖三十一、 <i>Tricleocarpa</i> sp. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程描繪圖.....	69

圖三十二、 <i>Dichotomaria hystrix</i> (Kjellman) com. nov. 藻體外觀和營養結構.....	71
圖三十三、 <i>Dichotomaria hystrix</i> (Kjellman) com. nov. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	72
圖三十四、 <i>Dichotomaria latifolia</i> (Tanaka) com. nov. 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程.....	74
圖三十五、 <i>Dichotomaria latifolia</i> (Tanaka) com. nov. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	75
圖三十六、 <i>Dichotomaria latifolia</i> (Tanaka) com. nov. 果胞體年輕時期及成熟時期描繪圖.....	76
圖三十七、 <i>Dichotomaria obtusata</i> (Ellis et Solander) Lamarck 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程.....	77
圖三十八、 <i>Dichotomaria obtusata</i> (Ellis et Solander) Lamarck 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	78
圖三十九、 <i>Dichotomaria obtusata</i> (Ellis et Solander) Lamarck 四分孢子囊發育過程	79
圖四十、 <i>Dichotomaria obtusata</i> (Ellis et Solander) Lamarck 藻體外觀、營養結構、雄性生殖構造發育過程和四分孢子囊發育過程描繪圖.....	80
圖四十一、 <i>Dichotomaria obtusata</i> (Ellis et Solander) Lamarck 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程描繪圖.....	81
圖四十二、 <i>Dichotomaria</i> sp. 藻體外觀和營養結構.....	83
圖四十三、 <i>Dichotomaria</i> sp. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程.....	84
圖四十四、 <i>Dichotomaria</i> sp. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程描繪圖.....	85
圖四十五、 乳節藻科各屬間形態特徵相似性群聚分析比較.....	89
圖四十六、 Svedelius 歸類的乳節藻科鈣化藻屬四分孢子囊發育類型重繪圖.....	94

謝辭

本研究得以順利完成首要感謝兩位指導老師 王瑋龍博士及 林糸秀美博士，感謝他們能夠不厭其煩、一步一腳印的指導，尤其是 王瑋龍老師，在其實驗室中，從大學部到研究所，說長不長、說短不短的四年半期間，啟發我對藻類研究的興趣，不論是微藻生理、生態或海藻分類學各方面，都提供我許多機會及指導，讓我能一窺藻類研究的奧秘。也十分感謝 林美老師，受到她對於大型海洋紅藻分類的熱忱及興趣的影響，使我了解到這門學科可愛及迷人之處，也讓我更熱衷於本研究。

另外，也十分感謝菲律賓聖卡羅大學生物系 廖任樹(Lawrence M. Liao)博士，能夠不辭辛勞的幫助並安排至菲律賓霧宿及 Sorsogon 的採集及本研究相關文獻的提供，以及美國北卡羅來納大學 Chapel Hill 分校生物系 Max H. Hommersand 博士和美國路易士安那大學拉法葉分校生物系 Susan Fredericq 博士能慷慨的提供許多來自於世界各地的乳節藻標本，使我的研究能夠加深加廣。統計上的許多問題，十分感謝財團法人工業技術研究院 邱淑嬌博士及國立清華大學 林彩雲博士能夠撥空指導，並提供許多良好的建議。

研究期間，也十分感謝本系各位老師的協助，系主任 李奇英博士慷慨的借用冷凍切片機，簡一治博士及 賴吉永博士於分生實驗操作上的指導，姜玲博士對於親源演化知識的教導，以及 林忠毅博士對於實驗細節的建議指導。

論文寫作和口試期間，十分感謝口試委員育達技術學院通識中心 張睿昇博士、台北醫學大學藥研究所 盧重光博士和本系 賴吉永博士的建議和指教，也十分感謝實驗室助理邱麗燕小姐，及實驗室伙伴 汪良奇同學、廖中靖同學、周睿鈺學弟、徐冰學妹、黃韋瑜學弟、李良展學弟和 劉釋華學姐對口試各項工作的準備和安排。

在野外採集部分，十分感謝實驗室伙伴 林敬舒學長、汪良奇同學、廖中靖同學的幫忙，也感謝本系許倩榕同學對論文資料處理的幫助，感謝師母 趙麗玲女士，就像家中的大姊般，平日能不時的給予照顧及鼓勵；另外，也要謝謝蔡育青同學的鼓勵及支持；最後感謝我的父母和妹妹，能在求學的階段給予許多人生上寶貴的建議及支持，能順利的完成本碩士研究，沒有他們的支持及鼓勵是萬萬辦不到的，謝謝他們。

劉少倫
Shao-Lun Liu

摘要

本研究利用 *rbcL* 序列分析及形態觀察，檢視台灣和世界各地的乳節藻科鈣化藻屬的樣本並建立其屬及種間的類緣關係。根據本研究結果，比較四個乳節藻科鈣化藻屬輻毛藻屬、對生藻屬、乳節藻屬和白果藻屬的營養及生殖結構差異。同時，也將乳節藻科鈣化藻屬與未鈣化藻屬進行形態相似性比較，希望釐清乳節藻科鈣化藻屬間類緣關係和乳節藻科各屬間形態相似性關係。

在 *rbcL* 序列分析中，所分析 34 個分類單元形成一個單系群，並有高度的統計檢定支持(MP = 100; NJ = 100; D = 6)。在此單系群中，又可區分為四個具高度統計檢定支持的單系群(MP = 95-100; NJ = 98-100; D = 6)，分別為乳節藻屬單系群、輻毛藻屬單系群、白果藻屬單系群及對生藻屬單系群。在乳節藻屬單系群中，有些先前被視為 *Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux 同種異名的物種，本研究分析顯示需要被分離保有其原先的種名並重新歸併。在輻毛藻屬單系群中，一未描述種 *Actinotrichia* sp. 及一新紀錄種 *A. robusta* Itono 於本研究發現。在白果藻屬單系群中，一新歸併種 *Tricleocarpa fastigiata* (Decaisne) com. nov. 及一未描述種 *Tricleocarpa* sp. 也於本研究發現。另一方面，在對生藻屬單系群中，本研究重新描述並恢復對生藻屬 (*Dichotomaria*) 此名稱，將許多原先為乳節藻屬的藻種歸併至對生藻屬：*Dichotomaria breviararticulata* (Kjellman) com. nov.、*D. disingiana* (Zanardini) com. nov.、*D. hystrix* (Kjellman) com. nov.、*D. latifolia* (Tanaka) com. nov.、*D. marginata* (Lamouroux) Lamarck、*D. obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck。同時，一未描述種 *Dichotomaria* sp. 也於本研究發現。

在乳節藻屬中，本研究詳細觀察和比較 *G. fruticulosa* Kjellman、*G. pacifica* Tanaka 和 *G. rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux 的生殖和營養結構，發現 *G. fruticulosa* 的配子體植株有許多的同化絲產生，而 *G. pacifica* 和 *G. rugosa* 的配子體植株則較為光滑，很少有同化絲的產生；另外比較 *G. pacifica* 和 *G. rugosa*，發現 *G. pacifica* 的配子體植株基部具有明顯的絨毛分枝，而 *G. rugosa* 則不具此項特徵，在此三個物種的雌性生殖結構發育上，*G. fruticulosa* 的果胞體較小，且融合細胞較不明顯。

在輻毛藻屬中，模式種 *A. fragilis* (Forsskål) Børgesen、新紀錄種 *A. robusta* 及未描述種 *Actinotrichia* sp. 的營養及生殖構造也在本研究中作了詳盡觀察描述與比較。在形態比較上，發現 *Actinotrichia* sp. 和 *A. robusta* 的分枝角度和果胞體發育模式與 *A. fragilis* 有極大的不同，*Actinotrichia* sp. 和 *A. robusta* 的產孢絲與側絲會相互混合生長並分佈於整個果胞體內壁，且分枝角度小於 40°，而 *A. fragilis* 的產孢絲則不會與側絲混合生長並位於果胞體中央，且分枝角度大於 40°；另外，*A. robusta* 與 *Actinotrichia* sp. 主要的區分方式在分枝的寬度和皮層的厚度不一樣，*A. robusta* 較 *Actinotrichia* sp. 的分枝窄，*A. robusta* 較 *Actinotrichia* sp. 的皮層細。

在白果藻屬中，*T. cylindrica* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka (模式種)、新歸併種 *T. fastigiata*、*T. fragilis* (Linnaeus) Huisman et Townsend 及未描述種 *Tricleocarpa* sp. 的營養及生殖構造也作了詳盡描述與比較。在形態比較上，發現 *T. cylindrica*、*T. fastigiata* 和 *Tricleocarpa* sp. 與 *T. fragilis* 的果胞體發育模式有極大的不同，*T. cylindrica*、*T. fastigiata* 和 *Tricleocarpa* sp. 的產孢絲與側絲會相互混合生長並分佈於整個果胞體內壁，*T. fragilis* 的產孢絲則不會與側絲混合生長並位於果胞體中央。在 *T. cylindrica*、*T. fastigiata* 和 *Tricleocarpa* sp. 三物種的形態比較上，*T. fastigiata* 和 *Tricleocarpa* sp. 較 *T. cylindrica* 的分枝寬(多大於 1 mm)，可於野外區分開來。在 *T. fastigiata* 和 *Tricleocarpa* sp. 的比較上，*T. fastigiata* 與 *Tricleocarpa* sp. 的分枝外觀和棲地分佈有極大不同，*T. fastigiata* 分枝呈圓柱狀且大多分佈於潮間帶至水深 3 米，*Tricleocarpa* sp. 分枝則略呈倒三角形或短胖圓

柱狀且分佈於潮下帶 6-25 米水深。

在對生藻屬中，*D. hystrix*、*D. latifolia*、*D. obtusata* 和未描述種 *Dichotomaria* sp. 的營養和生殖結構亦作了詳細觀察，同時參考其他文獻，與本屬其他有分子分析但未觀察其生殖和營養結構的物種作一比較。本研究觀察藻種，在果胞體的發育上，皆符合對生藻屬的特徵，具有周生體的出現。在形態比較上，可分為兩大類，第一大類藻體分枝為扁平狀，包含 *D. disingiana*、*D. hystrix*、*D. latifolia*、*D. marginata*，形態比較上，*D. disingiana* 的分枝寬度最大，可達 1 cm，而 *D. hystrix*、*D. latifolia* 和 *D. marginata* 的分枝寬度較小，進一步比較 *D. hystrix*、*D. latifolia* 和 *D. marginata* 的形態特徵，*D. latifolia* 較 *D. hystrix* 和 *D. marginata* 的分枝寬，且 *D. latifolia* 的小刺細胞集中生長於分枝兩側，*D. hystrix* 和 *D. marginata* 則較為均勻或分散生長於整個分枝上，藉由以上特徵，可輕易的將 *D. disingiana* 和 *D. latifolia* 與 *D. hystrix* 和 *D. marginata* 分開，但對於 *D. hystrix* 和 *D. marginata* 之間的區分，需要更多標本以利進一步的研究區分；第二大類藻體分枝為圓柱狀，包含 *D. breviarticulata* (Kjellman) com. nov.、*D. obtusata* 和 *Dichotomaria* sp.，形態比較上，*Dichotomaria* sp. 較 *D. breviarticulata* 和 *D. obtusata* 及世界其他相似物種的分枝寬度小，植株也較小小，較類似乳節藻屬的藻種，但與乳節藻屬不同處為 *Dichotomaria* sp. 的分枝具有明顯關節，果胞體發育則具有周生體，乳節藻屬則不具有明顯關節分枝，果胞體發育不具周生體，基於上述形態比較，*Dichotomaria* sp. 可輕易的與對生藻屬中其他藻種和乳節藻屬的藻種區分開來。

除此之外，為了釐清乳節藻屬和對生藻屬的差異，對於對生藻屬的模式物種 *D. obtusata* 及乳節藻屬的模式物種 *G. rugosa* 此兩物種的營養及生殖結構亦作了詳細觀察比較。*D. obtusata* 與 *G. rugosa* 於形態比較上，*D. obtusata* 在四分孢子體皮層具有柄細胞的出現、四分孢子囊直接由四分孢子體最外層皮層細胞產生及基部細胞衍生而來的周生體；以上這些特徵在 *G. rugosa* 並未觀察到。根據分子分析和形態觀察結果，本研究將對生藻屬重新復名，並發現三個未描述種，分別為 *Actinotrichia* sp.、*Tricleocarpa* sp. 和 *Dichotomaria* sp.。

另外，本研究為了瞭解乳節藻科鈣化藻屬與為鈣化藻屬間的形態相似性，將乳節藻科各屬中特徵量化，進行多變量群聚分析，顯示本研究乳節藻科鈣化藻屬與為鈣化藻屬的 *Nothogenia* 形態較為接近，與為鈣化藻屬的 *Gloiophloea* 和 *Scinaia* 形態相似性較遠。

關鍵詞：輻毛藻屬、對生藻屬、乳節藻屬、分子親緣關係、形態、海麵藻目、*rbcL*、紅藻、白果藻屬。

ABSTRACT

In this study, we examined the present taxonomic system of the calcified galaxauraceous algae from worldwide, with emphasis on Taiwan's specimens, based on molecular and morphological evidences. Based on the results in the present study, the vegetative and reproductive structures of the four genera, *Actinotrichia*, *Dichotomaria*, *Galaxaura* and *Tricleocarpa*, were summarized and compared for realizing the phylogenetic relationships among them. The morphological similarities of calcified and uncalcified genera of Galaxauraceae were also compared using cluster analysis for realizing the morphological similarity between them.

In the *rbcL* sequence analysis, 34 taxa of the calcified galaxauraceous algae formed a monophyletic clade with full statistical support (MP = 100; NJ = 100; D = 6). Among this assemblage, four distinct lineages, an *Actinotrichia* clade, a *Galaxaura* clade, a *Dichotomaria* clade and a *Tricleocarpa* clade were found and had high statistical support (MP = 95-100; NJ = 98-100; D = 6). Within the *Galaxaura* clade, some species previously reduced as the type species *Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux should be separated here. Within the *Actinotrichia* clade, an undescribed species *Actinotrichia* sp. and a new record *A. robusta* Itono were found. Within the *Tricleocarpa* clade, a new combination *T. fastigiata* (Decaisne) and an undescribed species *Tricleocarpa* sp. were found. On the other hand, a reinstatement of the genus *Dichotomaria* Lamarck was proposed and some species from the genus *Galaxaura* were combined into *Dichotomaria* including *D. breviararticulata* (Kjellman) com. nov., *D. disingiana* (Zanardini) com. nov., *D. hystrix* (Kjellman) com. nov. *D. latifolia* (Tanaka) com. nov., *D. margimnata* (Lamouroux) Lamarck, and *D. obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck. Also, an undescribed species, *Dichotomaria* sp., was found.

In the *Galaxaura* clade, the vegetative and reproductive structures of *G. fruticulosa* Kjellman, *G. pacifica* Tanaka, and *G. rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux were observed and compared. *G. fruticulosa* differed from *G. pacifica* and *G. rugosa* in having more assimilatory filaments on the gametophytic plants. Such habit made *G. fruticulosa* dirtier than *G. pacifica* and *G. rugosa*. Comparing with *G. pacifica* and *G. rugosa*, *G. pacifica* mainly differed from *G. rugosa* in having a basal villous branches. In the development of cystocarp, comparing with *G. pacifica* and *G. rugosa*, *G. fruticulosa* had smaller size of cystocarp and indistinct fusion cell.

In the *Actinotrichia* clade, the vegetative and reproductive structures of *A. fragilis* (Forsskål) Børgesen (type species), *A. robusta* Itono and *Actinotrichia* sp. were observed and compared. In morphological comparisons, *Actinotrichia* sp. and *A. robusta* clearly differed from *A. fragilis* in having smaller angle of branch and the intermix of gonimoblast filaments and paraphyses, and the gonimoblast of the former group is distributed around the inner wall of carposporophyte. *A. robusta* differed from *Actinotrichia* sp. in having wider beanch and distinct fusion cell.

In *Tricleocarpa* clade, the vegetative and reproductive structures of *T. cylindrica* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka (type species), *T. fastigiata* (Decaisne) com nov., *Tricleocarpa* sp. and *T. fragilis* (Linnaeus) Huisman et Townsend were also observed and compared. In morphological comparisons, *T. cylindrica*, *T. fastigiata* and *Tricleocaropa* sp. differed from *T. fragilis* in having the intermix of gonimoblst filaments and paraphyses, and the location of gonimoblast around the inner wall of carposporophyte. *Tricleocarpa fastigiata* and *Tricleocarpa* sp. differed from *T. cylindrica* in having wider branches. *Tricleocarpa fastigiata* differed from *Tricleocarpa* sp. in its branching morphology and preferred habitat. *Tricleocarpa fastigiata* had dense cylindrical branching morphology and was distributed in the intertidal zone within 1-3 m of depth, while *Tricleocarpa* sp. had loose oblong and anti-triangle branching morphology and distributed in the subtidal zone at 6-25 m depth.

In the *Dichotomaria* clade, the vegetative and reproductive structures of *D. hystrix*, *D. latifolia*, *D. obtusata*, and *Dichotomaria* sp. were observed and compared with other species of *Dichotomaria* occurring in this study. The development of cystocarp of these species pertained to the characters of *Dichotomaria* in having pericarp. In morphological comparisons, there were two groups were found. The first group consisting of *D. disingiana*, *D. hystrix*, *D. latifolia*, and *D. marginata* had flat branching morphology. *D. disingiana* differed from *D. hystrix*, *D. latifolia*, and *D. marginata* in having wider branch up to 1cm. *D. latifolia* could be also distinguished from *D. hystrix* and *D. marginata* in having wider branch ranged 3-5 mm and the spinulose cells of it distributed on the side of branch, while *D. hystrix* and *D. marginata* had narrower branches ranged 1-3 mm and the spinulose cells of them evenly distributed throughout the branch. However, *D. hystrix* and *D. marginata* can not be distinguished from the present morphological evidences. The second group consisting of *D. breviararticulata*, *D. obtusata*, and *Dichotomaria* sp. had articulate and cylindrical branching morphology. When comparing with similar cylindrical and articulate branching species of *Dichotomaria* worldwide, *Dichotomaria* sp. differed from these species in having narrower and slender branches. Such branching morphology of *Dichotomaria* sp. was similar to the species of the genus *Galaxaura* but differed in having articulate branching morphology and the presence of pericarp. Base on these comparisons, *Dichotomaria* sp. differed from *Galaxaura* species and the rests of the second group of *Dichotomaria* in having narrower, slender, cylindrical and articulate branching morphology.

In addition, the vegetative and reproductive structures of *D. obtusata* and *G. rugosa* were also described and compared in detail for clarify the generic difference between *Dichotomaria* and *Galaxaura*. *Dichotomaria obtusata* mainly differed from *Galaxaura rugosa* in having stalk cells on the cortex of tetrasporophyte, tetrasporangia directly produced from the outermost cortical cell of tetrasporophyte, and the presence of pericarp from the basal cell. Based on the results of molecular analysis and morphological observations, the reinstatement of genus *Dichotomaria* was confirmed. Also, three undescribed species, *Actinotrichia* sp., *Tricleocarpa* sp. and *Dichotomaria* sp. were first discovered in the present study.

Finally, in order to realizing the morphological similarities between the calcified and uncalcified genera among Galaxauraceae, the taxonomical features of them were numbered and transformed to numerical matrix for cluster analysis of multivariate. Comparing with the morphological similarity between the calcified and uncalcified genera of Galaxauraceae, the genus *Nothogenia* was close to the morphology of calcified genera, while the genera *Gloiophloea* and *Scinaia* were away from the morphology of calcified genera.

KEY WORDS: *Actinotrichia*, *Dichotomaria*, *Galaxaura*, molecular phylogeny, morphology, Nematiales, *rbcL*, Rhodophyta, *Tricleocarpa*.

專有名詞

英文專有名詞	中文	名詞解釋
Assimilatory filament	同化絲	在某些乳節藻科的藻種中，藻體皮層或皮層最外層細胞產生的色素絲狀體，可進行光合作用。
Basal cell	基部細胞	在乳節藻科果胞枝中，位於下位細胞下的細胞。
Carpogonial branch	果胞枝	在紅藻中，一特化分枝，含有數個細胞，其頂端之細胞為果胞。
Carpogonium	果胞	紅藻的雌性配子。
Conceptacle	生殖窩	在某些藻類，專指含有生殖細胞的腔室。
Cortex	皮層	在藻體中，介於表皮及髓層的細胞組織。
Carospore	果孢子	在紅藻中，由果孢子囊所釋放具雙套染色體的孢子。
Carosporangia	果孢子囊	由次級產孢絲末端分裂產生，會產生果孢子。
Carosporophyte	果孢子體	為真紅藻綱生活史中的一多細胞時期，可藉由產孢絲產生果孢子囊。
Cystocarp	果胞體	果孢子體及周生體的總稱。
Gonimoblast filament	產孢絲	在紅藻中，專指能產生果孢子囊的絲狀體，這些絲狀體將聚集成果孢子體。
Hypogenous cell	下位細胞	在乳節藻科果胞枝中，位於果胞的下的細胞。
Medulla	髓層	位在葉狀體中間的細胞或組織。
Monophyly	單系群	具有同一祖先來源的生物群。
Ostile	生殖窩孔	生殖窩的開口，用以釋放精子或果孢子。
Paraphysis	側絲	與孢子囊混生不具生殖能力的絲狀體。
Pericarp	周生體	在真紅藻綱中，包圍果孢子體外的一層由配子體而來的絲狀體組織，具有保護的功能。
Polyphyly	多系群	不具有同一祖先來源的生物群。
Spermantia	精子	紅藻的雄性配子，不具鞭毛。
Spermantangia	精囊	紅藻中可產生精子的生殖結構。
Tetraspore	四分孢子	在真紅藻綱中，由四分孢子囊所產生的四個孢子的其中一個。
Tetrasporangium	四分孢子囊	在真紅藻綱中，含有四個孢子的孢子囊，這些孢子是經由減數分裂產生的。
Trichogyne	受精絲	在紅藻中及某些 charophycean 的綠藻中，雌配子會有一段延長部分，用以接受精子。

圖中英文文字縮寫

b	Basal cell
c	Carpogonium
co	Cortex
cp	Carposporangia
fc	Fusion cell
g	Gonimoblast
gf	Gonimoblast filament
gi	Initial gonimoblast
h	Hypogynous cell
laf	Long assimilatory filament
o	Oistile
saf	Short assimilatory filament
spb	Spermatial branch
stb	Sterile branch
t	Trichogyne
ti	Initial tetrasporangia
tm	Mature tetrasporangia
ty	Young tetrasporangia

壹、前言

近年來，有許多科學家希望將大自然中豐富資源加以應用，而天然物(natural products)的開發為開發自然資源相當重要的一環(Nick *et al.*, 1995)，其中，大型海藻(macroalgae)的天然物開發也逐年受到重視(Thangam and Kathiresan, 1991; Kamenarska *et al.*, 2002)。然而，在這些大型海藻的天然物開發前，對藻體的生理、細胞及分類等基礎研究有了充分的了解後，相信有助於天然藥物開發的發展。根據 Whitfield *et al.* (1999) 的研究，他們發現乳節藻科乳節藻屬藻種 *Galaxaura obtusata* (Ellis *et Solander*) Lamouroux 及 *G. marginata* (Ellis *et Solander*) Lamouroux 具有生物活性，值得進一步研究。其他研究學者也在 *G. marginata* 中分離出一些 steroids 和 synthetic oxygenated desmosterols，能有效抑制數種癌細胞株(cancer cell line)的生長(Sheu *et al.*, 1996, 1997)。另外，乳節藻科白果藻屬藻種 *Tricleocarpa fragilis* (Linnaeus) Huisman *et Townsend* 也被發現具有生物活性的 sulfated terpenoids(Horgen *et al.*, 2000)。由以上研究結果顯示，乳節藻科鈣化藻屬極具有天然物開發之潛力。

除了天然物開發的潛力外，乳節藻科鈣化藻屬為一群具有鈣化的大型海藻，鈣化多發生於細胞間隙，其碳酸鈣的沉積以方解石(aragonite)為主(Okazaki *et al.*, 1982; Mu and Riding, 1999)，鈣化的原因多數認為是抵禦掠食者的刮食(Graham and Wilcox, 2000)。生態意義上，鈣化藻扮演極為重要的角色，它們對於珊瑚礁的建造極有幫助。十九世紀末針對南太平洋埃利斯群島富那富提環礁(Funafuti Atoll of Ellice Islands)的深鑽孔研究發現，珊瑚礁生物對於礁體形成的貢獻程度，以鈣化紅藻為主(以一些殼狀珊瑚藻為主)，鈣化綠藻次之，有孔蟲排第三，最後才是珊瑚。顯然，鈣化紅藻對於生態中藻礁的形成極具有貢獻(Schih, 1999)。因此，對於乳節藻科鈣化藻屬分類的研究，相信有助於了解此類鈣化紅藻於藻礁建構的貢獻度。

乳節藻科鈣化藻屬是一群生活於熱帶及亞熱帶的大型海洋紅藻，屬於真紅藻綱(Florideophycidae)海麵藻目(Nemaliales)。海麵藻目特徵為產孢絲(gonimoblast filament)是由受精後的果胞(carpogonium)直接發育長出，果胞是由皮層細胞特化之果胞枝(carpogonial branch)長出(Kylin, 1956)。海麵藻目中目前又可分為三科：皮絲藻科(Dermonemataceae)、蠕枝藻科(Liagoraceae)及乳節藻科(Galaxauraceae)(Huisman and Womersley, 1994)。在乳節藻科中，主要特徵為藻體直立，多數具有鈣化，分枝不規則對生排列，平滑、環紋或具有條紋，有些種類表面則具有柔順或堅硬的毛；藻體為多軸生長模式，具有絲狀體構成的髓層(medulla)及四周排列規則的皮層(cortex)；十字形分裂的四分孢子囊(tetrasporangia)在某些種類產生於皮層最外層的表皮細胞上或產生於同化絲末端或側邊上，在某些種類則產生於肉眼不易見的微小的絲狀體上；配子體(gametophyte)多為雌雄異體，少數雌雄同體，雌雄生殖結構包埋於組織中，通常以生殖窩(conceptacle)的形式存在。雄性生殖窩由皮層中一特化的雄性生殖枝發育產生，生殖窩內具有許多雄性生殖絲狀體朝內生長，當雄性生殖窩成熟後，精囊(spermatangia)由這些纖長的雄性生殖絲狀體末端產生；雌性生殖窩也由皮層中一特化的小枝發育產生，此特化小枝稱之為果胞枝(carpogonial branches)，果胞枝通常為三個細胞，分別為果胞、下位細胞和基部細胞，生殖窩內具有許多產孢絲(gonimoblast filament)朝內生長，當雌性生殖窩成熟後，果孢子囊(carposporangia)產生於產孢絲頂端。

在乳節藻科中，根據藻體外部形態及內部結構，可分為輻毛藻屬(*Actinotrichia*)、乳節藻屬(*Galaxaura*)、膠皮藻屬(*Gloiophloea*)、*Nothogenia*、鮮奈藻屬(*Scinaia*)、白果藻屬(*Tricleocarpa*)及 *Widbeyella* 等七屬(Huisman and Borowitzka, 1990; Wang and Chiang, 2001b)。在這七屬藻類中，有三屬具有鈣化的形成，分別為輻毛藻屬、乳節藻屬和白果

藻屬三屬，其中，又以乳節藻屬中的種類最多(表一，表二)。在乳節藻科鈣化藻屬的研究歷史中，乳節藻屬是最早被建立的(Lamouroux, 1812)。之後，Decaisne (1842)根據 *Galaxaura rigida* Lamouroux 外部環狀同化絲(ring assimilatory filaments)的特徵，由乳節藻屬建立出一新屬輻毛藻屬(*Actinotrichia*)。隨後，Kjellman (1900)又依照外部形態及內部結構，鑑定出 62 種乳節藻，其中 47 種為新種(表一)。Howe (1917, 1918)認為 Kjellman 所建立的不同物種名稱，有許多其實只是因為配子體及四分孢子體外觀及內部結構的不同而區分為兩物種。因此，後人研究將 Kjellman 所提出的許多物種，歸併成同一物種(Papenfuss and Chiang, 1969; Papenfuss *et al.*, 1982; Huisman and Borowitzka, 1990)。近年來，Margruder (1984)培養 *Galaxaura oblongata* (Ellis *et Solander*) Lamouroux (現被轉移為 *Tricleocarpa cylindrica* (Ellis *et Solander*) Huisman *et Borowitzka*)，並觀察其生活史，發現與其它乳節藻屬的種類生活世代交替不同，具有微小的四分孢子體(多數物種皆為巨大的四分孢子藻體)，屬於異型世代交替(heteromorphism)類型。以此觀點出發，Huisman and Borowitzka (1990)觀察乳節藻屬各物種之生殖結構發育過程，發現 *G. cylindrica* (Ellis *et Solander*) Lamouroux 及 *G. oblongata* (Ellis *et Solander*) Lamouroux 皆具有側絲(paraphysis)和周生體(pericarp)，而其他種類如 *G. marginata* (Ellis *et Solander*) Lamouroux *G. obtusata* (Ellis *et Solander*) Lamouroux 及 *G. rugosa* (Ellis *et Solander*) Lamouroux 則不具此構造；因此，根據 *G. cylindrica* (Ellis *et Solander*) Lamouroux 及 *G. oblongata* (Ellis *et Solander*) Lamouroux 的生活史及生殖結構的不同，他們建立出一新屬白果藻屬(*Tricleocarpa*)。

在紅藻親緣關係的研究中，有許多基因被選擇用來進行分子生物學上的親緣關係建立，如 SSU 基因、LSU 基因、ITS 序列、*rbcL* 序列等基因(Ragan *et al.*, 1994; Freshwater *et al.*, 1994; Patwary *et al.*, 1998; Haper and Saunders, 2001; Lin *et al.*, 2001a, b)，其中，又以 *rbcL* 序列被許多學者廣為使用(Freshwater *et al.*, 1994; Lin *et al.*, 2001a, b; Lin *et al.*, 2002; Lin and Fredericq, 2003; Gurgel *et al.*, 2003; Gurgel and Fredericq, 2004; Hanyuda *et al.*, 2004; Lin *et al.*, 2004)。利用 *rbcL* 序列進行紅藻分類的研究歷史上，Freshwater *et al.* (1994)為最先使用 *rbcL* 序列於紅藻親緣關係研究並集大成者，他們利用此段序列，重建紅藻門各綱各目各科之間的關係，證實紅藻門的確只有兩個綱存在：頭髮菜綱(Bangiophycidae)和真紅藻綱(Florideophycidae)。另外，先前依照形態及生殖結構特徵，有一些藻種被歸類至同一目的藻種，顯然是多系群(polyphyly)，需進一步的研究。然而，雖然 *rbcL* 序列解決部分紅藻門內親緣關係的問題，但由於此段序列的演化速率過快，使得一些分類階層較高的紅藻類群間的關係，在分析上產生誤差(Saunders and Kraft, 1997)。根據 Freshwater *et al.* (1999)的分析比較，*rbcL* 序列的確較 SSU 基因和 LSU 基因的演化速率快，因此不適合用來分析分類階層較高的紅藻間親緣關係，如目間或科間關係，但紅藻門綱間的關係似乎未受到影響，*rbcL* 序列分析結果與 SSU 基因和 LSU 基因結果相一致，紅藻門包含兩個綱的存在。雖然有演化速率較快的問題，由於 *rbcL* 序列為一段葉綠體胞器內基因組的基因，負責轉錄轉譯出卡爾文循環(Calvin Cycle)中固定 CO₂ 的酵素(Rubisco)(也就是一段會轉錄轉譯出蛋白質的基因)，因此序列較為保守，幾乎沒有缺失(deletion)和插入(insertion)突變的發生，在分析比較上較為容易。此外，演化過快的問題在分類階層較低的紅藻中，如屬間或種間關係，對於分析的結果不會造成很大的影響；因此，也有許多學者利用此段基因，成功的釐清紅藻屬間及種間的親緣關係問題(Lin *et al.*, 2001a, b; Lin *et al.*, 2002; Lin and Fredericq, 2003; Lin *et al.*, 2004)。所以，若只是探討紅藻屬間及種間親緣關係的問題，*rbcL* 序列仍是一個相當良好的分子生物親緣關係分析的基因。

台灣目前有輻毛藻屬、乳節藻屬及白果藻屬三屬被紀錄(表三)，其中，以乳節藻屬種類最多，在 22 個種類當中，目前有 11 個種類被接受(Guiry and Nic Dhoncha, 2003)。

然而，這些紀錄多為零星的紀錄報告，尚無專人作一個全面深入的探討研究。

基於乳節藻屬許多種類生活史尚不了解，且多數學者皆以外部形態及部分內部結構作為一個分類的依據，將其中許多種類認為是同種異名(synonym)。此外，目前尚未有學者利用分子分析方式研究乳節藻科鈣化藻屬的分類問題和其類緣關係。因此，筆者於台灣和世界各地廣泛收集各種乳節藻科鈣化藻屬的標本，藉由外部形態及內部結構之觀察，並配合 *rbcL* 序列，希望釐清乳節藻科鈣化藻屬之分類問題及其親緣關係。

表一、Kjellman的乳節藻屬分類系統表。

種類	模式標本地	世界分佈				備註
		地中海	大西洋	太平洋	印度洋	
Section Rhodura						
<i>G. radis</i> Kjellman	Tonga.	-	-	+	-	
<i>G. comans</i> Kjellman	Guadeloupe, West Indies.	-	+	-	-	
<i>G. liebmanni</i> (Areschoog) Kjellman	Near Veraacruz, Mexico.	-	+	-	-	
<i>G. collabens</i> J. G. Ag.	Rottnest Island, western Australia.	-	-	-	+	
<i>G. flagelliformis</i> Kjellman	Key West, Florida, U.S.A.	-	+	-	-	
<i>G. subverticillata</i> Kjellman	St Croix, West Indies	-	+	-	-	
<i>G. delabida</i> Kjellman	St. Thomas, Virgin Island, West Indies.	-	+	-	-	
<i>G. ramulosa</i> Kjellman	Pernambuco, Brazil.	-	+	-	-	
<i>G. fruticulosa</i> Kjellman	Oras Japonia apud Kap Nomo	-	-	+	-	
<i>G. fasciculata</i> Kjellman	Celebes, Indonesia.	-	-	+	-	
<i>G. coharens</i> Kjellman	Caledoniam	-	-	+	-	
Section Microthoe						
<i>G. rigosa</i> Solander	Jamaica, West Indies.	-	+	-	-	可能為Rhodura的配子體。
<i>G. squahida</i> Kjellman	St. Croix, Virgin Island, West Indies.	-	+	-	-	
<i>G. elongata</i> J. G. Agardh	Tonga, Northeastern Australia.	-	-	+	-	
<i>G. glabriscula</i> Kjellman	Tahiti.	-	-	+	-	
<i>G. coarctata</i> Kjellman	Canarienses	-	+	-	-	
<i>G. intricata</i> Kjellman	Bahia, Brazil.	-	+	-	-	
<i>G. cuculligera</i> Kjellman	Goto-retto, Nagasaki Prefecture, Japan.	-	-	+	-	?,需要重新檢查。
Section Papulifer						
<i>G. papillata</i> Kjellman	Cap Nomo, Southern Japan.	-	-	+	-	可能都要轉移至Tricleocarpa一屬。
Section Eugalaxaura						
<i>G. fragilis</i> Lamarek	Bahia, Brazil.	-	+	-	-	
<i>G. schimperii</i> Decaisne	Mari Rubro	-	-	+	+	
<i>G. conglutinata</i> Kjellman	Barnett River, Australia.	-	-	+	-	
<i>G. eburnea</i> Kjellman	Moorefield River, Queensland, Australia.	-	-	+	-	
<i>G. dimorpha</i> Kjellman	Timor, Indonesia.	-	-	+	-	
<i>G. constipata</i> Kjellman	Mari Mexicano apud Vera Cruz	-	+	-	-	
<i>G. cylindrica</i> (J. G. Ag.) Solander	West Indies.	-	+	-	-	
<i>G. stellifera</i> J. G. Ag.	Florida.	-	+	-	-	
<i>G. fastigiata</i> Decaisne	Manila, Philippines.	-	-	-	-	
<i>G. adriatica</i> Zanard.	Adriatic Sea.	+	-	-	-	
<i>G. pilifera</i> Kjellman	Îlot Barkly, Mauritius.	-	-	-	+	

表一 (續)。

種類	模式標本地	世界分佈					備註
		地中海	大西洋	太平洋	印度洋		
Section Heterotrichum							
<i>G. striata</i> Kjellman	Marquesas, Pacific Ocean.	-	-	+	-	?, 需要重新檢查。	
Section Brachycladia							
Subsection Disseminatae							
<i>G. lenta</i> Kjellman	Ceylon, Indian Ocean	-	-	-	+	可能都要轉移至 <i>Dichotomaria</i> 一屬。可能為 <i>Vepracula</i> 的四分孢子體。	
<i>G. pilosula</i> Kjellman	Port Jackson Nova Hollandia, Australia	-	-	+	-		
<i>G. laxa</i> Kjellman	apud Victoriam Nova Hollandia, Australia	-	-	+	-		
<i>G. arborea</i> Kjellman	Novium Hollandiam, Australia.	-	-	+	-		
<i>G. falcata</i> Kjellman	Yenoshima Japonia mense Julii	-	-	+	-		
<i>G. spathulata</i> Kjellman	Fremantle, Western Australia.	-	-	+	-		
<i>G. apiculata</i> Kjellman	Ski Japonia	-	-	+	-		
<i>G. frutescens</i> Kjellman	Bahia, Brazil.	-	+	-	-		
<i>G. stipocaulon</i> Kjellman	Bahia, Brazil.	-	+	-	-		
<i>G. clavigera</i> Kjellman	Lasgori, Somalia.	-	-	-	+		
<i>G. marginata</i> Solander	Bahamas, West Indies.	-	+	-	-		
<i>G. tenera</i> Kjellman	Mombasa, Kenya.	-	-	-	+		
<i>G. contigua</i> Kjellman	Hawaiian Islands.	-	-	+	-		
Subsection Soriferac							
<i>G. diessingiana</i> Zanard.	Port Natal, South Africa.	-	-	-	+	可能都要轉移至 <i>Dichotomaria</i> 一屬。可能為 <i>Brachycladia</i> 的配子體。	
Section Vepracula							
<i>G. hystrix</i> Kjellman	Goto Japonia	-	-	+	-		
<i>G. vepracula</i> Kjellman	Madagascar	-	-	-	+		
<i>G. ventricosa</i> Kjellman	Sandwichs	-	+	-	-		
<i>G. infirma</i> Kjellman	oram occidentalem Africa meridionalis	-	-	+	-	?, 需要重新檢查。	
Section Lavifrons							
<i>G. magna</i> Kjellman	Cape Agulhas, Cape Province, South Africa.	-	+	-	-		
<i>G. angustifrons</i> Kjellman	Salvador, Bahia, Brazil.	-	+	-	-		
Section Dichotomaria							
Subsection Cameratae							
<i>G. montiformis</i> Kjellman	Bahia, Brazil.	-	+	-	-	可能都要轉移至 <i>Dichotomaria</i> 一屬。可能為 <i>Spissac</i> 的四分孢子體。	
<i>G. breviaristulata</i> Kjellman	Port Natal, South Africa.	-	-	-	+		

表一(續)。

種類	模式標本地	世界分佈				備註
		地中海	大西洋	太平洋	印度洋	
<i>G. effusa</i> Kjellman	Port Natal, South Africa.	-	-	-	+	
<i>G. robusta</i> Kjellman	Nosy-Be, Madagascar.	-	-	-	+	
<i>G. dolicharthra</i> Kjellman	New South Wales, Australia.	-	-	+	-	
Subsection Spissae						
<i>G. tumida</i> Kjellman	Habrone Bay, Australia	-	-	+	-	可能為Cameratae的配子體。
<i>G. insignis</i> Kjellman	Nosy-Be, Madagascar.	-	-	-	+	
<i>G. corymbifera</i> Kjellman	Port Natal, South Africa.	-	-	-	+	
<i>G. obtusata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Bahamas, West Indies.	-	+	-	-	
<i>G. umbellata</i> (Esper) J. G. Ag.	West Indies.	-	+	-	-	
<i>G. decussata</i> J. G. Agardh	Barbados Islands, West Indies.	-	+	-	-	

表二、全球乳節藻科鈣化藻屬種類一覽表。

種類	模式標本地	備註
Actinotrichia Decaisne		
<i>A. fragilis</i> (Forsskål) Bergesen	Mokha, Yemen.	目前承認名稱。
<i>A. rigida</i> (Lamouroux) Decaisne	"la mer des Indes".	為 <i>A. fragilis</i> 的同種異名。
<i>A. robusta</i> Iteno	Yonaguni Island, Japan.	目前承認名稱。
Galaxaura Lamouroux		
<i>G. acuminata</i> Kjellman ex Butters	Waianae, Oahu.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. adriatica</i> Zanardini	Adriatic Sea.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. angustifrons</i> Kjellman	Silvador, Bahia, Brazil.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. annulata</i> Lamouroux	Madagascar (Indes Orientales).	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. apiculata</i> Kjellman	Ski, Japan.	目前承認名稱。
<i>G. arborea</i> Kjellman	Novam Hollandiam, Australia.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. arviculata</i> Tanaka	Bonin Islands	目前承認名稱。
<i>G. barbata</i> Chou	Santa Island, Galápagos Islands, Ecuador.	目前承認名稱。
<i>G. beckeri</i> Schmitz ex Mazza	Port Natal, South Africa.	為 <i>G. disingiana</i> 的同種異名。
<i>G. breviarviculata</i> Kjellman	Port Natal, South Africa.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. canaliculata</i> (Kützting) Kürzing	The coast of Brazil.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. capensis</i> Brown et Jarman	?	目前承認名稱。
<i>G. clavigera</i> Kjellman	Lasgori, Somalia.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. cliffonii</i> Harvey	Fremantle, western Australia.	為 <i>Ganonema farinosum</i> (Lamouroux) Fan et Wang 的同種異名。
<i>G. coarctata</i> Kjellman	Canary Islands.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. cohaerens</i> Kjellman	New Caledonia, Pacific Ocean.	為 <i>G. divaricata</i> 的同種異名。
<i>G. collabens</i> J. Agardh	Rottnest Island, western Australia.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. comans</i> Kjellman	Guadeloupe Island, West Indies.	目前承認名稱。
<i>G. conglutinata</i> Kjellman	Barnett River, Australia.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. constipata</i> Kjellman	Vera Cruz, Gulf Coast of Mexico.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. contrigua</i> Kjellman	Hawaiian Islands.	目前承認名稱。
<i>G. corymbifera</i> Kjellman	Port Natal, South Africa.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. cuculligera</i> Kjellman	Goto-retto, Nagasaki Prefecture, Japan.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. cylindrica</i> (Solander) Lamouroux	?	目前承認名稱。
<i>G. cylindrica</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Presumably the West Indies.	為 <i>T. cylindrica</i> 的同種異名。
<i>G. dactylophora</i> Piccone et Grunow	Bay of Assab, Ethiopian Red Sea coast.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. decaisnei</i> J. Agardh	Barbados Islands, West Indies.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. delabida</i> Kjellman	St. Thomas, Virgin Islands, West Indies.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. dichotoma</i> Lamouroux ex Decaisne	West Indies.	目前承認名稱。

表二 (續)。

種類	模式標本地	備註
<i>G. dioxingiana</i> Zanardini	Port Natal, South Africa.	目前承認名稱。
<i>G. dilatata</i> Kützting	Antigua, Leeward Islands.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. dimorpha</i> Kjellman	Timor, Indian Ocean.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. distenda</i> Harvey	?	為 <i>Peyssonnelia distenta</i> (Harvey) Yamada 的同種異名。
<i>G. divaricata</i> (Linnaeus) Huisman et Townsend	Oceano Asiatico.	目前承認名稱。
<i>G. dollicarhra</i> Kjellman	New South Wales, Australis.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. eburnea</i> Kjellman	Queensland, Australia.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. effusa</i> Kjellman	Port Natal, South Africa.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. elegans</i> Tanaka	Garanbi, Formosa.	目前承認名稱。
<i>G. elongata</i> J. Agardh	White Sunday Islands, Tonga, N.E. coast of Australia.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. falcata</i> Kjellman	Japan.	目前承認名稱。
<i>G. fasciculata</i> Kjellman	Celebes Island, Pacific Ocean.	目前承認名稱。
<i>G. fastigiata</i> Decaisne	Manila, Philippines.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. filamentosa</i> Chou ex Taylor	Sulphur Bay, Clarion Island, Revilla Gigedo Islands, Mexico.	目前承認名稱。
<i>G. flagelliformis</i> Kjellman	Key West, Florida.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. fragilis</i> Lamarek	Bahamas, West Indies.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. fragilis</i> f. <i>brachyarhra</i> Kjellman	Bahamas, West Indies.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. frutescens</i> Kjellman	Bahia, Brazil.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. fruticulosa</i> Lamouroux	West Indies.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. fruticulosa</i> Kjellman	Cape Nomo, Japan.	目前承認名稱。
<i>G. glabrituscula</i> Kjellman	Tahiti.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. hawaiiiana</i> Butters	French Frigate Shoal and Bard Island, Hawaiian Island.	目前承認名稱。
<i>G. hystrix</i> Kjellman	Gotô, Japan.	目前承認名稱。
<i>G. incurata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Bahamas, Virgin Islands, West Indies.	轉至 <i>Actinotrichia</i> 一屬 (???, De Toni, 1889)。
<i>G. insignis</i> Kjellman	Nosy Bé, Malagasy Republic.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. intermedia</i> Chou	Black Beach Anchorage, Isla Santa Maria, Galapagos Islands,	目前承認名稱。
<i>G. intricata</i> Kjellman	Bahia, Brazil.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. janoides</i> Lamouroux	Presumably the West Indies.	目前承認名稱。
<i>G. kjellmanii</i> Weber-van Bosse	Sulu Islands, Malay Archipelago.	目前承認名稱。
<i>G. lapidescens</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Not specified (Presumably the West Indies).	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. lapidescens</i> f. <i>villosa</i> J. Agardh	?	目前承認名稱。
<i>G. lapidescens</i> var. <i>annuligera</i> Piccone et Grunow	Bay of Assab, Ethiopian Red Sea coast.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. lichenoides</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Bahamas, West Indies.	目前承認名稱。
<i>G. latifolia</i> Tanaka	Keiung, Dairi, Formosa	目前承認名稱。
<i>G. laxa</i> Kjellman	Hollandia, Australia.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。

表二 (續)。

種類	模式標本地	備註
<i>G. lenta</i> Kjellman	Ceylon, Sri Lanka, Indian Ocean.	目前承認名稱。
<i>G. liebmanni</i> (Areschoug) Kjellman	Vera Cruz, Mexico.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. magna</i> Kjellman	Cape Agulhas, Cape Province, South Africa.	目前承認名稱。
<i>G. marginata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Bahamas, West Indies.	目前承認名稱。
<i>G. marginata</i> var. <i>dilitata</i> (Kützting) J. Agardh	Antigua, Leeward Islands.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. marginata</i> var. <i>linearis</i> (Kützting) J. Agardh,	?	目前承認名稱。
<i>G. mauiana</i> Buters	Napili Harbor, Maui.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. mauritiana</i> Borgesen	Mauritius.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. moniliformis</i> Kjellman	Bahia, Brazil.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. natalensis</i> Kylin	Port Natal, South Africa.	為 <i>G. disingiana</i> 的同種異名。
<i>G. oblongata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Presumably the West Indies.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. obtusata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Bahama Islands, West Indies.	目前承認名稱。
<i>G. obtusata</i> var. <i>major</i> Taylor	West Indies.	目前承認名稱。
<i>G. occidentalis</i> Borgesen	Danish, Virgin Island, West Indies.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. pacifica</i> Tanaka	Bonin Islands; Garambi, Formosa.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. papillata</i> Kjellman	Cape Nomo, Japan.	目前承認名稱。
<i>G. pikeana</i> Dickie	Mauritius.	為 <i>Titanophora pikeana</i> (Dickie) Feldmann 的同種異名。
<i>G. plifera</i> Kjellman	Barkley Island, Mauritius.	目前承認名稱。
<i>G. plicata</i> Kützting	St. Croix, Virgin Island, West Indies.	目前承認名稱。
<i>G. ramulosa</i> Kjellman	Pernambuco, Brazil.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. rigida</i> Lamouroux	La mer des Indes.	為 <i>A. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. robusta</i> Kjellman	Nosy Bé, Madagascar.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. rudis</i> Kjellman	Friendly, Tonga Islands.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. rugosa</i> (Ellis et Solander) Lamourou	Jamica, West Indies.	目前承認名稱。
<i>G. rugosa</i> var. <i>annulata</i> (Lamouroux) Piccone	Madagascar (Indes Orientales).	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. schimperii</i> Decaisne	The Red Sea.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. sibogae</i> Weber-van Bosses	Iles Karkaralong	目前承認名稱。
<i>G. spathulata</i> Kjellman	Fremantle, western Australia.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. squarida</i> Kjellman	St. Croix, Virgin Islands, West Indies.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. stellifera</i> J. Agardh	Florida.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. stricta</i> Kjellman	Marguesas, Pacific Ocean.	目前承認名稱。
<i>G. stupocaula</i> Kjellman (as <i>G. stupocaulon</i>)	Bahia, Brazil.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. subfruticulosa</i> Chou	Sulphur Bay, Clarion Island, Revilla Gigedo Islands, Mexico.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. subverticillata</i> Kjellman	St. Croix, Virgin Islands, West Indies.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. tenera</i> Kjellman	Mombasa, Kenya.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。

表二 (續)。

種類	模式標本地	備註
<i>G. tomentosa</i> Kützing	The east coast of Mexico.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. tumida</i> Kjellman	Habrone Bay, Australia.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. umbellata</i> (Esper) Lamouroux	Antilles, West Indies.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. ventricosa</i> Kjellman	Gabon River, West Africa.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. veprecula</i> Kjellman	Madagascar.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. versicolor</i> Sonder	Swan River, Western Australia.	為 <i>Amphiroa anceps</i> (Lamarck) Decaisne 的同種異名。
<i>G. vietnamensis</i> Dawson	?	目前承認名稱。
<i>G. yacuyamensis</i> Tamaka	Funauke, Island, Ryukyu Islands, southern Japan.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. yamadai</i> Itono	Western end of the Strait of Komiya, Amami Island, Micronesica	目前承認名稱。
<i>Tricleocarpa</i> Huisman et Solander		
<i>T. cylindrica</i> (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka	Presumably the West Indies.	目前承認名稱。
<i>T. fragilis</i> (Linnaeus) Huisman et Townsend	Jamaica, West Indies.	目前承認名稱。
<i>T. oblongata</i> (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka	Presumably the West Indies.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。

表三、台灣產乳節蕨種類紀錄一覽表。

種類	台灣先前發表文獻	備註
<i>Actinotrichia</i> Decaisne		
<i>A. rigida</i> (Lamouroux) Decaisne, 1842.	Ariga, 1920; Lewis and Norris, 1987.	為 <i>A. fragilis</i> 的同種異名。
<i>A. fragilis</i> (Forssk.) Borgesen, 1932: 6.	Chihara, 1970, 1975; Lewis and Norris, 1987; Shen and Fan, 1950; Tseng, 1941.	目前承認名稱。
<i>Galaxaura</i> Lamouroux		
<i>G. arborea</i> Kjellman, 1900: 72.	Ariga, 1920; Chiang, 1962a; Lewis and Norris, 1987; Yendo, 1918; Yosikawa and Yoshikawa, 1977.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. canaliculata</i> Kützting, 1849: 530.	Heydrich, 1894; Lewis and Norris, 1987; Shen and Fan, 1950.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. clavigera</i> Kjellman, 1900: 76.	Chiang, 1962b; Lewis and Norris, 1987; Itono, 1977; Okamura, 1931, 1936; Shen and Fan, 1950; Tanaka, 1936.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. cylindrica</i> (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816:264.	Yoshida <i>et al.</i> , 1990.	為 <i>T. cylindrica</i> 的同種異名。
<i>G. distenta</i> Harvey, 1859: 331.	Ariga 1920; Lewis and Norris 1987.	為 <i>Peyssonmelia distenta</i> (Harvey) Yamada 的同種異名。
<i>G. elegans</i> Tanaka, 1935: 52.	Lewis and Norris, 1987; Okamura, 1936; Shen and Fan, 1950; Tanaka, 1935, 1936.	目前承認名稱。
<i>G. elongata</i> J. Agardh, 1876:529.	Lewis and Norris, 1987; Itono, 1977; Okamura, 1936; Shen and Fan, 1950; Tanaka, 1936; Tseng, 1941; Yendo, 1916b; Yoshigawa and Yoshikawa, 1977.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. falcata</i> Kjellman, 1900: 73.	Ariga, 1920; Horikawa, 1919; Lewis and Norris, 1987; Taniguti, 1976.	目前承認名稱。
<i>G. fasciculata</i> Kjellman, 1900: 53.	Lewis and Norris, 1987; Itono, 1977; Okamura, 1936; Shen and Fan, 1950; Tanaka, 1936; Tseng, 1941.	目前承認名稱。
<i>G. fastigiata</i> Decaisne, 1842: 116.	Ariga, 1920; Chiang, 1962a, 1962b; Chihara, 1970, 1975; Lewis and Norris, 1987; Itono, 1977; Okamura, 1931, 1936; Segawa, 1974; Shen and Fan, 1950; Tanaka, 1936; Taniguti, 1976; Yoshikawa and Yoshikawa, 1977.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。
<i>G. filamentosa</i> Chou in Taylor, 1945: 139.	Lewis and Norris, 1987; Itono, 1977.	目前承認名稱。
<i>G. lapidescens</i> (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 264.	De Toni, 1895; Lewis and Norris, 1987.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. lapidescens f. villosa</i> J. Agardh, 1876: 530.	Heydrich, 1894; Lewis and Norris, 1987; Okamura, 1897; Shen and Fan, 1950	目前承認名稱。
<i>G. latifolia</i> Tanaka, 1935: 54.	Lewis and Norris, 1987; Okamura, 1935a, 1936; Shen and Fan, 1950; Tanaka, 1935, 1936.	目前承認名稱。
<i>G. oblongata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 262.	Chiang, 1973a, 1973b; Chiang and Wang, 1987; Huang, 1990; Lewis and Norris, 1987; Okamura, 1935b; Silva <i>et al.</i> , 1987; Su <i>et al.</i> , 1982, Yang <i>et al.</i> , 1994; Yoshida <i>et al.</i> , 1990.	為 <i>T. fragilis</i> 的同種異名。

表三 (續)。

種類	台灣先期發表文獻	備註
<i>G. obtusata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 262.	Lewis and Norris, 1987; Itono, 1977; Okamura, 1936; Papenfuss <i>et al.</i> , 1982; Shen and Fan, 1950; Su <i>et al.</i> , 1982; Tanaka, 1936; Tseng, 1941.	目前承認名稱。
<i>G. pacifica</i> Tanaka, 1935: 55.	Lewis and Norris, 1987; Itono, 1977; Okamura, 1935a, 1936; Shen and Fan, 1950; Tanaka, 1935, 1936.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. robusta</i> Kjellman, 1900: 85.	Chihara, 1970, 1975; Lewis and Norris, 1987; Okamura, 1936; Segawa, 1974; Shen and Fan, 1950; Tanaka, 1936.	為 <i>G. obtusata</i> 的同種異名。
<i>G. rudis</i> Kjellman, 1900: 43.	Lewis and Norris, 1987; Okamura, 1931, 1936; Shen and Fan, 1950; Tanaka, 1936; Tseng, 1941.	為 <i>G. rugosa</i> 的同種異名。
<i>G. tenera</i> Kjellman, 1900:	Chiang, 1973a, 1973b; Chiang and Wang, 1987; Lewis and Norris, 1987; Papenfuss <i>et al.</i> , 1982	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>G. marginata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 264.	Chiang, 1973a, 1973b; Huang, 1990; Lewis and Norris, 1987; Okamura, 1935a; Papenfuss <i>et al.</i> , 1982; Silva <i>et al.</i> , 1987; Su <i>et al.</i> , 1982; Yang <i>et al.</i> , 1994.	目前承認名稱。
<i>G. veprecula</i> Kjellman, 1900: 80.	Ariga, 1920; Chihara, 1975; Lewis and Norris, 1987; Itono, 1977; Okamura, 1936; Rho, 1958; Shen and Fan, 1950; Tanaka, 1936; Tseng, 1983; Yendo, 1918.	為 <i>G. marginata</i> 的同種異名。
<i>Tricleocarpa</i> Huisman et Borowitzka		
<i>T. cylindrica</i> (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka, 1990.	Huang, 1999a; Huang 1999b; Wang and Chiang, 2001a	目前承認名稱。
<i>T. fragilis</i> (Linnaeus) Huisman et Townsend, 1993.	Wang and Chiang, 2001a	目前承認名稱。

貳、乳節藻科鈣化藻屬的特徵

一、藻體形態

(一)外部形態(引自 Ellis and Solander, 1786; Huisman and Borowitzka, 1990)

在乳節藻科鈣化藻屬的外部形態，多為直立多軸形式，具有鈣化，藻體呈圓柱狀或扁平狀(圖一 A、D、G、J、L)。有些種類的配子體外表光滑或有少許的毛狀構造產生；有些種類的四分孢子體的葉狀體則整株呈毛狀。若單就外部形態分類，易將某些種類的四分孢子體及其配子體認定為兩種不同的種類(圖一 B、C)。

(二)內部結構(引自 Huisman and Borowitzka, 1990)

藻體經由橫向切面後，可分為兩個部分，分別為皮層及髓層(圖一 B、C、E、F、H、I、K、M)。鈣化多發現位於皮層，隨著藻體發育晚，鈣化向內延伸至髓層。皮層大多為 3-5 個細胞層，皮層細胞由外向內逐漸變大，排列較為規則(圖一 B、C、E、F、H、I、K、M)。髓層則由許多絲狀體細胞構成，排列較為鬆散(圖一 B、C、E、F、H、I、K、M)。在有些種類，皮層於配子體及四分孢子體的結構有所不同，變化多發生在四分孢子體上，*G. rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux 的皮層則由許多長及短的同化絲狀體密實的排列構成(圖一 C)，而 *G. marginata* (Ellis et Solander) Lamouroux 和 *G. obtusata* (Ellis et Solander) Lamouroux 的孢子體具有柄細胞(圖一 F、I)。

(三)表面觀和細胞學特徵(引自 Chou, 1945)

藻體表面觀的細胞皆呈五角或六角形，類似蜂窩巢狀的排列(圖二 A)，由於不同種及不同屬皆相同，因此在分類上較不具意義。在乳節藻鈣化藻屬的細胞間或細胞壁上，皆有碳酸鈣結晶沉積。由於鈣化的產生，使得乳節藻鈣化藻屬中的種類得以在自然界保存良好，而於日後形成化石供人研究。另外，這群生物的皮層最外層細胞染色後，可見一個鮮明清楚的星狀葉綠體，而此葉綠體中央具有一個圓或橢圓的蛋白核(圖二 A)。

(四)孢子的發芽(引自 Magruder, 1984; Wang and Chiang, 2001b)

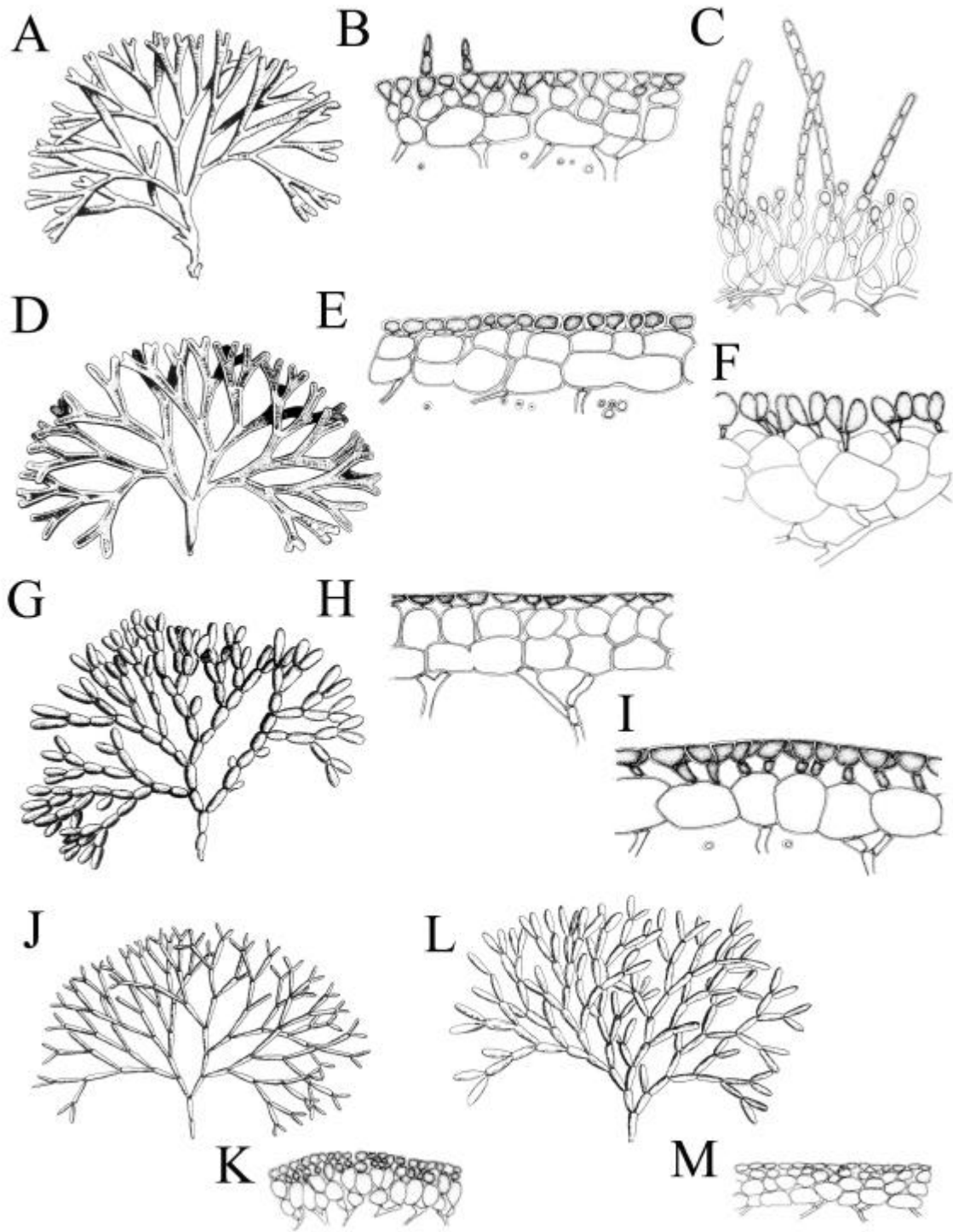
乳節藻鈣化藻屬的孢子釋放後，為一圓形且深紅色的細胞，具有細胞壁，於最外層尚有一透明膠質圍繞。當孢子掉落到適當基質時，以外層透明膠質黏附固著。根據相關研究報導(Magruder, 1984; Wang and Chiang, 2001b)，輻毛藻屬、白果藻屬及乳節藻屬的孢子萌芽型式皆是相同的，先長出單一方向或雙方向萌芽方式(圖二 B、C)，進而發育成具分枝狀微小絲狀的葉狀體(圖二 D)。顯然，孢子萌芽時的細胞分裂型式無法做為一有利的分類特徵。

(五)產毛胞(Afonso-Carrillo et al., 1996, 1997)

乳節藻鈣化藻屬有許多種類具有產毛胞(trichocyte)。產毛胞為具有產生毛狀物潛力的細胞，此細胞較鄰近細胞大，細胞壁較厚，單獨散生於藻體表面上，頂生。觀察產毛胞及鄰近細胞的排列方式可為一分類依據。至於產毛胞的產毛作用意義為何，至今仍不十分明瞭。

二、生活史(Howe, 1917, 1918; Magruder, 1984; Huisman and Borowitzka, 1990)

乳節藻科鈣化藻屬的生活史與多數紅藻生活史相同，為三相生活史，即單倍體的配子體、雙倍體果孢子體和雙倍體的四分孢子體三個階段(圖三)。在這種三相生活史中，又可細分為三種類型世代交替，分別為同型世代交替(圖三 A)、雙型世代交替(圖三 B)及異型世代交替(圖三 C)。同型世代交替即配子體及四分孢子體皆為大型植株且外觀形



圖一、乳節藻科鈣化藻屬藻體形態。A *G. rugosa* (Ellis et Slander) Lamouroux (取自 Ellis and Slander, 1786) B *G. rugosa* 的配子體分枝橫切面(取自 Huisman and Borowitzka, 1990)。C *G. rugosa* 的四分孢子體分枝橫切面(取自 Huisman and Borowitzka, 1990)。D *G. marginata* (Ellis et Solander) Lamouroux (取自 Ellis and Slander, 1786)。E *G. marginata* 的配子體分枝橫切面(取自 Huisman and Borowitzka, 1990)。F *G. marginata* 的四分孢子體分枝橫切面(取自 Huisman and Borowitzka, 1990)。G *G. obtusata* (Ellis et Solander) Lamouroux(取自 Ellis and Slander, 1786)。H *G. obtusata* 的配子體分枝橫切面(取自 Huisman and Borowitzka, 1990)。I *G. obtusata* 的四分孢子體分枝橫切面(取自 Huisman and Borowitzka, 1990)。J *T. cylindrica* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka(取自 Ellis and Slander, 1786) K *T. cylindrica* 的配子體分枝橫切面(取自 Huisman and Borowitzka, 1990)。L *T. fragilis* (Linnaeus) Huisman et Townsend(取自 Ellis and Slander, 1786)。M *T. fragilis* 的配子體分枝橫切面(取自 Huisman and Borowitzka, 1990)。

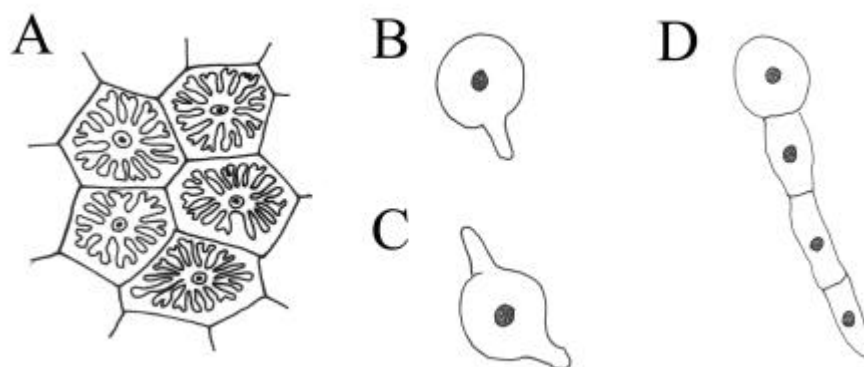
態皆相同，很難由外觀加以區分；雙型世代交替即配子體及四分孢子體雖然同樣皆為大型植株但外觀形態不相同，可輕易的尤其外觀區分出來；至於異型世代交替則是配子體為大型植株，而四分孢子體為小型植株，在野外無法由肉眼觀察到，需藉由實驗室內培養實驗才能觀察之。

三、有性生殖(Howe, 1917, 1918; Magruder, 1984; Huisman and Borowitzka, 1990)

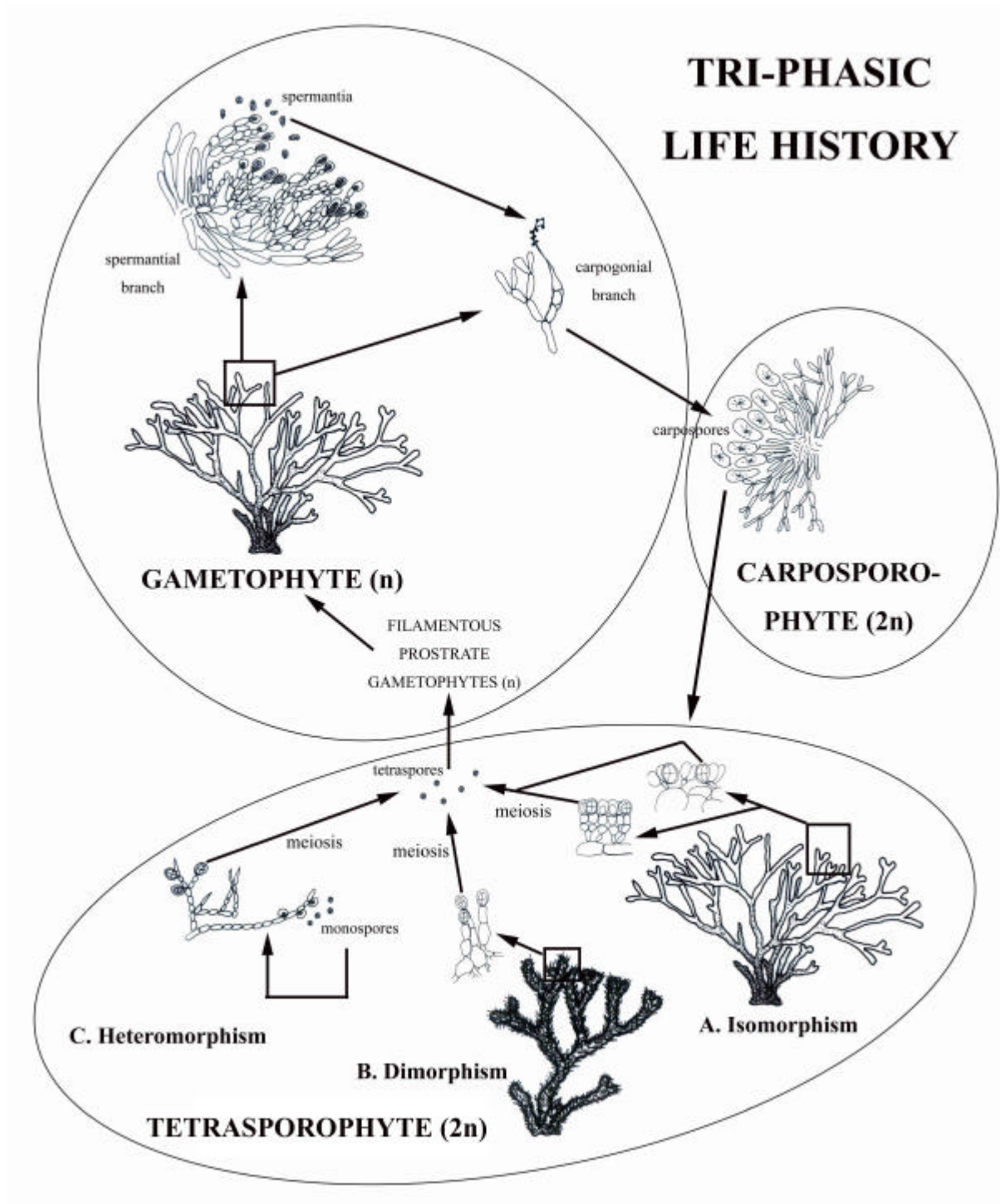
有性生殖時，產生精子和雌性配子(果胞)(圖三)。精子生長於半圓形狀的生殖窩內。生殖窩由分枝末端年輕對生皮層細胞中一特化的生殖枝發育而來。當精子由雄性生殖窩的精囊經生殖孔釋放後，經由海水的隨意傳播，附著於雌性特化生殖枝 - 果胞枝上的受精絲(圖三)，隨後將核由受精絲向下運送至果胞，與果胞的細胞核相互融合，受精後的果胞開始發育，長出許多產孢絲形成果孢子體(圖三)。

四、無性生殖(Howe, 1917, 1918; Magruder, 1984; Huisman and Borowitzka, 1990)

無性生殖目前只在果孢子體和四分孢子體中觀察到(圖三)。在果孢子體中，產孢絲末端產生果孢子囊，果孢子由果孢子囊釋放，再由雌性生殖窩的生殖孔釋放到海水中，於適當基質著床發育成日後的四分孢子體(圖三)。在四分孢子體中，於皮層最外層細胞產生四分孢子囊(圖三 A)，或於同化絲末端或側邊產生四分孢子囊(圖三 B)，或於微小絲狀的四分孢子體生產四分孢子囊(圖三 C)，這些四分孢子囊成熟後釋放四分孢子，於適當基質著床發育成日後的配子體。



圖二、乳節藻科鈣化藻屬藻種表面觀和孢子萌芽方式。A、表面觀，細胞具有一星狀的葉綠體，葉綠體中央具有一明顯的蛋白核(pyrenoid)(取自 Chou, 1945)。B、孢子單向萌芽。C、孢子雙向萌芽。D、孢子萌芽後，進一步分裂形成絲狀體。



圖三、乳節藻科鈣化藻屬藻種的三世代生活史和其生活世代交替模式。A、同型世代交替。B、雙型世代交替。C、異型世代交替。

參、前人研究

一、乳節藻之分類研究

乳節藻科的研究起源於 1758 年，首先由 Linnaeus 發表了 *Eschara fragilis* Linnaeus 和 *E. divaricata* Linnaeus 兩種藻種。隨後，1775 年，Forsskål 發表了 *Fucus fragilis* Forsskål，並將這群生物視為動物。因此，Ellis and Solander 於 1786 年，針對本群生物所作的第一個科學性描述，將這群生物歸類為 *Corallina* 的生物；*Corallina* 為 Linnaeus (1759) 所建立，並視此屬生物為一群具有鈣化的類水螅生物(polyp-like organisms)。接下來的數十年，許多研究學者都遵循相同的信念，將乳節藻視為動物。甚至，於 1812 年首創乳節藻屬(*Galaxaura*)的 Lamouroux，也將此群生物認為是一群似水螅的生物，並稱之為“Polypiers phytoides”。隨後，Lamarck (1816) 也發表了一篇有關這群鈣化生物的論文，然而，他並沒有採用乳節藻屬此名稱，而建立一新屬，以對生藻屬(*Dichotomaria*) 稱之，在其論文中，他也認為此群生物是一群無脊椎動物。Esper (1830) 更將一些乳節藻屬種類歸併至 *Tubularia*，為 Linnaeus (1759) 所建立另一個動物屬，本屬的生物在現在被認為是絕對動物。

以乳節藻屬為動物的觀點出發，使得許多早期的分類研究學者將其歸併到其他生物屬當中，如 *Alysium* (C. Agardh, 1822; Decaisne, 1842)、*Brachycladia* (Sonder, 1853; De-Toni, 1897)、*Dichotomaria* (Lamarck, 1816)、*Euhymenia* (Kützing, 1849)、*Halysium* (Kützing, 1843)、*Holonema* (Areschoug, 1854) 以及 *Zanardinia* (J. Agardh, 1876) 等。因此，1900 年以前，包括乳節藻屬，共有十多個屬被描述過。

Lamouroux 於 1812 年認為此類鈣化生物屬於隱絲藻目(Cryptonemiales)珊瑚藻科(Corallinaceae)乳節藻屬(*Galaxaura*)，並記載了七個種類，但沒有任何的描述及圖示，也尚未將物種屬名做轉移。接著，他在 1816 年，將上述七種藻種屬名轉移至乳節藻屬中，並條列出另外 5 個種類，記載這 12 個種類的本名(basionyms)及模式標本地(type localities)，分別為 *G. oblongata* (Ellis et Solander) Lamouroux (基本名：*Corallina oblongata* Ellis et Solander；模式標本地：West Indies)、*G. umbellata* (Esper) Lamouroux (基本名：*Turbinaria umbellata* Espe；模式標本地：West Indies)、*G. obtusata* (Ellis et Solander) Lamouroux (基本名：*Corallina obtusata* Ellis et Solander；模式標本地：West Indies)、*G. annulata* Lamouroux (模式標本地：Indies Orientalis)、*G. rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux (bsionym, *Corallina rugosa* Ellis et Solander；模式標本地：Jamaica, West Indies)、*G. marginata* (Ellis et Solander) Lamouroux (基本名：*Corallina marginata* Ellis et Solander；模式標本地：Bahamas, West Indies)、*G. lapidescens* (Ellis et Solander) Lamouroux (基本名：*Corallina lapidescens* Ellis et Solander；模式標本地：not specified)、*G. fruticulosa* (Ellis et Solander) Lamouroux (基本名：*Corallina fruticulosa* Ellis et Solander；模式標本地：West Indies)(此名稱與 *G. fruticulosa* Kjellman 不同，見表二)、*G. indurata* (Ellis et Solander) Lamouroux (基本名：*Corallina indurata* Ellis et Solander；模式標本地：West Indies)、*G. lichenoides* (Ellis et Solander) Lamouroux (基本名：*Corallina lichenoides* Ellis et Solander；模式標本地：West Indies)、*G. rigida* Lamouroux (模式標本地：la mer des Indies) 以及 *Galaxaura janoides* Lamouroux (模式標本地：West Indies)。之後，根據 Ellis and Solander (1786) 所發表的種類，Lamouroux (1821) 發表了一篇報告，更詳盡的描述九種乳節藻(*G. oblongata*, *G. obtusata*, *G. rugosa*, *G. marginata*, *G. lapidescens*, *G. cylindrica* (Ellis et Solander) Lamouroux、*G. fruticulosa*、*G. indurata* 以及 *G. lichenoides*)，並包含了 Ellis and Solander 文獻中圖示的形態特徵。

Decaisne (1842) 發表的文獻當中，增加三個新種，分別為 *G. major* Decaisne (模式標

本地：Nova Hollandia, Australia)、*G. schimperi* Decaisne (模式標本地：Red Sea)以及 *G. fastigiata* Decaisne (補選模式標本地：Manila, Philippines)。他同時記載 13 個種類，並根據外部形態將其分為三個組(Section)，分別為 Sect. Dichotomaria、Sect. Eugalaxaura 及 Sect. Microthoe。Sect. Dichotomaria 包含 *G. major*、*G. obtusata*、*G. oblongata* 及 *G. umbellata*；Sect. Eugalaxaura 包含 *G. cylindrica*、*G. fragilis* (Lamarck) Lamouroux ex Decaisne、*G. dichotoma* Lamouroux、*G. schimperi* 及 *G. fastigiata*；而 Sect. Microthoe 則包含 *G. lapidescens*、*G. annullata*、*G. rugosa* 及 *G. marginata*。另外，Decaisne 根據外部形態具有環狀輻毛，建立出一新屬輻毛藻屬(*Actinotrichia* Decaisne)，將 *G. rigida* Lamouroux 轉換成 *A. rigida* (Lamouroux) Decaisne。

Grunow (1874)和 J. Agardh (1876)及其他的研究學者，皆沿用依循 Decaisne 的分類法則。同時，J. Agardh 另外增添一個新的組(Section)：Sect. Alysium。並將 *G. obtusata*、*G. umbellata* 及 *G. decaisnei* J. Agardh 三種乳節藻放置於這個組。J. Agardh 將 *G. cylindrica*、*G. fragilis*、*G. dichotoma*、*G. fastigiata* 及 *G. adriatica* Zanardini 放置於 Sect. Eugalaxaura，將 *G. rugosa*、*G. annullata* 及 *G. elongata* J. Agardh 放置於 Sect. Microthoe，至於 Sect. Dichotomaria，只有 *G. lapidescens* 被納入。另外有五個種類則被 J. Agardh 簡單的描述，並未作任何的歸納，分別為 *G. indurata*、*G. fruticulosa* (Ellis et Solander) Lamouroux、*G. lichenoides*、*G. janoides* 及 *G. distenta* Harvey。

Schmitz (1889)將 *G. rugosa* 訂定為乳節藻屬的模式物種(type species)。此種說法被 Kylin (1956)所寫的“Die Gattungen der Rhodophyceen”一書中被接受；然而，Chou (1945)卻認為 *G. umbellata* 為本屬的模式物種。由於 Chou 的說法並無任何根據及引述相關文獻，引此，本篇研究以 Kylin 的說法為準則，以 *G. rugosa* 為乳節藻的模式物種。

De-Toni (1897)整理列出 22 種乳節藻，將其中一種納入 Sonder 所建立的 *Brachycladia* 一屬中。1900 年，Kjellman 大規模的整理及研究乳節藻，不像以往的研究，首度以內部結構特徵作為主要分類的準則，鑑定出 62 種乳節藻，其中 47 種為新種(表一)，但有十種先前發表的種類並未被 Kjellman 記載，分別為 *G. annulata*、*G. lapidescens* var. *annuligera* Piccone et Grunow、*G. cliftony* Harvey、*G. dactyliophora* Piccone et Grunow、*G. dichotoma*、*G. distenta*、*G. indurata*、*G. janoides*、*G. oblongata* 及 *A. rigida*。

Kjellman 將這 62 種乳節藻劃分為 9 個組，分別為 Sect. Brachycladia、Sect. Dichotomaria、Sect. Eugalaxaura、Sect. Heterotrichum、Sect. Laevifrons、Sect. Microthoe、Sect. Papulifer、Sect. Rhodura 及 Sect. Vepreculae。根據產孢組織(sporogenous tissues)的不同，將 Sect. Brachycladia 進一步細分為 Subsect. Disseminatae 及 Subsect. Soriferae 兩亞組。另外根據皮層(cortex)結構的不同，將 Sect. Dichotomaria 細分為 Subsect. Cameratae 及 Subsect. Spissae 兩亞組(表一)。

於 1911 年，Butter 首度針對太平洋的乳節藻屬藻種進行研究觀察。1917 年，根據地緣位置上的相近，Howe 認為 Dichotomaria 中 *G. obtusata* 的四分孢子體及配子體的皮層結構不同，並稱此現象為雙型世代交替(dimorphism)。參考 Kjellman (1900)的文獻，配合皮層結構特徵，*G. obtusata* 的配子體為典型的 Subsect. Spissae，而其四分孢子體為典型的 Subsect. Cameratae。緊接著，Howe 在 1918 年的研究，進一步發現 *G. marginata* 的四分孢子體屬於 Sect. Brachycladia，其配子體屬於 Sect. Vepreculae；同時也將配子體植株的 *G. squalida* Kjellman 及四分孢子體植株的 *G. flagelliformis* Kjellman 視為同一種。經由 Howe 的努力，使後來的研究學者了解到 Kjellman (1900)所鑑定的 62 種乳節藻，實際上應該要少的很多。

自 Howe 之後，相繼有許多學者致力於乳節藻的研究，同時也陸續將 Kjellman 的 62 種乳節藻視為同種異名(synonyms)，如 Howe (1920)、Weber-van Bosse (1921)、Børgesen

(1927, 1931, 1932, 1942, 1949, 1951, 1957)、Tanaka (1935, 1936)、Tseng (1941)、Svedelius (1939, 1942a, b, 1945, 1952, 1953)、Chou(1945, 1947)、Papenfuss and Chiang (1969)、Cordero (1976, 1986)、Itono (1977, 1980, 1985)、Papenfuss *et al.* (1982)、Zou and Chen (1983)、Krishnamurthy and Sundararajan (1986)、Lee and Lee (1989)、Huisman and Borowitzka (1990)、Pérez and Afonso-Carrillo (1993)等。Børgesen (1932)研究輻毛藻屬(*Actinotrichia*)時,認為*A. rigida*的第一個發現者應為Forsskål (1775),所以*Fucus fragilis* Forsskål才是合法的基本名,因此,將*A. rigida*轉換成*A. fragilis* (Forsskål) Børgesen。Svedelius (1942a, b)除了以皮層結構為分類依據外,並首度根據生殖結構發育作為分類準則,對*Galaxaura corymbifera* Kjellman (現轉移為*G. obtusata*)及*Galaxaura disingiana* Zanardini做了詳細的描述。根據Papenfuss and Chiang (1969)的報告中指出, Kjellman文獻中的乳節藻將有近50%應該被捨棄,同時詳細的討論由西印度洋區域(Western Indian Ocean Region)所收集的四種乳節藻:*Galaxaura elongata* J. Agardh、*G. oblongata*、*G. obtusata*及*G. tenera* Kjellman,將先前發表的許多物種歸併至此四個物種。Margruder (1984)針對*G. oblongata* (現在更名為*Tricleocarpa cylindrica* (Ellis *et* Solander) Huisman *et* Borowitzka)進行一連串的培养實驗,觀察到此種藻體的四分孢子體為微小且絲狀的,使得本屬分類的情況更加複雜。此外,在輻毛藻屬的研究中, Itono (1979)於日本琉球群島與那國島描述一新種*A. robusta* Itono。

接著, Papenfuss *et al.*於1982年詳細整理出西印度洋區域的乳節藻,將本區域之前發表過的30多個乳節藻種類,詳細的比對其形態特徵,認為只是九種乳節藻屬物種*G. disingiana*、*G. fasciculata* Kjellman、*G. lapidescens*、*G. lenta* Kjellman、*G. marginata*、*G. oblongata*、*G. obtusata*、*G. rugosa*及*G. subverticillata* Kjellman的同種異名。同時提供了分類檢索表、形態的描述及外部形態和皮層結構的圖示。

Huisman and Borowitzka (1990)除了比較皮層構造外,還詳盡的比較了生殖結構的發育,將澳洲海域30種之前被紀錄過的乳節藻認為只是6種乳節藻屬的同種異名,並根據生殖結構及世代交替型式的不同,建立出一新屬白果藻屬(*Tricleocarpa*),將*G. cylindrica*及*G. oblongata*轉換成*T. cylindrica*及*T. oblongata* (Ellis *et* Solander) Huisman *et* Borowitzka。因此,除了以上兩種外,還幾載了另外四種乳節藻,分別為*G. rugosa*、*G. cohaerens* Kjellman、*G. marginata*、*G. obtusata*。接著, Huisman and Townsend (1993)檢查Plukenet和Linnaeus的標本,認為*T. oblongata*的第一個發現者應為Linnaeus (1758),所以*Eschara fragilis* Linnaeus才是合法的基本名,因此,將*T. oblongata*轉換成*T. fragilis* (Linnaeus) Huisman *et* Townsend。

由以上這些研究學者的努力,他們將Kjellman文獻中的物種名作歸併,使得乳節藻的分類關係逐漸簡化。尤其Wang and Chiang (2001b)所發表的論文中,更補足了*A. fragilis*的生殖結構發育過程。綜合以上乳節藻科鈣化藻屬的研究,可分為三屬:輻毛藻屬(*Actinotrichia*)、乳節藻屬(*Galaxaura*)和白果藻屬(*Tricleocarpa*),計有40種被接受。其中,輻毛藻屬2種,乳節藻屬36種,白果藻屬2種(表二)。

二、本省研究

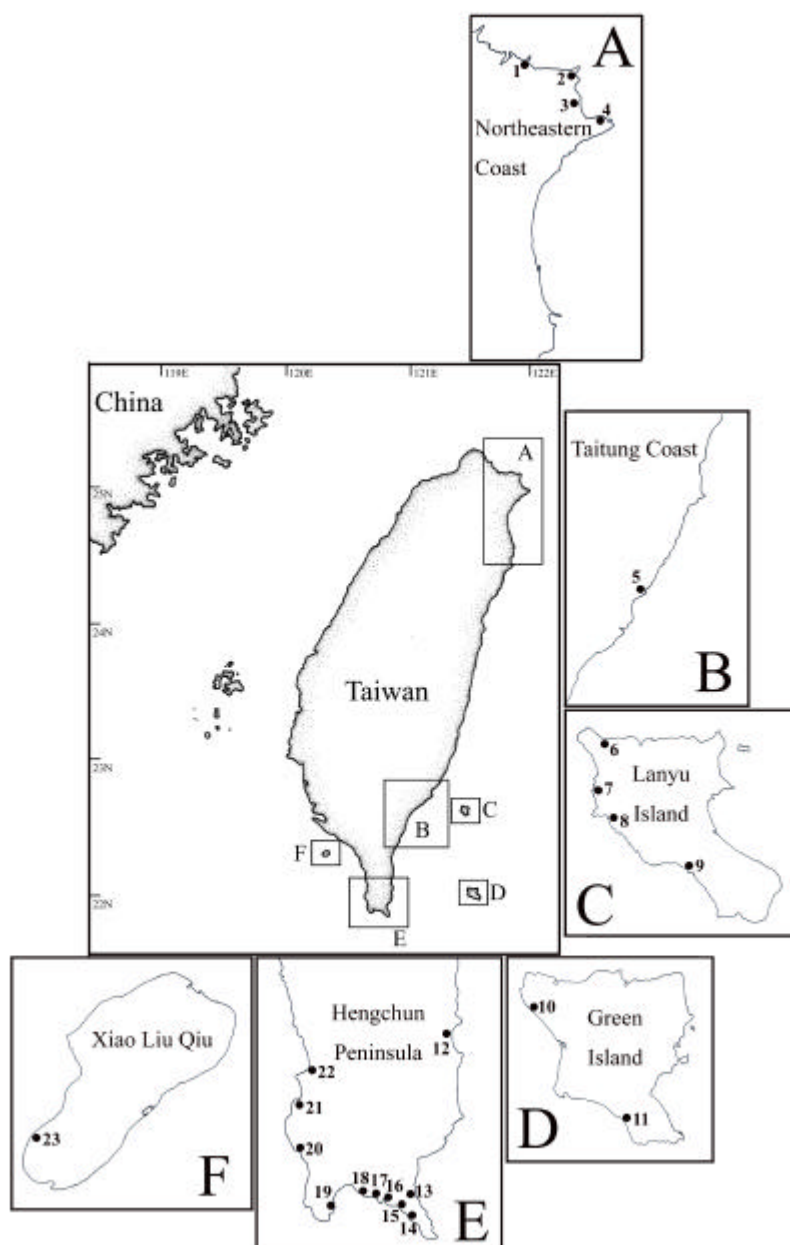
乳節藻在台灣並無系統性的研究,皆為記錄性的報告(reviewed in Lewis and Norris, 1987)。Lewis and Norris詳細整理歷年來台灣及其鄰近島嶼周遭海域底棲大型海藻所發表的文獻,並詳細條列之,在600個分類單元中,紀錄了乳節藻科鈣化藻屬24個種類。其後,相繼有研究學者,針對台灣周遭海域進行更進一步的大型底棲海藻相的研究調查,如Chiang and Wang (1987)、Huang (1990, 1999a, b)、Huang and Chang (1999)、Wang *et al.* (1993)、Wang and Chiang (1993, 1994)及Wang and Chiang (2001a)。根據以上文獻,

對於本省產曾被記載過乳節藻的種類有了更詳盡的了解，總計有 26 個種類名稱被記錄(表三)。在這 26 個名稱中，目前只有 11 個名稱被接受；其中，輻毛藻屬 1 種，乳節藻屬 8 種，白果藻屬 2 種。然而，本省對乳節藻科鈣化藻屬研究多著重海藻相的調查，尚未有人對台灣產乳節藻形態分類上有更進一步詳細的研究。

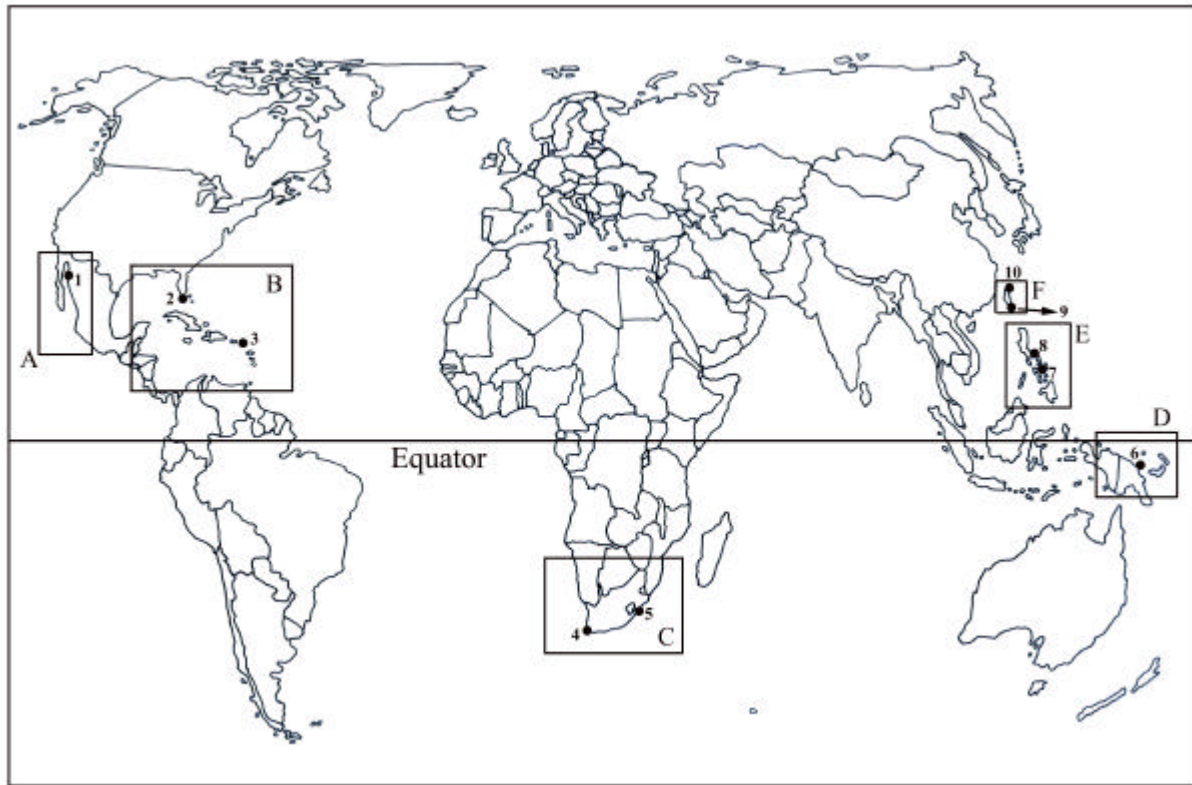
肆、材料及方法

一、藻種採集與保存

於 2001-2003 年間，密集在全省各地及其離島採集乳節藻科鈣化藻屬的藻種(圖四，表四)，部分材料由世界各地被蒐集(圖五，表四)。野外採集之新鮮藻體，取一小部分以 95% 乙醇(95% ethanol)保存，或利用乾燥劑(silica gel)保存(Chase and Hills, 1991)，作為日後 DNA 的抽取及分子生物分析；其餘部分以 5-10% 海水福馬林(5-10% formalin/seawater)浸泡或乾製成蠟葉標本，做為日後形態觀察之用。所有浸液標本或蠟葉標本存放於國立彰化師範大學生物學系或國立台東大學自然科學教育學系內。



圖四、台灣產乳節藻科鈣化藻屬採集地點圖。A、東北角：1，平浪橋；2，龍洞灣；3，澳底；4，大香蘭。B、台東海岸：5，基崙。C、綠島：6，石朗；7，大白沙。D、蘭嶼：8，五孔洞；9，開元港；10，椰油；11，紅頭村。E、恆春半島：12，九棚；13，風吹沙；14，香蕉灣；15，船帆石；16，小灣；17，大灣；18，眺石；19，出水口；20，萬里桐；21，後灣；22，海口。F、小琉球：23，烏鬼洞。



圖五、世界各地乳節藻科鈣化藻屬採集地點圖。A、加利福尼亞灣：1, Sonora。B、西印度群島：2, Florida Keys；3, Guadeloup Island。C、南非：4, Cape Proviance；5, Natal。D、新幾內亞：6, Papua New Guinea。E、菲律賓：7, Cebu；8, Bulusan。F、台灣：9, southern Taiwan；10, northern Taiwan。

二、分子分析

(一)DNA 萃取(DNA Extraction)

將酒精保存之樣本，於室溫下以蒸餾水清洗 2-3 回，並以吸水紙將樣本充分的吸乾。吸乾之樣本置入研鉢中，加入液態氮，以研磨棒研磨之；對於 Silica gel 保存之樣本，則直接以研磨棒研磨或加入液態氮後，以研磨棒研磨之。DNA 萃取以商業化藥劑 DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN, Valencia, California, USA) 之流程萃取之。首先，加入 300-500 μl 的 AP1 試劑、50 mg 的 Proteinase K 和 0.8-1 μl 的 RNAase 於先前研磨好的藻類樣本，並再次充分的研磨，此步驟主要是將細胞膜、蛋白質和 RNA 等物質分解破壞。接著，將研磨充分的樣本收集至 2 ml 的微量離心管，於 60-70 $^{\circ}\text{C}$ 的熱水中，浸泡 30 分鐘至 1 小時，使先前添加的藥品充分反應，在水浴的過程中，每隔 10-15 分鐘輕微的搖晃樣本，保持離心管內的樣本與其他藥品能夠充分混合。水浴後，添加 160 μl 的 AP2，並置於碎冰上，放入 -20 $^{\circ}\text{C}$ 的冰箱中做 24 小時隔夜處理，此步驟主要是將先前分解的蛋白質及 RNA 沉澱下來。經過在 -20 $^{\circ}\text{C}$ 下 24 小時的隔夜處理後，將樣本放入高速離心機以 13200 rpm 離心 5-6 分鐘，將先前分解的蛋白質及 RNA 沉澱離心下來，取上清液置入另一個新的 2 ml 的微量離心管。將上清液完全取出後，添加 250 μl 的 AP3 試劑和 500 μl 的 99.5% 酒精，此步驟主要沉澱 DNA。接著，將樣本放入高速離心機以 13200 rpm 離心 1-2 分鐘，將上清液丟棄。之後，將沉澱的 DNA 以 500 μl 的 AW 試劑輕輕的清洗兩次，此步驟主要是將先前添加的各種試劑洗去。清洗後，將沉澱的 DNA 溶解於 100-110 μl 的無菌蒸餾水或 AT buffer 中。將產物經由膠體電泳分析 (gel electrophoresis; 1% agarose gel in 1x TBE at 230V for 30 min)，同時添加 1-2 μl 高濃度 ethidium bromide 對 DNA 進行染色。電泳分析後，將膠體置於 UV 光的暗箱下顯影，以柯達數位相機拍攝影像，所得

表四、乳蕨科鈣化藻屬各種類、採集資訊、*rbcL*序列GenBank 序號及其各種類*rbcL*序列百分比一覽表。

種類	採集資訊	<i>rbcL</i> 序列百分比
Nemaliales		
Galaxauraceae		
Actinotrichia Decaisne		
<i>A. fragilis</i> (Forsskål) Bergesen	Wanlitung, Kenting National Park, Hengchun Peninsula, southern Taiwan; coll. S.-L. Liu, 23.vii.02	98%
<i>A. fragilis</i> (Forsskål) Bergesen	Sulpa Island, Cebu, the Philippines; coll. S.-L. Liu and L.-M. Liao, 07.xi.02	98%
<i>A. robusta</i> Itono	3 rd Nuclear Power Outlet, Kenting National Park, Hengchun Peninsula, southern Taiwan; coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 01.iv.03.	98%
<i>A. robusta</i> Itono	3 rd Nuclear Power Outlet, Kenting National Park, Hengchun Peninsula, southern Taiwan; coll. S.-M. Lin, 10.viii.02.	95%
<i>Actinotrichia</i> sp.	Chiupeng, Kenting National Park, Hengchun Peninsula, southern Taiwan; coll. S.-L. Liu, 21.vii.02	96%
Dichotomaria Lamarck		
<i>D. breviariculata</i> Kjellman	Palm Beach, Natal, South Africa; coll. M. H. Hommersand, 23.vii.93.	58%
<i>D. disingiana</i> Zandiarini	Sharks Bay, Port Alfred, Cape Province, South Africa; coll. M. H. Hommersand, 09.vii.93.	98%
<i>D. hystrix</i> Kjellman	Sailrock, Kenting National Park, Hengchun Peninsula, southern Taiwan; coll. S.-M. Lin and S.-L. Liu, 21.vii.02.	98%
<i>D. latifolia</i> Tanaka	Taishianglan, Taipei County, northeastern Taiwan; coll. S.-L. Liu and W.-L. Wang, 25.i.03.	97%
<i>D. marginata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Puerto Libertad, Gulf of California, Sonora, Mexico; coll. Jeffrey Hughey, 29.vii.96.	99%
<i>D. marginata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Palm Beach, Natal, South Africa; coll. M. H. Hommersand, 24.vii.93.	51%
<i>D. marginata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Sulpa Island, Cebu, the Philippines; coll. S.-L. Liu and L.-M. Liao, 07.xi.02.	98%
<i>D. marginata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Anorde Rocks, St. Projono, Guadeloup island, the West Indies; coll. S. Merge, 27.v.95.	98%
<i>D. marginata</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Malang Lagoon, Papua, New Guinea; coll. Mark Hay, ??.iii.96.	50%
<i>D. obtusata</i> (Ellis et Solander) Lamarck	Tiaoshih, Kenting National Park, Hengchun Peninsula, southern Taiwan; coll. C.-S. Lin, 15.vi.02.	94%
<i>Dichotomaria</i> sp.	Third Sister, Three Sisters, Riet River, north of Port Alfred, Cape Province, South Africa; coll. M. H. Hommersand, 20.vii.93.	98%
Galaxaura Lamouroux		
<i>G. "cuculligera"</i> Kjellman	Houwan, Kenting National Park, Hengchun Peninsula, southern Taiwan; coll. S.-L. Liu, 10.viii.02.	96%
<i>G. "filamentosa"</i> Chou ex Taylor	Bulusan, Sorsogon, the Philippines; coll. L.-M. Liao, 19.ii.03.	98%
<i>G. "filamentosa"</i> Chou ex Taylor	Five Caves, Orchid Island, eastern Taiwan; coll. S.-M. Lin, 17.iv.01.	94%
<i>G. "fruticulosa"</i> Kjellman	Dabausa, Green Island, eastern Taiwan; coll. S.-L. Liu, L.-C. Wang and W.-L. Wang, 28.viii.02.	94%
<i>G. "lapidescens"</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Content Key, Florida Keys, Florida Bay, Florida; coll. M. H. Hommersand, 12.iii.97.	65%
<i>G. "lapidescens"</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Las Playas Piedras, Bahía San Carlos, north of Guymas, Gulf of California, Sonora, Mexico; coll. M. H. Hommersand, 27.ii.98.	99%
<i>G. "lapidescens"</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	St. Frotjors, Guadeloupe Island, the West Indies; coll. S. Merge, 27.v.95.	49%
<i>G. "lapidescens"</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Chiupeng, Kenting National Park, Hengchun Peninsula, southern Taiwan; coll. S.-L. Liu, 11.iv.02.	98%
<i>G. pacifica</i> Tanaka	Wukueitung, Xiao Liu Qiu Island, southern Taiwan; coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 15.viii.02.	96%
<i>G. rugosa</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Chiupeng, Kenting National Park, Hengchun Peninsula, southern Taiwan; coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 11.iv.02.	95%
<i>G. rugosa</i> (Ellis et Solander) Lamouroux	Bulusan, Sorsogon, the Philippines; coll. S.-L. Liu, W.-L. Wang and L.-M. Liao, 19.ii.03.	98%
<i>Galaxaura</i> sp.	#2 Obtusata-like, FLG, Gulf of Mexico; coll. Brian Wysor and Brigitte, 08.10.00.-3-2.	75%

表四 (續)。

種類		採集資訊	rbcL序列百分比
<i>Tricleocarpa</i> Huisman et Borowitzka			
<i>T. "cylindrica"</i> (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka		Dabaisa, Green Island, eastern Taiwan; coll. S.-L. Liu, L.-C. Wang and W.-L. Wang, 28.viii.02.	98%
<i>T. cylindrica</i> (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka		Guadeloupe Island, the West Indies; coll. ???, 29.iii.95.	98%
<i>T. "fastigiata"</i> Decaisne		1 km, north of Algodones Beach, near Guymas, Gulf of California, Sonora, Mexico; coll. M. H. Hommersand, 26.ii.98.	98%
<i>T. fastigiata</i> Decaisne		PenLung Bridge, northeastern Taiwan; coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 30.vii.02.	95%
<i>T. "fragilis"</i> (Linnaeus) Huisman et Townsend		Wanlitung, Kenting National Park, Hengchun Peninsula, southern Taiwan; coll. S.-M. Lin, 10.x.02.	93%
<i>Tricleocarpa</i> sp.		Yehu, Orchid Island, eastern Taiwan; coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 08.iv.03.	75%
Acrochaetiales			
Acrochaetiaceae			
<i>Audouinella</i> Bory de Saint-Vincent			
<i>A. arcuata</i> (Drew) Garbary, Hansen et Scigel		Download from GenBank	AF029138, 87%
<i>A. violacea</i> (Kützinger) Hamel		Download from GenBank	U044033, 80%

表五、乳節藻科鈣化藻屬藻種中，用於*rbcL*基因連鎖聚合反應及定序之擴殖引子。

引子編碼	合成方向	序列	參考文獻
<i>rbcL</i> -F7	順式	5'-AAC TCT GTA GAA CGN ACA AG -3'	Lin <i>et al.</i> (2001a)
<i>rbcL</i> -F85	順式	5'-TGG GAT CCT GAC TAT GTT -3'	本研究
<i>rbcL</i> -F476	順式	5'-ACT ATC GTA GAG/A CGT GAA CGA -3'	本研究
<i>rbcL</i> -F492	順式	5'-CGT ATG GAT AAA TTT GGT CG -3'	Lin <i>et al.</i> (2001a)
<i>rbcL</i> -R562	反式	5'-ACT ACA CGT CCA TAG TT -3'	本研究
<i>rbcL</i> -R753	反式	5'-GCT CTT TCA TAC ATA TCT TCC -3'	Lin <i>et al.</i> (2001a)
<i>rbcL</i> -F993	順式	5'-GGT ACT GTT GTA GGT AAA TTA GAA GG -3'	Lin <i>et al.</i> (2001a)
<i>rbcL</i> -R1150	反式	5'-GCA TTT GTC CGC AGT GAA TAC C -3'	Lin <i>et al.</i> (2001a)
<i>rbcL</i> -Rsst	反式	5'-TGT GTT GCG GCC GCC CTT GTG TTA GTC TCA C -3'	Lin <i>et al.</i> (2001a)

影像以印表機影印之。由電泳分析確認萃取成功後，萃取之基因組 DNA 放入 -20°C 作長期保存或放入 4°C 短期保存。所得之基因組 DNA 當作之後聚合酶連鎖反應模板。

(二)基因擴增(Gene amplification)：聚合酶連鎖反應(Polymerase chain reaction; PCR)

將之前萃取基因組 DNA 當作聚合酶連鎖反應模板，並參照 Lin *et al.* (2001a)所設計引子(primer)擴增乳節藻科鈣化藻屬 *rbcL* 序列(表五)。其中，於本實驗也另外針對乳節藻科鈣化藻屬設計幾組較為專一的引子(表五)。PCR 反應藥品添加如下: Autoclaved ddWater 13 μ l 5M Betaine 10 μ l 500mM dNTP 8 μ l 5mM MgCl_2 solution 6 μ l PCR buffer 6 μ l 10mM Forward primer 2 μ l 10mM Reverse primer 2 μ l Taq Polymerase (Ampli Taq) 1 μ l 和 DNA 2 μ l，共 50 μ l。

PCR 反應過程先在 96°C 下進行 6 分鐘的 DNA 變性 (DNA denaturation)，接著進行 40-45 次循環，每一循環為在 94°C 下進行 1 分鐘的 DNA 變性、在 42°C 下進行 1 分鐘的引子連接(primer annealing)及在 72°C 下進行 1 分鐘 30 秒的 DNA 合成(DNA elongation)，循環結束後，再於 72°C 下進行 8 分鐘的 DNA 合成，反應時間約 4 小時，反應結束後，將 PCR 的產物經由膠體電泳分析(gel electrophoresis; 1% agarose gel in 1x TBE at 230V for 30 min)，同時添加 1-2 μ l 高濃度 ethidium bromide 對 PCR 產物之 DNA 進行染色。電泳後，將膠體置於 UV 光的暗箱下顯影，以柯達數位相機拍攝影像，所得影像以印表機影印之。由電泳分析確認 PCR 成功後，將 PCR 產物放入 -20°C 作長期保存或放入 4°C 短期保存。所得 PCR 產物接下來用於定序反應。

(三)定序反應及基因定序(Sequencing Reaction and Sequencing)

在 DNA 序列定序前，需再進行一次聚合酶連鎖反應，稱之為定序反應(sequencing reaction)。此步驟目的是將有螢光標定的核糖核酸 A、T、C、G 標定於我們先前的 PCR 產物。定序反應中各藥品的添加如下: BigDye 8 μ l PCR product 8.8 μ l 和 10 pmol Primer 3.2 μ l，共 20 μ l。

定序反應過程進行 25-28 次循環，每一循環在 96°C 下進行 20 秒的 DNA 變性、在 50°C 下進行 20 秒的引子連接及在 72°C 下進行 3 分鐘 30 秒的 DNA 合成，反應時間約 2 小時 30 分鐘，反應結束後，將定序反應產物放入 -20°C 作長期保存或放入 4°C 短期保存。定序反應的產物直接使用核酸自動定序儀(ABI prism 377 DNA sequence)定序。

(四)親緣關係分析(Phylogenetic analysis)

使用 Sequencher 4.0 電腦軟體程式連接(alignment)乳節藻科鈣化藻屬 *rbcL* 序列資料，並以肉眼檢查是否有任何錯誤。此連結(alignment)包含由 GenBank (National Center for Biotechnology Information, NCBI; <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)下載相關基因資料 *Audouinella arcuata* (Drew) Garbary, Hansen *et Scigel* 及 *Audouinella violacea* (Kützing)

Hamel 以做親緣關係比較中的外群(表四)。連接後，使用 PAUP* v4.0b10 電腦軟體程式建立鄰近連接(neighbor-joining; NJ)和最大簡約(maximum-parsimony; MP)親緣關係樹(Swofford, 2003)。在鄰近連接樹的建立中，先用 MODELTEST v3.06 (Posada and Crandall, 1998)尋找最適當核? 酸取代模式(nucleotide substitution model)，發現以 GTR+I+G 為最適當核? 酸取代模式。其中，I = 0.5332，而 G = 1.0666。將此模式的 I 和 G 值輸入至鄰近連接法的參數中分析，求得鄰近連接樹。在最大簡約樹的建立中，選擇以 Heuristic Search 分析法，分析選擇以 500 次的重複隨機搜尋最大簡約樹(每一步驟以隨意的 5 個核心樹開始)。先前的 500 次的重複隨機搜尋的簡約樹中，每一重複保留前 15 個簡約樹。在樹的建立後，選擇 TBR (tree-bisection reconstruction)或 NNI (nearest neighbor interchange)的檢定方式檢定所得簡約樹的簡約性，以上述方法求得最大簡約樹。所完成之親緣關係樹狀圖，利用 bootstrap 分析方法(Felsenstein, 1985)取 1000 次重複來檢驗 NJ 及 MP 樹，另外以 decay index (Bremer, 1988)檢定 MP 樹，增加統計可信度。

三、形態觀察

於蔡司解剖顯微鏡下進行徒手切片(hand-sectioned)或利用冷凍乾燥機切片(Leica CM1850)，再作內部結構觀察，或利用夾子撕裂標本體，經用壓碎法(squash method)觀察其內部結構。標本切片及內部結構的觀察之前，以 1-3% 鹽酸(1-3% HCl)進行脫鈣，再以 1-5% 苯胺藍(1-5% aniline blue)或蘇木精(aceto-iron-hematoxylin-chloral hydrate)進行染色，以蔡司光學顯微鏡觀察之；在進行染色之前，將浸? 標本於鹵素燈下進行脫色，以利內部結構染色觀察；當使用蠟葉標本時，染色前需浸泡於弱鹼性 1N NaOH 水溶液或清潔液中 24 小時，使細胞吸水膨大，再進行染色觀察。詳細染色過程如下：

(一)Aniline blue 染色(Papenfuss, 1937)

- 1、滴 1-2 滴 1-3% Aniline blue 溶液於切片或撕裂之標本組織，蓋上蓋玻片。
- 2、待染色完全，添加 1% HCl 溶液增強染色效果。
- 3、最後，添加 50% 玉米糖漿水溶液(50% KaroTM corn syrupy/distilled water)。

(二)Wittman's hematoxylin 溶液染色(Wittmann, 1965)

- 1、將組織標本至載玻片上後，於蓋玻片之一端以吸水紙將過多的水分移除。
- 2、添加 hematoxylin working solution (4g Hematoxylin powder + 1 g FeSO₄•12H₂O + 100 ml 45% Acetic acid)。
- 3、依不同藻體，染色時間需要 30 分鐘至 4 小時不等。
- 4、添加 45% 醋酸去染色，在去染色期間，可再添加 hematoxylin working solution 重新染色，此過程為可逆步驟，直到得到最佳染色效果。
- 5、經過去染色的步驟，導入 Hoyer's mounting medium，此 Hoyer's mounting medium 能夠增強染色效果。根據藻體不同，此過程需要 1-2 小時或更長的時間。
- 6、強色過程之後，以 45% 醋酸將 Hoyer's mounting medium 洗去。同時，進行序列酒精脫水(30% → 50% → 70% → 80% → 85% → 90% → 95% → 100%)，每一步脫水步驟歷時約 5 分鐘。經過序列酒精脫水，將脫水之樣本進行酒精/Xylene 序列置換(2:1 酒精: Xylene → 1:2 酒精: Xylene → 100% Xylene 溶液)，將樣本中 100% 酒精置換成 100% Xylene。
- 7、經過脫水步驟後及 Xylene 置換後，添加 Piccolyte，Piccolyte 可將組織透明化，清楚觀察內部構造。

染色後，以 1% 苯胺藍染色之樣本可滴幾滴 50% 玉米糖漿(50% KaroTM corn

syrupe/distilled water) 封片永久保存，而蘇木精染色之樣本則以 Piccolyte 封片永久保存之(Hommenrsand and Fredricq, 1997)。所染色的藻體以數位相機(CoolPix 500)拍攝之，而顯微結構則以數位攝影系統(Pixera Penguin 600CL)配合 Automontage 軟體進行拍攝。數位影像以 Photoshop 6.0 軟體剪輯處理，最後以黑白或彩色雷射印表機輸出列印之。

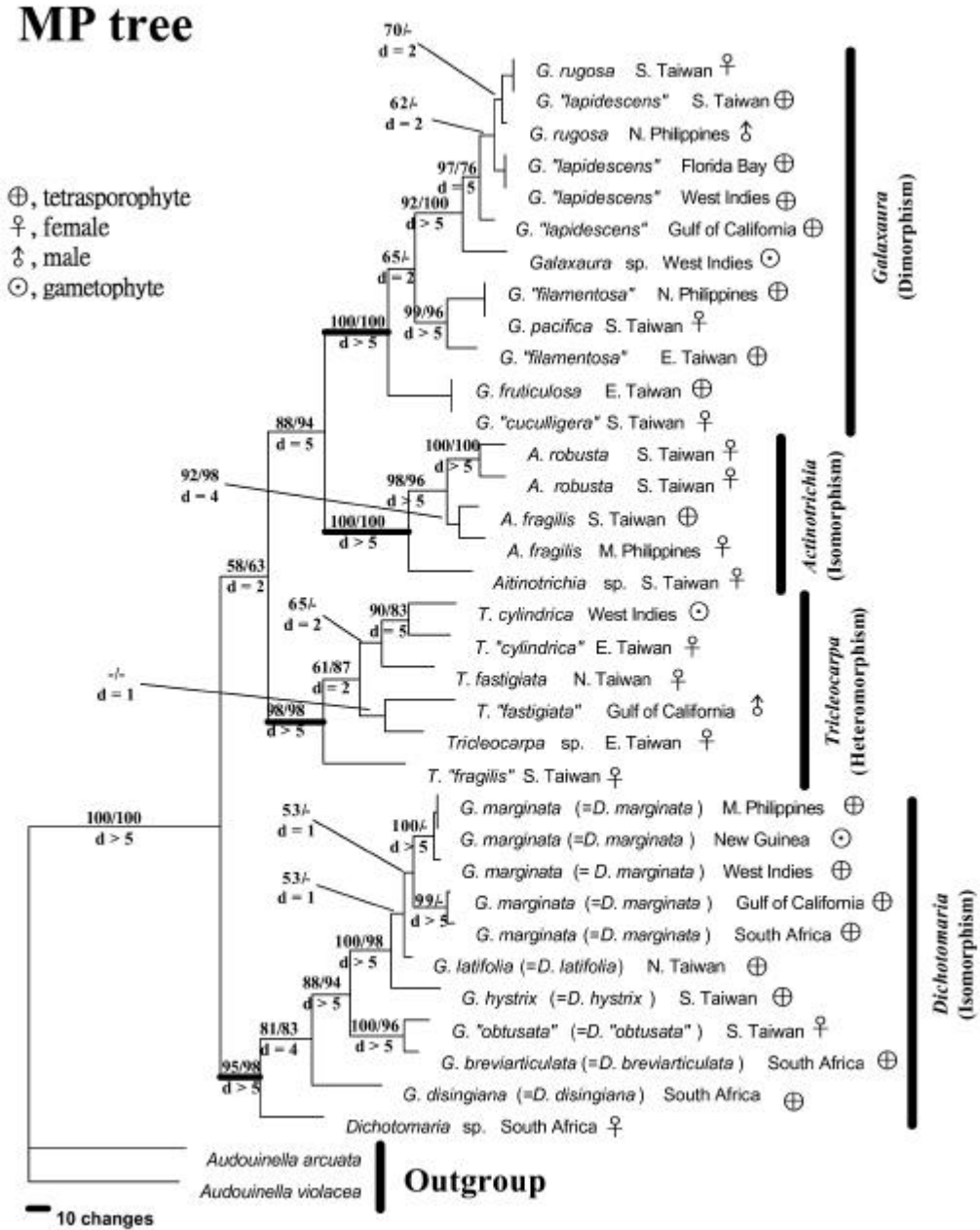
四、乳節藻科各屬形態相似性比較

將本研究鈣化藻屬與未鈣化藻屬的形態特徵將以量化，特徵量化方式參照 Kraft (1989)，缺乏該項特徵以 0 表示，具有該項特徵以 1 表示，所具特徵與 1 不同，以 2 表示，以此類推，若屬特徵同時缺乏或具有該項特徵，以 9 表示(由於本研究只針對形態相似性進行比較，因此本研究不考慮何種特徵為近裔特徵或近祖特徵)。將乳節藻科各屬特徵數值化後，繪製成一個特徵數值矩陣，將矩陣資料輸入至統計軟體 MINITAB™ (Minitab Inc., USA)中，選擇多變量分析(Multivariate Analysis)中的群聚分析法(Cluster Analysis)，進行乳節藻科各屬形態相似性分析。

伍、結果

一、分子分析

本研究共選用 36 個種類作為親緣關係分析研究(圖六)，其中 34 個種類為乳節藻科鈣化藻屬藻種，為本研究親緣關係分析的內群，其 *rbcL* 序列為全世界第一次產生；另外，在 36 個分種類中，有兩個 *Acrochaetiales* 的種類(*Audouinella arcuata* (Drew) Garbary, Hansen *et* Scagel 及 *A. violacea* (Kützing) Hamel)是從 GenBank 下載得之，做為本研究的外群。*rbcL* 序列總長 1467 個核? 酸，由於 5'端的前 60 個核? 酸在許多序列中有缺失



圖六、乳節藻科鈣化藻屬藻種最大簡約親緣關係樹(樹長 = 1266 步，CI = 0.5284，RI = 0.7479)。節間上左側數值為 MP 的 bootstrap 統計檢定值(50%)，節間上右側數值為 NJ 的 bootstrap 統計檢定值(50%)，節間下數值為 MP 的 decay index 統計檢定值。

表六、乳節藻科各鈣化藻屬間*rbcL*序列歧異度比較表。

	<i>Galaxaura</i>	<i>Actinotrichia</i>	<i>Tricleocarpa</i>	<i>Dichotomaria</i>
<i>Galaxaura</i>	—			
<i>Actinotrichia</i>	8.5%-10.7%	—		
<i>Tricleocarpa</i>	8.5%-11.2%	10.2%-12%	—	
<i>Dichotomaria</i>	9.3%-12.5%	10.4%-12.5%	8.5%-11.9%	—

的情形，因此在本研究的分析中排除。在 1407 個分析位置的最大簡約分析 (maximum-parsimony analysis) 中，有 359 個為具有訊息的分析位置 (約占總分析位置 27%)。在本研究的分析中，並無插入及缺失突變被觀察到。*rbcL* 資料的最大簡約分析只得到一個最大簡約的親緣關係樹 (樹長 = 1266 步, CI = 0.5284, RI = 0.7479)。由於鄰近聯接法 (neighbor-joining analysis) 所得的樹型與最大簡約分析相同，本研究只將最大簡約分析樹呈現 (圖六)。另外，由最大簡約分析和鄰近聯接法所進行的 bootstrap 分析值 (1000 重複; 50%) 及由最大簡約分析所進行的 bremer 分析值分別顯示在親緣關係樹節間之上及之下。

本研究中，以 2 種 *Acrochaetiales* 的兩個種類為外群的分析結果，顯示乳節藻科鈣化藻屬藻種形成一個單系群，此結果有很高的統計支持 (MP = 100, NJ = 100, D = 6) (圖六)。根據親緣關係分析結果，可觀察到四個具有高度統計可信度支持的單系群，分別為乳節藻屬單系群 (*Galaxaura* clade, MP = 100, NJ = 100, D = 6)、輻毛藻屬單系群 (*Actinotrichia* clade, MP = 100, NJ = 100, D = 6)、白果藻屬單系群 (*Tricleocarpa* clade, MP = 98, NJ = 98, D = 6) 及對生藻屬單系群 (*Dichotomaria* clade, MP = 95, NJ = 98, D = 6)。乳節藻屬單系群和輻毛藻屬單系群又構成一單系群 (MP = 88, NJ = 94, D = 5)，並位在本次分析親緣關係樹的最末端。緊接著，第二順位為白果藻屬單系群。最後，對生藻屬單系群位在本次分析親緣關係樹的最基部。顯然，根據本研究之前的分類系統，乳節藻屬 (*Galaxaura*) 屬於一多系群 (包含乳節藻屬單系群和對生藻屬單系群)。分析不同屬間序列歧異度 (表六)，乳節藻屬與輻毛藻屬的歧異度介於 8.5-10.7%，乳節藻屬與白果藻屬介於 8.5-11.2%，乳節藻屬與對生藻屬介於 9.3-12.5%，輻毛藻屬與白果藻屬介於 10.2-12%，輻毛藻屬與對生藻屬介於 10.4-12.5%，白果藻屬與對生藻屬介於 8.5-11.9%。根據序列歧異度比對結果，顯示乳節藻科鈣化藻屬間的一個序列歧異度界限為 8.5%，當歧異度大於此值之上，可判定為不同的屬。

在乳節藻屬單系群中，包含由南台灣所採集的 *Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux (配子體)、*G. "lapidescens"* (Ellis et Solander) Lamouroux (四分孢子體)、*G. pacifica* Tanaka (配子體) 和 *G. "cuculligera"* Kjellman (配子體)，東台灣採集的 *G. "filamentosa"* Chou ex Taylor (四分孢子體) 和 *G. fruticulosa* Kjellman (四分孢子體)，北菲律賓所採集的 *G. rugosa* (配子體) 和 *G. "filamentosa"* (四分孢子體)，西印度群島採集的一不知名物種 *Galaxaura* sp. 和 *G. "lapidescens"* (四分孢子體)，佛羅里達灣採集的 *G. "lapidescens"* (四分孢子體)，加利福尼亞灣採集的 *G. "lapidescens"* (四分孢子體)。根據序列歧異度比較結果 (表七)，顯示南台灣和北菲律賓的 *G. rugosa* (配子體) 及南台灣、西印度群島、佛羅里達灣和加利福尼亞灣的 *G. "lapidescens"* (四分孢子體) 為同一種 (0-1.9% 歧異度)；南台灣的 *G. pacifica* (配子體) 及北菲律賓的 *G. "filamentosa"* (四分孢子體) 為同一種 (0% 歧異度)，但與東台灣的 *G. "filamentosa"* (四分孢子體) 為不同種 (2.6% 歧異度)；南台灣的 *G. "cuculligera"* (配子體) 和東台灣的 *G. fruticulosa* (四分孢子體) 為同一種 (0% 歧異度)。在本單系群中，種內歧異度介於 0-1.9%，而種間的歧異度介於 2.6-6.2%。在以上的物種中，有三個種類的配子體及孢子體已被成功的配對，分別為 *G. rugosa* (配子體) 和 *G. "lapidescens"* (四分孢子體)、*G. pacifica* (配子體) 和 *G. "filamentosa"* (四分孢子體) 及 *G. "cuculligera"* (配子體) 和 *G. fruticulosa* (四分孢子體)。

表七、乳節藻科鈣化藻屬各物種間rbcL序列歧異度比較表。

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
1 GaRu* (T)	—																		
2 Ga"La" (T)	0.0%	—																	
3 GaRu (P)	0.6%	0.6%	—																
4 Ga"La" (F)	1.5%	1.5%	1.4%	—															
5 Ga"La" (W)	1.1%	1.1%	1.3%	0.0%	—														
6 Ga"La" (G)	1.7%	1.7%	1.5%	1.9%	1.9%	—													
7 GaSp (W)	3.6%	3.6%	4.0%	4.3%	3.8%	3.6%	—												
8 Ga"Fi" (P)	5.3%	5.4%	5.1%	5.7%	4.6%	5.3%	5.8%	—											
9 GaPa (T)	5.3%	5.4%	5.2%	5.7%	4.6%	5.2%	5.9%	0.0%	—										
10 Ga"Fi" (T)	5.0%	5.0%	4.9%	5.3%	4.5%	4.8%	5.5%	2.6%	2.6%	—									
11 GaFr (T)	5.4%	5.4%	5.4%	5.9%	5.4%	5.6%	6.0%	4.9%	4.9%	5.0%	—								
12 Ga"Cu" (T)	5.6%	5.7%	5.6%	5.9%	5.4%	5.8%	6.2%	5.1%	5.1%	5.0%	0.0%	—							
13 AcRo (T)	9.2%	9.2%	9.4%	10.4%	9.8%	9.6%	9.9%	9.5%	9.4%	9.5%	9.8%	10.0%	—						
14 AcRo (T)	9.3%	9.4%	9.5%	10.4%	10.0%	9.7%	9.7%	9.6%	9.6%	9.3%	9.7%	9.8%	1.9%	—					
15 AcFr (T)	9.0%	8.9%	9.1%	10.1%	9.2%	9.5%	9.8%	9.3%	9.1%	9.1%	8.9%	9.2%	3.4%	3.4%	—				
16 AcFr (P)	9.0%	8.9%	9.3%	10.1%	9.5%	9.5%	9.8%	8.9%	8.8%	8.9%	8.5%	8.8%	3.6%	3.5%	1.6%	—			
17 AcSp (T)	9.2%	9.1%	9.5%	10.7%	9.5%	9.9%	9.8%	9.9%	9.8%	9.6%	9.3%	9.5%	6.0%	5.3%	4.8%	4.8%	—		
18 TrCy (W)	9.6%	9.5%	9.7%	9.9%	8.9%	9.8%	10.6%	9.5%	9.5%	9.5%	9.8%	9.9%	10.8%	10.7%	10.4%	10.4%	10.2%	—	
19 Tr"Cy" (T)	9.7%	9.7%	9.8%	9.9%	8.8%	10.0%	10.5%	9.0%	9.0%	9.1%	9.5%	9.7%	10.5%	10.6%	10.6%	10.7%	10.8%	10.4%	3.3%
20 TrFa (T)	9.8%	9.8%	9.9%	9.6%	8.6%	9.6%	10.3%	9.3%	9.3%	9.1%	9.7%	10.0%	11.2%	11.0%	10.7%	10.8%	10.8%	10.8%	4.7%
21 Tr"Fa" (G)	10.5%	10.6%	10.5%	10.9%	10.2%	10.5%	10.8%	10.0%	10.0%	10.1%	10.6%	10.8%	10.9%	10.6%	10.7%	10.6%	10.8%	10.8%	5.7%
22 TrSp (T)	10.7%	10.2%	10.9%	11.2%	10.1%	10.9%	11.2%	10.6%	10.0%	9.8%	10.4%	10.6%	12.1%	11.4%	11.7%	11.8%	11.0%	11.0%	5.2%
23 Tr"Fr" (T)	10.1%	10.1%	10.0%	10.5%	9.5%	10.1%	10.7%	10.2%	10.2%	9.8%	10.4%	10.4%	12.0%	11.7%	11.4%	11.4%	11.3%	11.3%	6.9%
24 DiMa (P)	10.7%	10.9%	10.7%	11.4%	10.4%	10.4%	11.4%	10.9%	10.9%	10.6%	10.9%	11.1%	11.5%	11.5%	11.8%	11.4%	11.4%	11.4%	9.2%
25 DiMa (N)	10.8%	11.0%	10.7%	13.6%	10.4%	10.5%	11.4%	11.0%	11.0%	10.1%	12.1%	12.3%	10.9%	11.0%	11.9%	11.9%	11.7%	11.7%	9.2%
26 DiMa (W)	11.1%	11.1%	11.1%	11.8%	10.9%	10.7%	11.7%	11.2%	11.2%	10.9%	11.2%	11.4%	11.8%	11.6%	12.1%	11.7%	11.6%	11.6%	9.5%
27 DiMa (G)	10.8%	10.9%	11.0%	11.6%	10.6%	11.1%	12.1%	11.3%	11.2%	10.8%	10.9%	11.0%	11.5%	11.4%	11.4%	11.2%	11.0%	11.0%	9.0%
28 DiMa (SA)	10.9%	11.1%	11.0%	13.7%	8.3%	10.8%	11.6%	11.5%	11.5%	10.3%	12.3%	12.5%	10.9%	11.0%	11.8%	11.7%	11.4%	11.4%	9.4%
29 DiLa (T)	10.6%	10.7%	10.8%	11.3%	10.0%	10.3%	11.5%	11.1%	11.1%	10.8%	11.2%	11.3%	11.7%	11.5%	11.8%	11.3%	11.3%	11.3%	9.0%
30 DiHy (T)	11.0%	11.1%	10.9%	11.6%	10.4%	10.8%	12.5%	11.4%	11.5%	11.3%	11.6%	11.9%	12.1%	12.1%	12.4%	11.9%	12.1%	12.1%	10.1%
31 Di"Ob" (T)	11.7%	11.7%	11.6%	11.8%	11.2%	11.5%	12.0%	11.6%	11.6%	11.5%	11.3%	11.3%	12.5%	12.0%	12.7%	12.5%	11.5%	11.5%	10.0%
32 DiBr (SA)	10.6%	10.6%	10.4%	10.1%	10.2%	10.1%	11.4%	10.2%	10.2%	10.6%	10.4%	10.4%	11.3%	11.2%	11.1%	10.7%	10.4%	10.4%	9.3%
33 DiDi (SA)	11.2%	11.3%	11.3%	10.7%	9.4%	11.0%	12.3%	11.0%	11.0%	11.0%	11.4%	11.6%	11.5%	11.2%	11.9%	11.6%	11.5%	11.5%	9.8%
34 DiSp (SA)	10.4%	10.5%	10.3%	10.4%	9.3%	10.2%	10.8%	10.3%	10.3%	10.4%	10.3%	10.5%	11.7%	11.2%	11.9%	11.3%	11.0%	11.0%	9.1%
35 AuAr (Ge)	16.8%	16.8%	17.1%	17.6%	16.5%	17.0%	16.7%	16.9%	16.9%	16.9%	17.4%	17.4%	16.5%	16.5%	16.3%	16.2%	17.3%	17.3%	16.8%
36 AuVi (Ge)	17.5%	17.5%	17.7%	17.6%	18.1%	17.5%	17.8%	16.6%	16.6%	16.4%	17.1%	17.0%	17.3%	17.7%	17.4%	16.2%	17.9%	17.9%	16.9%

*: 縮寫前兩字代表屬名後兩字代表種名, (G) = Gulf of California, (Ge) = GenBank, (N) = New Guinea, (P) = the Philippines, (SA) = South Africa, (T) = Taiwan, (W) = West Indies, S: 重疊區段過少, 因此無法判定歧異度差異。

表七 (續)。

	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
19 ¹⁹ Ti ³⁺ Cy ³⁺ (T)	—																	
20 Ti ³⁺ Fa (T)	4.5%	—																
21 Ti ³⁺ Fa ²⁺ (G)	5.6%	5.7%	—															
22 Ti ³⁺ Sp (T)	5.5%	4.8%	5.7%	—														
23 Ti ³⁺ Fr ²⁺ (T)	6.7%	6.8%	7.5%	6.6%	—													
24 Di ³⁺ Ma (P)	9.1%	9.5%	9.2%	10.3%	9.4%	—												
25 Di ³⁺ Ma (N)	8.8%	8.6%	8.5%	9.6%	9.1%	0.0%	—											
26 Di ³⁺ Ma (W)	9.4%	9.7%	9.5%	10.5%	9.7%	0.3%	0.3%	—										
27 Di ³⁺ Ma (G)	9.2%	9.6%	9.3%	9.8%	9.3%	2.1%	2.2%	2.2%	—									
28 Di ³⁺ Ma (SA)	9.0%	9.1%	8.6%	9.7%	9.3%	2.2%	1.9%	2.3%	0.8%	—								
29 Di ³⁺ La (T)	8.9%	9.4%	9.1%	10.5%	9.4%	1.4%	1.4%	1.6%	2.0%	2.0%	—							
30 Di ³⁺ Hy (T)	9.7%	10.0%	9.9%	11.6%	9.7%	3.1%	2.9%	3.2%	3.5%	3.7%	2.4%	—						
31 Di ³⁺ Ob ²⁺ (T)	10.3%	10.7%	10.1%	10.7%	10.4%	5.4%	5.0%	5.4%	5.4%	5.3%	5.2%	6.1%	—					
32 Di ³⁺ Br (SA)	9.7%	9.4%	9.3%	10.7%	9.2%	4.2%	4.1%	4.4%	4.7%	4.8%	3.7%	4.1%	2.6%	—				
33 Di ³⁺ Di (SA)	9.3%	10.6%	9.7%	11.9%	9.9%	6.1%	7.0%	6.3%	6.4%	7.0%	5.6%	6.7%	6.9%	6.2%	—			
34 Di ³⁺ Sp (SA)	8.9%	9.3%	8.9%	9.8%	9.1%	7.0%	6.9%	7.2%	7.6%	7.5%	6.8%	7.6%	7.5%	6.9%	6.5%	—		
35 Au ³⁺ Ar (Ge)	16.5%	16.7%	16.7%	16.6%	16.6%	16.4%	14.2%	16.5%	16.6%	15.2%	16.1%	16.1%	16.5%	15.7%	15.8%	15.7%	—	
36 Au ³⁺ Vi (Ge)	16.3%	16.4%	17.0%	17.0%	16.9%	16.8%	14.9%	17.1%	17.2%	15.6%	16.9%	16.8%	17.4%	17.1%	17.7%	16.3%	13.0%	—

在本單系群中，配對 *G. fruticulosa* 和 *G. "cuculligera"* 位於最基部，而東台灣的 *G. "filamentosa"* 及配對 *G. pacifica* 和 *G. "filamentosa"* 位在第二順位(MP = 65, NJ = -, D = 2)；墨西哥灣的未知名物種 *Galaxaura* sp. 位於第三順位(MP = 92, NJ = 100, D = 6)；位於最後順位為配對 *G. "lapidescens"* 和 *G. rugosa* (MP = 97, NJ = 76, D = 5)。

在輻毛藻屬單系群中，包含由南台灣採集的兩個族群的 *A. robusta* Itono、一個族群的 *A. fragilis* (Forsskål) Børgesen 和一種未知名物種 *Actinotrichia* sp.，中菲律賓採集的 *A. fragilis*。在 MP 樹中，*Actinotrichia* sp. 位於最基部，而其餘的種類為一個單系群(MP : 98 ; NJ : 96 ; D : 6)。在這個單系群中，由南台灣及中菲律賓所採及的 *A. fragilis* 為一單系群，並具有高的統計檢定支持(MP : 92 ; NJ : 98 ; D : 4)；而南台灣所採集的兩個族群 *A. robusta* 則為另一個單系群，也具有高度的統計檢定支持(MP : 100 ; NJ : 100 ; D : 6)。根據歧異度分析結果(表七)，顯示南台灣的 *A. fragilis* 和中菲律賓的 *A. fragilis* 為同一種(1.6%歧異度)，而南台灣兩個不同族群的 *A. robusta* 為同一種(1.9%歧異度)。在本單系群中，種內歧異度介於 1.6-1.9%，而種間的歧異度介於 3.4-6.0%。

在白果藻屬單系群中，包含由南台灣採集的 *T. "fragilis"* (Linnaeus) Huisman et Townsend，東台灣採集的 *T. "cylindrica"* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka 和一未知名物種 *Tricleocarpa* sp.，北台灣採集的 *T. fastigiata* Decaisne，佛羅里達灣採集的 *T. "fastigiata"*，西印度群島採集的 *T. cylindrica*。南台灣的 *T. fragilis* 為最基部。其餘物種自成一單系群，其中又可分為二群單系群：第一群為佛羅里達灣的 *T. "fastigiata"* 及南台灣的未知名物種 *Tricleocarpa* sp. (MP = -, NJ = -, D = 2)，第二群為北台灣的 *T. fastigiata* 和東台灣及西印度群島的 *T. cylindrica* (MP = 65, NJ = -, D = 2)，又東台灣的 *T. "cylindrica"* 及西印度群島的 *T. cylindrica* 為最後一個順位並為一個單系群(MP = 90, NJ = 83, D = 5)。根據歧異度分析結果(表七)，顯示南台灣的 *T. "cylindrica"* 和西印度群島的 *T. cylindrica* 為不同種(3.3%歧異度)，北台灣的 *T. fastigiata* 和佛羅里達灣的 *T. "fastigiata"* 為不同種(5.7%歧異度)。在本單系群中，種間的歧異度介於 3.3-6.9%。

在對生藻屬單系群中，包含南台灣採集的 *D. hystrix* (Kjellman) com. nov. 和 *D. "obtusata"* (Ellis et Solander) Lamarck，北台灣採集的 *D. latifolia* (Tanaka) com. nov.，南非採集的一未知名種類 *Dichotomaria* sp.、*D. disingiana* (Zanardini) com. nov.、*D. breviarticulata* (Kjellman) com. nov. 和 *D. marginata* (Ellis et Solander) Lamarck，新幾內亞採集的 *D. marginata*，西印度群島採集的 *D. marginata*，中菲律賓採集的 *D. marginata* 及佛羅里達灣採集的 *D. marginata*。南非的未知名物種 *Dichotomaria* sp. 位於最基部，南非的 *D. disingiana* 位第二順位(MP = 81, NJ = 83, D = 4)，第三順位為南台灣的 *D. "obtusata"* 及南非的 *D. breviarticulata* 單系群(MP = 88, NJ = 94, D = 6)；接著，南台灣的 *D. hystrix* 和北台灣的 *D. latifolia* 分別位於第四(MP = 100, NJ = 98, D = 6)及第五順位(MP = 53, NJ = -, D = 1)。其餘的種類，南非、新幾內亞、佛羅里達灣、西印度群島和中菲律賓的 *D. marginata* 形成一單系群，但不具有高度的統計檢定支持(MP = 53, NJ = -, D = 1)。根據序列歧異度分析結果(表七)，顯示新幾內亞、中菲律賓、西印度群島、南非和佛羅里達的 *D. marginata* 與為同一物種(0.3%-2.3 歧異度)。在本單系群中，種內歧異度介於 0.3-2.3%，而種間的歧異度介於 1.4-3.7%。

二、藻體觀察

配合 *rbcL* 序列分析結果，本研究分別在乳節藻屬、輻毛藻屬、白果藻屬和對生藻屬中選擇若干藻種，觀察其營養和生殖結構，以釐清各屬間和屬內各種間的形態差異。分別為乳節藻屬中的 *Galaxaura fruticulosa* Kjellman *G. pacifica* Tanaka 和 *G. rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux，輻毛藻屬中的 *Actinotrichia fragilis* (Forsskål) Børgesen、*A.*

robusta Itono 和 *Actinotrichia* sp.，白果藻屬中 *Tricleocarpa cylindrica* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka, *T. fastigiata* (Decaisne) com. nov., *T. fragilis* (Linnaeus) Huisman et Townsend 和 *Tricleocarpa* sp.，對生藻屬中的 *Dichotomaria hystrix* Kjellman, *D. latifolia* Tnaka, *D. obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck 和 *Dichotomaria* sp.。

[附註]: 各種類標本檢查中，以粗體標示的標本，其部分材料用於本研究 *rbcL* 序列分析。

乳節藻科鈣化藻屬分類檢索表

- | | |
|---------------------------|------------------------------|
| 1、異型世代交替..... | 白果藻屬(<i>Tricleocarpa</i>) |
| 1、同型世代交替..... | 2 |
| 2、具有環狀同化絲..... | 輻毛藻屬(<i>Actinotrichia</i>) |
| 2、不具有環狀同化絲..... | 3 |
| 3、雙型世代交替，配子體與孢子體外觀不同..... | 乳節藻屬(<i>Galaxaura</i>) |
| 3、同型世代交替，配子體與孢子體外觀相同..... | 對生藻屬(<i>Dichotomaria</i>) |

(一)乳節藻屬 *Galaxaura* Lamouroux, 1816: 262.

模式物種(type species): *Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux.

藻體直立，分枝呈多軸形式圓柱狀，分枝頂端柔軟，呈規則或半規則的對生方式生長。植株具有鈣化，鈣化部位由皮層延伸至髓層，隨著植株老化，髓層鈣化愈多。同化絲偶可見於植株上半部，多集中於植株下半部，少數物種，光滑的分枝會由底部具茸毛的分枝產生。乾燥後，可見明顯的環狀條紋。皮層多為三個細胞層，髓層由許多透明絲狀體構成。四分孢子體與配子體外觀差異很大，很容易於野外區分，屬於雙型世代交替。配子體中，植株多為雌雄異株，偶而雌雄同株。雄性生殖窩由皮層中特化絲狀分枝發育而來，而雌性生殖窩亦同樣由皮層中特化絲狀分枝發育而來，名為「果胞枝」。發育成熟的雌性生殖窩，由於是由配子體精卵結合發育而成，故又稱之為果孢子體。雄性生殖窩與雌性生殖窩發育初期與其他鈣化藻屬相似，但果胞枝上的下位細胞產生三至四個不孕分枝，另外，雌性生殖窩發育晚期不具有周生體及側絲。在四分孢子體中，四分孢子囊由同化絲產生。本屬可依據雙型世代交替與其它鈣化藻屬區分。

台灣產乳節藻屬各種類分類檢索表

以配子體植株區分：

- | | |
|--|-----------------------|
| 1、植株基部具有明顯絨毛分枝..... | <i>G. pacifica</i> |
| 1、植株基部不具有明顯絨毛分枝..... | 2 |
| 2、植株下部分分枝具有許多明顯的同化絲狀體..... | <i>G. fruticulosa</i> |
| 2、植株下部分分枝不具有許多明顯的同化絲狀體，幾乎整個植株呈光滑狀..... | <i>G. rugosa</i> |

以四分孢子體植株區分：

- | | |
|--|-----------------------|
| 1、植株皮層同化絲基部不具膨大細胞，只具長同化絲..... | <i>G. pacifica</i> |
| 1、植株皮層同化絲基部具膨大細胞，具長和短兩種形式同化絲..... | 2 |
| 2、長和短同化絲出現比例相等，短同化具有兩種形式，2和3細胞組成..... | <i>G. rugosa</i> |
| 2、長同化絲出現比例較短同化絲高，短同化絲只有一種形式，2細胞組成..... | <i>G. fruticulosa</i> |

Galaxaura fruticulosa Kjellman, 1900: tab. 4: figs 4-16, tab. 20: fig. 19.

圖七-圖八

基本名(Basionym): *Galaxaura fruticulosa* Kjellman, 1900: tab. 4: figs 4-16, tab. 20: fig. 19.

同種異名(Synonym): *Galaxaura cuculligera* Kjellman, 1900: tab. 6: figs 22-30, tab. 20: fig.

30 (type locality: Gotô, Japan)

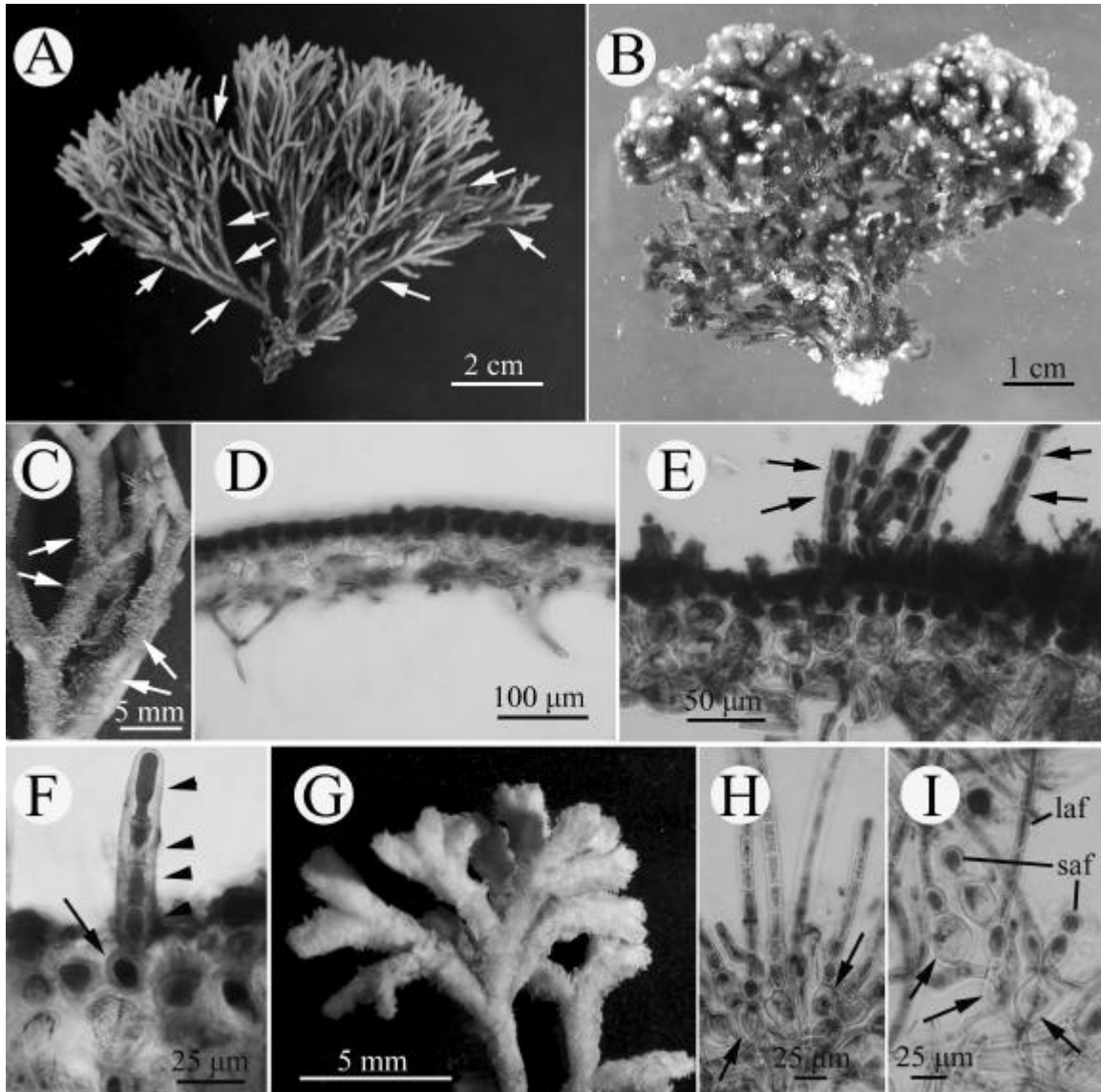
模式標本地(Type locality): 日本 Nomo 角(Cape Nomo, Japan)。

世界分佈(Distribution): 廣泛分佈於北太平洋亞熱帶和熱帶海域，如日本南部和台灣東

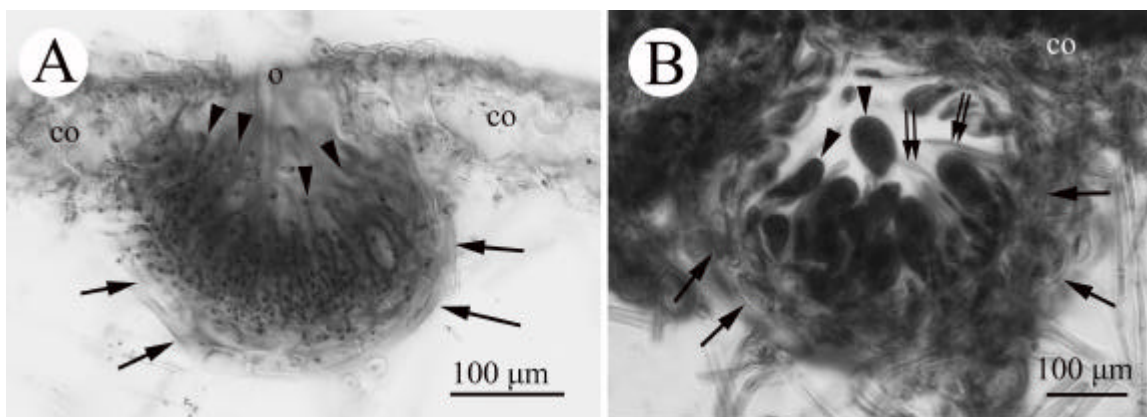
南部。

標本檢查 (Specimen examined) : Kenting National Park, southern Taiwan: (1) Houwan, coll. S.-L. Liu, 10.viii.02 (**GaFr91081001, female**); Green Island, eastern Taiwan: (1) Dabaisa, coll. S.-L. Liu, L.-C. Wang and W.-L. Wang, 28.viii.02 (**GaFr91082801, tetrasporic**).

棲地和季節性出現 (Habitat and seasonality) : 一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶發現，多分佈於水深 1-3 m。



圖七、*Galaxaura fruticulosa* Kjellman 藻體外觀和營養結構。(標本檢查：A, C, D, E, F: Houwan, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 10.viii.02 (GaFr91081001); B, G, H, I: Dabaisa, Green Island, eastern Taiwan, coll. S.-L. Liu, L.-C. Wang and W.-L. Wang, 28.viii.02 (GaFr91082801))。A、配子體植株外觀：分枝呈多軸形式生長，末端光滑，藻體下半部具有許多同化絲產生(箭號)。B、四分孢子體植株外觀：分枝呈現絨毛狀，且對生生長。C、配子體分枝細部觀察：具有許多明顯的同化絲(箭號)。D、配子體分枝末端橫切面：可分為皮層和髓層兩部分，皮層由三個細胞構成，呈規則排列，髓層由一些透明絲狀體鬆散排列構成。E、具有同化絲的配子體分枝橫切面：可見清楚的同化絲(箭號)由皮層最外層細胞產生。F、同化絲細部觀察：可見同化絲(箭頭)由最外層皮層細胞(箭號)產生。G、四分孢子體分枝細部觀察：分枝呈現絨毛狀。H、四分孢子體分枝橫切面：可分為皮層和髓層兩部分，皮層由許多長同化絲構成，這些同化絲由基部膨大細胞(箭號)產生，髓層由許多透明絲狀體構成。I、四分孢子體分枝橫切面：可見皮層包含兩種同化絲，長同化絲(laf)和短同化絲(saf)，短同化絲由 2-3 個細胞組成，這些同化絲由基部膨大細胞(箭號)產生。



圖八、*Galaxaura fruticulosa* Kjellman 未成熟和成熟果孢子體切面。(標本檢查：A, B: Houwan, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 10.viii.02 (GaFr91081001)) A 未成熟果孢子體橫切面：初級產孢絲構成果孢子體壁(箭號)，並向內產生許多次級產孢絲(箭頭)。B、成熟果孢子體橫切面：初級產孢絲構成果孢子體壁(箭號)，而次級產孢絲末端產生果孢子囊(箭頭)，當果孢子釋放後，會留下透明皺縮的果孢子囊壁(雙箭號)。

1、**外部形態(Habit)**: 葉狀體呈多軸型式生長，配子體高達 10 cm，四分孢子體高達 5 cm，具有一圓盤狀附著器，直徑約 1 cm 寬(圖七 A-B)。分枝以對生方式生長。分枝節間 1-2 mm 寬，3-10 mm 長。鈣化程度重，四分孢子體鈣化程度較配子體重。配子體外表呈現骯髒狀(圖七 A)，下半部具有許多同化絲產生而成毛狀(圖七 C)，藻體觸感滑膩且脆硬，外觀顏色呈淡粉紅色或深紅色。四分孢子體植株呈絨毛狀(圖七 B, G)，藻體觸感柔軟或堅硬，外觀顏色呈深暗紅色。

2、**營養結構(Vegetative structures)**: 除了生殖部位外，藻體皮層皆為三細胞層。皮層結構具有兩種類型。在配子體中，皮層為三層細胞層組成(圖七 D)，最內層細胞最大且或多或少呈矩形狀，寬 35-60 μm ，長 40-125 μm 。中間層細胞呈現橢圓形或亞矩形，寬 35-45 μm ，長 35-50 μm 。最外層細胞最小，排列緊密，寬 10-20 μm ，長 10-20 μm 。最外層細胞有時會產生 4-6 個細胞長的同化絲(圖七 E, F)，寬 15-20 μm ，長 25-50 μm 。最外層細胞表面觀，具有一個星狀的葉綠體，中央具有一個蛋白核。在四分孢子體中，分枝為多毛狀，皮層為許多短及長的同化絲所構成(圖七 H, I)，這些同化絲呈無規則任意排列，長同化絲多達 10-15 細胞長，短同化絲約 2-3 個細胞長，這些同化絲基部有一膨大細胞。不論是配子體或四分孢子體，細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。

3、**生殖結構(Reproductive structures)**: 本研究藻體雌雄異株(dioecious)。

(1) 雄性生殖構造(Male)

本研究未觀察到具有雄性生殖結構的標本。

(2) 雌性生殖構造(Female)

本研究藻體標本未觀察到年輕生殖結構。生殖窩猜測應由三細胞果胞枝發育而成，果胞受精後，發育產生許多初級產孢絲(primary gonimoblast filament)，這些初級產孢絲會再分裂產生更多初級產孢絲(圖八 A)。這些初級產孢絲會形成假薄膜組織般的細胞團(pseudoparenchymatous mass)，並輻射狀向上發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁(圖八 A)，這些初級產孢絲向果孢子體內，發育產生許多直立，約 3-5 個細胞長的次級產孢絲(圖八 A)，當次級產孢絲發育成熟，末端會產生果孢子囊(20-50 μm 寬，35-75 μm 長)，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中，基部初級產孢絲細胞，下位細胞和基部細胞的紋孔連接(pit-plug)消失，細胞質相互融合形成一多核的融合細胞。成熟發育的果孢子體呈半圓形，直徑 300-400 μm (圖八 B)。

(3)四分孢子囊(Tetrasporangia)

本研究並無收集到具有四分孢子囊的標本。

4、註解(Remarks)：根據 Kjellman (1900)和 Tanaka (1936)對 *G. fruticulosa* 配子體的描述 (= *G. cuculligera*)，本種藻體末端略呈光滑，下半部或大部分藻體皆有同化絲的產生，使得外部特徵看起來非常骯髒。明顯的，本研究藻種的外觀形態十分符合他們的描述。另外，根據 Chou (1945)對太平洋中具有絨毛狀的乳節藻所做的檢索表，皮層同化絲中的短同化絲皆由 2 細胞所組成，為 *G. fruticulosa*，若含有 2 和 3 細胞，則為 *G. delabida*。由以上學者的觀察，本研究藻特徵種皆符合其描述，根據本研究 *rbcL* 序列分析結果，Kjellman (1900)所建立的 *G. fruticulosa* (四分孢子體)和 *G. cuculligera* (配子體)為同一種，需要被歸併，而根據文獻發表優先順序，*G. fruticulosa* 的名稱較 *G. cuculligera* 出現的早，應此將 *G. cuculligera* 視為 *G. fruticulosa* 的同種異名。將本藻種與本屬另兩種比較，*G. fruticulosa* 的果胞體和融合細胞皆較 *G. pacifica* 和 *G. fruticulosa* 小，此項特徵也可做為種類區分的依據。

Galaxaura pacifica Tanaka, 1935: 55-57, figs 5a, 5b, 6, pl. 17: fig. 2.

圖九-圖十

基本名：*Galaxaura pacifica* Tanaka, 1935: 55-57, figs 5a, 5b, 6, pl. 17: fig. 2.

同種異名：*Galaxaura filamentosa* Chou ex Taylor, 1945: 39-41, pl. I: figs 1-6; pl. VI: fig. 1
(type locality: Revilla Gigedo Islands, Clarion Islan, Sulphur Bay, Mexican)

模式標本地：台灣(Bonin Island, Formosa)。

世界分佈：廣泛分佈於北太平洋熱帶海域，如台灣南部和墨西哥西岸。

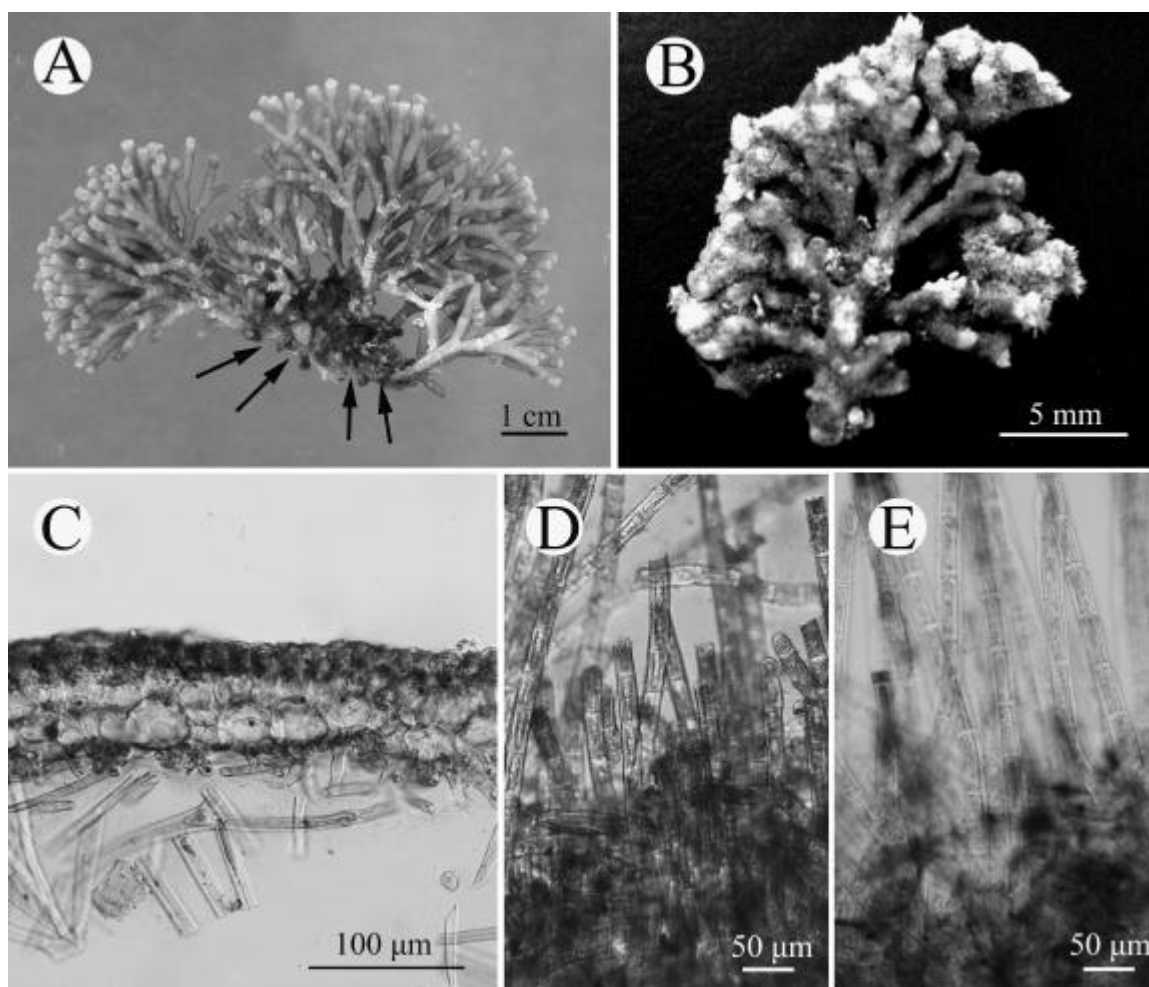
標本檢查：Xiao Liu Qiu Island, southern Taiwan: (1) Wukeitung, coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 15.viii.02 (**GaPa91081501, female**); Kenting National Park, southern Taiwan:; (1) Small Port, coll. S.-L. Liu, S.-M. Lin and Y.-C. Huang, 13.iii.03 (GaPa92031301, female); (2) Houwan, coll. S.-L. Liu, 29.viii.02 (GaPa91082901, female), coll. S.-L. Liu, 29.i.03 (GaPa92012901, female); Sorsogon, the Philippines: (1) Bulusan, coll. L.-M. Liao, 19.ii.03 (**GaPa92021901, tetrasporic**)。

棲地和季節性出現：一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶發現，多分佈於水深 1-5 m。

1、外部形態：葉狀體呈多軸型式生長，配子體高達 10 cm，四分孢子體高達 6 cm，具有一圓盤狀附著器，直徑約 1-3 cm 寬(圖九 A-B)。分枝以對生方式生長。分枝節間 1-2 mm 寬，5-15 mm 長。鈣化程度重，四分孢子體鈣化程度較配子體重。配子體外表光滑(圖九 A)，由基部絨毛狀分枝產生(圖九 A)，藻體觸感滑膩且脆硬，外觀顏色呈淡粉紅色或深紅色。四分孢子體植株呈絨毛狀(圖九 B)，藻體觸感柔軟或堅硬，外觀顏色呈深暗紅色。

2、營養結構：除了生殖部位外，藻體皮層皆為三細胞層。皮層結構具有兩種類型。在配子體中，皮層為三層細胞層組成(圖九 C)，最內層細胞最大且或多或少呈矩形狀，寬 25-50 μm ，長 38-105 μm ，中間層細胞呈現橢圓形或亞矩形，寬 25-38 μm ，長 30-40 μm 。最外層細胞最小，排列緊密，寬 12-18 μm ，長 12-18 μm 。最外層細胞表面觀，具有一個星狀的葉綠體，中央具有一個蛋白核。配子體基部絨毛狀分枝皮層則由許多 10-40 細胞長的同化絲所構成(圖九 D)。在四分孢子體中，分枝為多毛狀，皮層為許多長同化絲所構成(圖九 E)，同化絲多達 10-50 細胞長。由皮層結構觀察顯示，配子體基部絨毛分枝的皮層結構與四分孢子體的皮層結構相同。不論是配子體或四分孢子體，細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。

3、生殖結構：本研究藻體雌雄異株。



圖九、*Galaxaura pacifica* Tanaka 藻體外觀和營養結構。(標本檢查：A, C, D: Xiao Liu Qiu Island, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 15.viii.02 (GaPa91081501) ; B, E: Bulusan, Sorsogon, the Philippines, coll. L.-M. Liao, 19.ii.03 (GaPa92021901))。A、配子體植株外觀：分枝光滑呈對生生長，藻體基部具有明顯絨毛狀分枝(箭號)。B、四分孢子體植株外觀：分枝呈現絨毛狀，且對生生長。C、配子體光滑分枝橫切面：皮層由三個細胞規則排列，髓層由一些透明絲狀體鬆散排列構成。D、配子體基部絨毛狀分枝橫切面：皮層由許多長同化絲構成，髓層由許多透明絲狀體構成。E、四分孢子體分枝橫切面：皮層由許多長同化絲構成，髓層由許多透明絲狀體構成。

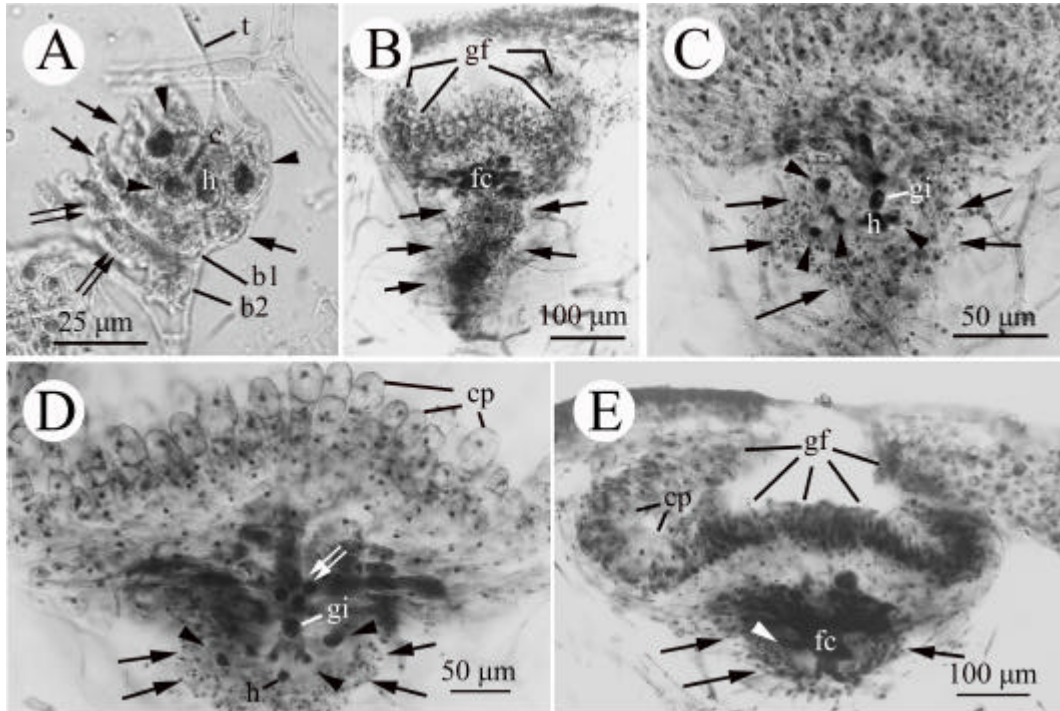
(1) 雄性生殖構造

本研究未觀察到具雄性生殖結構的標本。

(2) 雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育形成而來。果胞枝(carpogonial branches)由藻體分枝末端年輕皮層細胞特化而成。果胞枝由 3 個細胞組成，少數由四個細胞組成，分別是果胞、下位細胞及基部細胞(圖十 A)，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞，接著，第三及第四個不孕枝跟著長出。當這些不孕細胞產生後，各自分裂產生數個不孕細胞，形成三至四個不孕枝環繞著下位細胞(圖十 A)。這些不孕枝的細胞和細胞核會逐漸變大，染色後會成深色(圖十 A)。不孕枝形成後，於基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖十 A)，這些絲狀體日後 向下發育纏繞著下位細胞及基部細胞週遭(圖十 B-E)，不像輻毛藻屬和對生藻屬的發育，會向上發育圍繞著果孢子體，形成周生體(pericarp)。

接著，果胞受精，進一步發育產生初級產孢絲，這些初級產孢絲會再分裂產生更多初級產孢絲(圖十 B-E)。這些初級產孢絲會形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上



圖十、*Galaxaura pacifica* Tanaka 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A, B, C, D, E: Xiao Liu Qiu Island, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 15.viii.02 (GaPa91081501))。A、年輕果胞枝：由四細胞組成，分別為果胞(c)、下位細胞(h)和兩個基部細胞(b)。果胞向上產生受精絲(t)，下位細胞產生不孕枝(箭頭)，基部細胞產生許多不孕絲狀體(箭號)。B、年輕果孢子體橫切面：果胞受精後，發育產生許多產孢絲，由基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)只圍繞著基部細胞和融合細胞。C、融合細胞：原始產孢細胞(gi)、下位細胞(h)和其不孕枝細胞(箭頭)的細胞核變大，且之間的連接紋恐消失，細胞質相互流通，形成一多核的融合細胞，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞著融合細胞。D、發育中的融合細胞：一樣可見原始產孢細胞(gi)、下位細胞(h)和其不孕枝細胞(箭頭)的細胞核變大，且之間的連接紋恐消失，細胞質相互流通，形成一多核的融合細胞，並有更多的基部初級產孢細胞參與融合細胞，使得融合細胞更大，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞著融合細胞。E、成熟果孢子體橫切面：可見一清楚的融合細胞(fc)，箭頭所指為下位細胞產生的不孕細胞，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞著融合細胞。

發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁(圖十 B-E)，這些初級產孢絲向果孢子體內，發育產生許多直立，約 3 – 5 個細胞長的次級產孢絲，當次級產孢絲發育成熟，末端會產生果孢子囊(12-45 μm 寬，38-80 μm 長)，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中，基部初級產孢絲細胞，下位細胞和基部細胞的紋孔連接消失，細胞質相互融合形成一明顯多核的融合細胞(圖十 C-E)。成熟發育的果孢子體呈半圓形，直徑 400-800 μm (圖十 E)。

(3)四分孢子囊

本研究並無收集到具有四分孢子囊的標本。

4、註解：Tanaka (1935)於日本南部和台灣採集到一種乳節乳節藻，其基部具有明顯的絨毛分枝，並根據此項特徵，命名一新種：*G. pacifica*。根據本研究分子分析及形態觀察，此藻體與該屬其他物種不相同，因此先前許多學者將本藻種視為 *G. rugosa* 的同種異名(Papenfuss *et al.*, 1982; Huisman and Borowitzka, 1990)，無法獲得支持。觀察後本研究的藻種後，此藻種基部具有明顯的絨毛分枝，符合 Tanaka (1935)所描述的 *G. pacifica*。在雌性生殖結構的發育上，與 *G. rugosa* 相同，不具有周生體。另外，根據 Chou (1945)對太平洋絨毛狀乳節藻的研究，皮層中只有長同化絲的出現，且這些同化絲基部無膨大細胞的產生，命名一新種：*G. filamentosa*。根據本研究藻體觀察，皆符合其描述。然而，根據分子分析結果顯示，*G. filamentosa* 和 *G. pacifica* 為同一種，遵守文獻發表順序，*G. filamentosa* 應為 *G. pacifica* 的同種異名。

***Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 263.**

圖十一-圖十四

基本名：*Corallina rugosa* Ellis et Solander, 1786: 115, pl. 33: fig. 3.

同種異名：*Corallina lapidescens* Ellis et Solander, 1786: 112-113, pl. 21: fig. g, pl. 22: fig. 9 ;
Galaxaura lapidescens (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 264.

模式標本地：西印度群島牙買加(Jamaica, West Indies)。

世界分佈：廣泛分部於大西洋和太平洋熱帶及亞熱帶海域，如墨西哥、亞買加、巴拿馬、菲律賓和台灣。

標本檢查：Kenting National Park, southern Taiwan: (1) Chiupeng, coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 11.iv.02 (**GaRu91041101, female; GaRu91041102, tetrasporic**); (2) Sail Rock, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 30.x.02 (GaRu91103001, female); (3) 3rd Nuclear Power Plant Outlet, coll. S.-L. Liu and Y.-C. Huwang, 13.ix.03 (GaRu92041301, female); Green Island, eastern Taiwan: (1) Shrlang, coll. S.-L. Liu and W.-L. Wang, 28.viii.02 (GaRu91082801, male)。

棲地及季節性出現：一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶及潮下帶發現，多分佈於水深 1-10 m。

1、外部形態：葉狀體呈多軸型式生長，配子體高達 10 cm，四分孢子體高達 3 cm，具有一圓盤狀附著器，直徑約 2 cm 寬(圖十一 A-B)。分枝以對生方式生長。分枝節間 1-2 mm 寬，5-12 mm 長。鈣化程度重，四分孢子體鈣化程度較配子體重。配子體外表光滑(圖九 A)，下半部或多或少具有同化絲產生而成毛狀，藻體觸感滑膩且脆硬，外觀顏色呈淡粉紅色或深紅色。四分孢子體植株呈絨毛狀(圖十一 B)，藻體觸感柔軟或堅硬，外觀顏色呈深暗紅色。

2、營養構造：除了生殖部位外，藻體皮層皆為三細胞層。皮層結構具有兩種類型。在配子體中，皮層為三層細胞層組成(圖十一 C、圖十三 A)，最內層細胞最大且或多或少呈矩形狀，寬 20-30 μm ，長 25-60 μm 。中間層細胞呈現橢圓形或亞矩形，寬 18-30 μm ，長 16-28 μm 。最外層細胞最小，排列緊密，寬 8-12 μm ，長 15-20 μm 。最外層細胞表面觀，具有一個星狀的葉綠體，中央具有一個蛋白核。在四分孢子體中，分枝為多毛狀，皮層為許多短及長的同化絲所構成(圖十一 D 圖十三 B)，這些同化絲有時排列成環狀，有時則無規則任意排列，長同化絲多達 10-12 細胞長，短同化絲約 2-3 個細胞長。不論是配子體或四分孢子體，細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。

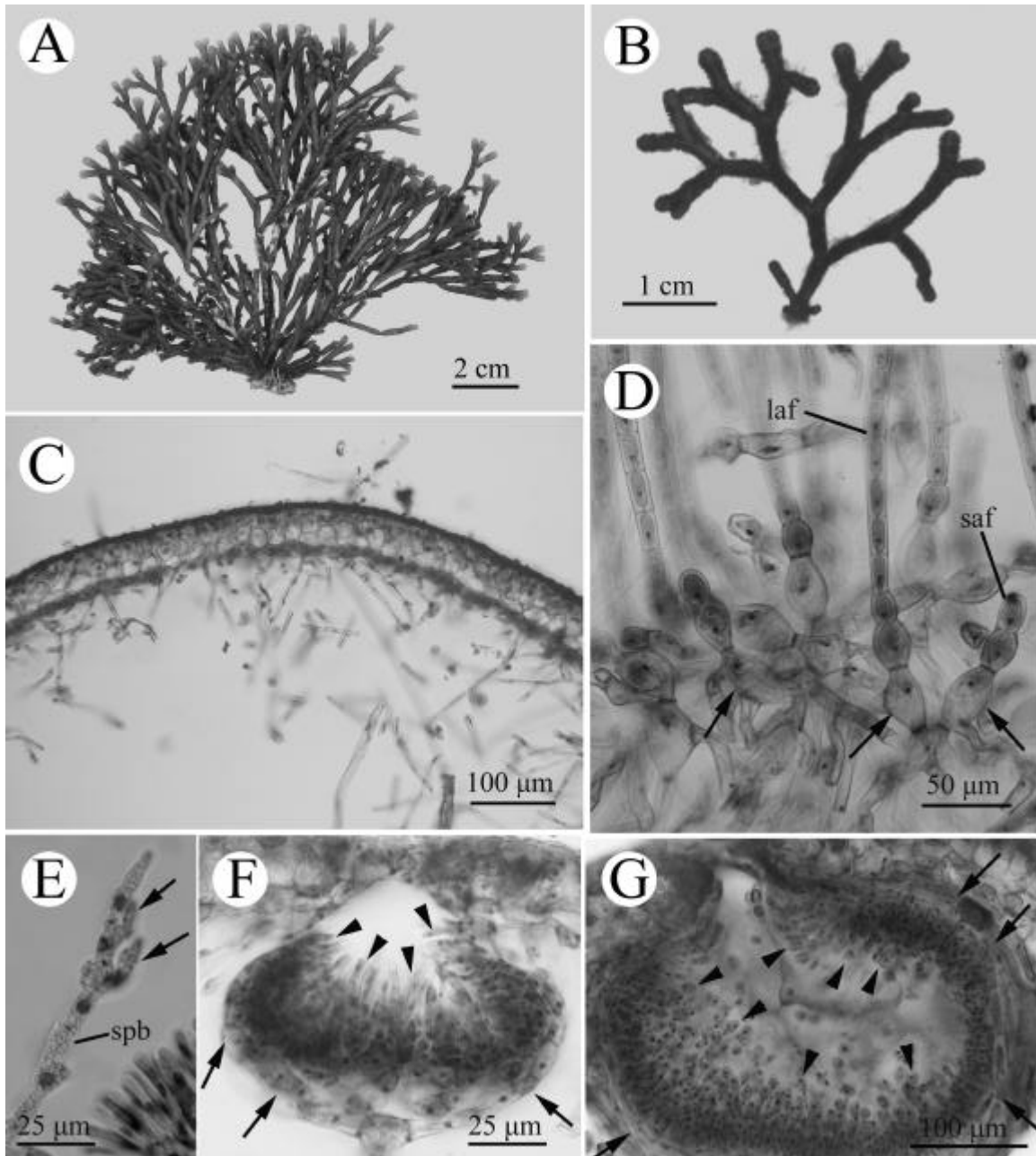
3、生殖結構：本研究藻體雌雄異株。

(1) 雄性生殖構造

雄性生殖窩由雄性生殖枝發育而來。雄性生殖枝起初由藻體分枝末端年輕的對生皮層細胞之一特化而成(圖十一 E、圖十三 C)。在染色後，此特化的雄性生殖枝的顏色會較其他部位為深。接著，在雄性生殖枝末端會以橫向分裂的方式產生許多初級雄性生殖絲狀體(圖十三 D)。此初級雄性生殖絲狀體進一步分裂生長，形成日後的生殖窩壁(圖十一 F-G)。初級雄性生殖絲狀體向生殖窩內分裂產生許多次級雄性生殖絲狀體，這些次級絲狀體在末端或末端側邊產生精囊，並圍繞著生殖窩壁生長。慢慢的，這些帶有精囊的次級絲狀體朝向生殖窩孔部(ostiole)集中生長，以方便日後精子的釋放(圖十一 F-G)。構成生殖窩壁的初級絲狀體染色後，並不會較其他部位深，然而，帶有精囊的次級絲狀體染色後，則會較其他部位深色。精囊直徑 7-10 μm 寬(圖十一 G)，成熟發育的雄性生殖窩直徑 230-450 μm 寬(圖十一 G)。

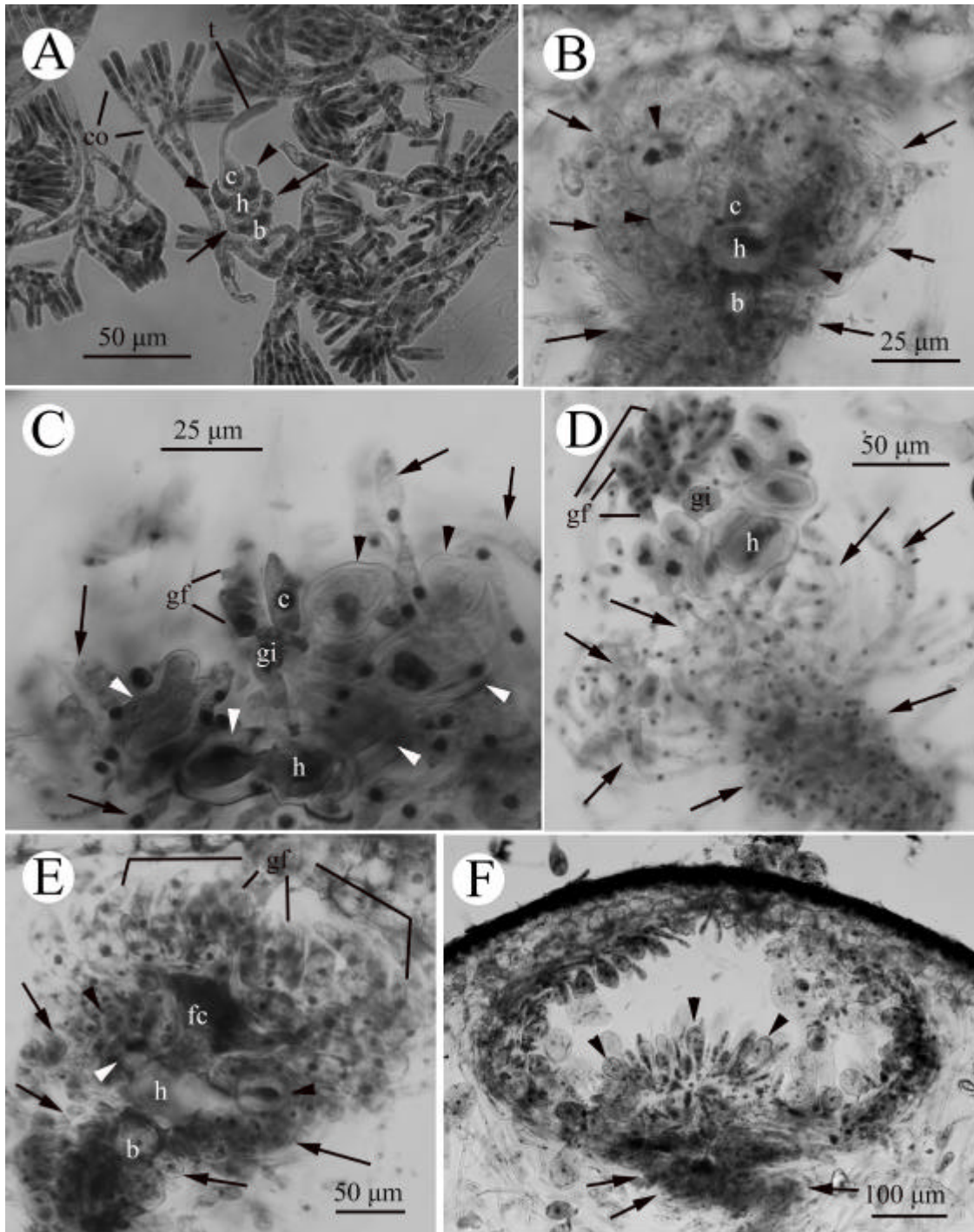
(2) 雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育形成而來。果胞枝(carpogonial branches)由藻體分枝末端

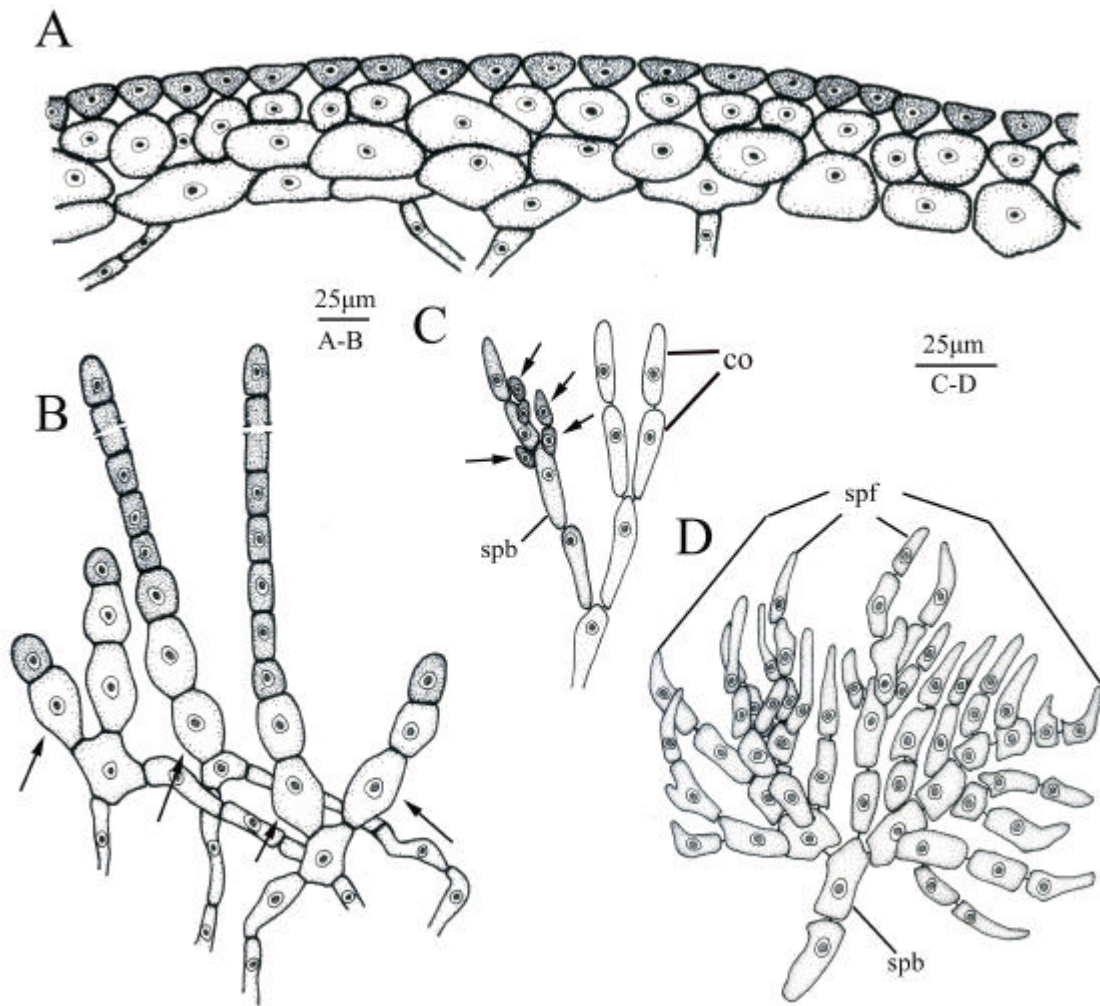


圖十一、*Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程。(標本檢查：A, C: Sail Rock, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 30.x.02 (GaRu91103001); B, D: Chiupeng, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 11.iv.02 (GaRu91041102); E-F: Shrlang, Green Island, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and W.-L. Wang, 28.viii.02 (GaRu91082801))。A、配子體植株外觀：分枝光滑呈對生生長，且無同化絲出現。B、四分孢子體植株外觀：分枝呈現絨毛狀且對生生長。C、配子體分枝橫切面：可分為外部皮層和內部髓層兩個部分，皮層由 3 個細胞層所構成，髓層由一些透的絲狀體所構成。D、四分孢子體分枝橫切面，可分為外部皮層和內部髓層兩部分，皮層由長(laf)和短(saf)同化絲所構成，這些同化絲由基部一膨大的細胞(箭號)產生。E、初始雄性生殖枝(sp)：由分枝末端年輕對生皮層細胞之一特化而成，並輻射向外分裂產生初級雄性生殖絲狀體(箭號)。F、發育中的年輕雄性生殖窩：初級絲狀體構成生殖窩壁(箭號)，向內分裂出許多次級絲狀體(箭頭)。G、雄性生殖窩：隨著雄性生殖枝的發育，初級絲狀體會構成雄性生殖窩壁(箭號)，並向內產生許多次級雄性生殖絲狀體，這些次級絲狀體末端分裂產生圓形的精囊(箭頭)。

年輕皮層細胞特化而成。果胞枝由 3 個細胞組成，分別是果胞、下位細胞及基部細胞(圖十 A)，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀(圖十二 A)，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞(圖十二 B)，接著，第三及第四



圖十二、*Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A-F：Chieupeng, Kenting National Park, southern Taiwan, coll.S.-L. Liu and C.-S. Lin, 11.iv.02 (GaRu91041101)) A、初始雌性生殖枝 - 果胞枝：果胞枝由果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)三個細胞所構成。果胞向末端產生受精絲(t)，下位細胞會分裂產生 2-4 個不孕枝(箭頭)，基部細胞上部分裂產生數個不孕絲狀體(箭號)。B、成熟果胞枝：下位細胞和其產生的不孕枝(箭頭)的細胞和細胞核變大，基部細胞產生的不孕絲狀體分裂出許多絲狀體(箭號)纏繞整個果胞枝。C、原始產孢細胞：果胞(c)受精後，向下分裂產生一顆原始產孢細胞(gi)，此細胞接著分裂產生產孢絲(gf)；下位細胞和其產生的不孕枝(箭頭)不繼續發育分裂，基部細胞產生的不孕絲狀體進一步分裂產生更多絲狀體(箭號)。D、初級產孢絲：由原始產孢細胞產生許多初級產孢絲(gf)，下位細胞和其產生的不孕枝(箭頭)依舊不發育產生更多細胞，基部細胞產生的不孕絲狀體發育向下分裂產生許多絲狀體(箭號)纏繞基部細胞。E、融合細胞：當果胞受精發育產生產孢絲(gf)後，基部初級產孢絲細胞、下位細胞和其產生的不孕分枝(箭頭)及基部細胞的紋孔連接消失而融合成一個融合細胞(fc)，此融合細胞的細胞核不互相融合，而為一個多核的融合細胞。基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)纏繞著融合細胞，不向上發育圍繞果孢子體。F、成熟果孢子體：基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)只向下發育纏繞果孢子體底部的融合細胞週遭，未向上發育形成周生體，果孢子體壁由初級產孢絲發育形成，並向果孢子體內產生次級產孢絲，於次級產孢絲末端產生果孢子囊(箭頭)。



圖十三、*Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程描繪圖。(標本檢查：A：Sail Rock, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 30.x.02 (GaRu91103001)；B：Chieupeng, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, coll. 11.iv.02 (GaRu91041102)；C, D：Shrlang, Green Island, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and W.-L. Wang, 28.viii.02 (GaRu91082801))。A、配子體分枝皮層橫切面：皮層由三個細胞層組成。B、四分孢子體分枝皮層橫切面：皮層由短或長同絲組成，這些同化絲由基部膨大細胞(箭號)所產生。C、初始雄性生殖枝(sp_b)：由分枝末端年輕對生皮層細胞之一特化而成，生殖枝分裂產生初級雄性生殖絲狀體(箭號)。D、發育中的雄性生殖絲：雄性生殖之分裂產生更多的初級雄性生殖絲狀體(sp_f)。

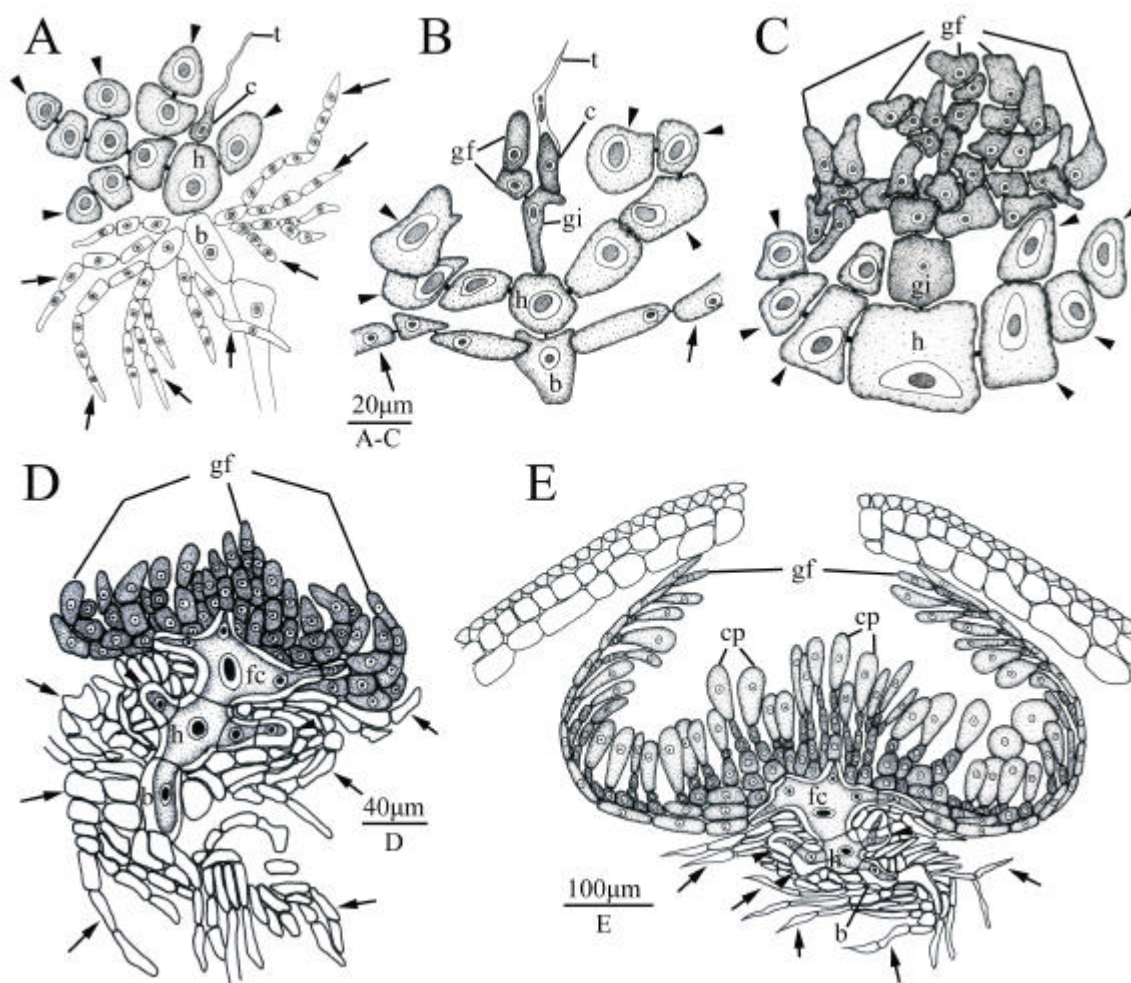
個不孕枝跟著長出。當這些不孕細胞產生後，各自分裂產生數個不孕細胞，形成三至四個不孕枝環繞著下位細胞(圖十二 B-D、圖十四 A-C)。這些不孕枝的細胞和細胞核會逐漸變大，染色後會成深色(圖十二 B-D、圖十四 A-C)。少數會有五個不孕細胞產生。不孕枝形成後，於基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖十二 B-D、圖十四 A-C)，這些絲狀體日後 向下發育纏繞著下位細胞及基部細胞週遭，不像輻毛藻屬和對生藻屬的發育，會向上發育圍繞著果孢子體，形成周生體(pericarp)(圖十二 E-F、圖十四 D-E)。

接著，果胞受精，以橫向分裂方式產生上下兩個細胞(圖十二 C、圖十四 B)，上部細胞較小並保有與受精絲細胞質間的流通關係，底部細胞為原始產孢細胞，會進一步發育產生初級產孢絲(primary gonimoblast filament)，這些初級產孢絲會再分裂產生更多初級產孢絲(圖十二 D、圖十四 C)。這些初級產孢絲會形成假薄膜組織般的細胞團

(pseudoparenchymatous mass), 並輻射狀向上發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁(圖十二 E-F、圖十四 D-E), 這些初級產孢絲向果孢子體內, 發育產生許多直立, 約 3 – 5 個細胞長的次級產孢絲, 當次級產孢絲發育成熟, 末端會產生果孢子囊(30-35 μm 寬, 50-75 μm 長), 當果孢子釋放後, 新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中, 基部初級產孢絲細胞, 下位細胞和基部細胞的紋孔連接(pit-plug)消失, 細胞質相互融合形成一明顯多核的融合細胞(圖十二 E、圖十四 D-E)。成熟發育的果孢子體呈半圓形, 直徑 580-660 μm (圖十二 F、圖十四 E)。

(3)四分孢子囊

本研究並無收集到具有四分孢子囊的標本。



圖十四、*Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程描繪圖。(標本檢查：A-E：Chieupeng, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 11.iv.02 (GaRu91041101))。A、成熟果胞枝：果胞枝由果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)三個細胞構成, 果胞向末端產生受精絲(t), 下位細胞和其產生的不孕枝(箭頭)的細胞和細胞核變大, 基部細胞上部產生許多不孕絲狀體(箭號)。B、原始產孢細胞：果胞受精後, 向下分裂產生原始產孢細胞(gi), 原始產孢細胞分裂產生初級產孢絲(gf), 下位細胞和其產生的不孕枝(箭頭)不繼續發育, 基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)稍微變大, 並持續分裂產生新的絲狀體。C、初級產孢絲：原始產孢細胞進一步分裂產生數個初級產孢絲(gf)。下位細胞和其產生的不孕分枝(箭頭)未有進一步的發育。D、融合細胞：基部初級產孢絲細胞、下位細胞和其產生的不孕分枝(箭頭)及基部細胞的紋孔連接消失, 融合成一個多核的融合細胞(fc)。基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)纏繞著融合細胞, 並未向上發育圍繞果孢子體。E、成熟果胞體：可觀察到由基部初級產孢絲細胞、下位細胞和其產生的不孕枝(箭頭)及基部細胞所融合的融合細胞, 基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)纏繞著融合細胞, 並未向上發育圍繞產孢絲, 果孢子體壁由初級產孢絲所構成, 向果孢子體內生長發育次級產孢絲, 並於次級產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)。

4、註解：Ellis and Solander (1786)發表 *Corallina rugosa* Ellis et Solander (現在被轉為 *Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux) 時，其標本目前已遺失，文獻中，只有藻體外觀的描繪圖可供參考(圖一 A)。根據他們的描繪圖，此藻體分枝相當光滑，藻體乾燥時，分枝末端具有明顯的環狀條紋。Svedelius (1945, 1953)針對一些具有環狀條紋的乳節藻屬物種進行仔細的觀察，發現這些環狀條紋的形成是因為藻體分枝末端，呈現一輪一輪環狀的鈣化，使得藻體在乾燥後，鈣化較少的部分會塌陷，形成 Ellis and Solander 所描繪分枝末端有槽溝的特徵。此外，既然 Howe (1917, 1918)認為乳節藻屬的配子體和孢子體的外觀十分不同，配子體分枝光滑，孢子體分枝絨毛狀，訂定所謂的雙型世代交替，可知 Ellis and Solander 所描繪的藻體為配子體。依照他們所描述的特徵，將台灣產乳節藻屬的三種藻種，*G. fruticulosa*、*G. pacifica* 和 *G. rugosa* 的配子體做一比較，三個藻體的配子體乾燥後，分枝末端皆有明顯的條紋構造，但 *G. fruticulosa* 的配子體植株的下半部多具有許多短的同化絲，使得藻體分枝看起來較為骯髒且不光滑，只有藻體分枝末端較為光滑，而 *G. pacifica* 的配子體植株雖然分枝光滑，但於藻體基部具有許多絨毛狀分枝，最後，本研究的 *G. rugosa* 配子體植株分枝極為光滑，雖然藻體下半部偶有同化絲，但分佈不多，外觀看起來較 *G. fruticulosa* 的配子體乾淨。根據以上比較，台灣產的 *G. rugosa* 特徵皆符合 Ellis and Solander 的描繪圖。此外，根據 *rbcL* 序列分析結果，台灣產 *G. rugosa* 與由模式標本地西印度群島採集的 *G. rugosa* 的孢子體在親緣關係上極為相近，比較台灣 *G. rugosa* 的孢子體植株與西印度群島 *G. rugosa* 的孢子體，皆符合 Ellis and Solander (1786)所描述的種類 *Corallina lapidescens* Ellis et Solander (目前被轉移至 *G. rugosa*)，皮層皆具有短和長兩種同化絲，由於形態上的相似性與不可區分性，筆者相信台灣產的 *G. rugosa* 應為乳節藻屬模式物種 *G. rugosa*。

(二)輻毛藻屬 *Actinotrichia* Decaisne, 1842: 118.

模式物種：*Actinotrichia fragilis* (Forsskål) Børgesen.

藻體直立，分枝呈多軸形式圓柱狀，分枝末端較為柔軟，呈規則或半規則的對生方式生長。植株具有鈣化，鈣化部位由皮層延伸至髓層，隨著植株老化，髓層鈣化愈多。分枝或多或少都有明顯可見的環狀同化絲，此環狀同化絲使人誤以為是藻體分枝的分節。皮層具三至四個細胞層，髓層由許多透明絲狀體構成。四分孢子體與配子體外觀相似，無法於野外區分。在配子體中，植株多為雌雄異株，偶而雌雄同株。雄性生殖窩由皮層中特化絲狀分枝而來，而雌性生殖窩同樣由皮層中特化絲狀分枝而來，名為「果胞枝」。發育成熟的雄性生殖窩，由於是由配子體精卵結合發育而成，故又稱之為果孢子體。生殖結構發育中，與其他鈣化藻屬不同處，在於果胞枝的下位細胞只有兩個不孕分枝，且在發育晚期具有周生體與側絲。在四分孢子體中，四分孢子囊由環狀同化絲產生。本屬可依據環狀同化絲和同型世代交替與其它鈣化藻屬區分。

台灣產輻毛藻屬各種類分類檢索表

- | | |
|--------------------------------|--------------------------|
| 1 分枝夾角多超過 40° | <i>A. fragilis</i> |
| 1 分枝夾角多未超過 40° | 2 |
| 2 分枝寬度小於 600 μm, 融合細胞不明顯 | <i>A. robusta</i> |
| 2 分枝寬度大於 600 μm, 融合細胞明顯 | <i>Actinotrichia</i> sp. |

Actinotrichia fragilis (Forsskål) Børgesen, 1932: 6-7.

圖十五-圖十七

基本名：*Fucus fragilis* Forsskål, 1775: 190.

同物異名：*Galaxaura rigida*, Lamouroux 1816: 265, pl. VIII: fig. 4; *Actinotrichia rigida* (Lamouroux) Decaisne, 1842: 118.

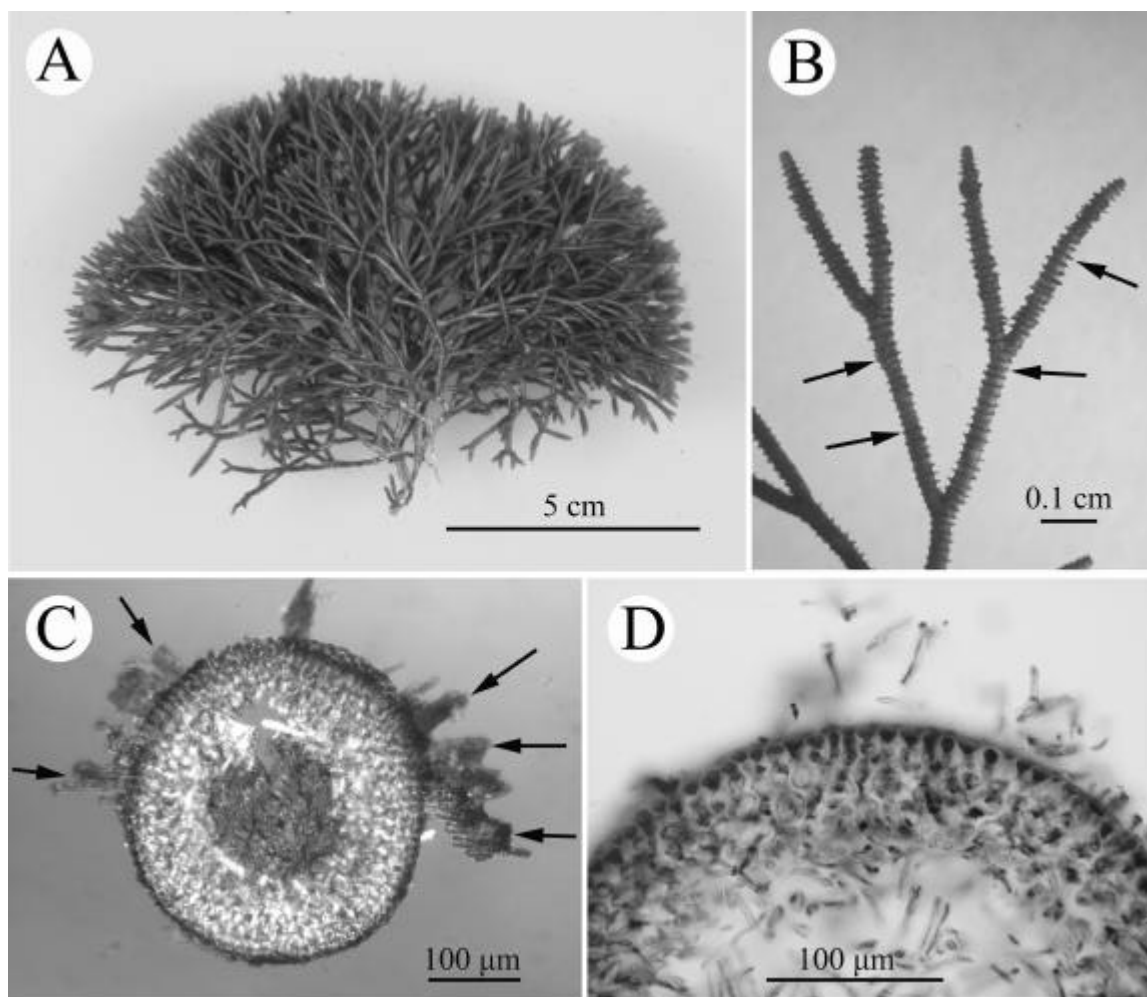
模式標本地：葉門(Yemen)。

世界分佈：廣泛分佈於太平洋或印度洋熱帶或亞熱帶海域，如印度、菲律賓、台灣和日本南部。

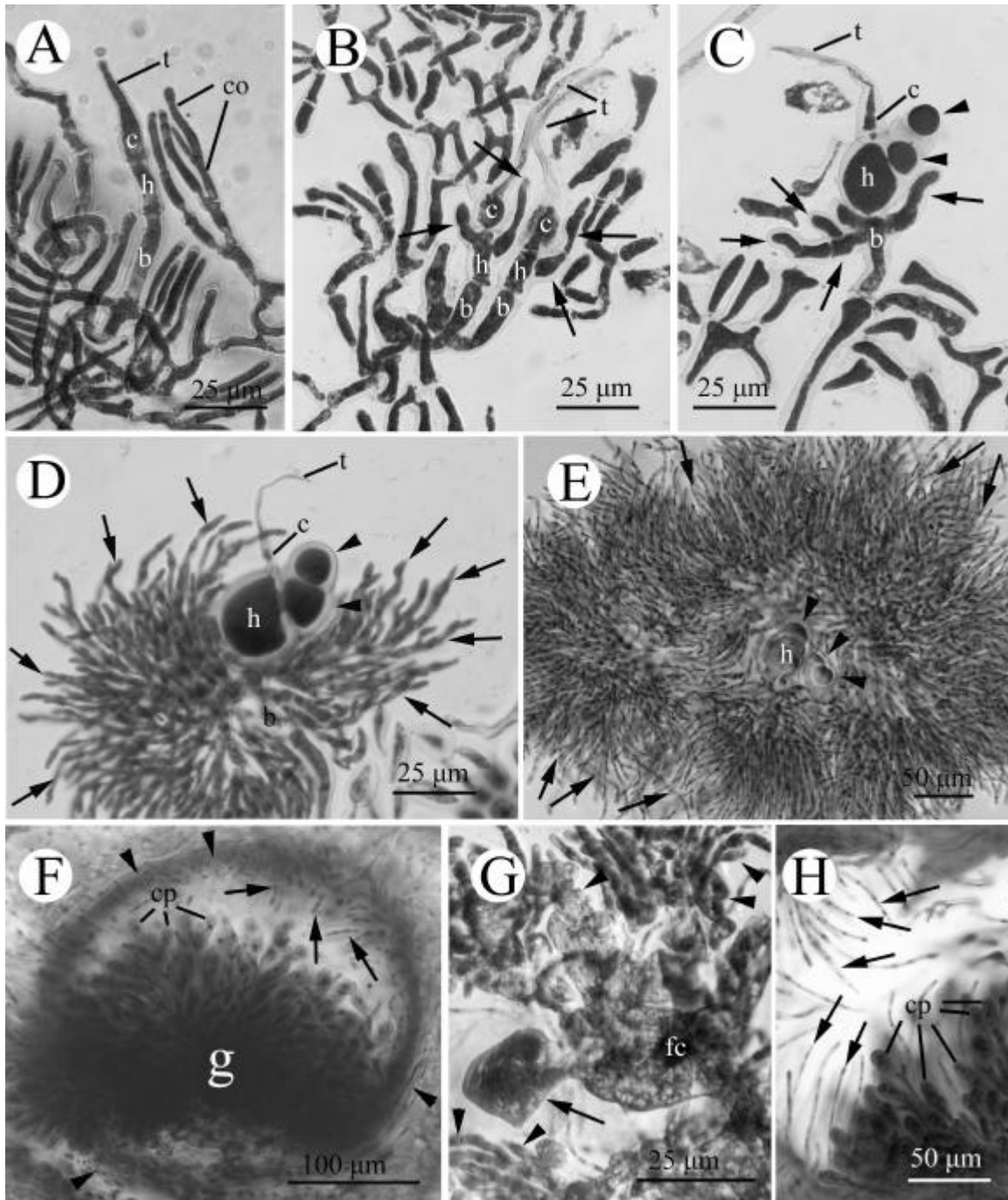
標本檢查：Kenting National Park, southern Taiwan: (1) Wanlitung, coll. S.-L. Liu, 13.iv.02 (AcFr91041301, female), coll. S.-L. Liu, 23.vii.02 (AcFr91072301, sterile), 3.v.03 (AcFr92050301, sterile); (2) Hikou, coll. S.-L. Liu, 18.xii.02 (AcFr91071801, tetrasporic); (3) 3rd Nuclear Power Outlet, coll. S.-L. Liu and C.-C. Liao, 27.iii.04 (AcFr93032701, sterile).

棲地及季節性出現：一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶發現，多分佈於水深 1-10 m。

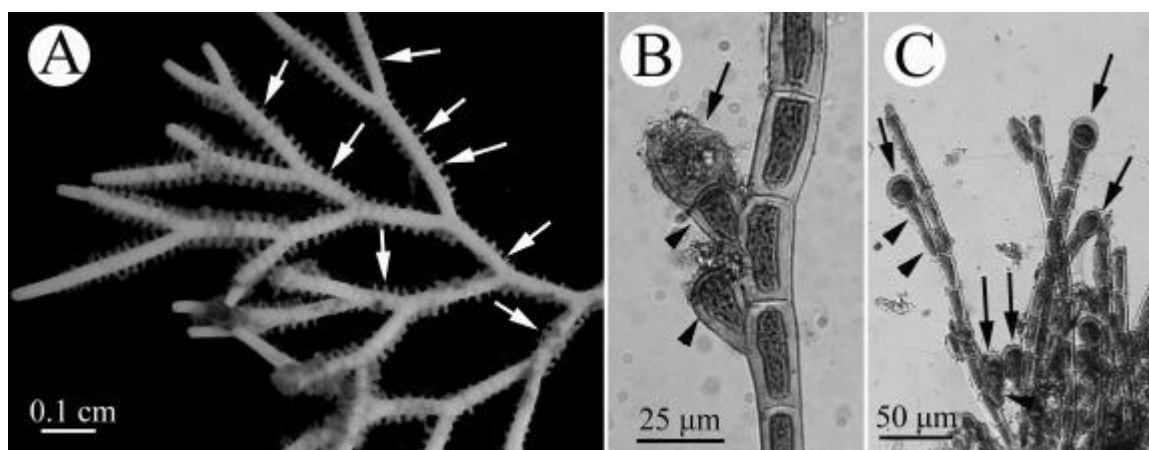
1、外觀形態：葉狀體呈多軸形式(圖十五 A)，植株可高達 10 cm，以一個圓盤狀的附著器附著在基質上，附著器直徑約 0.5-1 cm。分枝直立圓柱狀，乾燥時，頂端會些許皺縮，分枝或多或少以對生的方式排列，對生分枝間的夾角寬約 40°-60°，節間略呈關節性的，長 2-9 mm，直徑 400-650 μm 。鈣化重，乾燥後仍維持強健，具不明顯條紋，同化絲狀體多呈環狀排列，明顯可見，雖易脫落，但較另兩種輻毛藻藻種不易脫落(圖十五 B)。



圖十五、*Actinotrichia fragilis* (Forsskål) Børgesen 藻體外觀和營養結構。(標本檢查：A-D：Wanlitung, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 3.v.03 (AcFr92050301))。A、藻體外觀：分枝呈對生生長，並具有明顯可見的環狀同化絲。B、藻體分枝外觀：具有許多明顯的環狀同化絲(箭號)。C、分枝橫切面全貌：可清楚看見環狀同化絲的出現(箭號)。D、分枝橫切面細部：可分為兩個區域，外部皮層區和內部髓層區，皮層具有 3-4 個細胞層，髓層則有許多透明的絲狀體構成。



圖十六、*Actinotrichia fragilis* (Forsskål) Børgesen 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A-H：Wanlitung, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 13.iv.02 (AcFr91041301))。A、初始雌性生殖枝 - 果胞枝：果胞枝由三個細胞所構成，分別為果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)，果胞會向末端發育產生受精絲(t)。B、果胞枝發育初期：下位細胞分裂產生出兩個不孕枝(箭號)。C、果胞枝發育中期：下位細胞和其所產生的不孕枝(箭頭)細胞變大，基部細胞上部產生數個不孕絲狀體(箭號)。D、果胞枝發育晚期：下位細胞所產生的不孕枝(箭頭)不繼續進行分裂，基部細胞所產生的不孕絲狀體繼續分裂，產生更多絲狀體(箭號)。E、果胞枝發育晚期：下位細胞和其不孕枝(箭頭)未有進一步發育，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞整個果胞枝，形成周生體。F、成熟果胞體：由受精的果胞發育產生的產孢絲(g)位於果胞體中央，並於這些產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)，而基部細胞所分裂產生的不孕絲狀體發育圍繞果孢子體形成周生體(箭頭)，並向內產生側絲(箭號)。G、融合細胞：當果胞受精發育產生產孢絲後(箭頭)，基部產孢絲、下位細胞和其產生的不孕分枝(箭號)及基部細胞的紋孔連接消失而融合呈一個融合細胞(fc)，此融合細胞的細胞核不互相融合，而為一個多核的融合細胞。H、果胞體細部觀察：產孢絲位於果胞體中央，產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)，周生體向果胞體內產生側絲(箭號)。



圖十七、*Actinotrichia fragilis* (Forsskål) Børgesen 四分孢子體和四分孢子囊發育過程。(標本檢查：A-C：Hikou, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 18.xii.02 (AcFr91071801))。A、四分孢子體植株的分枝：具有許多環狀同化絲(箭號)，四分孢子囊由這些環狀同化絲分裂產生。B、初始四分孢子囊：由同化絲側邊產生一個柄細胞(箭頭)，再由柄細胞產生四分孢子囊，孢子釋放後，會留下透明皺縮的四分孢子囊壁(箭號)。C、成熟四分孢子囊：孢子囊成熟後，會十字形分裂產生四個四分孢子，這些孢子囊由同化絲末端或側邊產生(箭號)，在側邊產生的孢子囊同長由柄細胞(箭頭)產生。

2、營養構造：同化絲狀體易脫落，可達 15 個細胞長，細胞 10-12 μm 寬，12-25 μm 長；隨層絲狀體直徑 7-18 μm (圖十五 C-D)；皮層細胞為 3-4 層細胞組成(圖十五 C-D)，厚 65-85 μm ，最內層細胞為最大的細胞，呈卵圓形，25-38 μm 寬，25-38 μm 長；中間層細胞較內層細胞小，或多或少呈球狀，8-20 μm 寬，18-38 μm 長；表皮細胞具有厚壁，表面觀呈現五角或六角形，10-15 μm 寬，10-15 μm 長。

3、生殖結構：本研究藻體為雌雄異株。

(1) 雄性生殖構造

本研究未觀察到雄性配子體藻體。

(2) 雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育而來。果胞枝由分枝末端年輕皮層細胞特化而來(圖十六 A)。根據果胞枝在絲狀體上的位置，可分為兩個類型。多數的果胞枝由對生的年輕皮層細胞之一特化而成。另外一種類型，較為少數，果胞枝由對生的年輕皮層細胞中間發育產生。果胞枝由 3 個細胞組成(圖十六 A-D)，分別是果胞、下位細胞及基部細胞，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀(圖十六 A)，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞(sterile cell)，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞(圖十六 B)。當這兩個不孕細胞產生後，較晚形成的不孕分枝有時分裂產生一個不孕細胞，形成二至三個不孕細胞(圖十六 C)。這些不孕細胞會逐漸變大，染色後會成深色(圖十六 D)。少數會有四至五個不孕細胞產生。至於這些不孕細胞的進一步發育則尚不清楚。不孕細胞形成後，於基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖十六 C-E)，這些絲狀體將發育圍繞果胞子體，形成周生體(pericarp)，並向生殖窩內延伸長出側絲(paraphyses)，而這些側絲不會與日後的產孢絲相互混合生長(圖十六 F-H)。

接著，果胞受精，進一步發育形成初級產孢絲，這些初級產孢絲會分裂產生更多產孢絲。這些產孢絲會形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成一個半圓形果胞子體的果胞子體壁，初級產孢絲向果胞子體內產生許多許多直立，約 3-5 個細胞長的次級產孢絲，這些次級產孢絲集中生長於整個果胞體(cystocarp)中央，不與周生體產生的側絲相互混生(圖十六 F, H)，次級產孢絲發育晚期，末端會產生果胞子囊，當果胞子囊釋放後，新的果胞子囊會由原先的舊果胞子囊壁內長出。在果胞子體發育的過程

表八、鰐毛藻屬各種類間各外部形態、營養及生殖結構異同比較表。

形態特徵	<i>A. fragilis</i> ^{a,c}	<i>A. robusta</i> ^{a,b}	<i>Actinotrichia</i> sp. ^a
環狀同化絲	經常存在	稀少或缺乏	稀少或缺乏
分枝夾角	40°-60°	20°-40°(60°)	20°-40°
分枝寬 (μm)	400-650	400-600	600-1000
皮膚厚度 (μm)	65-85	65-100	90-150
產胞絲位置與發育情形	位於果胞體中央，不與側絲混合生長	分散於整個果胞體內面，與側絲混合生長	分散於整個果胞體內面，與側絲混合生長
融合細胞	明顯	不明顯	明顯
腺絲體	不與產胞絲混生	與產胞絲混生	與產胞絲混生
雌性生殖窩大小 (μm)	約250-400	200-400	250-400
果孢子 (μm)	10-18x20-30	10-20x20-40	10-15x25-33
雄性生殖窩大小 (μm)	約290	250-300	250-300
精子 (μm)	-	4.0-8.0	4.0-8.0
四分孢子囊 (μm)	21-27x26-30	18-21x21-28	18-23x22-30

a, 本研究; b, Itono (1979); c, Wang and Chiang (2001b)。-, 缺乏資料。

中，基部產孢絲，下位細胞和基部細胞的連接紋孔消失，細胞質相互融合形成一明顯多核的融合細胞(圖十六 G)。成熟果孢子體直徑 250-400 μm ，果孢子 10-18 μm 寬，20-30 μm 長。

(3)四分孢子囊

四分孢子囊通常由同化絲狀體(assimilatory filament)的末端產生(圖十七 A-C)。偶而，會由同化絲狀體的側邊產生(圖十七 B)，並在四分孢子囊下長出一個柄細胞(圖十七 B)。四分孢子囊外觀為橢圓形或圓形，寬 21-27 μm ，長 26-30 μm 。當四分孢子囊成熟後，會以十字分裂的方式產生出四個四分孢子(tetraspore)(圖十七 C)。孢子釋放後，新的四分孢子囊可以由舊的四分孢子囊壁內重複產生。

4、註解：在 Itono (1979)發表 *A. robusta* 之前，全世界輻毛藻只有一種：*A. fragilis*，而此藻體的主要特徵為具有明顯環狀的同化絲(Decaisne, 1842; Weber-van Bosse, 1921; Børgesen, 1932; Svedelius, 1952; Bodas and Chaugule, 1991)，此外，在生殖結構上，產孢絲不與側絲混合生長(Wang and Chiang, 2001b)，因此，根據這兩樣特徵，可很輕易地在野外和實驗室內與其他輻毛藻屬的藻種區分(表八)。

Actinotrichia robusta Itono 1979: 138, figs 1-6.

圖十八-圖十九

基本名：*Actinotrichia robusta* Itono 1979: 138, figs 1-6.

模式標本地：日本琉球群島與那國(Yonaguni Island, Okinawa Islands, Japan)。

世界分佈：目前僅知分佈於琉球群島及南台灣亞熱帶海域。

標本檢查：Kenting National Park, southern Taiwan: (1) Banana Bay, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 1.x.02 (AcRo91050101, male); (2) 3rd Nuclear Power Outlet, coll. W.-L. Wang, 11.viii.01 (AcRo081101, female), coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 4.i.03 (AcRo92010401, female), coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 1.iv.03 (**AcRo920401, female**); (3) Small Port, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 13.iii.03 (AcRo92031301, female); Lanyu Island, eastern Taiwan: (1) Hungtou Village, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 8.iv.03 (AcRo92040801, female; AcRo92040802, male).

棲地及季節性出現：一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶發現，多分佈於水深 1-3 m。

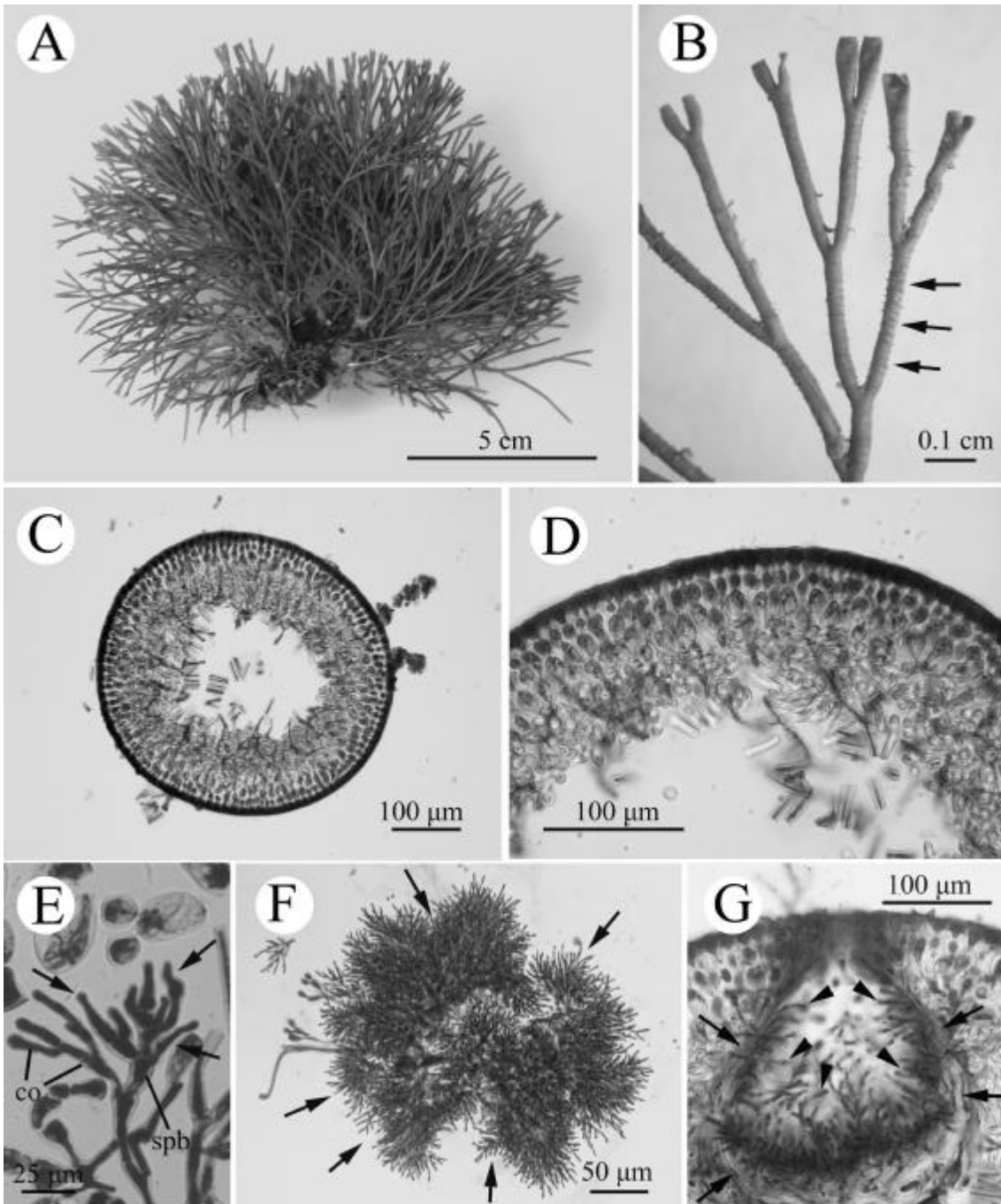
1、外觀形態：葉狀體呈多軸形式(圖十八 A)，植株高約 8 cm，以一個圓盤狀的附著器附著在基質上，附著器直徑約 0.5-1 cm；分枝直立圓柱狀，乾燥時，頂端會些許皺縮，分枝或多或少以對生的方式排列，對生分枝間的夾角略窄，多小於 40°，偶而大於 40°，達 60°寬，節間略呈關節性的，長 2-9 mm，直徑 400-600 μm ，鈣化少，乾燥後仍維持強健，具不明顯條紋(圖十八 B)，同化絲狀體呈環狀排列或不規則排列，易脫落(圖十五 B)。

2、營養構造：同化絲狀體易脫落，可達 10 個細胞長，細胞 8-12 μm 寬，12-25 μm 長；隨層絲狀體直徑 6-10 μm ；皮層細胞為假薄膜組織狀，3-4 層細胞(圖十八 C-D)，厚 65-100 μm ，最內層細胞為最大的細胞，呈卵圓形，20-25 μm 寬，25-35 μm 長；中間層細胞較內層細胞小，或多或少呈球狀，15-20 μm 寬，15-20 μm 長；表皮細胞具有厚壁，表面觀呈現五角或六角形，10-15 μm 寬，10-15 μm 長。

3、生殖結構：本研究藻體為雌雄異株。

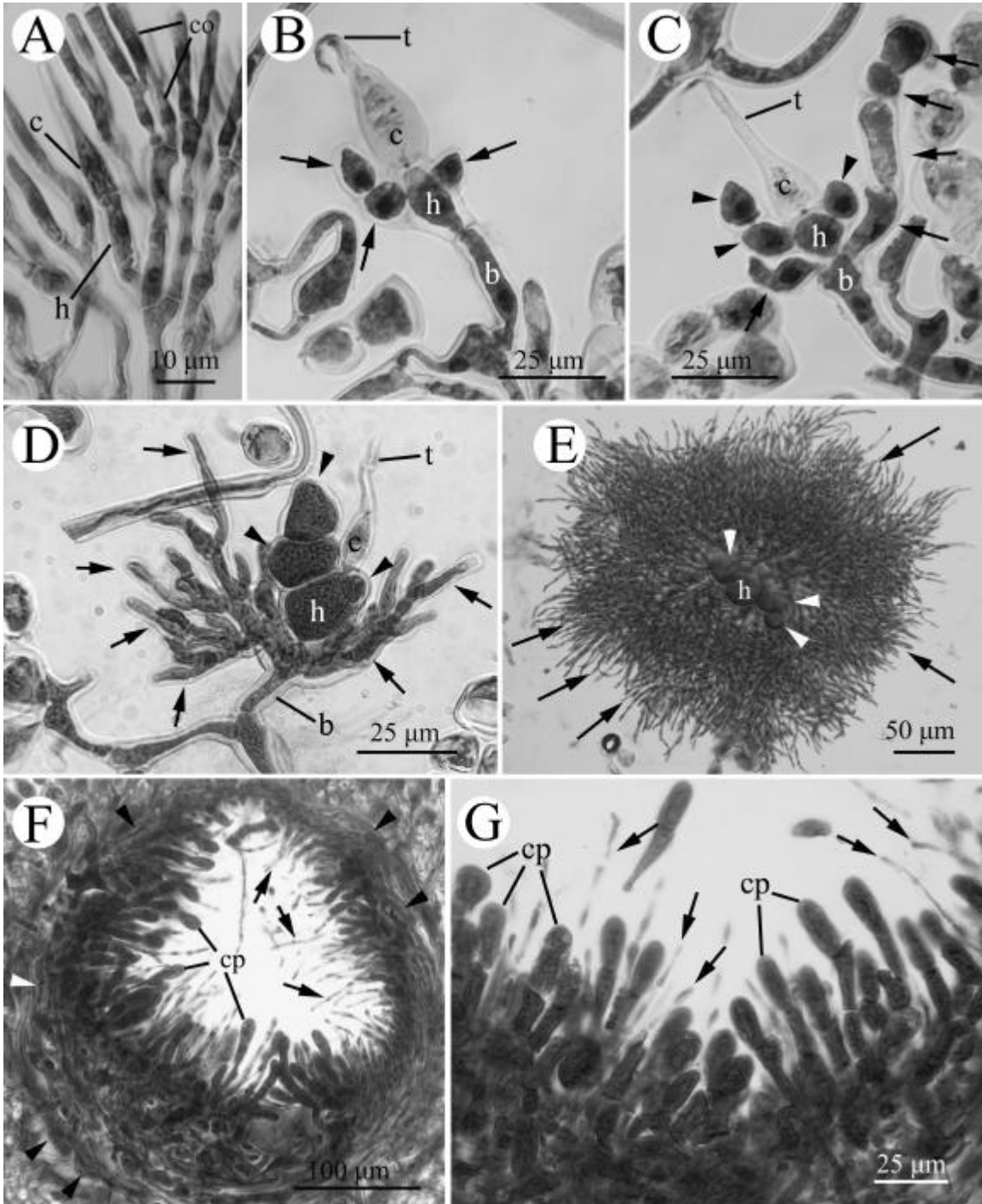
(1)雄性生殖構造

雄性生殖窩由雄性生殖枝發育而來。雄性生殖枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成(圖十八 E)。染色後，此雄性生殖枝的顏色會較其他部位為深。接著，雄性生殖枝末端會橫向分裂的方式產生許多初級雄性生殖絲狀體(圖十八 F)。這些初級



圖十八、*Actinotrichia robusta* Itono 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程。(標本檢查：A-D：3rd Nuclear Power Outlet, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 1.iv.03 (AcRo92040101)；E-G：Banana Bay, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 1.x.02 (AcRo91100101))。A、藻體外觀：分枝呈對生生長，偶看見環狀同化絲出現。B、藻體分枝外觀：具有些許明顯環狀同化絲(箭號)。C、分枝橫切面全貌：可分為皮層和髓層兩部分。D、分枝橫切面細部觀察：可分為兩個區域，外部皮層區和內部髓層區，皮層具有3-4個細胞層，髓層則有許多透明的絲狀體構成。E、初始雄性生殖枝(spnb)：由年輕皮層細胞(co)分化而成的雄性生殖枝，輻射向外分裂產生初級雄性生殖絲狀體(箭號)。F、發育中的雄性生殖枝：生殖枝分裂產生更多的初級雄性生殖絲狀體，初級雄性生殖絲狀體進一步分裂產生許多次級雄性生殖絲狀體(箭號)。G、雄性生殖窩：隨著雄性生殖枝的發育，初級雄性生殖絲狀體構成雄性生殖窩壁(箭號)，並向內產生許多次級雄性生殖絲狀體(箭頭)。

絲狀體會進一步分裂生長，形成日後的生殖窩壁(圖十八 G)。初級雄性生殖絲狀體向生殖窩內產生許多次級雄性生殖絲狀體，成熟後，次級雄性生殖絲狀體末端產生精囊，這些帶有精囊的次級雄性生殖絲狀體朝向生殖窩內部生長，並圍繞著生殖窩壁。慢慢的，這些帶有精囊的次級絲狀體朝向生殖窩孔部集中生長，以方便日後精子的釋放。構成生



圖十九、*Actinotrichia robusta* Itono 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A-G：3rd Nucleus Power Outlet, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 1.iv.03 (AcRo92040101))。A、初始雌性生殖枝 - 果胞枝：果胞枝由三個細胞所構成，分別為果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)。B、果胞枝發育初期：果胞向末端生一透明受精絲(t)，下位細胞分裂產生出兩個不孕枝(箭號)。C、果胞枝發育中期：下位細胞和其所產生的不孕枝(箭頭)的細胞變大，基部細胞上部產生數個不孕絲狀體(箭號)。D、果胞枝發育晚期：下位細胞所產生的不孕枝(箭頭)不繼續進行分裂，基部細胞所產生的不孕絲狀體繼續分裂，產生更多絲狀體(箭號)。E、果胞枝發育晚期：下位細胞和其不孕枝(箭頭)未有進一步發育，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞整個果胞枝，形成周生體。F、成熟果胞體：由受精的果胞發育產生的產孢絲(g)分散生長於果孢子體內面，並於這些產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)，而基部細胞所分裂產生的不孕絲狀體發育圍繞果孢子體形成周生體(箭頭)，並向內產生側絲(箭號)，產孢絲與側絲向互混合生長。G、果胞體細部觀察：產孢絲與側絲相互混合生長，產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)，周生體向果胞體內產生側絲(箭號)。

殖窩壁的初級絲狀體染色後，並不會較其他部位深，然而，帶有精囊的絲狀體染色後，則會較其他部位深色。成熟雄性生殖窩直徑 250-300 μm ，精囊 4-8 μm 。

(2) 雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育而來。果胞枝由藻體分枝末端對生年輕皮層細胞之一特化而成(圖十九 A)。根據果胞枝在絲狀體上的位置，可分為兩個類型。多數的果胞枝由對生的年輕皮層細胞之一特化而成。另外一種類型，較為少數，果胞枝於對生年輕皮層細胞中間發育產生。果胞枝由三個細胞組成(圖十九 A-D)，分別是果胞、下位細胞及基部細胞，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀(圖十九 A)，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞(圖十九 B)。當這兩個不孕細胞產生後，較晚產生的不孕細胞通常分裂產生一個不孕細胞，形成二至三個不孕細胞(圖十九 C)。這二至三個不孕細胞和細胞核會逐漸變大，染色後顏色較深(圖十九 D)。少數會有四至五個不孕細胞產生。不孕細胞形成後，基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖十九 C-E)，這些絲狀體將發育圍繞果孢子體，形成周生體，並向生殖窩內延伸長出側絲，而這些側絲會與日後的產孢絲相互混合生長(圖十九 F-G)，這是 *A. fragilis* 所觀察不到的。

接著，果胞受精，進一步發育形成初級產孢絲，這些初級產孢絲再分裂產生更多初級產孢絲。這些初級產孢絲形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁，初級產孢絲向果孢子體內部產生許多直立，約 3 – 5 個細胞長的次級產孢絲，分散生長於整個果孢子體內壁，並與由周生體產生的側絲相互混合生長(圖十九 F-G)，次級產孢絲發育成熟後，末端產生果孢子囊，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中，基部初級產孢絲細胞，下位細胞和基部細胞的連接紋孔消失，細胞質相互融合形成一不明顯多核的融合細胞，但此融合細胞在果孢子體的發育中逐漸消失而不可見，這在 *A. fragilis* 和 *A. sp.* 中未被觀察到。成熟果孢子體直徑 250-400 μm ，果孢子 10-20 μm 寬，20-40 μm 長。

(3) 四分孢子囊

本研究並未觀察到四分孢子體藻體。

4、註解：根據 Itono (1979) 對 *A. robusta* 的形態描述，藻體可高達 7.5 cm，生長在潮間帶，環狀同化絲稀少，夾角較 *A. fragilis* 小，分枝 400-600 μm 寬，皮層寬 75-90 μm 。將以上特徵與筆者的材料相比較，筆者的材料皆符合其描述。在雌性生殖結構觀察方面，Itono (1979) 只有圖示成熟的雌性生殖窩橫切面，但可明顯看出產孢絲和側絲相互混合生長的模式，本研究對雌性生殖窩發育過程詳盡觀察後，發現此藻種的產孢絲與側絲的確相互混合生長，由以上特徵，更確信本藻種為 *A. robusta*，而產孢絲與側絲混合生長的發育模式可與 *A. fragilis* 做很好的區分(表八)。此外，此藻種的模式標本地為日本琉球群島與那國，此地距離台灣東北部甚近；根據筆者個人觀察，此藻體於台灣東部出現的頻度較西部高，就地理分佈的觀點，此藻體較傾向分佈於黑潮流經的區域。基於以上的觀察，也解釋為何筆者於菲律賓霧宿的採集(海域較靠近南中國海)，並未觀察到任何 *A. robusta* 的藻體。

Actinotrichia sp.

圖二十-圖二十二

世界分佈：目前只知道分佈於南台灣亞熱帶海域。

標本檢查：Kenting National Park, southern Taiwan: (1) Sial Rock, coll. S.-L. Liu, 22.vii.02 (AcSp91072201, male); (2) Feng-Chwei-Sha (Wind-Blow-Sand), coll. S.-L. Liu, 21.vii.02 (AcSp91072101, tetrasporic); (3) Chiupeng, coll. S.-L. Liu, 11.v.02

(AcSp91051101, tetrasporic), coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 21.vii.02 (AcSp91072102, female); (4) LKS, coll. S.-M. Lin, 17.x.02 (AcSp91051701, female); Taitung, eastern Taiwan: (1) Jyi-Huen, coll. S.-L. Liu and W.-L. Wang, 26.viii.02 (AcSp91082601, tetrasporic); (2) Shan-Yuan, coll. S.-L. Liu and W.-L. Wang, 27.viii.02 (AcSp91082701, tetrasporic).

棲地及季節性出現：一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶發現，多分佈於水深 1-3 m。

1、外觀形態：葉狀體呈多軸形式(圖二十 A)，植株高約 7.5 cm，以一個圓盤狀的附著器附著在基質上，附著器直徑約 0.5-1 cm 寬；分枝直立圓柱狀，乾燥時，頂端會些許皺縮，分枝或多或少以對生的方式排列，對生分枝間的夾角略窄，皆小於 40°，節間略呈關節性的，長 2-9 mm，直徑 600-1000 μm ，鈣化少，乾燥後仍維持強健，具不明顯條紋，同化絲狀體呈環狀排列或不規則排列，易脫落(圖二十 B)。

2、營養構造：同化絲狀體易脫落，可長達 10 個細胞長，細胞寬 8-12 μm ，細胞長 12-25 μm ；隨層絲狀體直徑 8-18 μm (圖二十 C-D)；皮層細胞為三至四層細胞組成(圖二十 C-D)，厚 90-150 μm ；最內層細胞為最大的細胞，呈卵圓形或不規則矩形，寬 25-38 μm ，細胞長 38-55 μm ；中間層細胞較內層細胞小，或多或少呈球狀，寬 12-33 μm ，細胞長 20-50 μm ；表皮細胞具有厚壁，表面觀呈現有菱角狀，8-15 μm 寬，8-15 μm 長。

3、生殖結構：本研究藻體為雌雄異株。

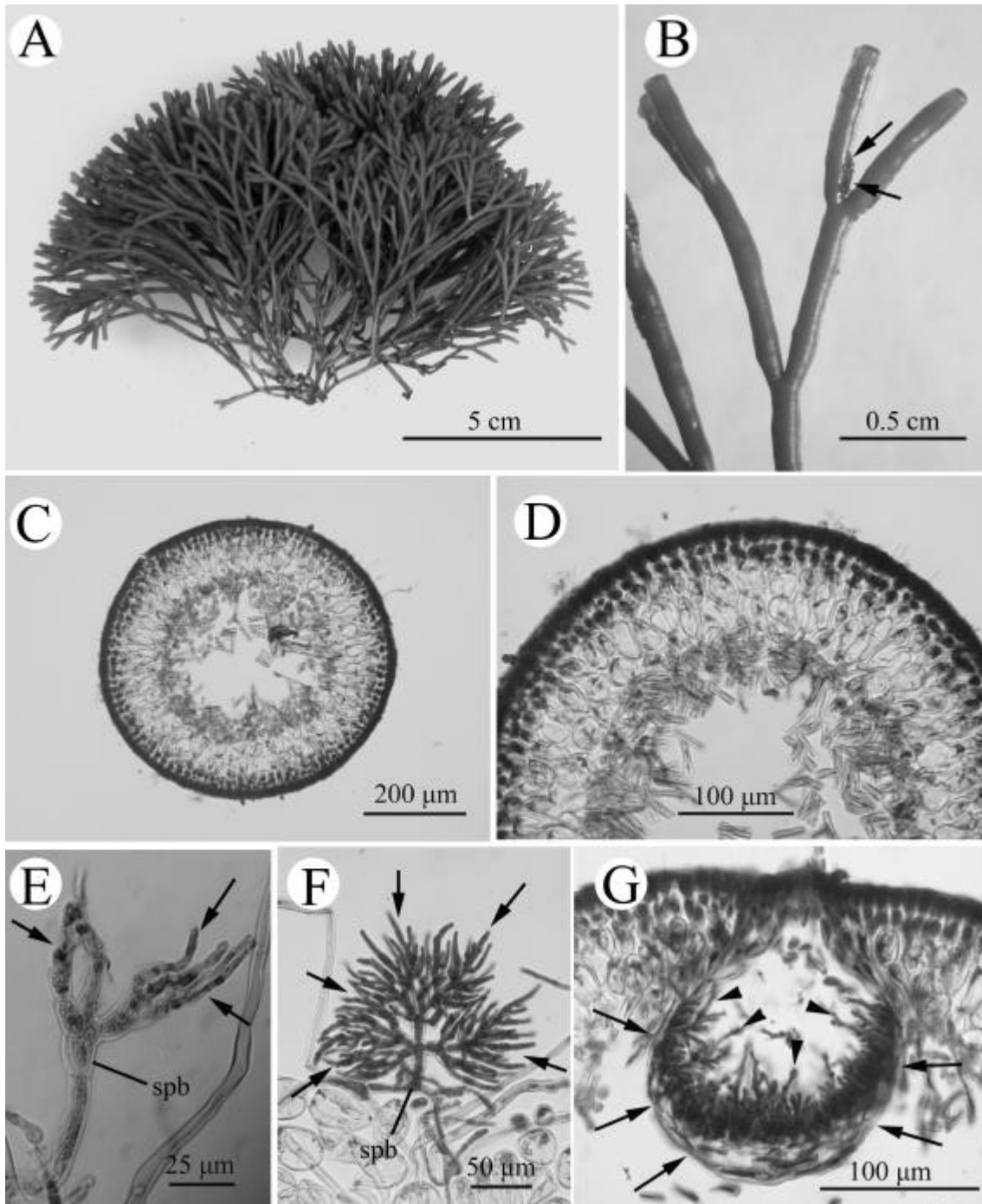
(1) 雄性生殖構造

雄性生殖窩由雄性生殖枝發育而來。雄性生殖枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成(圖二十 E)。染色後，此雄性生殖枝的顏色會較其他部位為深。接著，雄性生殖枝末端會分裂產生許多初級雄性生殖絲狀體(圖二十 F)。初級雄性生殖絲狀體會進一步分裂生長，形成日後的生殖窩壁(圖二十 G)。初級雄性生殖絲狀體向生殖窩內產生次級雄性生殖絲狀體，成熟後，次級絲狀體末端產生精囊，這些帶有精囊的次級雄性生殖絲狀體朝向生殖窩內部，並圍繞著生殖窩壁生長。慢慢的，這些帶有精囊的次級絲狀體朝向生殖窩孔部集中生長，以方便日後精子的釋放。構成生殖窩壁的初級絲狀體染色後，並不會較其他部位深，然而，帶有精囊的次級絲狀體染色後，則會較其他部位深色。成熟雄性生殖窩直徑 250-300 μm ，精囊直徑 3-8 μm 。

(2) 雌性生殖構造

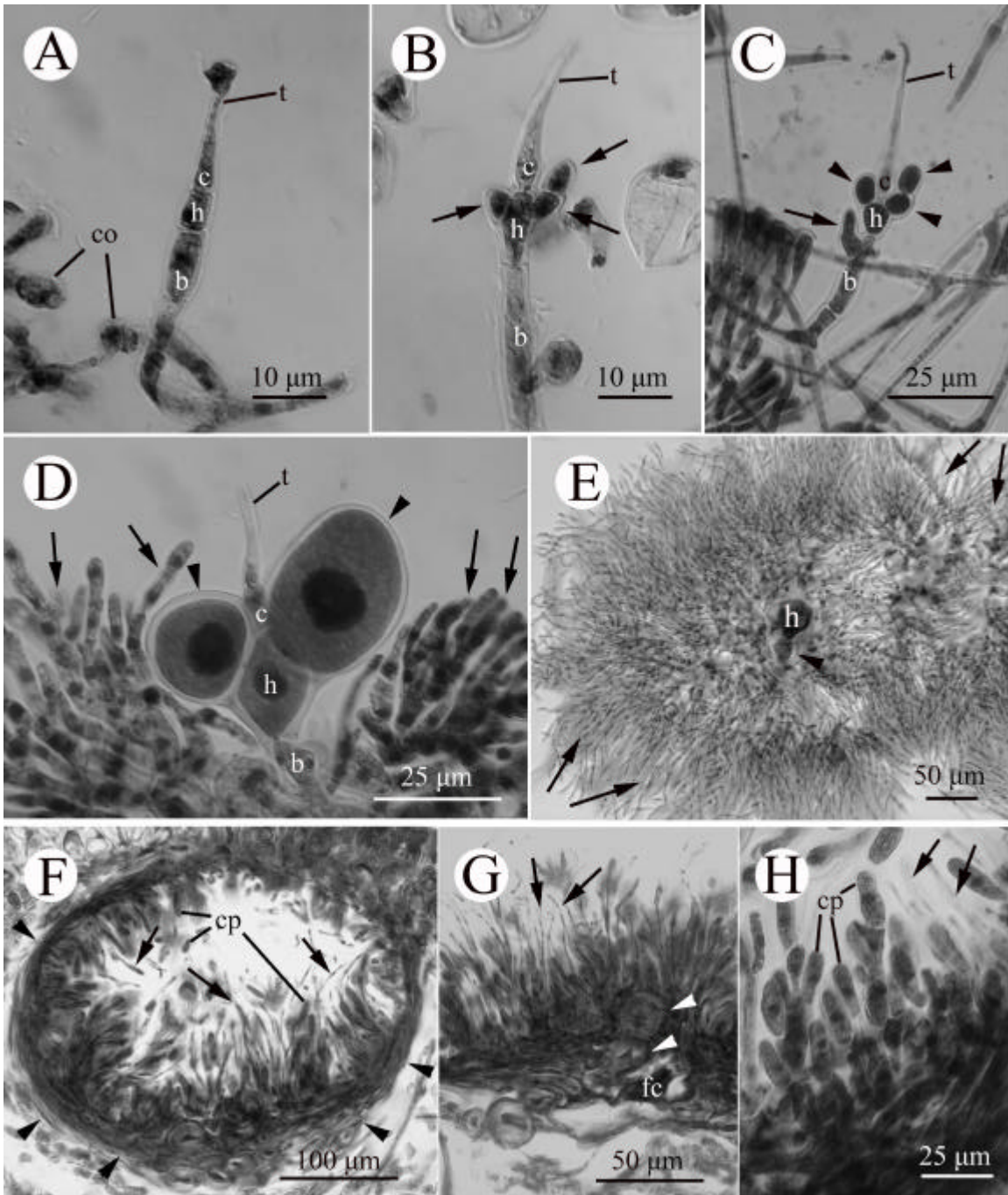
雌性生殖窩由果胞枝發育而來。果胞枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成(圖二十一 A)。根據果胞枝在絲狀體上的位置，可分為兩個類型。多數的果胞枝由對生年輕皮層細胞之一特化而成。另外一種類型，較為少數，果胞枝於對生年輕皮層細胞中間發育產生。果胞枝由三個細胞組成(圖二十一 A-D)，分別是果胞、下位細胞及基部細胞，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀(圖二十一 A)，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞(圖二十一 B)。當這兩個不孕細胞產生後，較晚產生的細胞通常分裂產生一個不孕細胞，形成二至三個不孕細胞(圖二十一 C)。這些不孕細胞的細胞和細胞核會逐漸變大，染色後會成深色(圖二十一 D-E)。少數會有四至五個不孕細胞產生。不孕細胞形成後，於基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖二十一 C-E)，這些絲狀體將發育圍繞果孢子體，形成周生體，並向生殖窩內延伸長出側絲，而這些側絲會與日後的次級產孢絲相互混合生長(圖二十一 F-H)，這是 *A. fragilis* 所觀察不到的。

接著，果胞受精，進一步發育形成初級產孢絲，這些初級產孢絲會分裂產生更多初級產孢絲。這些初級產孢絲會形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成一個半圓形果孢子體的果孢子體壁，初級產孢絲像果孢子體內產生許多直立，約 3-5 個細

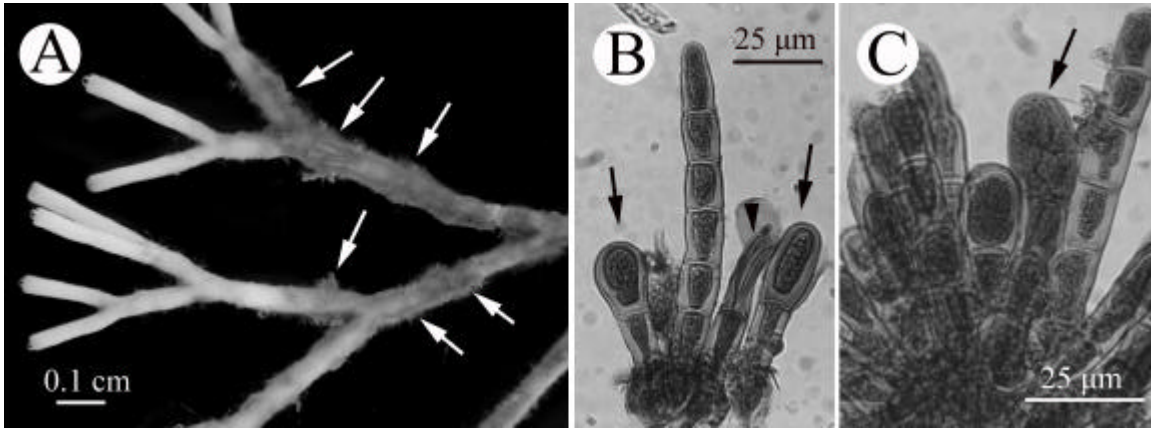


圖二十、*Actinotrichia* sp.藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程。(標本檢查：A-D：Chiupeng, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 11.v.02 (AcSp91051101)；E-G：Sail Rock, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 22.vii.02 (AcSp91072201))。A、藻體外觀：分枝呈對生生長，光滑，少見同化絲的出現。B、藻體分枝外觀：具有不明顯的同化絲(箭號)。C、分枝橫切面全貌：可分為皮層和髓層兩部分。D、分枝橫切面細部：可分為兩個區域，外部皮層區和內部髓層區，皮層具有3-4個細胞層，髓層則有許多透明的絲狀體構成。E、初始雄性生殖枝(sp b)：由分枝末端年輕皮層細胞之一特化而成，輻射向外分裂產生初級雄性生殖絲狀體(箭號)。F、發育中的雄性生殖枝：生殖之分裂產生更多初級雄性生殖絲狀體，這些初級絲狀體進一步分裂出許多次級雄性生殖絲狀體(箭號)。G、雄性生殖窩：隨著雄性生殖枝的發育，初級雄性生殖絲狀體會構成雄性生殖窩壁(箭號)，並向內產生許多次級雄性生殖絲狀體(箭頭)。

胞長的次級產孢絲，分散於果孢子體內壁，並與由周生體產生的側絲相互混合生長(圖二十一 F, H)，次級產孢絲發育晚期，末端產生果孢子囊，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中，基部初級產孢絲細



圖二十一、*Actinotrichia* sp. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A-H: Chieupeng, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 11.v.02 (AcSp91051101))。A、初始雌性生殖枝 - 果胞枝：果胞枝由三個細胞所構成，分別為果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)，果胞會向末端發育產生受精絲(t)。B、果胞枝發育初期：下位細胞分裂產生出兩個不孕枝(箭號)。C、果胞枝發育中期：下位細胞和其所產生的不孕枝(箭頭)的細胞變大，基部細胞上部產生數個不孕絲狀體(箭號)。D、果胞枝發育晚期：下位細胞所產生的不孕枝(箭頭)不繼續進行分裂，基部細胞所產生的不孕絲狀體繼續分裂，產生更多絲狀體(箭號)。E、果胞枝發育晚期：下位細胞和其不孕枝(箭頭)未有進一步發育，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞整個果胞枝，形成周生體。F、成熟果胞體：由受精的果胞發育產生的產孢絲(e)分散生長於果胞體內面，並於這些產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)，而基部細胞所分裂產生的不孕絲狀體發育圍繞果孢子體形成周生體(箭頭)，並向內產生側絲(箭號)，產孢絲與側絲相互混合生長。G、融合細胞：當果胞受精發育產生產孢絲後(箭頭)，基部初級產孢絲細胞、下位細胞和其產生的不孕分枝(箭頭)及基部細胞的紋孔連接消失而融合成一個融合細胞(fc)，此融合細胞的細胞核不互相融合，而為一個多核的融合細胞。周生體向果胞體內產生側絲(箭號)。H、果胞體細部觀察：產孢絲與側絲相互混合生長，產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)，周生體向果胞體內產生側絲(箭號)。



圖二十二、*Actinotrichia* sp.四分孢子體和四分孢子囊發育過程。(標本檢查：A-C:Jyi-Huen, Taitung, eastern Taiwan, coll. S.-L. Liu and W.-L. Wang, 26.viii.02 (AcSp91082601))。A、四分孢子體植株的分枝：具有許多環狀同化絲(箭號)，四分孢子囊由這些環狀同化絲分裂產生。B、初始四分孢子囊：由同化絲末端產生四分孢子囊(箭號)，孢子釋放後，會留下透明皺縮的四分孢子囊壁(箭頭)。C、成熟四分孢子囊：孢子囊成熟後，會十字形分裂產生四個四分孢子，這些孢子囊由同化絲末端或側邊產生(箭號)。

胞，下位細胞和基部細胞的紋孔連接消失，細胞質相互融合形成一明顯多核的融合細胞(圖二十一 G)。成熟果孢子體直徑 250-400 μm ，果孢子 18-23 μm 寬，22-30 μm 長。

(3)四分孢子囊

四分孢子囊通常由同化絲狀體的末端產生(圖二十二 A-C)。偶而，會由同化絲狀體的側邊產生，並在四分孢子囊下長出一個柄細胞。四分孢子囊外觀為橢圓形或圓形，寬 18-23 μm ，長 22-30 μm 。當四分孢子囊成熟後，會以十字分裂的方式產生出四個四分孢子。孢子釋放後，新的四分孢子囊可以由舊的四分孢子囊壁內重複產生。

4、註解：此藻種第一次發現於南台灣墾丁東海岸九棚，此藻體乍看之下，與 *A. robusta* 十分相似，環狀同化絲稀少，夾角與 *A. robusta* 相似(表八)，但分子分析結果顯示與 *A. robusta* 為一截然不同的藻體。在外部形態比較上，此藻體分枝較寬，皮層也較厚，而融合細胞較 *A. robusta* 明顯且大(表八)；雖然雌性生殖結構的發育十分相似，產孢絲與側絲會相互混合生長，但基於外觀形態分枝較寬和融合細胞較為明顯的特徵，筆者可於野外及實驗室內輕易的區分此兩藻種。由於目前全世界只有兩種輻毛藻屬的藻種被發表：*A. fragilis* 和 *A. robusta*。因此，此藻種可能為一新種。

(三)白果藻屬 *Tricleocarpa* Huisman et Borowitzka, 1990: 164.

模式物種：*Tricleocarpa cylindrica* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka.

藻體直立，分枝呈多軸形式圓柱狀，分枝頂端堅硬，呈規則或半規則的對生方式生長，分枝堅硬易碎。植株具有鈣化，鈣化部位多只侷限於皮層，少數延伸至髓層。分枝不具同化絲。皮層具三至四個細胞層，髓層由許多或零星透明絲狀體構成。四分孢子體微小，不易由肉眼觀察之。配子體植株巨觀，植株多為雌雄異株，偶而雌雄同株。雄性生殖窩和雌性生殖窩初期發育與其他鈣化藻屬相同，不同處在下位細胞產生三至四個不孕枝，雌性生殖窩發育晚期具有周生體和側絲。本屬可依據異型世代交替及周生體和側絲的出現及與其它鈣化藻屬區分。

台灣產白果藻屬各種類分類檢索表

- | | |
|------------------------------|----------------------|
| 1、分枝通常小於 1 mm..... | <i>T. cylindrica</i> |
| 1、分枝通常大於 1 mm..... | 2 |
| 2、分枝觸感較軟，產孢絲位於果胞體中央..... | <i>T. fragilis</i> |
| 2、分枝觸感較堅硬較脆，產孢絲分佈於果胞體內壁..... | 3 |

- 3、野外藻體植株外觀呈球狀，分枝呈圓柱狀，分枝較多且密，生長於潮間帶，植株高 10 cm.....*T. fastigiata*
 3、野外藻體植株外觀呈鬆散，分枝呈倒三角形，有時呈胖圓柱狀，分枝較為稀鬆，生長於潮下帶，植株高 5 cm.....*Tricleocarpa* sp.

Tricleocarpa cylindrica (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka, 1990: 164-168, figs 40-45.

圖二十三-圖二十四

基本名：*Corallina cylindrica* Ellis et Solander, 1786: 114, pl.22: fig. 4.

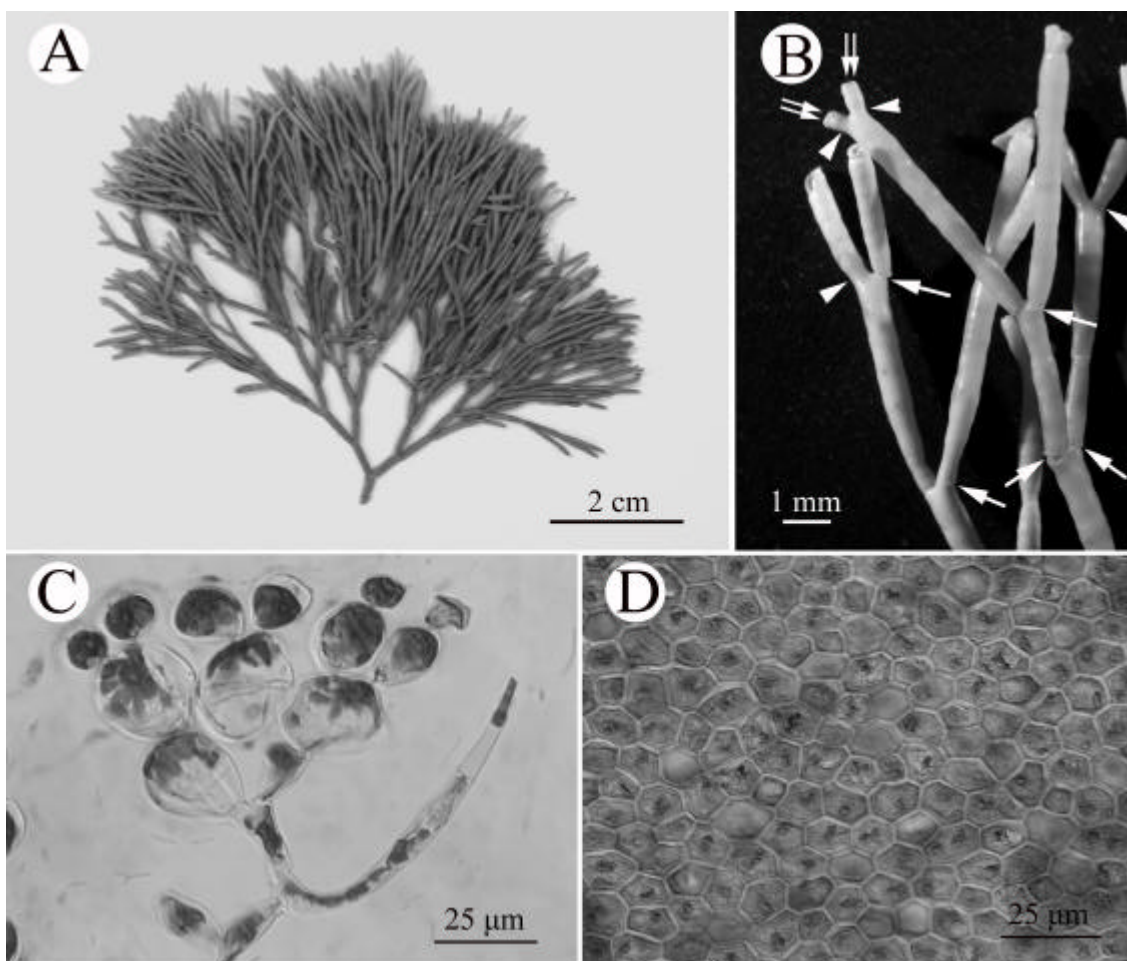
同種異名：*Galaxaura cylindrica* (Ellis et Solander) Lamouroux, 1821: 22, pl. 22: fig. 4.

模式標本地：西印度群島(the West Indies)。

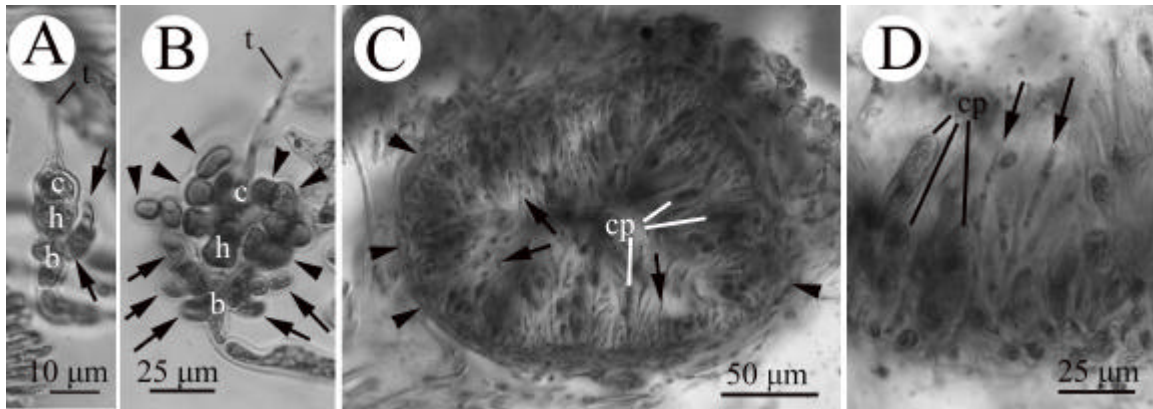
世界分佈：廣泛分佈於太平洋和大西洋熱帶亞熱帶海域，如巴拿馬、菲律賓、台灣、澳洲等地。

標本檢查：Green Island, eastern Taiwan: (1) Dabaisa, coll. S.-L. Liu, L.-C. Wang and W.-L. Wang, 28.viii.02 (TrCy91082801, female)。

棲地和季節性出現：一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶發現，多分佈於水深 1-5 m。



圖二十三、*Tricleocarpa cylindrica* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka 藻體外觀和營養結構。(標本檢查：A-D：Dabaisa, Green Island, eastern Taiwan, coll. S.-L. Liu, L.-c. Wang and W.-L. Wang, 28.viii.02 (TrCy91082801))。A、配子體植株外觀：分枝為多軸形式，光滑呈對生生長。B、分枝細部觀察：分枝光滑，不具關節(箭頭)，野外所見關節為藻體分枝斷裂所造成(箭號)，植株生長由分枝頂端細胞分裂生長(雙箭號)。C、配子體分枝壓碎觀察：皮層由三至四個細胞層構成，髓層由一些透明絲狀體組成，壓碎觀察時，最外層皮層細胞易脫落。D、藻體表面觀察：表皮細胞呈五角或六角形。



圖二十四、*Tricleocarpa cylindrica* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A-D：Dabaisa, Green Island, eastern Taiwan, coll. S.-L. Liu, L.-c. Wang and W.-L. Wang, 28.viii.02 (TrCy91082801))。A、初始雌性生殖枝 - 果胞枝：果胞枝由分枝末端年輕對生皮層細胞之一特化而來，果胞枝由果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)所組成，果胞向末端產生受精絲(t)，基部細胞分裂產生不孕絲狀體(箭號)。B、發育中的果胞枝：受精絲延長，下位細胞產生不孕枝(箭頭)，基部細胞發育產生不孕絲狀體(箭號)。C、成熟果胞體：由受精的果胞發育而成的產孢絲分散生長於果胞體內面，周生體圍繞整個果孢子體，形成果胞體壁(箭頭)，並向果胞體內產生側絲(箭號)，這些側絲與產孢絲相互混合生長，產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)。D、果胞體內部細部觀察：產孢絲與側絲(箭號)相互混合生長，產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)。

1、外部形態：葉狀體呈多軸型式生長，外觀常呈半球狀，高達 10 cm(圖二十三 A-B)，具有一圓盤狀附著器，直徑約 0.3 cm 寬。分枝以對生方式生長。分枝節間 0.5-1 mm 寬，3-14 mm 長(圖二十三 B)。鈣化程度重，外表光滑(圖二十三 A)，藻體觸感滑膩且脆硬，外觀顏色呈淡粉紅色或深紅色。

2、營養構造：除了生殖部位外，藻體皮層皆為三至四細胞層(圖二十三 C)。最內層細胞最大且或多或少呈現矩形狀或橢圓形，寬 18-23 μm ，長 25-30 μm 。中間層細胞呈現橢圓形，寬 15-20 μm ，長 18-25 μm 。最外層細胞最小，排列緊密，寬 8-13 μm ，長 8-13 μm 。最外層細胞表面觀，呈五角或六角形(圖二十三 D)，具有一個星狀的葉綠體，中央具有一個蛋白核。細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。

3、生殖結構：本研究藻體為雌雄異株。

(1) 雄性生殖構造

本研究未觀察到雄性配子體藻體。

(2) 雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育而成。果胞枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成。果胞枝由三個細胞組成，分別是果胞、下位細胞及基部細胞(圖二十四 A-B)，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀(圖二十四 A)，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞，接著，第三及第四個不孕枝跟著長出。當這些不孕枝產生後，再各自分裂產生數個不孕細胞，形成三至四個不孕枝環繞著下位細胞(圖二十四 B)。這些不孕枝的細胞和細胞核會逐漸變大，染色後呈深色(圖二十四 B)。下位細胞的不孕枝形成後，基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖二十四 B)，這些不孕絲狀體接著向下發育纏繞著下位細胞和基部細胞週遭，同時也向上發育圍繞整個果孢子體，形成周生體(圖二十四 C)，並向果子體內產生側絲(圖二十四 C-D)。

接著，果胞受精，進一步發育形成初級產孢絲，這些初級產孢絲會再分裂產生更多產孢絲。這些產孢絲會形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁(圖二十四 C-D)，初級產孢絲向果孢子體內產生許多直立，約 3 - 5 個細胞長的次級產孢絲，分散生長於果胞體內壁，發育成熟後，次級產孢絲末端產生果

表九、白果藻屬各種類間外部形態、營養及生殖結構異同比較表。

形態特徵	<i>T. cylindrica</i> ^{a, b, c}	<i>T. fastigiata</i> ^{a, d, e}	<i>T. forestis</i> ^{a, b}	<i>Trileocarpa</i> sp. ^a
棲地	潮間帶至潮下帶15公尺深	潮間帶至潮下帶2公尺深	潮間帶至潮下帶15公尺深	潮下帶6-25公尺深
植株高 (公分)	10	10	10	5
分枝寬 (公釐)	0.5-1.5	1.0-1.5	1.5-2.0	1.0-2.0
分枝長 (公釐)	3.0-25.0	3.0-12.0	6.0-11.0	4.0-10.0
分枝形狀	圓柱狀	圓柱狀	圓柱狀，兩端呈極微圓形	略呈倒三角形，偶呈兩端圓狀
分枝觸感	脆硬	脆硬	軟	脆硬
分枝底部壓縮	-	-	-	+
果胞枝細胞數	3	3	3	3-4
產孢絲位置與發育情形	分散於整個果胞體內面，與側絲混生	分散於整個果胞體內面，與側絲混生	位於果胞體中央，不與側絲混生	分散於整個果胞體內面，與側絲混生
雌性生殖窩直徑 (微米)	200-400	300-500	350-500	400-600
果孢子 (微米)	20-38×10-25	15-40×8-18	25-65×18-40	25-60×25-50
雄性生殖窩直徑 (微米)	250-300	-	300-350	300-400
雄性配子 (微米)	6-8×4-6	-	6-8×4-6	4-6×2-5

a, 本研究; b, Huisman and Borowitzka (1990); c, Magruder (1984); d, Svedelius (1945); e, Svedelius (1953)。-, 缺少; +, 出現。

孢子囊(12-25 μm 寬, 20-38 μm 長), 當果孢子釋放後, 新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中, 基部初級產孢絲細胞, 下位細胞和基部細胞的連接紋孔消失, 細胞質相互融合形成一多核的融合細胞。成熟發育的果孢子體呈半圓形, 直徑 300-400 μm (圖二十四 C)。

4、註解：Huisman and Borowitzka (1990)只承認 *T. cylindrica* 和 *T. oblongata* (現轉為 *T. fragilis*)兩種藻種, 此兩藻種分枝模式和生長區域十分相似, 在野外區分方式, *T. cylindrica* 分枝較細, 通常小於 1 mm, 而 *T. fragilis* 分枝較粗, 通常大於 1 mm; 在實驗室內, 觀察其雌性生殖結構發育, *T. cylindrica* 的產孢絲會隔側絲相互混生, *T. fragilis* 則不會, 因此, 本藻種可由分枝粗細和雌性生殖結構與 *T. fragilis* 分開來。

Tricleocarpa fastigiata (Decaisne) com. nov.

圖二十五-圖二十六

基本名：*Galaxaura fastigiata* Decaisne, 1842: 116.

補選模式標本地(lectotype locality)：菲律賓馬尼拉(Manila, the Philippines)。

世界分佈：廣泛分佈於印度洋和太平洋熱帶性海域, 如錫蘭、菲律賓、台灣和夏威夷。

標本檢查：Northeastern Taiwan: (1) PenLung Bridgae, coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 30.vii.02 (TrFa91073001, female); (2) Luntung Bay, coll. S.-L. Liu, 24.iv.02 (TrFa91042401, female); (3) Aoti, coll. S.-L. Liu, 24.iv.02 (TrFa91042402, female).

棲地及季節性出現：一年四季皆可發現, 但以冬季及春季較為常見, 生長在珊瑚礁基質上, 有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶及潮下帶發現, 多分佈於水深 1-3 m。

1、外部形態：葉狀體呈多軸型式生長, 外觀常呈半球狀, 高達 10 cm, 具有一圓盤狀附著器, 直徑約 0.5 cm 寬(圖二十五 A-B)。分枝以對生方式生長。分枝節間 1-1.5 mm 寬, 3-12 mm 長(圖二十五 B)。鈣化程度重, 外表光滑(圖二十五 A), 藻體觸感滑膩且脆硬, 外觀顏色呈淡粉紅色或深紅色。

2、營養構造：除了生殖部位外, 藻體皮層皆為三至四細胞層(圖二十五 C)。最內層細胞最大且或多或少呈現矩形狀, 寬 25-30 μm , 長 25-40 μm 。中間層細胞呈現橢圓形或亞矩形, 寬 15-20 μm , 長 15-30 μm 。最外層細胞最小, 排列緊密, 寬 10-15 μm , 長 10-15 μm 。最外層細胞表面觀, 呈五角或六角形(圖二十五 D), 具有一個星狀的葉綠體, 中央具有一個蛋白核。細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。

3、生殖結構：本研究藻體為雌雄異株。

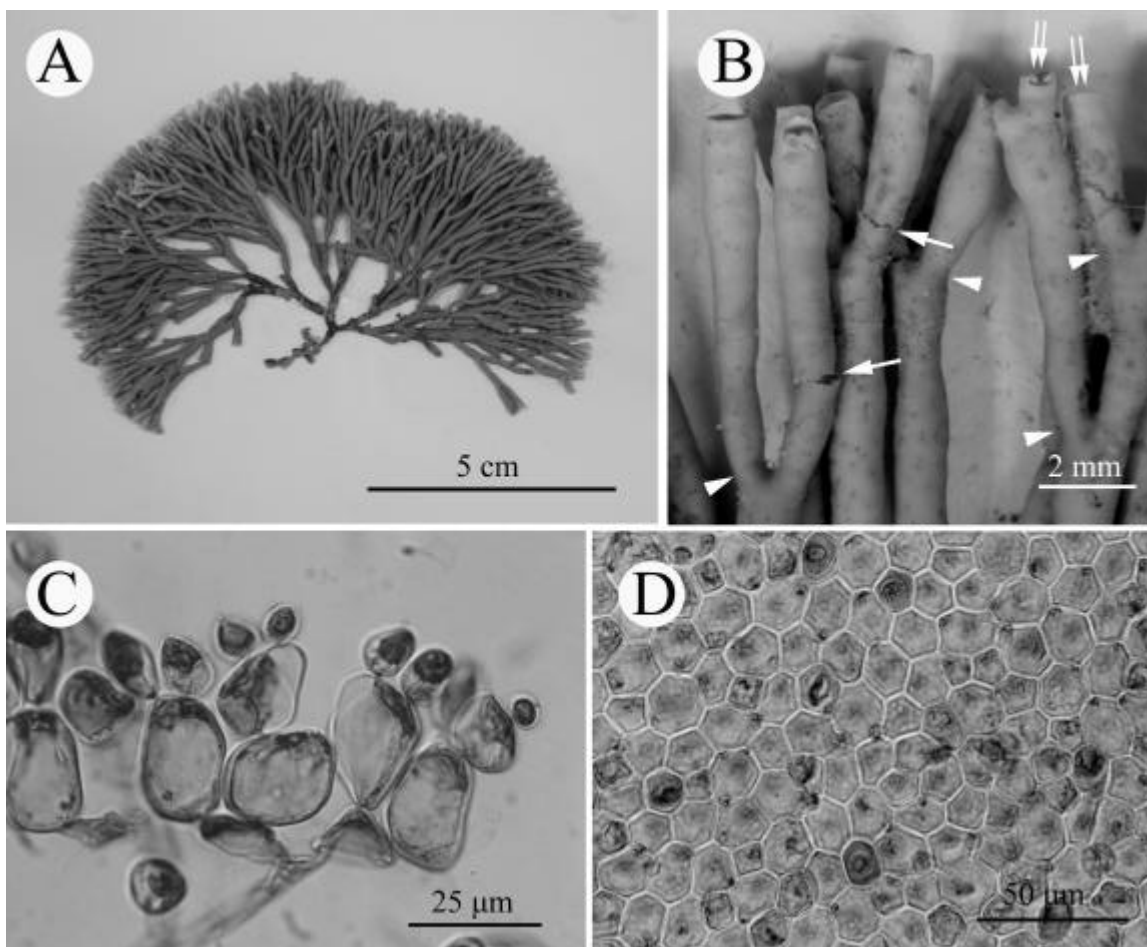
(1) 雄性生殖構造

本研究未觀察到雄性配子體藻體。

(2) 雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育而成。果胞枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成。果胞枝由三個細胞組成, 分別是果胞、下位細胞及基部細胞(圖二十六 A), 果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初, 下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀(圖二十六 A), 接著, 下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞, 當此不孕細胞產生後, 又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞(圖二十六 B), 接著, 第三及第四個不孕枝跟著長出。當這些不孕枝產生後, 再各自分裂產生數個不孕細胞, 形成三至四個不孕枝環繞著下位細胞(圖二十六 B-D)。這些不孕枝的細胞和細胞核會逐漸變大, 染色後呈深色(圖二十六 D)。下位細胞的不孕枝形成後, 基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖二十六 B-D), 這些不孕絲狀體接著向下發育纏繞著下位細胞和基部細胞週遭, 同時也向上發育圍繞整個果孢子體, 形成周生體(圖二十六 E-F), 並向果子體內產生側絲(圖二十六 F-G)。

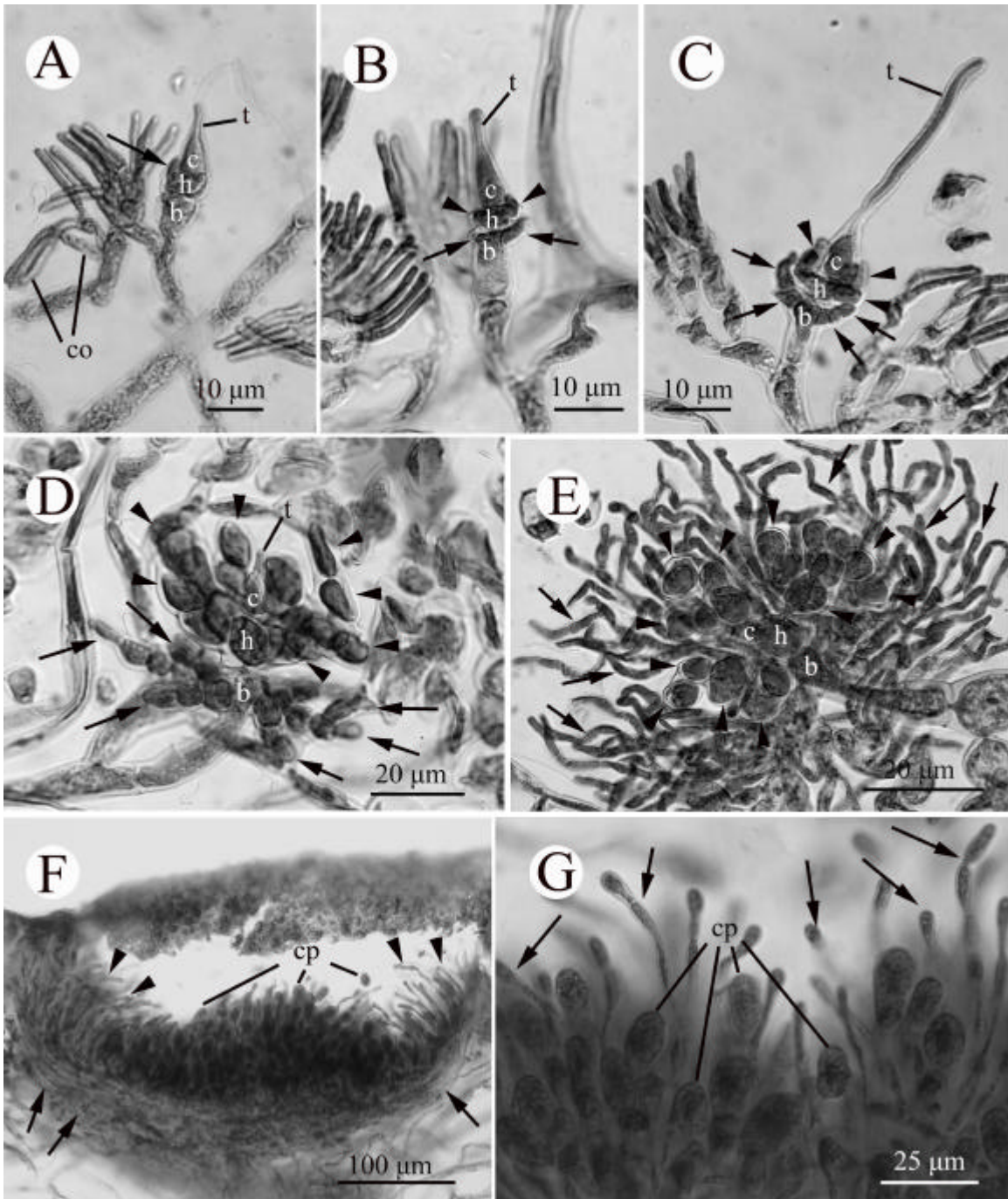
接著, 果胞受精, 進一步發育形成初級產孢絲, 這些初級產孢絲會再分裂產生更多



圖二十五、*Tricleocarpa fastigiata* (Decaisne) com. nov. 藻體外觀和營養結構。(標本檢查：A-D：Penlung Bridge, northeastern Taiwan, coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 30.vii.02 (TrFa91073001))。A、配子體植株外觀：分枝為多軸形式，光滑呈對生生長。B、分枝細部觀察：分枝光滑，不具關節(箭頭)，野外所見關節為藻體分枝斷裂所造成(箭號)，植株生長由分枝頂端細胞分裂生長(雙箭號)。C、配子體分枝壓碎觀察：皮層由三至四個細胞層構成，髓層由一些透明絲狀體組成，壓碎觀察時，最外層皮層細胞易脫落。D、藻體表面觀察：表皮細胞呈五角或六角形。

產孢絲。這些產孢絲會形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁(圖二十六 F)，初級產孢絲向果孢子體內產生許多直立，約 3 – 5 個細胞長的次級產孢絲，分散生長於果胞體內壁，發育成熟後，次級產孢絲末端產生果孢子囊(30-35 μm 寬，50-75 μm 長)，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中，基部初級產孢絲細胞，下位細胞和基部細胞的連接紋孔消失，細胞質相互融合形成一明顯多核的融合細胞。成熟發育的果孢子體呈半圓形，直徑 580-660 μm(圖二十六 F)。

4、註解：本藻種 *T. fastigiata* 之前被認為是 *T. cylindrica* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka 的同種異名(Huisman and Borowitzka, 1990)，然而，根據本研究 *rbcL* 序列分析結果，顯示此藻種與 *T. cylindrica* 為不同的藻種。Huisman and Borowitzka (1990) 針對澳洲的乳節藻科鈣化藻屬的形態研究，認為全世界只有兩種白果藻屬的藻種，分別為 *T. cylindrica* 和 *T. oblongata* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka (現在轉為 *T. fragilis* (Linnaeus) Huisman et Townsend, 1993)。他們觀察此兩物種的雌性生殖結構的發育過程，*T. cylindrica* 的產孢絲會與側絲混合生長，而 *T. fragilis* 的產孢絲不與側絲混合生長，藉由此項特徵將此兩物種分開；此外，他們也觀察到 *T. fragilis* 的藻體分枝較 *T. cylindrica* 寬(*T. fragilis* = 1.5-2mm, *T. cylindrica* = 0.5-1mm)，可於野外將此兩藻種輕易的分開(表九)。根據筆者對 *T. fastigiata* 雌性生殖結構發育的觀察，*T. fastigiata* 屬於 *T. cylindrical*



圖二十六、*Tricleocarpa fastigiata* (Decaisne) com. nov. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A-G：Penlung Bridge, northeastern Taiwan, coll. S.-L. Liu and C.-S. Lin, 30.vii.02 (TrFa91073001))。A、初始雌性生殖枝 - 果胞枝：果胞枝由分枝末端年輕對生皮層細胞之一特化而來，果胞枝由果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)所組成，果胞向末端產生受精絲(t)，下位細胞分裂產生不孕細胞(箭號)。B、發育中的果胞枝：受精絲延長，下位細胞產生不孕枝(箭頭)，基部細胞發育產生不孕絲狀體(箭號)。C、年輕果胞枝：受精絲延長，下位細胞產生更多不孕枝(箭頭)，基部細胞發育產生更多不孕絲狀體(箭號)。D、未成熟果胞枝：其受精絲縮短，下位細胞和其不孕枝(箭頭)的細胞變大，基部細胞產生的不孕絲狀體繼續分裂產生更多的絲狀體(箭號)。E、成熟果胞枝：其下位細胞和下位細胞產生的不孕枝(箭頭)不繼續發育，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞整個果胞枝，形成周生體。F、成熟果胞體：由受精的果胞發育而成的產孢絲分散生長於果胞體內面，周生體圍繞整個果孢子體，形成果胞體壁(箭號)，並向果胞體內產生側絲(箭頭)，這些側絲與產孢絲相互混合生長，產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)。G、果胞體內部細部觀察：產孢絲與側絲(箭號)相互混合生長，產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)。

的發育模式，產孢絲會與側絲相互混合生長，因此，此兩藻種無法由雌性生殖結構發育將其分開(表九)，與 *T. fragilis* 和 *T. cylindrica* 的外觀進行比較，*T. fastigiata* 的分枝介於兩者之間，寬 1-1.5 mm(表九)。根據外觀特徵，Svedelius (1945)比較了 Kjellman (1900) 所建立的 Sect. *Eugalaxaura* 中的藻體(此組藻種現在被認為皆屬於白果藻屬)，認為至少有三個藻種可輕易的分開，分別為 *G. cylindrica* (現在轉為 *T. cylindrica*)、*G. fastigiata* (現在轉為 *T. fastigiata*)和 *G. oblongata* (現在轉為 *T. fragilis*)。 *T. cylindrica* 的分枝最小，通常小於 1 mm，因此可輕易地與 *T. fastigiata* 和 *T. fragilis* 分開。在 *T. fastigiata* 和 *T. fragilis* 的比較上(表九)，Svedelius (1945, 1953)認為可由觸感、鈣化部位和藻體生長的模式將 *T. fastigiata* 和 *T. fragilis* 分開，*T. fastigiata* 在野外生長時，常呈球狀的外觀，分枝質地較硬較脆，且鈣化只發生在皮層，*T. fragilis* 在野外生長時，較為鬆散，不會呈一球狀，分枝質地較軟較滑膩，鈣化會稍微延伸至髓層。很明顯，根據筆者於台灣野外對 *T. fastigiata* 的觀察，皆符合 Svedelius 對 *T. fastigiata* 觀察到的現象相同，並可輕易的由以上特徵將此兩藻種分開，因此，此兩藻種不僅在分子層次上有所差異，在外觀形態上也有所差異(表九)。

***Tricleocarpa fragilis* (Linnaeus) Huisman et Townsend, 1993: 100, table 2.**

圖二十七-圖二十八

基本名：*Eschara fragilis* Linnaeus, 1758: 805.

同種異名：*Corallina oblongata* Ellis et Solander, 1786: 114, pl. 22: fig. 1 (type locality: the West Indies); *Galaxaura oblongata* (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 262; *Tricleocarpa oblongata* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka, 1990: 168-169, figs 46-49.

Dichotomaria fragilis Lamarck, 1816: 145 (type locality: “les mers d’Amérique”); *Galaxaura fragilis* (Lamarck) Lamouroux ex Decaisne, 1842: 116.

Galaxaura dimorpha Kjellman, 1900: 63, pl. 8: fig. 13, pl. 20: fig. 3 (type locality: Timor, Indonesia).

Galaxaura eburnea Kjellman, 1900: 62-63, pl. 9: fig. 13, pl. 20: fig. 21 (lectotype locality: Moorefield River, Queensland, Australia).

Galaxaura pilifera Kjellman, 1900: 65-66, pl. 9: figs 4-12, pl.: fig. 8 (type locality: Îlot Barkly, Mauritius).

模式標本地：牙買加(“Oceano Americano” = Jamaica)。

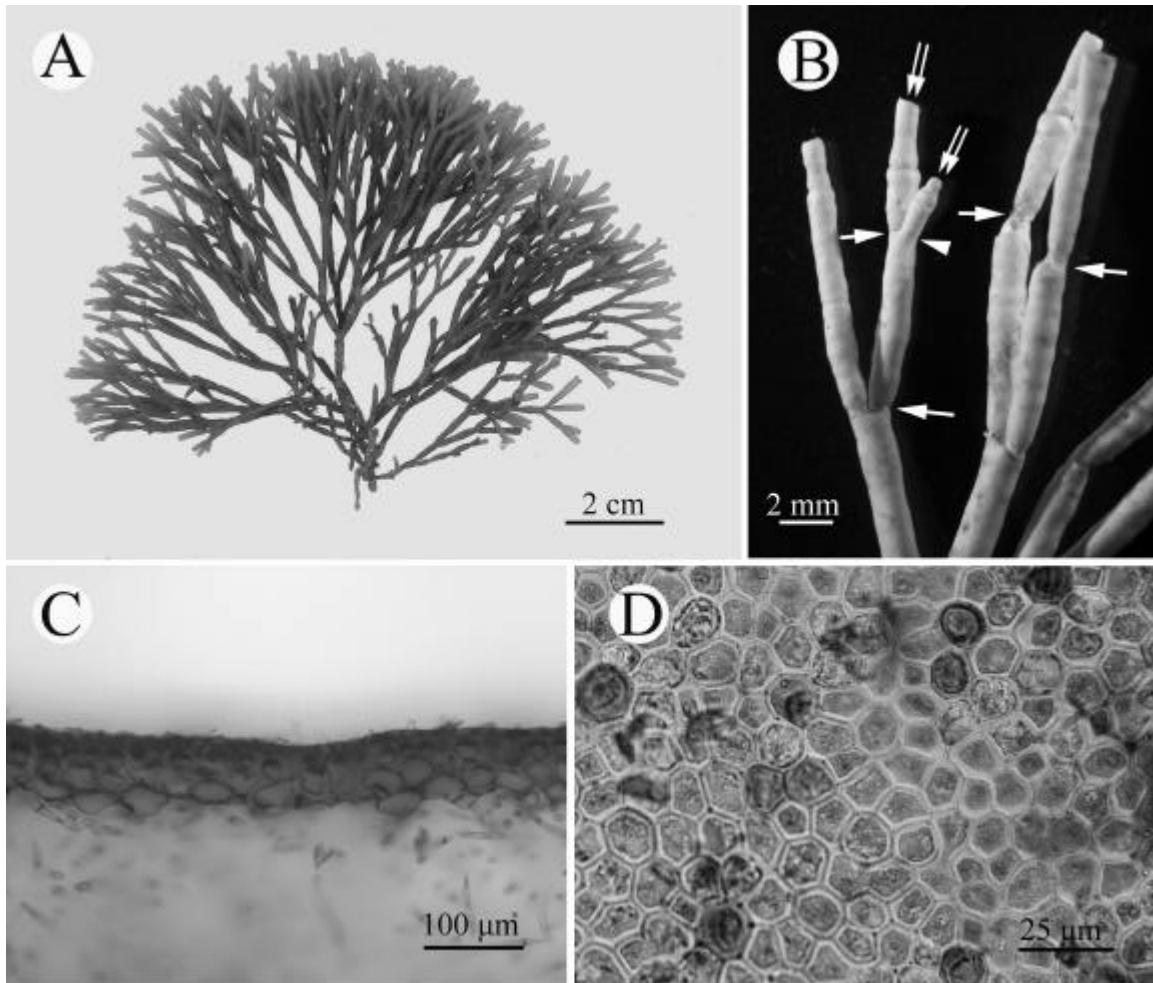
世界分佈：廣泛分佈於太平洋和大西洋熱帶和亞熱帶海域，如牙買加、台灣、菲律賓和澳洲。

標本檢查：Kenting National Park, southern Taiwan: (1) Wanlitung, coll. S.-L. Liu, 13.iv.02 (TrFr91041301, female), coll.S.-M. Lin, 10.x.02 (TrFr91101001, female)。

棲地和季節性出現：一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶發現，多分佈於水深 1-15 m。

1、外部形態：葉狀體呈多軸型式生長，外觀常呈半球狀，高達 15 cm，具有一圓盤狀附著器，直徑約 0.5-1 cm 寬(圖二十七 A-B)。分枝以對生方式生長。分枝節間 1-1.5 mm 寬，5-12 mm 長(圖二十七 B)。鈣化程度重，外表光滑(圖二十七 A)，藻體觸感滑膩且脆硬，外觀顏色呈淡粉紅色或深紅色。

2、營養構造：除了生殖部位外，藻體皮層皆為三至四細胞層(圖二十七 C)。最內層細胞最大且或多或少呈現矩形狀，寬 32-38 μm ，長 37-43 μm 。中間層細胞呈現橢圓形或亞矩形，寬 25-33 μm ，長 30-38 μm 。最外層細胞最小，排列緊密，寬 8-18 μm ，長 8-18 μm 。最外層細胞表面觀，呈五角或六角形(圖二十七 D)，具有一個星狀的葉綠體，中央具有一個蛋白核。細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。



圖二十七、*Tricleocarpa fragilis* (Linnaeus) Huisman *et* Townsend 藻體外觀和營養結構。(標本檢查：A, B, C, D：Wanlitung, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-M. Lin, 10.x.02 (TrFr91101001))。A、配子體植株外觀：分枝為多軸形式，光滑呈對生生長。B、分枝細部觀察：分枝光滑，不具關節(箭頭)，野外所見關節為藻體分枝斷裂所造成(箭號)，植株生長由分枝頂端細胞分裂生長(雙箭號)。C、配子體分枝壓碎觀察：皮層由三至四個細胞層構成，髓層由一些透明絲狀體組成。D、藻體表面觀察：表皮細胞呈五角或六角形。

3、生殖結構：本研究藻體為雌雄異株。

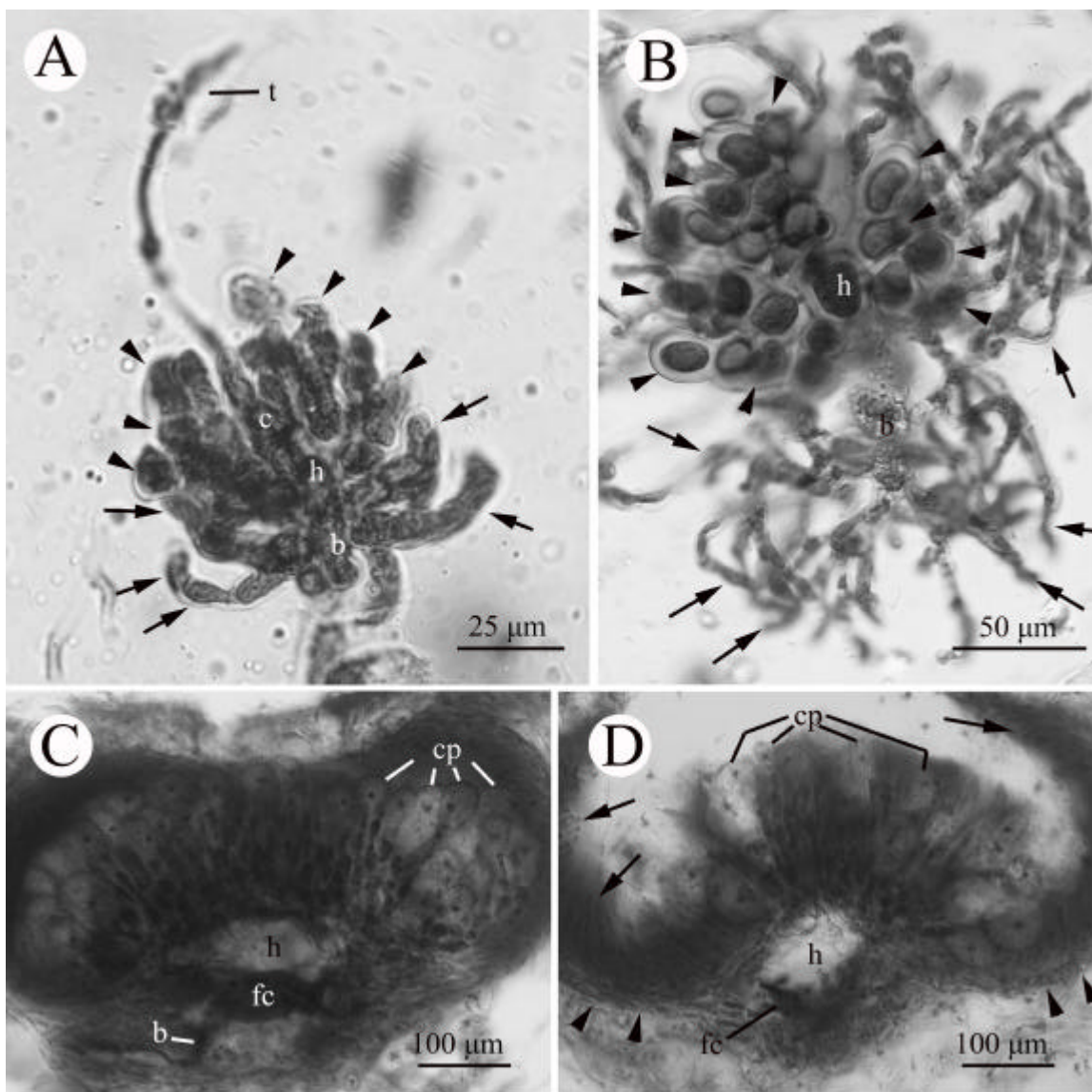
(1) 雄性生殖構造

本研究未觀察到雄性配子體藻體。

(2) 雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育而成。果胞枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成。果胞枝由三個細胞組成，分別是果胞、下位細胞及基部細胞(圖二十八 A)，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞，接著，第三及第四個不孕枝跟著長出。當這些不孕枝產生後，再各自分裂產生數個不孕細胞，形成三至四個不孕枝環繞著下位細胞(圖二十八 A-B)。這些不孕枝的細胞和細胞核會逐漸變大，染色後呈深色(圖二十八 B)。下位細胞的不孕枝形成後，基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖二十八 A-B)，這些不孕絲狀體接著向下發育纏繞著下位細胞和基部細胞週遭，同時也向上發育圍繞整個果胞子體，形成周生體(圖二十八 C-D)，並向果子體內產生側絲(圖二十八 C-D)。

接著，果胞受精，進一步發育形成初級產孢絲，這些初級產孢絲會再分裂產生更多產孢絲。這些產孢絲會形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成半圓形果胞



圖二十八、*Tricleocarpa fragilis* (Linnaeus) Huisman *et* Townsend 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A, B, C, D：Wanlitung, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-M. Lin, 10.x.02 (TrFr91101001))。A、年輕果胞枝：受精絲延長，下位細胞產生許多不孕枝(箭頭)，基部細胞發育產生許多不孕絲狀體(箭號)。B、未成熟果胞枝：下位細胞和其不孕枝(箭頭)的細胞變大，基部細胞產生的不孕絲狀體繼續分裂產生更多的絲狀體(箭號)。C、成熟果胞體橫切面：可見清楚的融合細胞(fc)和由下位細胞(h)膨大而成的透明細胞，產孢絲末端產生果孢子囊(cp)。D、成熟果胞體橫切面：可見清楚的融合細胞(fc)和由下位細胞(h)膨大而成的透明細胞，由基部細胞產生的不孕絲狀體圍繞整個果孢子體，形成周生體(箭頭)，並向內產生側絲(箭號)。

子體的果孢子體壁(圖二十八 C-D)，初級產孢絲向果孢子體內產生許多直立，約 3 – 5 個細胞長的次級產孢絲，分散生長於果胞體內壁，發育成熟後，次級產孢絲末端產生果孢子囊(18-38 μm 寬，25-50 μm 長)，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中，基部初級產孢絲細胞，下位細胞和基部細胞的連接紋孔消失，細胞質相互融合形成一明顯多核的融合細胞，此外，下位細胞會膨大成一個透明細胞(圖二十八 C-D)。成熟發育的果孢子體呈半圓形，直徑 350-500 μm (圖二十八 C-D)。

4、註解：根據 Svedelius (1945)和 Huisman and Borowitzka (1990)對本屬藻種的研究，與本研究其他三個種類相比較(表九)，*T. fragilis* 較 *T. cylindrica* 的分枝粗，在觸感上，*T. fragilis* 較 *T. fastigiata* 和南台灣的 *Tricleocarpa* sp. 軟。另外，Huisman and Borowitzka (1990) 對 *T. fragilis* 的雌性生殖結構進行觀察時，並未描述到此藻種具有一棚大透明的下位細

胞，而本研究則清楚的看到一明顯透明的下位細胞，因此，此項特徵也可作為與本屬其他物種的區分依據。

Tricleocarpa sp.

圖二十九-圖三十一

世界分佈：目前只分佈於南台灣的蘭嶼、綠島和核三出水口等海域。

標本檢查：Orchid Islands, eastern Taiwan: (1) Yeyu, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 8.iv.03 (TrSp92040801, female); (2) Keiyun Port, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 6.iv.03 (TrSp92040601, male); Kenting National Park, southern Taiwan: (1) 3rd Nuclear Power Outlet, coll. S.-L. Liu, 13.ix.03 (TrSp92091301, female).

棲地及季節性出現：一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮下帶發現，多分佈於水深 6-25 m。

1、外部形態：葉狀體呈多軸型式生長，藻體分枝鬆散，高達 5 cm，具有一圓盤狀附著器，直徑約 0.5 cm 寬(圖二十九 A-B)。分枝以對生方式生長。分枝節間 1-2 mm 寬，4-10 mm 長。鈣化程度重，外表光滑(圖二十九 A)，藻體觸感滑膩且脆硬，外觀顏色呈淡粉紅色或深紅色。

2、營養構造：除了生殖部位外，藻體皮層皆為三至四細胞層(圖二十九 C)。最內層細胞最大且或多或少呈現矩形狀，寬 25-35 μm ，長 25-40 μm 。中間層細胞呈現橢圓形或亞矩形，寬 15-35 μm ，長 15-35 μm 。最外層細胞最小，排列緊密，寬 8-15 μm ，長 8-15 μm 。最外層細胞表面觀，呈五角或六角形(圖二十九 D)，具有一個星狀的葉綠體，中央具有一個蛋白核。細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。

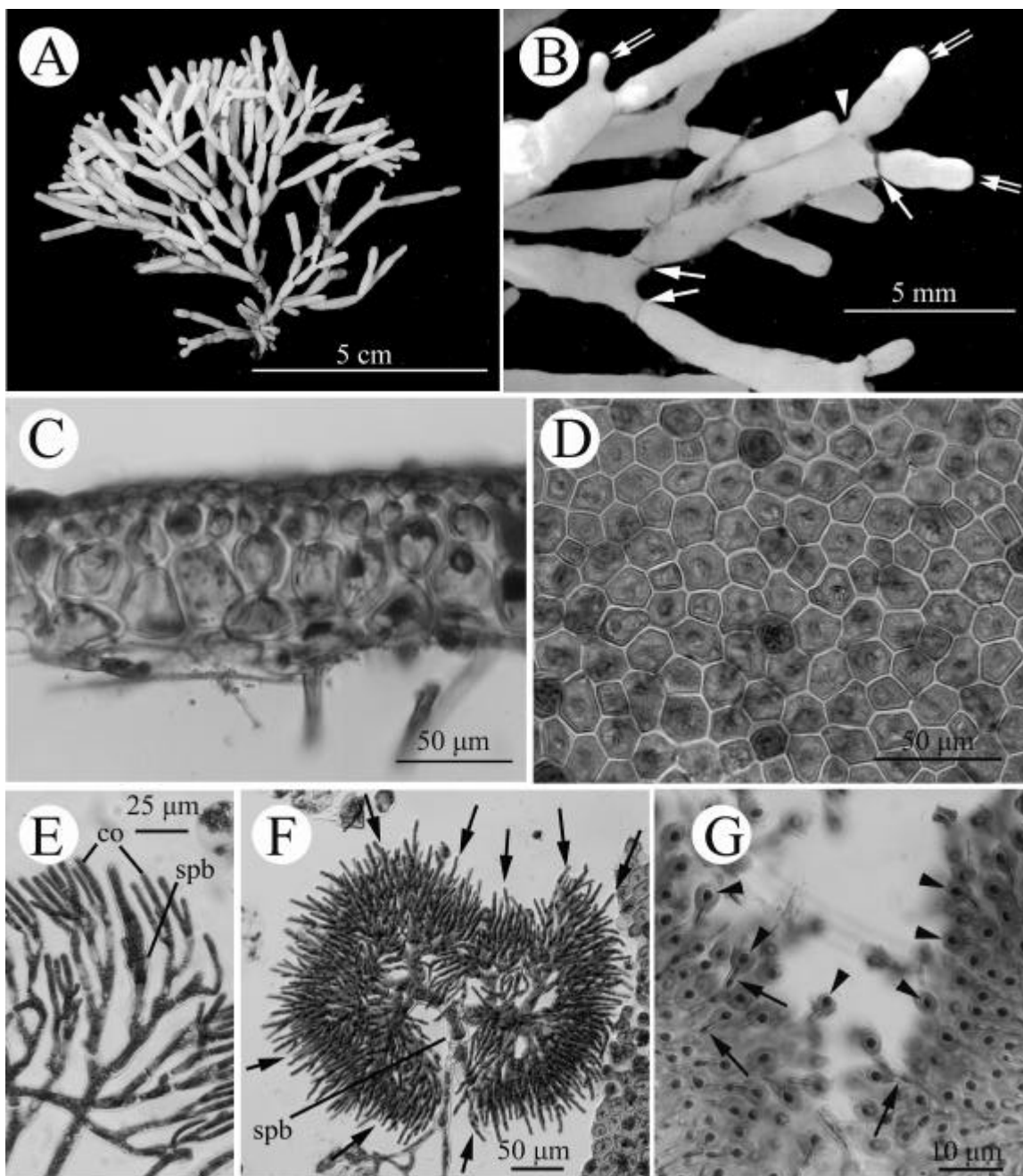
3、生殖結構：本研究藻體為雌雄異體。

(1) 雄性生殖構造

雄性生殖窩由特化的雄性生殖枝發育而來。雄性生殖枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成(圖二十九 E)。在染色後，雄性生殖枝的顏色會較其他部位為深。接著，雄性生殖枝末端會橫向分裂的方式產生許多初級雄性生殖絲狀體(圖二十九 F)。這些初級雄性生殖絲狀體進一步分裂生長，形成日後的生殖窩壁。初級雄性生殖絲狀體向生殖窩內發育產生次級雄性生殖絲狀體，成熟後，末端產生精囊，這些帶有精囊的次級雄性生殖絲狀體朝向生殖窩內部並圍繞著生殖窩壁生長。慢慢的，這些帶有精囊的次級絲狀體朝向生殖窩孔部集中生長，以方便日後精子的釋放(圖二十九 G)。構成生殖窩壁的初級絲狀體染色後，並不會較其他部位深，然而，帶有精囊的次級絲狀體染色後，會較其他部位顏色深。精囊直徑 7-10 μm 寬(圖二十九 G)，成熟發育的雄性生殖窩直徑 230-450 μm 寬。

(2) 雌性生殖構造

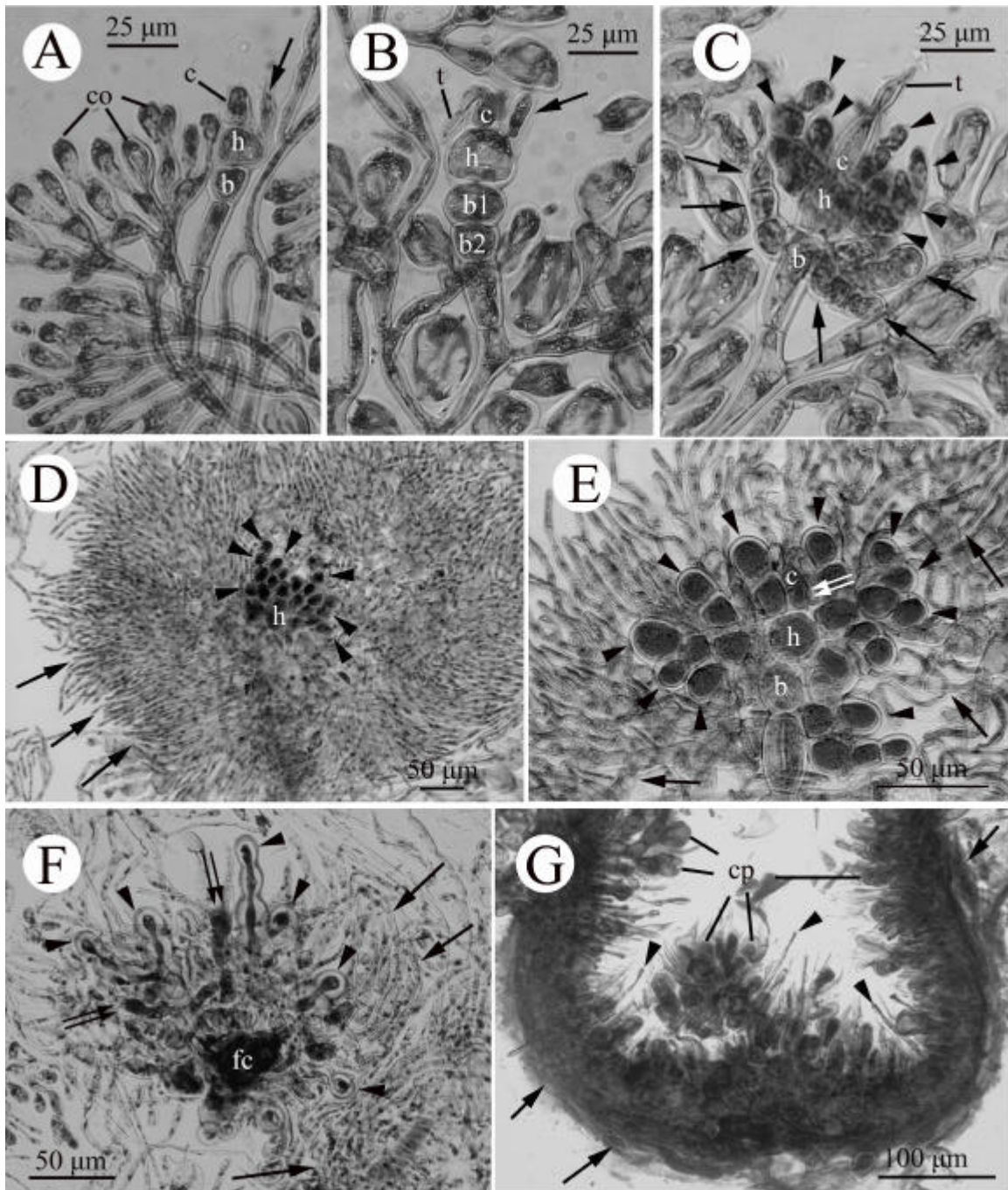
雌性生殖窩由果胞枝而來。果胞枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞特化而成。果胞枝主要由三個細胞組成，分別是果胞、下位細胞及基部細胞；少數由四個細胞組成，分別為果胞、下位細胞和兩個基部細胞(圖三十 A-C、圖三十 A-D)，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀(圖三十 A、圖三十一 A)，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞(圖三十 B)，接著，第三及第四個不孕枝跟著長出。當這些不孕細胞產生後，各自分裂產生數個不孕細胞，形成三至四個不孕枝環繞著下位細胞(圖三十 C-E、圖三十一 B-D)。這四個不孕枝的細胞和細胞核會逐漸變大，染色後顏色較深(圖三十 D-E、圖三十一 C-D)。少數會有五個不孕枝產生。下位細胞的不孕枝形成後，基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖三十 C-E、圖三十一 C-E)，這些不孕絲狀體向下發育纏繞著下位細胞及基部細胞週遭，同時向上發育圍



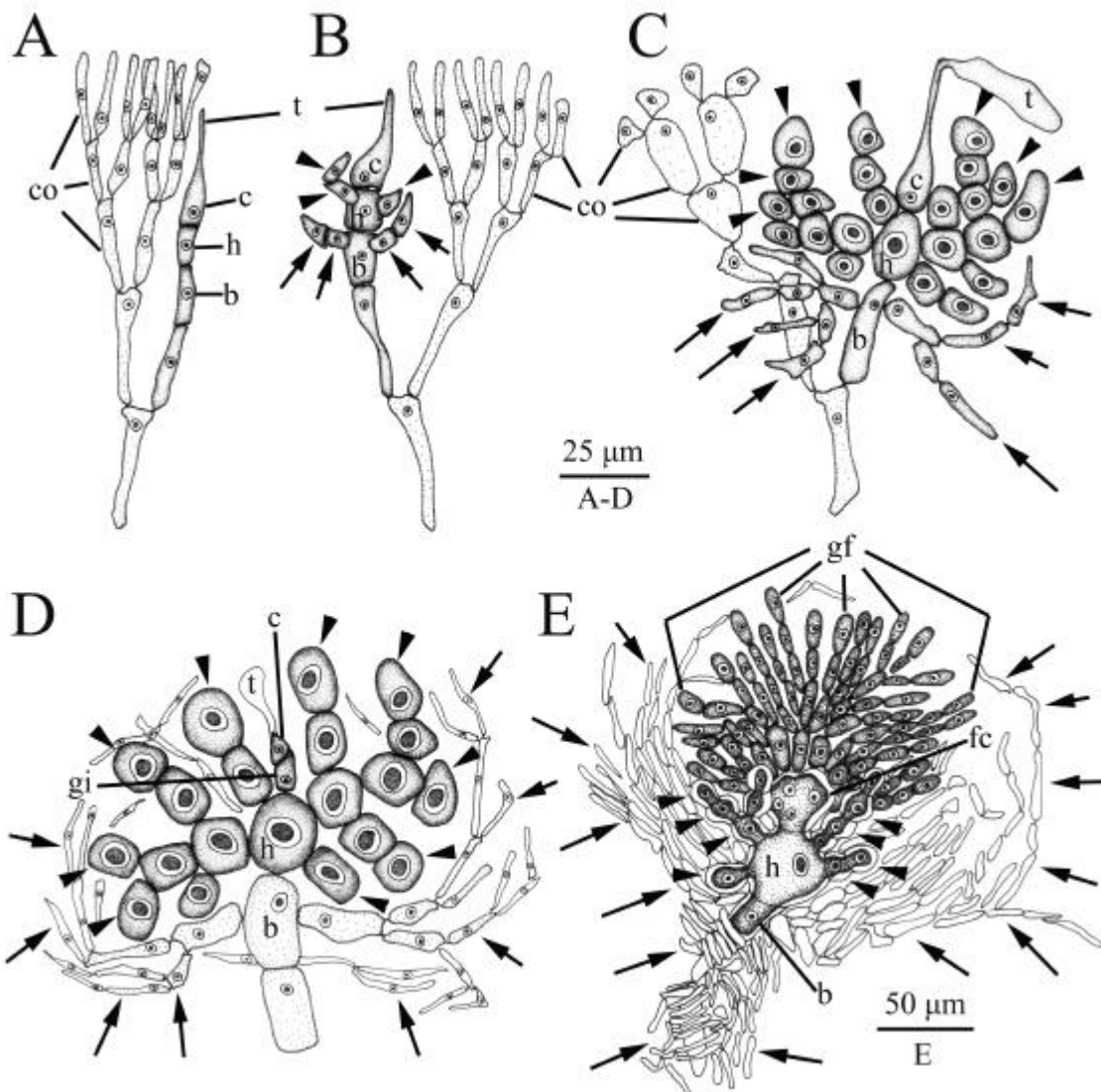
圖二十九、*Tricleocarpa* sp. 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程。(標本檢查：A-D: Yeyu, Lanyu Island, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 8.iv.03 (TrSp92040801); E-G: Keiyun Port, Lanyu Island, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 6.iv.03 (TrSp92040601))。A、配子體植株外觀：分枝多軸形式生長，光滑呈對生生長，可見清楚關節狀分枝。B、分枝細部觀察：分枝不具關節，為相互相連生長(箭頭)，野外所見關節，為分枝斷裂形成(箭號)，藻體生長由分枝頂端細胞分裂生長(雙箭號)。C、分枝橫切面：皮層由三至四個細胞層組成，髓層由透明絲狀體所構成(箭號)。D、分枝表面觀細部：表皮細胞呈五角或六角形。E、初始雄性生殖枝(sp_b)：由分枝末端年輕對生皮層細胞(co)之一特化而成。F、發育中的雄性生殖枝：生殖枝分裂產生許多初級雄性生殖絲狀體，這些初級絲狀體進一步分裂產生許多次級雄性生殖絲狀體(箭號)。G、成熟雄性生殖窩內部細部觀察：次級雄性生殖絲狀體(箭號)末端產生雄性精子囊(箭頭)。

繞整個果孢子體，形成周生體(圖三十 G、圖三十一 E)，周生體向果孢子體內部生長發育產生側絲。

接著，果胞受精，以橫向分裂方式產生上下兩個細胞(圖三十 D、圖三十一 E)，上部細胞較小並保有與受精絲細胞質間的流通關係，底部細胞為原始產孢絲，會進一步發育形成初級產孢絲，這些初級產孢絲會再分裂產生更多初級產孢絲。這些初級產孢絲會



圖三十、*Tricleocarpa* sp. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A-G：Yeyu, Lanyu Island, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 8.iv.03 (TrSp92040801))。A 初始雌性生殖枝 - 果胞枝：由分枝末端年輕對生皮層細胞(co)之一特化而成，含有果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)三種細胞，下位細胞分裂產生不孕細胞(箭號)。B、四細胞果胞枝：少數果胞枝由四個細胞構成，具有兩個基部細胞(b1 和 b2)，並可見下位細胞產生的不孕細胞(箭號)。C、發育中的果胞枝：下位細胞和其產生的不孕枝(箭頭)的細胞變大，基部細胞產生數個不孕絲狀體(箭號)。D、周生體：下位細胞產生的不孕枝(箭頭)不繼續發育，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞整個果胞枝，成為周生體。E、原始產孢細胞：果胞受精後，向下分裂產生原始產孢細胞(雙箭號)，下位細胞產生的不孕枝(箭頭)不繼續發育，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞整個果胞枝，成為周生體。F、融合細胞(fc)：基部初級產孢絲細胞(雙箭號)、下位細胞和其不孕枝(箭頭)及基部細胞相互融合呈一多核的融合細胞(fc)，融合細胞由周生體(箭號)所包圍。G、成熟果胞體：由受精的果胞發育產生的產孢絲分散生長於果胞體內面，基部細胞產生的周生體圍繞整個果孢子體構成果胞體壁(箭號)，周生體向果胞體內部發育產生側絲(箭頭)，這些側絲與產孢絲相互混合生長，產孢絲末端分裂產生果孢子囊(cp)。



圖三十一、*Tricleocarpa* sp. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程描繪圖。(標本檢查：A-E：Yeyu, Lanyu Island, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 8.iv.03 (TrSp92040801))。A、初始雌性生殖枝 - 果胞枝：果胞枝由皮層細胞特化而成，含有果胞(c) 下位細胞(h)和基部細胞(b)三種細胞。B、發育中的果胞枝：下位細胞產生不孕枝(箭頭)，基部細胞分裂產生不孕絲狀體(箭號)。C、成熟果胞枝：下位細胞和其產生的不孕枝(箭頭)的細胞變大，基部細胞產生數個不孕絲狀體(箭號)。D、原始產孢細胞：果胞受精後，向下分裂產生原始產孢細胞(gi)，下位細胞產生的不孕枝(箭頭)不繼續發育，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞整個果胞枝，成為周生體。E、融合細胞(fc)：基部初級產孢絲細胞細胞、下位細胞和其不孕枝(箭頭)及基部細胞相互融合呈一多核的融合細胞(fc)，融合細胞和產孢絲由周生體(箭號)所包圍。

形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁(圖三十 G、圖三十一 E)，初級產孢絲向果孢子體內發育產生許多直立，約 3 – 5 個細胞長的次級產孢絲，分散生長於整個果孢子體內壁，成熟後，次級產孢絲末端產生果孢子囊 (30-35 μm 寬，50-75 μm 長)，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中，基部初級產孢絲細胞，下位細胞和基部細胞的連接紋孔消失，細胞質相互融合形成一明顯多核的融合細胞(圖三十 F、圖三十一 E)。成熟發育的果孢子體呈半圓形，直徑 580-660 μm(圖三十 G)。

4、註解：*Tricleocarpa* sp. 目前只發現出現在潮下帶 6-26 m 深的海域，在野外觀察此藻

種，藻體分枝生長十分鬆散，植株高不超過 5 cm，此外，由於分枝基部有隘縮的情形，因此分枝基部較易碎裂，導致在野外觀察時，呈現關節狀，在觸感上，較硬較脆，鈣化部份只出現在皮層中(表九)。將 *Tricleocarpa* sp. 與其他三種白果藻屬的藻種(*T. cylindrica*、*T. fastigiata* 和 *T. fragilis*) 相比較(表九)，本藻種可輕易的與 *T. cylindrica* 和 *T. fragilis* 分開，此藻體分枝寬度較 *T. cylindrica* 寬，而分枝觸感較 *T. fragilis* 硬且脆，除此之外，藻體植株也較 *T. cylindrica* 和 *T. fragilis* 小。形態比較上(表九)，*Tricleocarpa* sp. 和 *T. fastigiata* 較為相似，觸感皆較硬較脆，鈣化也只侷限於皮層中，在雌性生殖結構發育上，產孢絲與側絲也都相互混合生長，因此，在野外採集時，容易將此兩藻種混為一談，然而，根據本研究 *rbcL* 序列的分析結果，顯示此兩藻種為截然不同的藻種。雖然此兩物種在許多形態上極為相似，筆者於野外觀察時，仍可輕易的將此兩藻種分開，*T. fastigiata* 在野外生長的外觀，正如 Svedelius (1945) 所觀察的，生長呈球狀，此外，由於分枝多呈圓柱狀，基部不具隘縮，因此分枝較不會斷裂，少見關節狀藻體；而 *Tricleocarpa* sp. 藻體於野外生長不呈球狀，較為鬆散，因為分枝基部有隘縮，因此常呈關節狀，此外，由於分枝基部隘縮，而分枝上部較寬，使分枝呈現倒三角形圓柱狀或呈圓胖柱狀，根據分枝生長型式和外觀，筆者可輕易的將 *Tricleocarpa* sp. 與 *T. fastigiata* 分開，也可輕易的與 *T. cylindrica* 和 *T. fragilis* 分開。根據 Svedelius (1945) 對 Kjellman (1900) 的 Sect. *Eugalaxaura* 中的藻體所作的描述觀察比較(目前這些藻體皆視為白果藻屬的藻種)，尚未發現有任何藻種的分枝外觀和生長模式符合本研究藻種 *Tricleocarpa* sp.，此外，基於此藻種生長區域皆分佈於潮下帶 6-25 m 深水域，不若其他 Sect. *Eugalaxaura* 的藻種多分佈於潮間帶水域，基於形態上與生長分佈區域的差異，*Tricleocarpa* sp. 可能為一新種。

(四)對生藻屬 *Dichotomaria* Lamarck, 1816: 145.

模式物種：*Dichotomaria obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck.

藻體直立，分枝呈多軸形式圓柱狀或扁平狀，分枝頂端柔軟，呈規則或半規則的對生方式生長。植株具有鈣化，鈣化部位由皮層延伸至髓層，隨著植株老化，髓層部分鈣化愈多。分枝或多或少都有不明顯的同化絲。皮層具三至五個細胞層，髓層由許多或零星透明絲狀體構成。植物體的四分孢子體與配子體外觀相似，無法於野外區分，區分方式是由皮層細胞結構的不同，在配子體無柄細胞，而四分孢子體則具有柄細胞。在配子體中，植株多為雌雄異株，偶而雌雄同株。雄性生殖窩和雌性生殖窩初期發育與其他鈣化藻屬相同，不同處為下位細胞產生四個不孕枝，少數三個不孕枝，在雌性生殖窩發育中具有周生體，但不具側絲。在四分孢子體中，四分孢子囊由四分孢子體最外層皮層細胞產生。本屬可依據同型世代交替和皮層結構出現柄細胞與其它鈣化藻屬區分。

台灣產對生藻屬各種類分類檢索表

- | | |
|--------------------|---------------------|
| 1 分枝呈圓柱狀..... | <i>D. obtusata</i> |
| 1 分枝呈扁平狀..... | 2 |
| 2 分枝寬度 1-3 mm..... | <i>D. hystrix</i> |
| 2 分枝寬度 3-5 mm..... | <i>D. latifolia</i> |

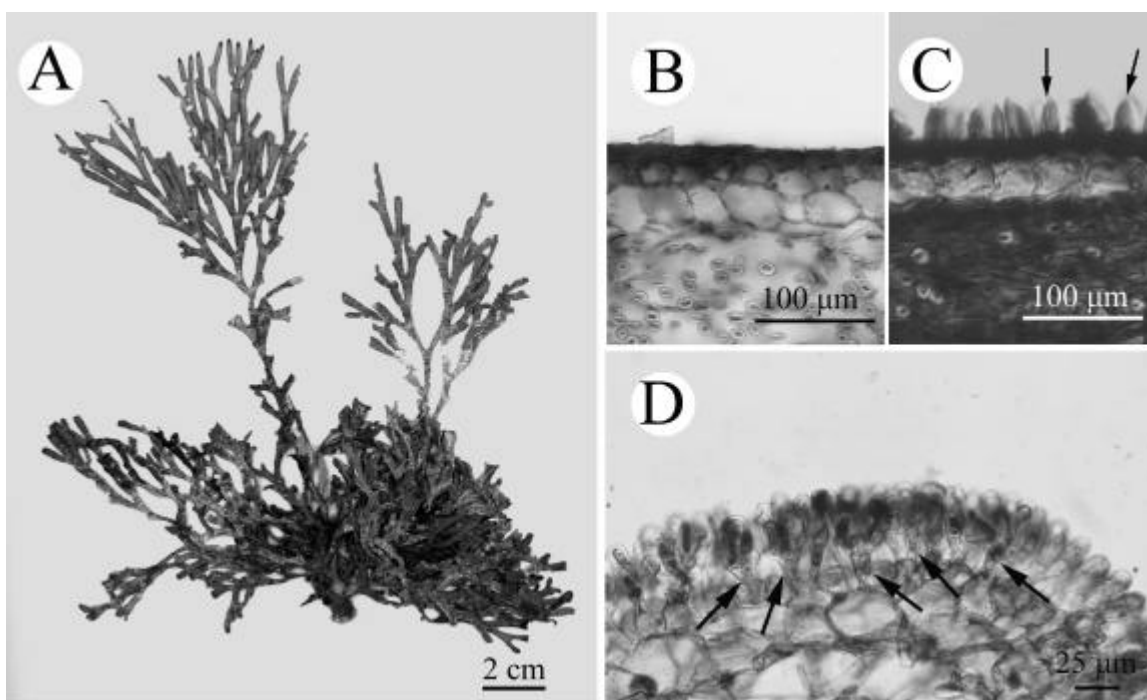
Dichotomaria hystrix (Kjellman) com. nov.

圖三十二-圖三十三

基本名：*Galaxaura hystrix* Kjellman, 1900: tab. 16: figs 1-10, tab. 20: fig. 34.

模式標本地：日本 Gotô(Gotô, Japan).

世界分佈：廣泛分佈於北太平洋亞熱帶和熱帶海域，如日本南部，台灣南部和北部等地。



圖三十二、*Dichotomaria hystrix* (Kjellman) com. nov. 藻體外觀和營養結構。(標本檢查：A, B, C：Small Bay, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 12.viii.02 (DiHy91081201)；D：Sail Rock, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-M. Lin and S.-L. Liu, 21.vii.02 (DiHy91072101))。A、配子體植株外觀：分枝扁平成對生生長。B、配子體分枝橫切面：皮層由三至四個細胞規則排列構成，髓層由許多透明絲狀體構成。C、配子體分枝橫切面：在藻體分枝某些區域，最外層皮層細胞會產生許多小刺細胞(箭號)。D、四分孢子體分枝橫切面：皮層由三至四個細胞規則排列構成，中央會有許多圓柱狀的柄細胞(箭號)構成，向外產生最外層皮層細胞，髓層由許多透明絲狀體構成。

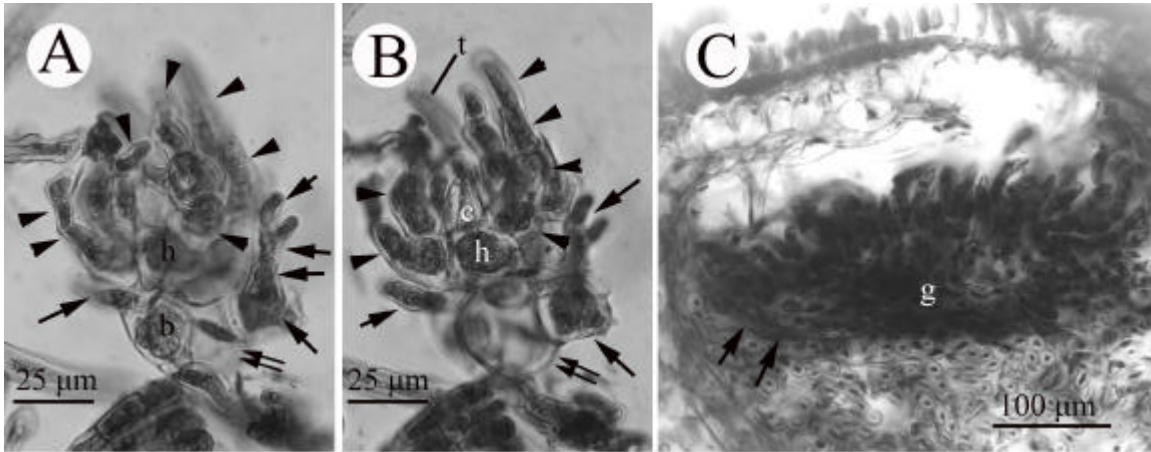
標本檢查： Kenting National Park, Southern Taiwan: (1) Sail Rock, coll. S.-M. Lin and S.-L. Liu, 21.vii.02 (**DiHy91072101, tetrasporic**); (2) Small Bay, coll. S.-L. Liu, 11.v.02 (DiHy91051101, tetrasporic), coll. S.-L. Liu, 12.viii.02 (DiHy91081201, female); (3) Houwan, coll. S.-L. Liu, 29.i.03 (DiHy92012901, tetrasporic); (4) Chiupeng, coll. S.-L. Liu, 21.vii.02 (DiHy91072101, tetrasporic); Northern Taiwan: (1) Lungtung Bay, coll. S.-L. Liu, 24.iv.02 (DiHy91042401, tetrasporic)。

棲地和季節性出現： 一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶發現，多分佈於水深 1-10 m。

1、外部形態： 葉狀體呈多軸型式生長，高達 20 cm，具有一圓盤狀附著器，直徑約 0.5-1 cm 寬(圖三十二 A)。植物體外表光滑，分枝扁平，以對生方式生長。分枝節間 1-3 mm 寬，3-8 mm 長。鈣化程度，四分孢子體較配子體重。藻體觸感滑膩且脆硬，外觀顏色呈淡粉紅色或深紅色。

2、營養構造： 除了生殖部位外，藻體皮層皆為三至四細胞層(圖三十二 B-D)。皮層結構具有兩種類型，具有柄細胞及不具有柄細胞。在配子體中(圖三十二 B-C)，為不具有柄細胞的結構型式，最內層細胞最大且或多或少呈現矩形狀，寬 20-35 μm ，長 50-65 μm 。中間層細胞呈現橢圓形或亞矩形，寬 20-35 μm ，長 20-35 μm 。最外層細胞最小，排列緊密，寬 5-15 μm ，長 10-20 μm 。最外層皮層細胞會產生小刺細胞(spinulose cell)，寬 5-10 μm ，長 15-35 μm ，這些小刺細胞均勻分佈於整個植株上。在四分孢子體中(圖三十二 D)，為具有柄細胞的結構型式，最內層細胞最大且或多或少呈現矩形狀，寬 30-40 μm ，長 45-90 μm 。中間層細胞呈現棍棒狀，稱為柄細胞，寬 15-20 μm ，長 15-35 μm 。柄細胞與柄細胞間，觀察到許多碳酸蓋顆粒結晶。最外層細胞小，排列緊密，寬 15-30 μm ，長 30-50 μm 。細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。

3、生殖結構： 本研究藻體為雌雄異株。



圖三十三、*Dichotomaria hystrix* (Kjellman) com. nov. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A, B, C : Small Bay, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu, 12.viii.02 (DiHy91081201))。A. 年輕果胞枝：由果胞、下位細胞(h)和基部細胞(b)三細胞組成，下位細胞產生許多不孕枝(箭頭)，基部細胞產生數個不孕絲狀體(箭號)，基部細胞產生的不孕絲狀體基部細胞(雙箭號)會膨大。B. 年輕果胞枝：由果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞三細胞組成，下位細胞產生許多不孕枝(箭頭)，基部細胞產生數個不孕絲狀體(箭號)，基部細胞產生的不孕絲狀體基部細胞(雙箭號)會膨大。C. 未成熟果胞體橫切面：基部細胞產生的不孕絲狀體，形成周生體(箭號)，圍繞果孢子體。

(1) 雄性生殖構造

本研究未觀察到具雄性生殖結構植株。

(2) 雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育而來。果胞枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成。果胞枝由三個細胞組成，分別是果胞、下位細胞及基部細胞(圖三十三 A-B)，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞，接著，第三及四個不孕細胞跟著產生(圖三十三 A-B)。當這些不孕細胞產生後，各自分裂產生數個不孕細胞，形成三至四個不孕枝環繞著下位細胞。這四個不孕枝的細胞和細胞核會逐漸變大，染色後會顏色較深(圖三十三 A-B)。下位細胞的不孕枝形成後，基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖三十三 A-B)，這些絲狀體將發育形成一層假薄壁組織細胞層，而這些細胞團位於果孢子體的底部，向上延伸發育圍繞果孢子體，形成周生體(圖三十三 C)，但不會像輻毛藻屬和白果藻屬一般會向果孢子體內部發育產生側絲。

接著，果胞受精，進一步發育形成初級產孢絲，這些初級產孢絲會再分裂產生更多初級產孢絲。這些初級產孢絲形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁(圖三十三 C)，初級產孢絲向果孢子體內產生許多直立，約 3-5 個細胞長的次級產孢絲，分散生殖於整個果孢子體內壁，成熟後，次級產孢絲發育末端產生果孢子囊(35-70 μm 寬，40-90 μm 長)，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中，基部產孢絲細胞、下位細胞和其不孕細胞及基部細胞間的連接紋孔消失，細胞質相互融合形成一不明顯多核的融合細胞。成熟發育的果孢子體直徑 300-500 μm 寬。

(3) 四分孢子囊

本研究未觀察到具有具有四分孢子囊的標本。

4、註解：Kjellman (1900)發表了許多扁平狀乳節藻(這些藻類現在應被轉移至對生藻屬)，在許多名稱中，只有 *G. hystrix* 的模式標本地位於北太平洋西岸，根據 Kjellman (1900) 和 Tanaka (1936)對本藻種的描述，其最大特徵為配子體植株最外層細胞會產生許多小刺細胞，而這些小刺細胞若產生，會分佈於整個植株外表。很明顯，根據本研究對此藻種

觀察，皆符合其特徵描述。與本屬其他具有扁平分枝物種相比較，*D. disingiana* (分枝寬可達 1 cm)(Papenfuss *et al.*, 1982)和 *D. latifolia* (分枝寬約 3-5 mm)的分枝較 *D. hystrix* (分枝寬 1-3 mm)寬，可輕易將其分開。然而，*D. hystrix* 與 *D. marginata* 的外觀特徵十分相似，筆者目前尚無法利用一有利特徵將其分開，由於 *D. marginata* 的標本過少，需要進一步的研究採樣，才能找出 *D. hystrix* 和 *D. marginata* 的差異。然而，Huisman and Borowitzka (1990)針對 *D. marginata* 的雌性生殖結構發育晚期的切片觀察，*D. marginata* 成熟果胞體基部具有一明顯的透明細胞，與本研究 *D. latifolia* 所觀察到的現象相同，而此項特徵並未在 *D. hystrix* 中觀察到，或許可以作為一個區分的依據，但正如前文所述，筆者缺少 *D. marginata* 的標本，需要更多的標本，檢驗是否可依據此項特徵作為一個區分的依據。

Dichotomaria latifolia (Tanaka) com. nov.

圖三十四-圖三十六

基本名：*Galaxaura latifolia* Tanaka, 1935: 54, figs 4a, 4b, pl. XVIII.

模式標本地：台灣基隆(Keelung, Formosa)。

世界分佈：目前只知分佈於台灣北部和南部海域。

標本檢查：Northeastern Taiwan: (1) Tahsianglan, Taipei County, coll. S.-L. Liu and W.-L. Wang, 25.i.03 (DiLa92012501, tetrasporic; DiLa92012502, female); Kenting National Park, Southern Taiwan: (1) Small Port, coll. S.-L. Liu, S.-M. Lin and Y.-C. Huwang, 13.iii.03 (DiLa 92031301, tetrasporic); (2) Baisa Bay, coll. S.-M. Lin, 13.ii.01 (DiLa90021301, male)。

棲地和季節性出現：一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。常在潮間帶發現，多分佈於水深 1-20 m。

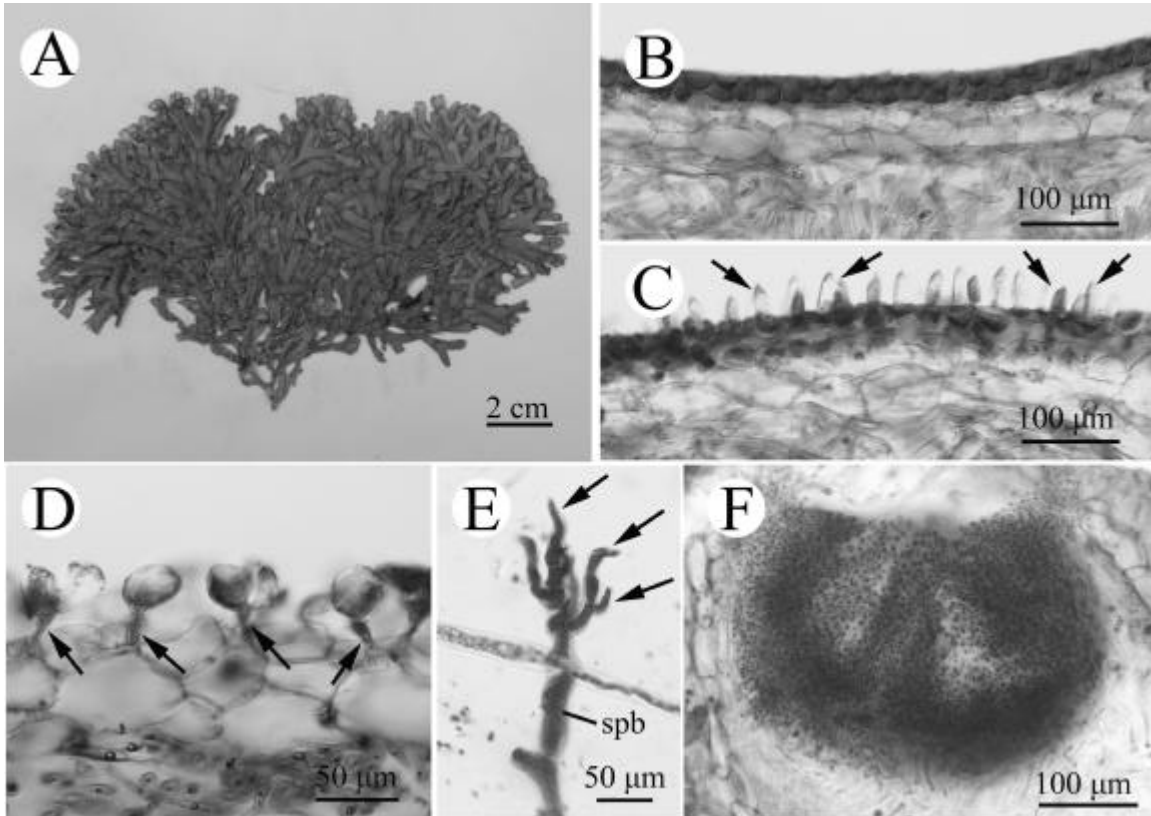
1、外部形態：葉狀體呈多軸型式生長，高達 10 cm，具有一圓盤狀附著器，直徑約 2 cm 寬(圖二十四 A-B)。植物體外表光滑，分枝扁平，以對生方式生長。分枝節間 3-5 mm 寬，5-12 mm 長。鈣化程度，四分孢子體較配子體重。藻體觸感滑膩且脆硬，外觀顏色呈淡粉紅色或深紅色。

2、營養構造：除了生殖部位外，藻體皮層皆為三至四細胞層(圖三十四 B-D)。皮層結構具有兩種類型，具有柄細胞及不具有柄細胞。在配子體中(圖三十四 B-C)，為不具有柄細胞的結構型式，最內層細胞最大且或多或少呈現矩形狀，寬 25-30 μm ，長 55-100 μm 。中間層細胞呈現橢圓形或亞矩形，寬 20-30 μm ，長 30-50 μm 。最外層細胞最小，排列緊密，寬 10-15 μm ，長 20-25 μm 。最外層皮層細胞會產生小刺細胞(spinulose cell)，寬 10-15 μm ，長 25-45 μm ，這些小刺細胞只侷限出現在扁平分枝的兩側。在四分孢子體中(圖三十四 D)，為具有柄細胞的結構型式，最內層細胞最大且或多或少呈現矩形狀，寬 35-75 μm ，長 50-100 μm 。中間層細胞呈現棍棒狀，稱為柄細胞，寬 10-15 μm ，長 25-35 μm 。柄細胞與柄細胞間，觀察到許多碳酸蓋顆粒結晶。最外層細胞小，排列緊密，寬 35-40 μm ，長 40-45 μm 。細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。

3、生殖結構：本研究藻體為雌雄異株。

(1)雄性生殖構造

雄性生殖窩由雄性生殖枝發育而來。雄性生殖枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成(圖三十四 E)。染色後，雄性生殖枝的顏色會較其他部位為深。接著，雄性生殖枝末端會分裂產生許多初級雄性生殖絲狀體(圖三十四 E)。這些初級雄性生殖絲狀體會進一步分裂生長，形成日後的生殖窩壁(圖三十四 F)。初級雄性生殖絲狀體向果孢子體內發育產生次級產孢絲，成熟後，次級產孢絲末端產生精囊，這些帶有精囊的次級絲狀體朝向生殖窩內部並圍繞著生殖窩壁生長。慢慢的，這些帶有精子囊的次級絲



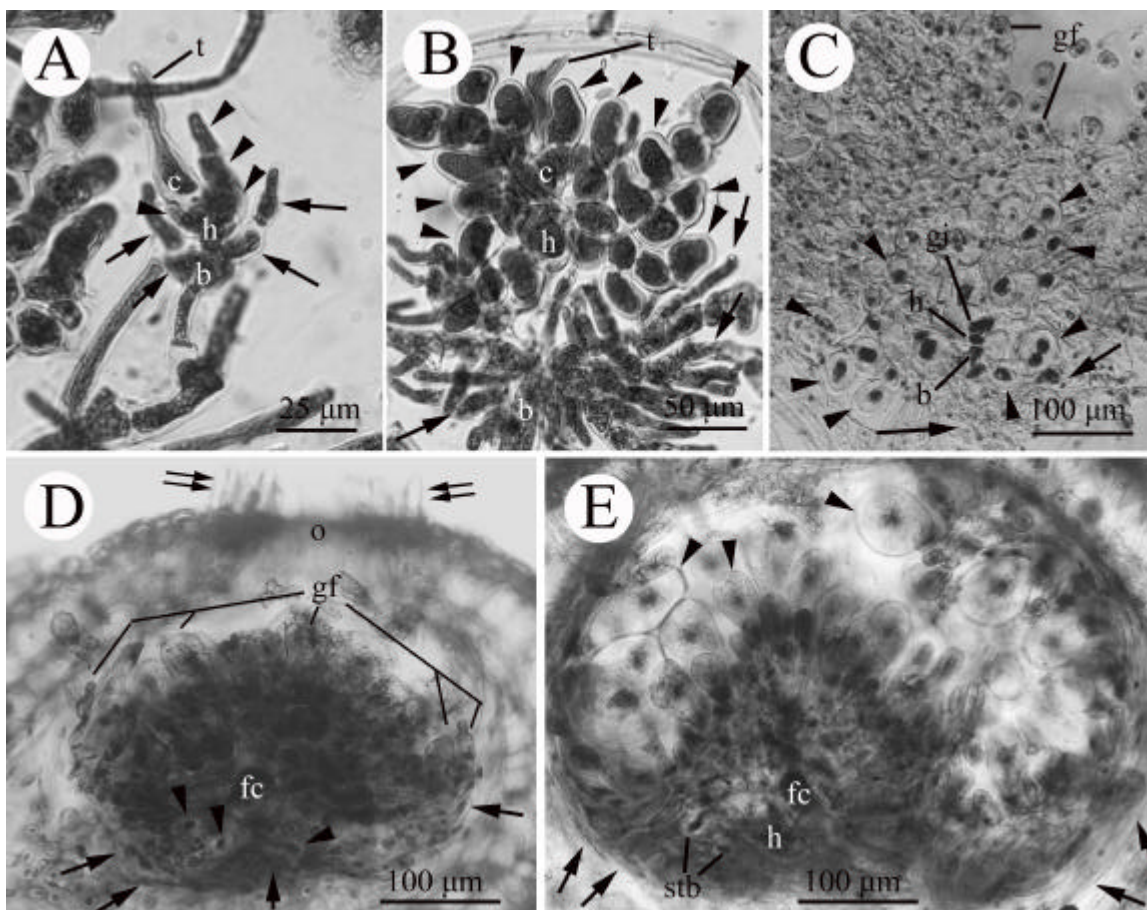
圖三十四、*Dichotomaria latifolia* (Tanaka) com. nov. 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程。(標本檢查：A, B, C: Tahsianglan, northeastern Taiwan, coll. S.-L. Lin, 25.i.03 (DiLa92012502); D: Tahsianglan, northeastern Taiwan, coll. S.-L. Lin, 25.i.03 (DiLa92012501); E, F: Baisa Bay, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-M. Lin, 13.ii.01 (DiLa90021301))。A、配子體植株外觀：分枝扁平呈對生生長。B、配子體分枝橫切面：皮層由三至四個細胞規則排列而成，髓層由許多透明絲狀體構成。C、配子體分枝側邊橫切面：皮層最外層細胞產生小刺細胞(箭號)。D、四分孢子體分枝橫切面：皮層由三至四個細胞規則排列構成，中央會有許多圓柱狀的柄細胞(箭號)構成，向外產生最外層皮層細胞，髓層由許多透明絲狀體構成。E、初始雄性生殖枝(sp)：生殖枝向外分裂產生初級雄性生殖絲狀體(箭號)。F、成熟雄性生殖窩：初級雄性生殖絲狀體構成生殖窩壁，向生殖窩內產生許多次級雄性生殖絲狀體，並於末端產生精囊。

狀體朝向生殖窩孔部集中生長，以方便日後精子的釋放。構成生殖窩壁的初級絲狀體染色後，並不會較其他部位深，然而，帶有精囊的絲狀體染色後，則會較其他部位顏色深。精囊直徑 5-8 μm 寬，成熟發育之雄性生殖窩直徑 200-300 μm 寬(圖三十四 F)。

(2) 雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育而來。果胞枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成(圖三十五 A)。果胞枝由三個細胞組成，分別是果胞、下位細胞及基部細胞(圖三十五 A)，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞(圖三十五 A)，接著，第三及四個不孕細胞跟著產生。當這些不孕細胞產生後，各自分裂產生數個不孕細胞，形成三至四個不孕枝環繞著下位細胞。這四個不孕枝的細胞和細胞核會逐漸變大，染色後會顏色較深(圖三十五 B)。少數會有五個不孕枝產生。下位細胞的不孕枝形成後，基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖三十五 B-C)，這些絲狀體將發育形成一層假薄壁組織細胞層，而這些細胞團位於果胞子體的底部，向上延伸發育圍繞果胞子體，形成周生體(圖三十五 D-E、三十六 A-B)，但不會像輻毛藻屬和白果藻屬一般會向果胞子體內部發育產生側絲。

接著，果胞受精，進一步側邊發育形成初級產孢絲，這些初級產孢絲會再分裂產生



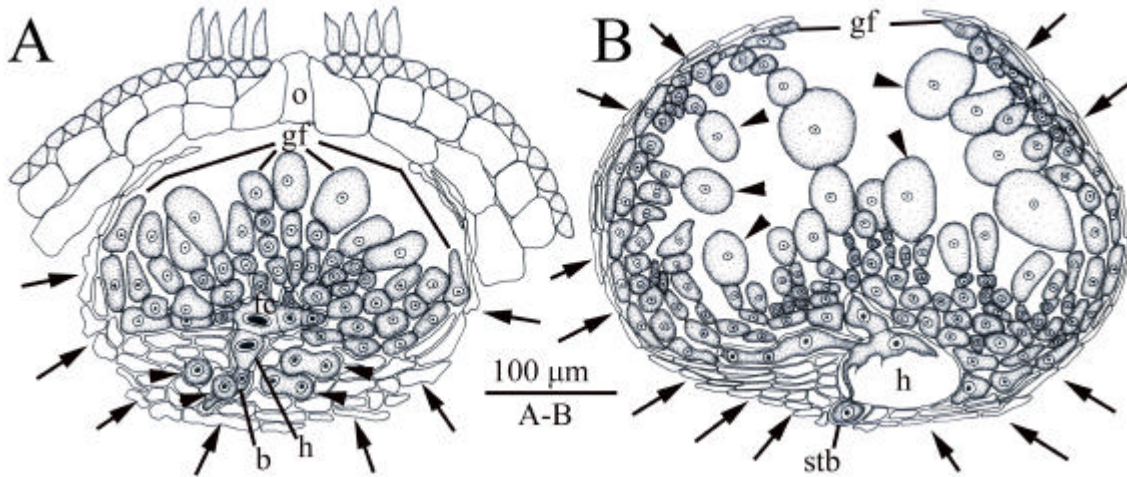
圖三十五、*Dichotomaria latifolia* (Tanaka) com. nov. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A, B, C, D, E：Tahsianglan, northeastern Taiwan, coll. S.-L. Lin, 25.i.03 (DiLa92012502))。A、年輕果胞枝：果胞枝由三細胞組成，分別為果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)，下位細胞會產生不孕枝(箭頭)，基部細胞則會產生不孕絲狀體(箭號)。B、發育中的果胞枝：下位細胞產生的不孕枝(箭頭)的細胞會變大，基部細胞產生更多的不孕絲狀體(箭號)。C、融合細胞早期：原始產孢細胞、下位細胞和其不孕細胞(箭頭)及基部細胞的紋孔連接消失，相互融合，但細胞間的細胞質連接相當細小，不易觀察到，基部產生的不孕絲狀體(箭號)圍繞融合細胞。D、果胞體年輕時期：可見清楚的融合細胞(fc)，由基部產孢絲細胞、下位細胞和其不孕枝(箭頭)及基部細胞融合而來，基部細胞產生的不孕絲狀體圍繞果孢子體，形成周生體(箭號)。E、果胞體成熟時期：可見清晰的融合細胞(fc)，下位細胞(h)變成一大的細胞，基部細胞產生的不孕絲狀體圍繞果孢子體，構成果胞體壁，形成周生體(箭號)。果孢子體向內生長發育次級產孢絲，產孢絲末端分裂產生果孢子囊(箭頭)。

更多初級產孢絲(圖三十五 D、三十六 A)。這些初級產孢絲形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁(圖三十五 D-E、三十六 A-B)，初級產孢絲向果孢子體內產生許多直立，約 3 – 5 個細胞長的次級產孢絲，分散生殖於整個果孢子體內壁，成熟後，次級產孢絲發育末端產生果孢子囊(12-38 μm 寬，12-75 μm 長)，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中，基部產孢絲細胞、下位細胞和其不孕細胞及基部細胞間的連接紋孔消失，細胞質相互融合形成一明顯多核的融合細胞(圖三十五 D-E、三十六 A-B)，此外，下位細胞會膨大成一個透明細胞。成熟發育的果孢子體直徑 300-600 μm 寬(圖三十五 E、三十六 B)。

(3)四分孢子囊

本研究未觀察到具有四分孢子囊的標本。

4、註解：Tanaka (1935)根據台灣基隆所採集的標本，命名一新種 *G. latifolia* (現在轉為 *D. latifolia*)，與其他具有扁平分枝的對生藻屬藻種做比較(除 *D. disingiana* 外)，本藻種最大特徵為分枝寬度較寬，而小刺細胞只侷限出現在分枝兩側。根據以上這些特徵，本



圖三十六、*Dichotomaria latifolia* (Tanaka) com. nov. 果胞體年輕時期及成熟時期描繪圖。(標本檢查：A-B：Tahsianglan, northeastern Taiwan, coll. S.-L. Lin, 25.i.03 (DiLa92012502))。A、果胞體年輕時期：可見清楚的融合細胞(fc)，由基部產孢絲細胞、下位細胞和其不孕枝(箭頭)及基部細胞融合而來，基部細胞產生的不孕絲狀體圍繞果孢子體，形成周生體(箭號)。B、果胞體成熟時期：可見清晰的融合細胞(fc)，下位細胞(h)變成一大而透明的細胞，基部細胞產生的不孕絲狀體圍繞果孢子體，構成果胞體壁，形成周生體(箭號)。果孢子體向內生長發育次級產孢絲，產孢絲末端分裂產生果孢子囊(箭頭)。

藻種可輕易的與 *D. hystrix* 和 *D. marginata* 做區分，另外，本藻種具有一明顯透明朋大的下位細胞，這項特徵在 *D. hystrix* 並未觀察到，也是可以當作區分此兩物種的一項特徵。而 *D. latifolia* 的這些特徵特異性也到本研究分子分析的支持。

Dichotomaria “*obtusata*” (Ellis et Solander) Lamarck, 1816:145.

圖三十七-圖四十一

基本名：*Corallina obtusata* Ellis et Solander, 1786: 113, pl. 22: fig. 2.

同種異名：*Galaxaura obtusata* (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 262-263; *Galaxaura robusta* Kjellman, 1900: 85, pl. 18: figs. 8-20; pl. 20: fig. 47 (type locality: NosyBé, Madagascar).

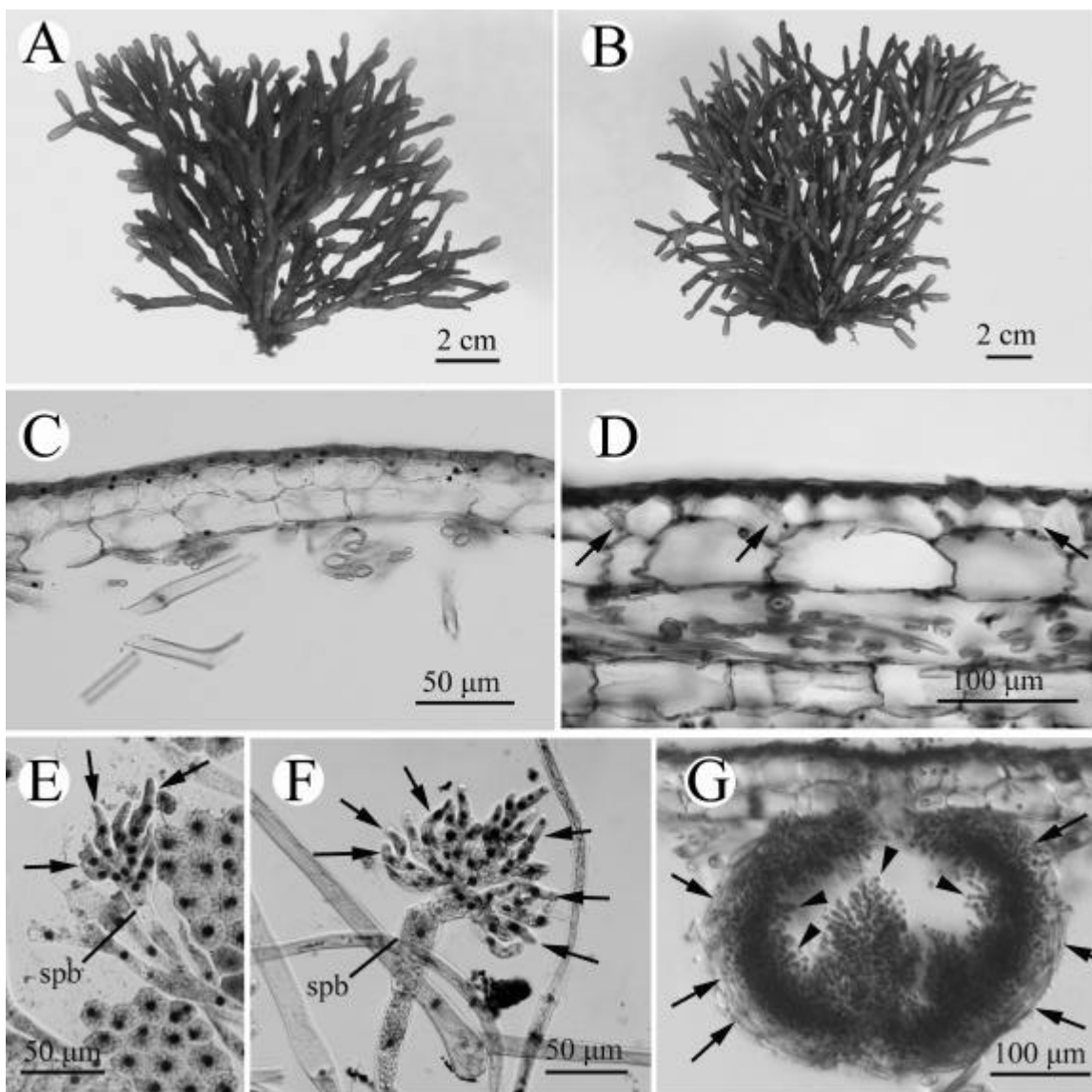
模式標本地：西印度群島巴哈馬(Bahamas, West Indies)。

世界分佈：廣泛分部於太平洋熱帶或亞熱帶海域，如台灣和加拉巴哥群島。

標本檢查：Kenting National Park, southern Taiwan: (1) 3rd Nuclear Power Plant Outlet, coll. S.-M. Lin, 4.ix.00 (DiOb89090401, male), coll. S.-L. Liu, W.-L. Wang and C.-S. Lin, 14.iv.02 (DiOb91041401, female and male), coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 13.vii.02 (DiOb91071301, tetrasporophyte), coll. S.-M. Lin, 10.x.02 (DiOb91101001, female), coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 4.i.03 (DiOb92010401, female), coll. S.-L. Liu and Y.-C. Huwang, 13.ix.03 (DiOb92091301, female, male and tetrasporophyte); (2) Banana Bay, coll. S.-M. Lin, 5.ix.00 (DiOb89090501, female); (3) Sail Rock, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 22.vii.02 (DiOb91072201, male and tetrasporophyte); (4) Small Bay, coll. S.-L. Liu, 12.viii.02 (DiOb91071201, tetrasporophyte); (5) Big Bay, coll. S.-M. Lin, 25.iii.03 (DiOb92032501, tetrasporophyte); (6) Wanlitung, coll. S.-L. Liu and S.-M. Lin, 4.i.02 (DiOb91010401, female and tetrasporophyte); (7) Tiaoshih, coll. C.-S. Lin, 15.vi.02 (DiOb91061501, female)。

棲地及季節性出現：一年四季皆可發現，但以冬季及春季較為常見，生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。多分佈於潮下帶水深 6-16 m，很少在潮間帶發現(只有一個四分孢子體標本於潮間帶採集得到)。

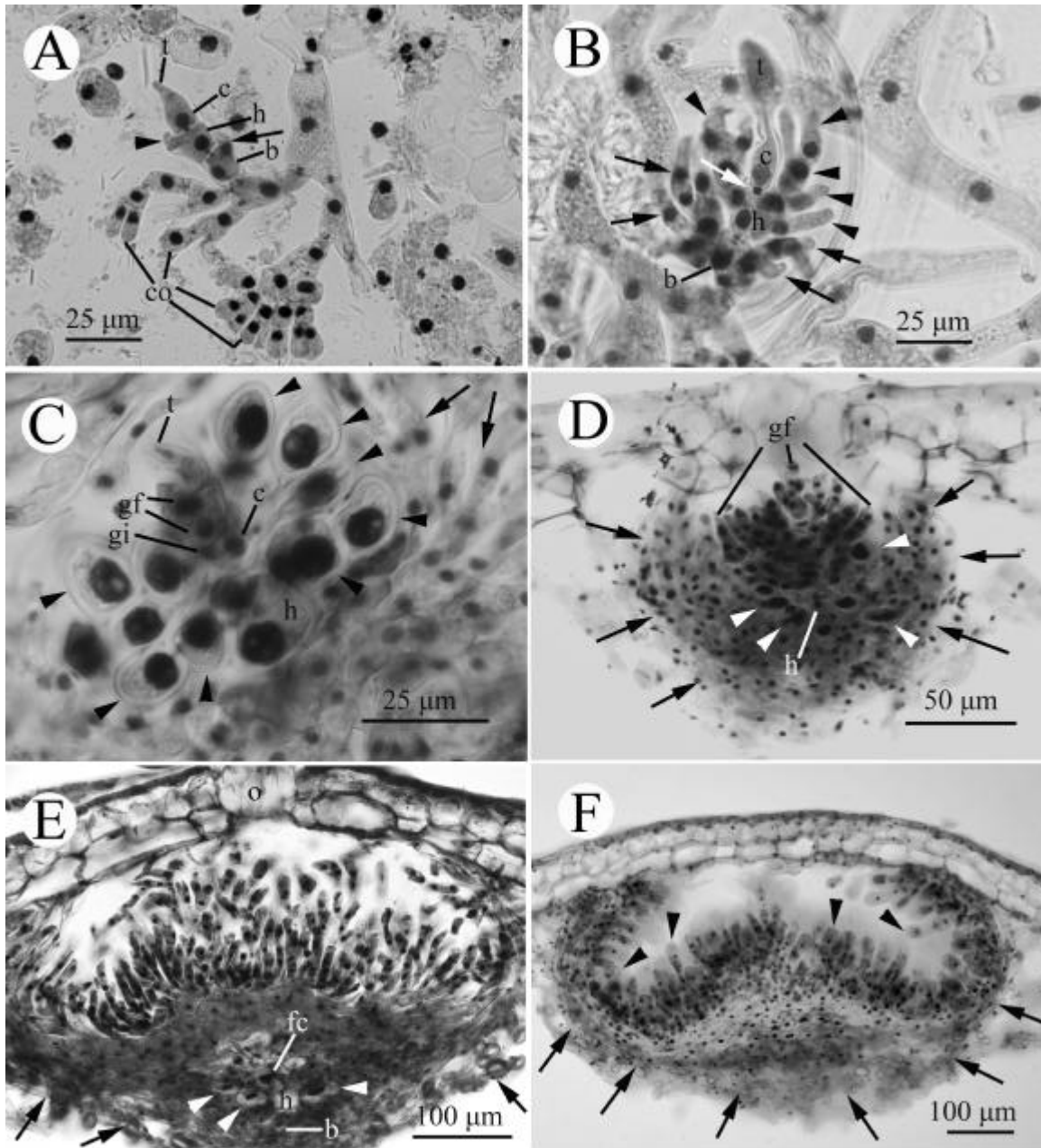
1、外部形態：葉狀體呈多軸型式生長，高達 20 cm，具有一圓盤狀附著器，直徑約 2 cm



圖三十七、*Dichotomaria obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck 藻體外觀、營養結構和雄性生殖構造發育過程。(標本檢查：A-B：3rd Nuclear Power Outlet, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-L. Liu and Y.-C. Huang, 13.ix.03 (DiOb92041301)；C：Tiaoshih, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. C.-S. Lin, 15.vi.02 (DiOb91061501)；D：Small Bay, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-M. Lin, 12.viii.02 (DiOb91081201)；E-G：3rd Nuclear Power Plant Outlet, coll. S.-M. Lin, 4.ix.00 (DiOb89090401))。A、配子體植株外觀：多軸形式的分枝，光滑呈對生生長。B、四分孢子體植株外觀：多軸形式的分枝，光滑呈對生生長。C、配子體分枝橫切面：可分為皮層和髓層兩部分，皮層由三細胞層組成，髓層由一些透明絲狀體構成。D、四分孢子體分枝橫切面：可分為皮層和髓層兩部分，皮層由三細胞層組成，與配子體不同處在中央的細胞層為一層稱之為柄細胞(箭號)的圓柱狀細胞所構成，髓層由一些透明絲狀體構成。E、初始雄性生殖枝(sp_b)：生殖枝向外分裂產生初級雄性生殖絲狀體(箭號)。F、發育中的雄性生殖枝：分裂產生更多初級雄性生殖絲狀體(箭號)。G、成熟雄性生殖窩：初級雄性生殖絲狀體構成生殖窩壁(箭號)，向生殖窩內產生許多次級雄性生殖絲狀體，並於末端產生精囊(箭頭)。

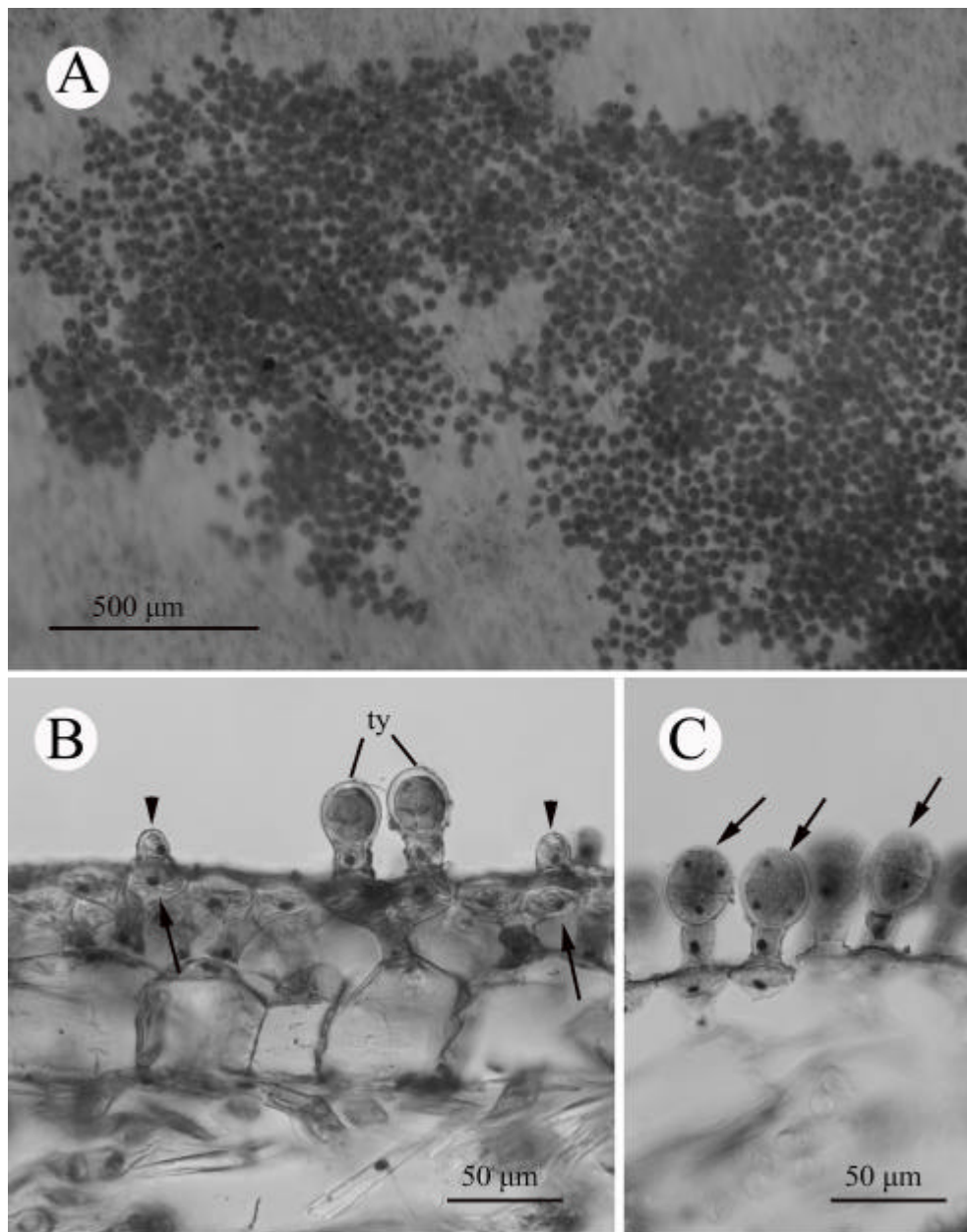
寬(圖三十七 A-B)。植物體外表光滑具有大量透明黏液，分枝以對生方式生長，呈關節狀。分枝節間 1.5-3 mm 寬，8-22 mm 長。鈣化程度，四分孢子體較配子體重。藻體觸感滑膩且脆硬，外觀顏色呈淡粉紅色或深紅色。

2、營養構造：除了生殖部位外，藻體皮層皆為三細胞層(圖三十七 C-D、圖四十 A-B)。皮層結構具有兩種類型，具有柄細胞及不具有柄細胞。在配子體中(圖三十七 C、圖四十 A)，為不具有柄細胞的結構型式，最內層細胞最大且或多或少呈現矩形狀，寬 30-50 μm，長 60-125 μm。中間層細胞呈現橢圓形或亞矩形，寬 20-35 μm，長 32-50 μm。最外層細胞最小，排列緊密，寬 7-15 μm，長 20-32 μm。在四分孢子體中(圖三十七 D、圖



圖三十八、*Dichotomaria obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A-F：Tiaoshih, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. C.-S. Lin, 15.vi.02 (DiOb91061501))。A、初使雌性生殖枝-果胞枝：果胞枝由分枝末端年輕對生皮層細胞之一特化而來，由果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)三顆細胞所組成，果胞向末端產生受精絲(t)，下位細胞分裂產生不孕細胞(箭頭)，基部細胞也分裂產生不孕細胞(箭號)。B、發育中的果胞枝：受精絲變長變大，並在果胞和下位細胞間觀察到一清楚的紋孔連接(pit-plug)(白色箭號)，下位細胞產生三至四個不孕枝(箭頭)，基部細胞產生數個不孕絲狀體(箭號)。C、原始產孢細胞：果胞受精後，向下分裂產生原始產孢細胞(gi)，原始產孢細胞接著分裂產生初級產孢絲(gf)，下位細胞和其產生的不孕枝(箭頭)的細胞和細胞核變大，但不繼續分裂發育，基部細胞產生的不孕絲狀體繼續發育分裂(箭號)。D、年輕果胞體：下位細胞和其不孕枝(箭頭)清晰可見，並與初期發育相同，不繼續生長發育，基部細胞產生的不孕絲狀體向上發育圍繞整個果孢子體，形成周生體。E、不成熟果胞體：可見一清楚融合細胞，基部初級產孢絲細胞、下位細胞和其不孕枝(箭頭)及基部細胞的紋孔連接消失，相互融合而成一個多核的融合細胞(fc)，而細胞與細胞之間的連接非常小，容易認為是各細胞不相互融合，周生體圍繞果孢子體構成果胞體壁(箭號)。F、成熟果胞體：可見清楚的周生體(箭號)，圍繞果孢子體構成果胞體壁，果孢子體向內生長產生次級產孢絲，並於產孢絲末端產生果孢子囊(箭頭)。

四十 B)，為具有柄細胞的結構型式，最內層細胞最大且或多或少呈現矩形狀，寬 50-75 μm ，長 60-130 μm 。中間層細胞呈現棍棒狀，稱為柄細胞，寬 10-15 μm ，長 15-20 μm 。柄細胞與柄細胞間，觀察到許多碳酸鈣顆粒結晶。最外層細胞最小，排列緊密，寬 12-25



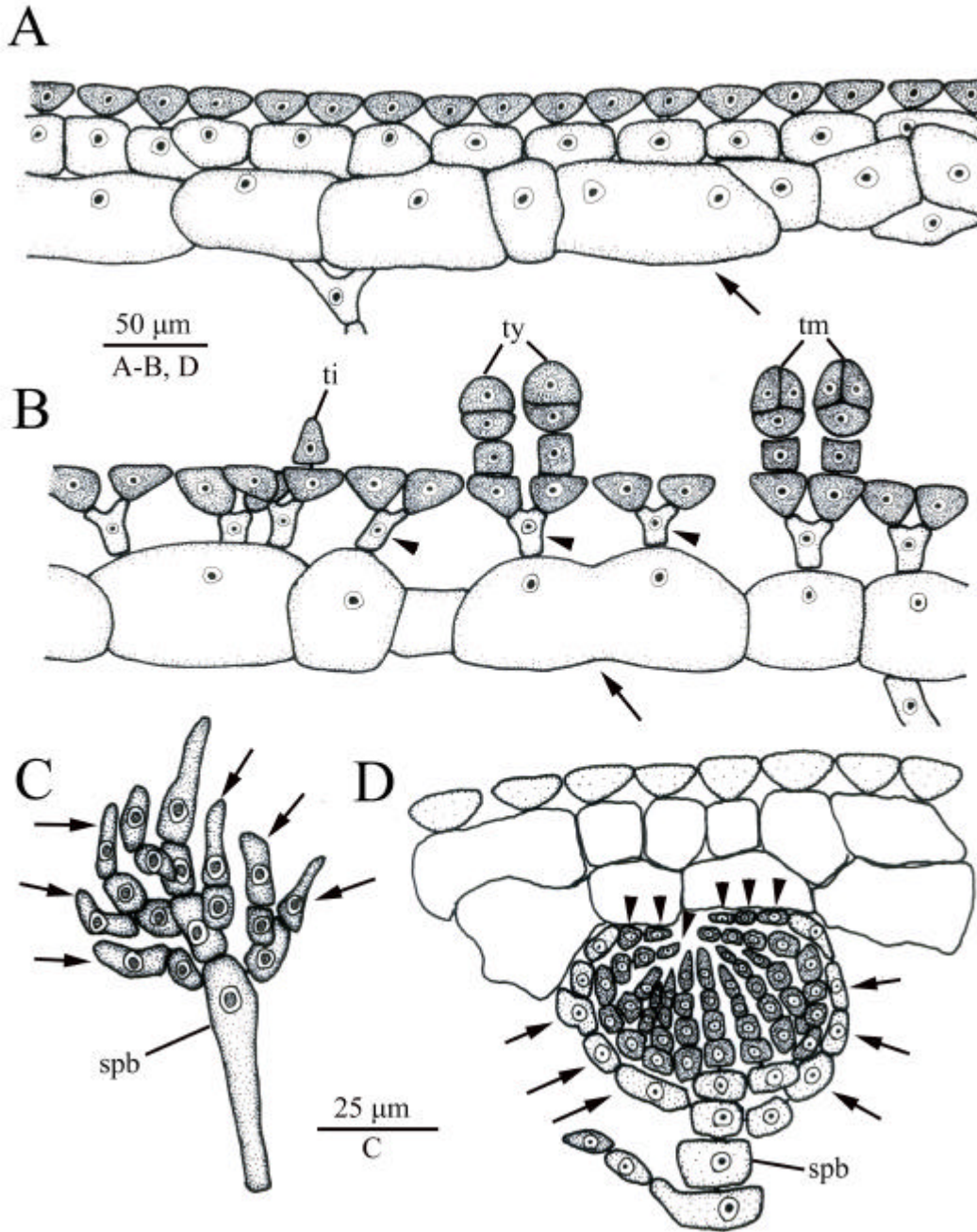
圖三十九、*Dichotomaria obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck 四分孢子囊發育過程。(標本檢查：A-C：Small Bay, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-M. Lin, 12.viii.02 (DiOb91081201))。A、四分孢子體植株分枝表面觀：具有許多聚集一起的四分孢子囊。B、四分孢子囊橫切面：原始四分孢子囊(箭頭)由皮層最外層細胞(箭號)發育長出，並進一步發育產生年輕四分孢子囊(ty)。C、成熟四分孢子囊：成熟四分孢子囊(箭號)以十字形分裂方式，產生四個四分孢子。

μm ，長 25-35 μm 。不論是配子體或四分孢子體，最外層細胞表面觀，具有一個星狀的葉綠體，中央具有一個蛋白核。細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。

3、生殖結構：本研究藻體為雌雄異株。

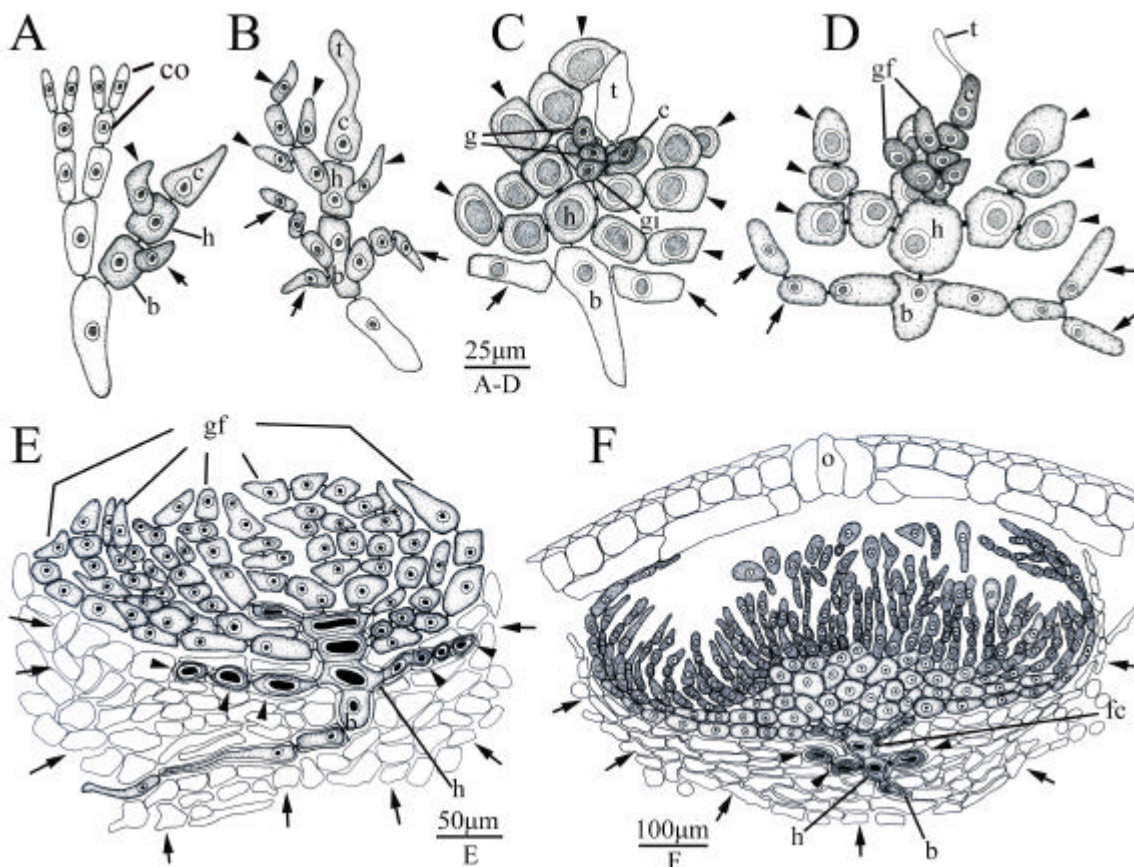
(1) 雄性生殖構造

雄性生殖窩由雄性生殖枝發育而來。雄性生殖枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成(圖三十七 E、圖四十 C)。染色後，雄性生殖枝的顏色會較其他部位為深。接著，雄性生殖枝末端會分裂產生許多初級雄性生殖絲狀體(圖三十七 F、圖四十 D)。這些初級雄性生殖絲狀體會進一步分裂生長，形成日後的生殖窩壁(圖三十七 G)。初級雄性生殖絲狀體向果孢子體內發育產生次級產孢絲，成熟後，次級產孢絲末端產生精囊，這些帶有精囊的次級絲狀體朝向生殖窩內部並圍繞著生殖窩壁生長。慢慢的，這



圖四十、*Dichotomaria obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck 藻體外觀、營養結構、雄性生殖構造發育過程和四分孢子囊發育過程描繪圖。(標本檢查：A：Tiaoshih, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. C.-S. Lin, 15.vi.02 (DiOb91061501)；B：Small Bay, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-M. Lin, 12.viii.02 (DiOb91081201)；C-D：3rd Nuclear Power Outlet, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. S.-M. Lin, 4.ix.00 (DiOb89090401))。A、配子體分枝橫切面：皮層由三細胞層組成，最內層細胞層，有時會相互融合而成一個細胞(箭號)。B、四分孢子體分枝和四分孢子囊橫切面：皮層由三細胞層組成，中間細胞層由柱狀柄細胞(箭頭)構成，最內層細胞有時會相互融合成一個細胞(箭號)，初始四分孢子囊由最外層細胞先產生一個柄狀細胞，接著由柄狀細胞產生四分孢子囊，成熟絲分孢子囊十字分裂形成四分四分孢子。C、初始雄性生殖枝：生殖枝分裂產生許多初級雄性生殖絲狀體(箭號)。D、雄性生殖窩年輕時期：初級雄性生殖絲狀體構成生殖窩壁(箭號)，並朝生殖窩內產生許多次級雄性生殖絲狀體(箭頭)。

些帶有精子囊的次級絲狀體朝向生殖窩孔部集中生長，以方便日後精子的釋放。構成生殖窩壁的初級絲狀體染色後，並不會較其他部位深，然而，帶有精囊的絲狀體染色後，則會較其他部位顏色深。精囊直徑 5-6 μm 寬，成熟發育之雄性生殖窩直徑 200-340 μm 寬(圖三十七 G)。



圖四十一、*Dichotomaria obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程描繪圖。(標本檢查：A-F：Tiaoshih, Kenting National Park, southern Taiwan, coll. C.-S. Lin, 15.vi.02 (DiOb91061501))。A、初始雌性生殖枝 - 果胞枝：由分枝末端年輕對生皮層細胞之一特化而成，果胞枝含有果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)三種細胞。果胞末端產生受精絲(t)，下位細胞分裂產生不孕枝(箭頭)，基部細胞分裂產生不孕絲狀體(箭號)。B、發育中的果胞枝：其下位細胞分裂產生更多不孕枝(箭頭)，基部細胞也產生更多不孕絲狀體(箭號)。C、原始產孢細胞：果胞受精後，下向分裂產生一個原始產孢細胞(gi)，原始產孢細胞接著發育產生初級產孢絲(gf)，下位細胞和其不孕枝(箭頭)的細胞和細胞核變大並終止發育，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)繼續分裂發育。D、初級產孢絲：原始產孢細胞產生的產孢絲進一步分裂產生更多初級產孢絲(gf)，下位細胞和其不孕枝(箭頭)的細胞和細胞核變大並終止發育，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)繼續分裂發育。E、果胞體年輕時期：初級產孢絲發育分裂更多產孢絲(gf)，下位細胞和其產生的不孕枝(箭頭)的發育維持與果胞枝發育晚期相同，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)發育圍繞整個果孢子體，形成周生體。果胞體基部中央，可見一清楚由基部初級產孢絲細胞、下位細胞和其不孕枝及基部細胞融合而成的融合細胞(fc)。F、成熟果胞體：由受精的果胞發育產生的產孢絲分散生長於果胞體內面，可見清晰的周生體(箭號)圍繞果孢子體，基部初級產孢絲細胞、下位細胞和其不孕分枝細胞(箭頭)及基部細胞相互融合而成一個多核的融合細胞(fc)。

(2)雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育而來。果胞枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成(圖三十八 A、圖四十一 A)。果胞枝由三個細胞組成，分別是果胞、下位細胞及基部細胞(圖三十八 A-C、圖四十一 A-D)，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞(圖三十八 B、圖四十一 B)，接著，第三及四個不孕細胞跟著產生(圖三十八 C、圖四十一 C-D)。當這些不孕細胞產生後，各自分裂產生數個不孕細胞，形成三至四個不孕枝環繞著下位細胞。這四個不孕枝的細胞和細胞核會逐漸變大，染色後會顏色較深(圖三十八 C、圖四十一 C-D)。少數會有五個不孕枝產生。下位細胞的不孕枝形成後，基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖三十八 B-C、圖四十一 B-D)，這些絲狀體將發育形

成一層假薄壁組織細胞層，而這些細胞團位於果孢子體的底部，向上延伸發育圍繞果孢子體，形成周生體(圖三十八 D-E、圖四十一 E-F)，但不會像輻毛藻屬和白果藻屬一般會向果孢子體內部發育產生側絲。

接著，果胞受精，以橫向分裂方式產生上下兩個細胞(圖三十八 C、圖四十一 C)，上部細胞較小並保有與受精絲細胞質間的流通關係，底部細胞為原始產孢細胞，會進一步側邊發育形成初級產孢絲，這些初級產孢絲會再分裂產生更多初級產孢絲(圖三十八 D、圖四十一 D)。這些初級產孢絲形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁(圖三十八 D-E、圖四十一 E-F)，初級產孢絲向果孢子體內產生許多直立，約 3-5 個細胞長的次級產孢絲，分散生殖於整個果孢子體內壁，成熟後，次級產孢絲發育末端產生果孢子囊(15-25 μm 寬，25-50 μm 長)，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出。在果孢子體發育的過程中，基部產孢絲細胞、下位細胞和其不孕細胞及基部細胞間的連接紋孔消失，細胞質相互融合形成一不明顯多核的融合細胞(圖三十八 E、圖四十一 E-F)。成熟發育的果孢子體直徑 600-750 μm 寬(圖三十八 F、圖四十一 F)。

(3)四分孢子囊

四分孢子囊通常由皮層最外層細胞產生(圖三十九 A-C、圖四十 B)。並在四分孢子囊下長出一個柄細胞。四分孢子囊外觀為橢圓形或圓形，寬 25-38 μm ，長 32-40 μm (圖三十九 B-C、圖四十 B)。當四分孢子囊成熟後，會以十字分裂的方式產生出四個四分孢子。孢子釋放後，新的四分孢子囊可以由舊的四分孢子囊壁內重複產生。

4、註解：本藻種與 Huisman and Borowitzka (1990)對 *G. obtusata* (Ellis et Solander) Lamouroux (現在轉為 *D. obtusata*)所描述的形態上十分相似，不論是生殖結構，外部形態特徵都如出一轍(Huisman and Borowitzka, 1990)。但由於缺乏模式標本地西印度群島巴哈馬或週遭區域的材料，本研究無法百分百確定本研究材料是否確實為 *D. obtusata*。然而，由於形態的不可區分性，且多數對台灣藻類項的研究皆採用 *G. obtusata* (現在轉為 *D. obtusata*)此名稱(表三)，因此，本研究此處目前也暫時採用 *D. obtusata* 此名稱。

Dichotomaria sp.

圖四十二-圖四十四

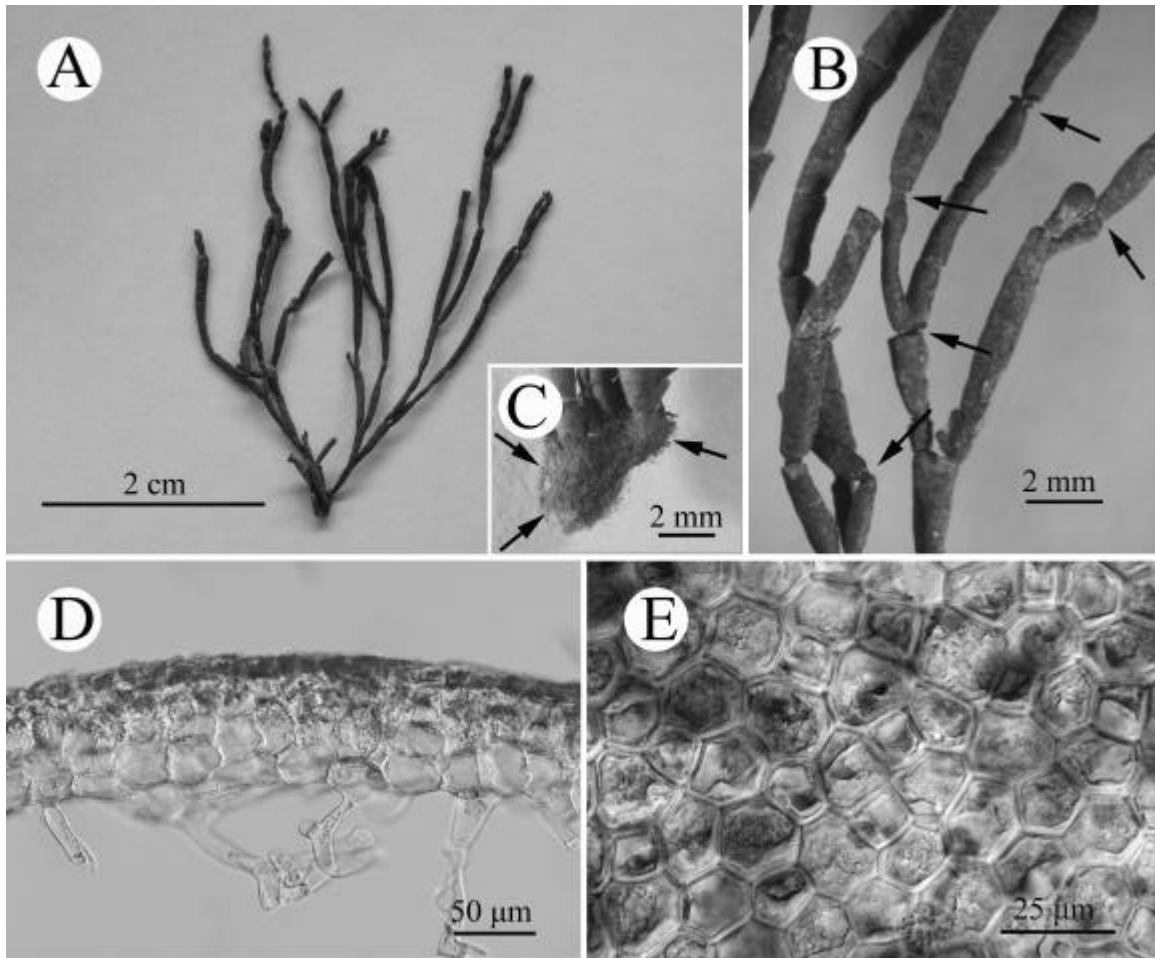
世界分佈：目前只知分佈於南非溫帶性海域。

標本檢查：Cape Proviance, South Africa: (1) Third Sister, Three Sisters, Riet River, north of Port Alfred, coll. M. H. Hommersand, 20.vii.93 (**DiSp82072001, female**)。

棲地及季節性出現：標本過少，無法判定生長季節。藻體生長在珊瑚礁基質上，有時附著器上披覆些許砂礫。多分佈於潮間帶至 3 米深水域。

1、外部形態：葉狀體呈多軸型式生長，高達 5 cm，具有一絨毛圓盤狀附著器，直徑約 0.5 cm 寬(圖四十二 A, C)。植物體外表光滑，分枝呈圓柱狀和關節狀，以對生方式生長(圖四十二 A-B)。分枝節間 0.5-1.5 mm 寬，5-10 mm 長(圖四十二 A-B)。鈣化程度重，鈣化部分包含皮層和少部分髓層。藻體觸感柔軟，外觀顏色呈深紅色。

2、營養構造：本研究只觀察到配子體藻體之營養結構，藻體皮層，由三至四細胞層組成(圖四十二 D)，厚約 100 μm 。最內層細胞最大呈亞矩形狀，寬 25-40 μm ，長 40-60 μm 。中間層細胞呈現橢圓形或亞矩形，寬 25-35 μm ，長 25-40 μm 。最外層細胞最小，排列緊密，寬 15-25 μm ，長 15-25 μm 。最外層細胞表面觀成五角或六角形(圖四十二 E)，具有一個星狀的葉綠體，中央具有一個蛋白核。藻體髓層由許多透明絲狀體構成，絲狀體寬 15-45 μm 。細胞生長是由分枝頂端中央的一小團分生組織分裂生長。



圖四十二、*Dichotomaria* sp.藻體外觀和營養結構。(標本檢查：A-E：Third sister, Three Sisters, Riet River, north of Port Alfred, Cape Proviance, South Africa, coll. M. H. Hommersand, 20.vii.93 (DiSp82072001))。A、配子體植株外觀：分枝為多軸形式生長，光滑呈對生生長。B、分枝細部觀察：分枝光滑，具關節(箭頭)，植株生長由分枝頂端細胞分裂生長(箭號)。C、附著器：藻體基部附著器呈絨毛狀。D、配子體分枝橫切面：皮層由三至四個細胞層構成，髓層由一些透明絲狀體組成。E、藻體表面觀察：表皮細胞呈五角或六角形。

3.生殖結構：本研究藻體可能為雌雄異體。

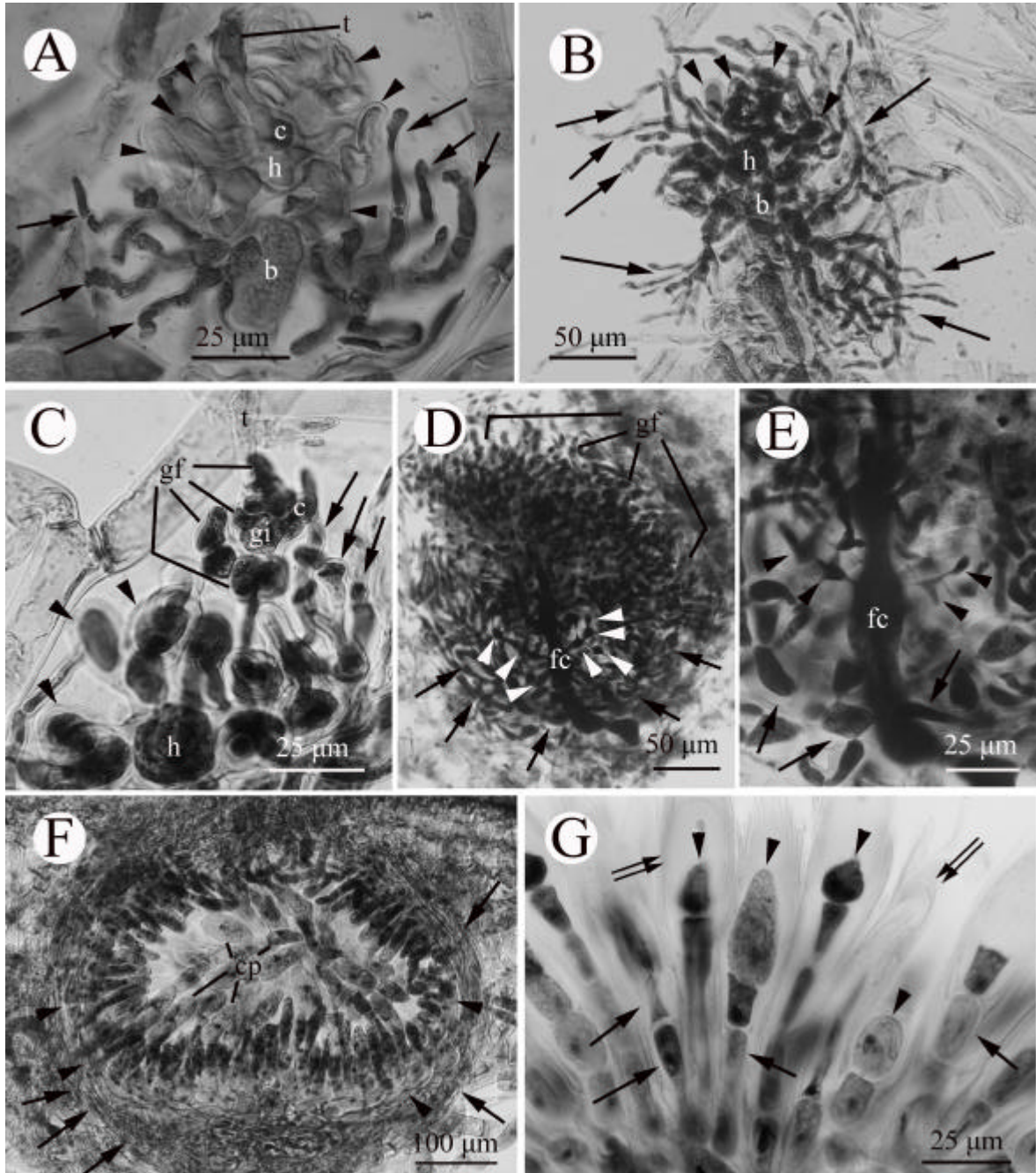
(1)雄性生殖構造

本研究未觀察到具雄性生殖結構的植株。

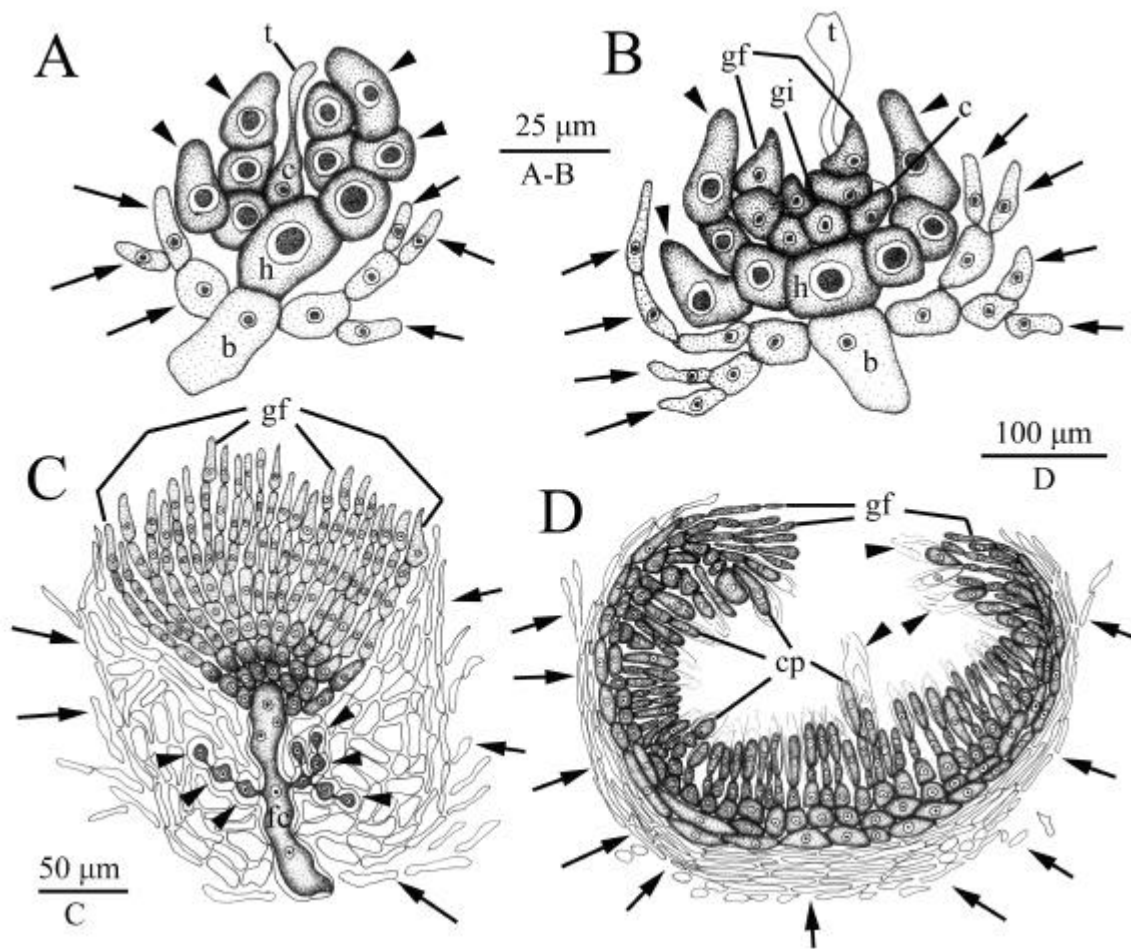
(2)雌性生殖構造

雌性生殖窩由果胞枝發育而來。果胞枝由藻體分枝末端對生的年輕皮層細胞之一特化而成。果胞枝由三個細胞組成，分別是果胞、下位細胞及基部細胞(圖四十三 A-B、圖四十四 A-B)，果胞為圓錐狀細胞並向末端產生一個長的受精絲。起初，下位細胞及基部細胞皆為圓桶狀，接著，下位細胞在細胞一面分裂產生一個不孕細胞，當此不孕細胞產生後，又於下位細胞另一側產生另一個不孕細胞(圖四十三 A-B、圖四十四 A-B)，接著，第三及四個不孕細胞跟著產生(圖四十三 A-B、圖四十四 A-B)。當這些不孕細胞產生後，各自分裂產生數個不孕細胞，形成三至四個不孕枝環繞著下位細胞。這四個不孕枝的細胞和細胞核會逐漸變大，染色後會顏色較深(圖四十三 A-B、圖四十四 A-B)。下位細胞的不孕枝形成後，基部細胞上半部會分裂發育形成許多不孕絲狀體(圖四十三 A-B、圖四十四 A-B)，這些絲狀體將發育形成一層假薄壁組織細胞層，而這些細胞團位於果胞子體的底部，向上延伸發育圍繞果胞子體，形成周生體(圖四十三 D-F、圖四十四 C-D)，但不會像輻毛藻屬和白果藻屬一般會向果胞子體內部發育產生側絲。

接著，果胞受精，以橫向分裂方式產生上下兩個細胞(圖四十三 C、圖四十四 B)，



圖四十三、*Dichotomaria* sp. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程。(標本檢查：A-G：Third sister, Three Sisters, Riet River, north of Port Alfred, Cape Proviance, South Africa, coll. M. H. Hommersand, 20.vii.93 (DiSp82072001))。A、果胞枝：果胞枝由果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)三個細胞所組成。果胞向末端延伸生長出受精絲(t)，下位細胞分裂產生三至四個不孕分枝(箭頭)，其細胞和細胞核會變大，而基部細胞上部則分裂產生數個不孕絲狀體(箭號)。B、成熟果胞枝：下位細胞含其不孕枝(箭頭)未有進一步發育，基部細胞產生的不孕絲狀體分裂產生更多絲狀體(箭號)。C、原始產孢細胞：果胞受精後，向下分裂產生原始產孢細胞(gi)，原始產孢細胞產生後，進一步分裂產生許多初級產孢絲(gf)，其下位細胞含其不孕枝(箭頭)為有進一步發育，基部細胞產生許多不孕絲狀體(箭號)。D、果胞體發育初期：可清楚觀察到一明顯的融合細胞(fc)，此融合細胞由基部初級產孢絲細胞、下位細胞和其不孕枝(箭頭)及基部細胞融合而成，基部細胞產生的不孕絲狀體發育圍繞整個果孢子體，形成周生體(箭號)。E、融合細胞細部觀察：可觀察到下位細胞產生的不孕枝(箭頭)有參與融合細胞的形成，基部細胞產生的不孕絲狀體(箭號)則不參與融合細胞的形成。F、成熟果胞體：產孢絲分散生長於果胞體內面(箭頭)，並向果胞體內產生許多次級產孢絲，成熟後，於末端產生果孢子囊(cp)，基部細胞產生的周生體(箭號)圍繞整個果孢子體。G、果孢子囊細部觀察：果孢子囊(箭頭)由次級產孢絲(箭號)末端產生，當成熟果孢子釋放後，會留下透明皺縮的果孢子囊壁(雙箭號)，而新的果孢子囊會由壁內的細胞產生。



圖四十四、*Dichotomaria* sp. 雌性生殖結構發育和果孢子體發育過程描繪圖。(標本檢查：A-D：Third sister, Three Sisters, Riet River, north of Port Alfred, Cape Proviance, South Africa, coll. M. H. Hommersand, 20.vii.93 (DiSp82072001))。A、年輕果胞枝：果胞枝由果胞(c)、下位細胞(h)和基部細胞(b)三個細胞所組成。果胞向末端延伸生長出受精絲(t)，下位細胞分裂產生三至四個不孕分枝(箭頭)，其細胞和細胞核會變大，而基部細胞上部則分裂產生數個不孕絲狀體(箭號)。B、原始產孢細胞：果胞受精後，向下分裂產生原始產孢細胞(gi)，原始產孢細胞產生後，進一步分裂產生許多初級產孢絲(gf)，其下位細胞含其不孕枝(箭頭)為有進一步發育，基部細胞產生許多不孕絲狀體(箭號)。C、果胞體發育初期：可清楚觀察到一明顯的融合細胞(fc)，此融合細胞由基部初級產孢絲細胞、下位細胞和其不孕枝(箭頭)及基部細胞融合而成，基部細胞產生的不孕絲狀體發育圍繞整個果孢子體，形成周生體(箭號)。D、成熟果胞體：產孢絲分散生長於果胞體內面，並向果胞體內產生許多次級產孢絲，成熟後，於末端產生果孢子囊(cp)，果孢子釋放後，會留下一透明皺縮的果孢子囊壁(箭頭)，並於壁內繼續產生新的果孢子囊，基部細胞產生的周生體(箭號)圍繞整個果孢子體。

上部細胞較小並保有與受精絲細胞質間的流通關係，底部細胞為原始產孢細胞，會進一步側邊發育形成初級產孢絲，這些初級產孢絲會再分裂產生更多初級產孢絲(圖四十三 C、圖四十四 B)。這些初級產孢絲形成假薄膜組織般的細胞團，並輻射狀向上發育形成半圓形果孢子體的果孢子體壁(圖四十三 D-F、圖四十四 C-D)，初級產孢絲向果孢子體內產生許多直立，約 3 – 5 個細胞長的次級產孢絲，分散生長於整個果胞體內壁，成熟後，次級產孢絲發育末端產生果孢子囊(8-20 µm 寬，20-50 µm 長)(圖四十三 F-G、圖四十四 D)，當果孢子釋放後，新的果孢子囊會由原先的舊果孢子囊壁內長出(圖四十三 F-G，圖四十四 D)。在果孢子體發育的過程中，基部產孢絲細胞、下位細胞和其不孕細胞及基部細胞間的連接紋孔消失，細胞質相互融合形成一明顯多核的融合細胞(圖四十三 D-E、圖四十四 C)。成熟發育的果孢子體直徑 550-700 µm 寬(圖四十三 F、圖四十四 D)。

(3)四分孢子囊

本研究並未觀察到四分孢子體植株。

4、註解：在對生藻屬中，藻體分枝外觀可分為兩種類型，第一種類型分枝為圓柱狀並具有關節，如 *D. breviararticulata* (Kjellman) com. nov. 和 *D. obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck，第二類型分枝為扁平狀，如 *D. disingiana* (Zanardini) com. nov.、*D. hystrix* (Kjellman) com. nov.、*D. latifolia* (Tanaka) com. nov. 和 *D. marginata* (Ellis et Solander) Lamarck com. nov.。很顯然，*Dichotomaria* sp. 的分枝類型屬於第一類型，但根據本研究 *rbcL* 序列分析結果，此藻種與 *D. obtusata* 和 *D. breviararticulata* 的序列截然不同，同時比較 Kjellman (1900) 中 Sect. *Dichotomaria* 中的藻種(目前此組藻種皆被視為是 *G. obtusata* (Ellis et Solander) Lamouroux 或相似藻種，而此組目前應該被轉移至對生藻屬)，此組藻種分枝寬度皆介於 2-3 mm 寬，顯然較 *Dichotomaria* sp. 分枝寬，由於其分枝寬度較細，與乳節藻屬的物種較為相似，容易誤判為乳節藻屬的藻種，不經由 *rbcL* 序列分析，很難將這此物種與乳節藻屬的物種加以區分，然而，經過筆者對其外觀的比較觀察，此藻種的分枝具有關節狀，這是乳節藻屬的藻種所不具有的，因此，有無關節狀分枝，可作為此藻種與乳節藻屬的藻種野外區分的一個依據。根據本研究目前所獲得的證據，基於 *rbcL* 序列和形態上的差異，本藻種可能為一新種，雖然果胞體發育符合對生藻屬的特徵，具有周生體的出現，但由於缺乏更多的標本，需要進一步被觀察確認，尤其是四分孢子體標本的檢查，確認是否具有對生藻屬所特有的柄細胞結構。

三、種類名稱轉移

根據本研究以上分子分析和形態證據，將乳節藻屬中某些藻種的四分孢子體及配子體加以歸併，同時也將一些目前位在對生藻屬的藻種屬名作轉移。根據發表優先順序觀念，物種的歸併及屬名的轉移整理如下：

(一)乳節藻屬：

***Galaxaura fruticulosa* Kjellman, 1900: tab. 4: figs 4-16, tab. 20 : fig. 19.**

基本名：

Galaxaura fruticulosa Kjellman, 1900: tab. 4: figs 4-16, tab. 20 : fig. 19 (type locality: Cape Nomo, Japan).

同種異名：

Galaxaura cuculligera Kjellman, 1900: tab. 6: figs 22-30, tab. 20: fig. 30 (type locality: Gotô, Japan).

***Galaxaura pacifica* Tanaka, 1935: 55-57, figs 5a, 5b, 6, pl. 17: fig .2.**

基本名：

Galaxaura pacifica Tanaka, 1935: 55-57, figs 5a, 5b, 6, pl. 17: fig .2 (type locality: Bonin Island, Formosa).

同種異名：

Galaxaura filamentosa Chou ex Taylor, 1945: 39-41, pl. I: figs 1-6; pl. VI: fig. 1 (type locality: Revilla Gigedo Islands, Clarion Island, Sulphur Bay, Mexico).

***Galaxaura rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 263.**

基本名：

Corallina rugosa Ellis et Solander, 1786: 115, pl. 33: fig. 3 (type locality: Jamaica, West Indies).

同種異名：

Corallina lapidescens Ellis et Solander, 1786: 112-113, pl. 21: fig. g, pl. 22: fig. 9 (type locality: West Indies)

Galaxaura lapidescens (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 264.

(二)白果藻屬：***Tricleocarpa fastigiata* (Decaisne) com. nov.****基本名：**

Galaxaura fastigiata Decaisne, 1842: 116 (lectotype locality: Manila, the Philippines).

(三)對生藻屬：***Dichoromaria disingiana* (Zanardini) com. nov.****基本名：**

Galaxaura disingiana Zanardini, 1846: 51. (type locality: Port Natal, South Africa)

同種異名：

Zanardinia marginata (Ellis et Solander) J. Agardh var. *disingiana* (Zanardini) J. Agardh, 1876: 534.

Brachycladia marginata (Ellis et Solander) Schimitz f. *disingiana* (Zanardini) De Toni, 1897: 110.

Dichotomaria breviarticulata* (Kjellman) com. nov.*基本名：**

Galaxaura breviarticulata Kjellman, 1900: tab. 18: figs 1-13, tab. 20: fig. 51 (type locality: Port Natal, South Africa).

Dichotomaria hystrix* (Kjellman) com. nov.*基本名：**

Galaxaura hystrix Kjellman, 1900: tab. 16: figs 1-10, tab. 20: fig.34 (type locality: Gotô, Japan).

Dichotomaria latifolia* (Tanaka) com. nov.*基本名：**

Galaxaura latifolia Tanaka, 1935: 54, figs 4a, 4b, pl. XVIII (type locality: Keelung, Formosa).

Dichotomaria marginata* (Ellis et Solander) Lamarck, 1816: 145.*基本名：**

Corallina marginata Ellis et Solander, 1786: 115, pl. 22: fig. 6 (type locality: presumably the West Indies).

同種異名：

Halysium canaliculatum Kützing, 1843: 324.

Galaxaura marginata (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 264.

Microthoe marginata (Ellis et Solander) Harvey, 1855: 553.

Zanardinia marginata (Ellis et Solander) J. Agardh, 1876: 534.

Brachycladia marginata (Ellis et Solander) Schimitz, 1889: 438.

Dichotomaria "obtusata"* (Ellis et Solander) Lamarck*基本名：**

Corallina obtusata Ellis et Solander, 1786: 113, pl. 22: fig. 2 (type locality: Bahamas, West Indies).

同種異名：

Galaxaura obtusata (Ellis et Solander) Lamouroux, 1816: 262-263.

Galaxaura robusta Kjellman, 1900: 85, pl. 18: figs. 8-20; pl. 20: fig. 47 (type locality: NosyBé, Madagascar).

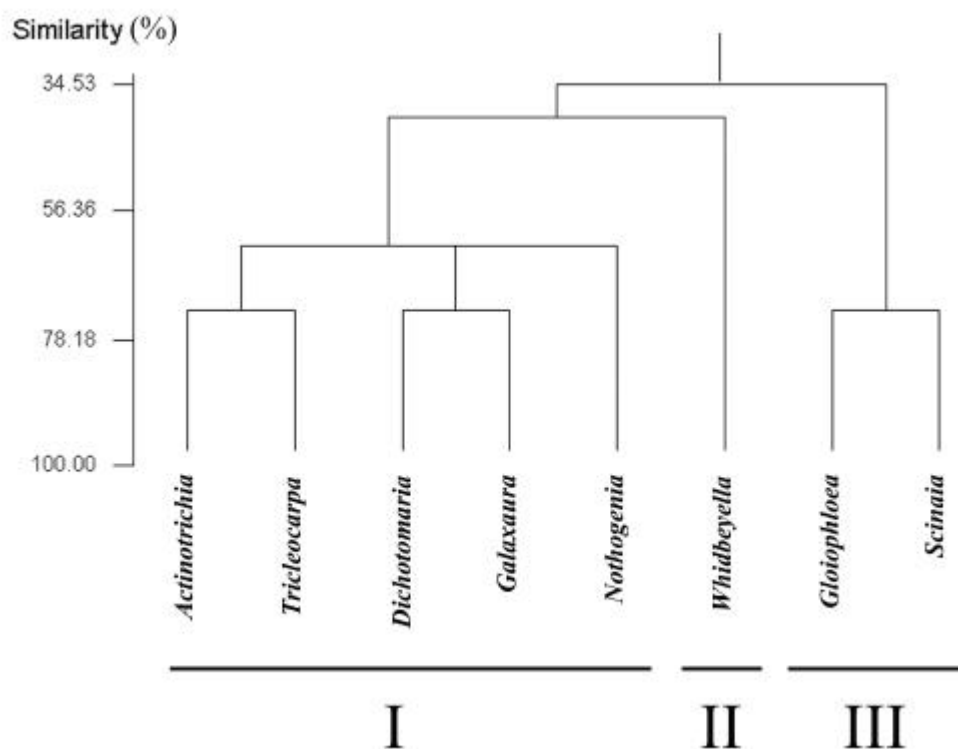
表十、乳節藻科各藻屬間外部形態、營養及生殖結構異同比較表。

形態特徵	<i>Actinotrichia</i> ^{1,22}	<i>Dichotomaria</i> ^{1,6,9,10,15,28}	<i>Galaxaura</i> ^{1,10,12}	<i>Gloiophloea</i> ^{7,9}	<i>Nothogenia</i> ^{2,11,14,15}	<i>Scinia</i> ^{3,4,5,7,8,16,21,23,24}	<i>Tricleocarpa</i> ^{1,10,13}	<i>Whidbeyella</i> ¹⁷
鈣化	+	+	+	-	-	-	+	-
雄性生殖藻	+	+	+	-	-	-	+	?
果胞枝細胞數	三個	三個	三個	三個	三個	三至四個	三至四個	三個
果胞枝發育位置	生長在對生皮層細胞中間或取代其中之一	取代對生皮層細胞其中之	取代對生皮層細胞其中之	生長在對生皮層細胞中間	取代對生皮層細胞其中之一	生長在對生皮層細胞中間	取代對生皮層細胞其中之一	生長在對生皮層細胞中間
下位細胞產生的不孕枝數	兩個	三至四個	三至四個	三至四個	三至四個	兩個	三至四個	三細胞
周生體	+	+	-	-	-	+	+	+
側絲	+	-	-	-	-	-	+	-
產孢絲產生來源	果胞	果胞	果胞	果胞	果胞	果胞	果胞	下位細胞
產孢絲的位置和生長情形	位於果胞體中央或分散生長於內面，有些種類會與側絲共生	分散生長於果胞體內面	分散生長於果胞體內面	位於果胞體中央	分散生長於果胞體內面	位於果胞體中央	位於果胞體中央或分散生長於內面，有些種類會與側絲共生	分散生長於果胞體內面
果孢子囊	單獨，頂端生長	單獨，頂端生長	單獨，頂端生長	練狀生長	單獨，頂端生長	練狀生長	單獨，頂端生長	練狀生長
四分孢子體形式	巨觀平滑	巨觀平滑	巨觀多毛	微觀絲狀分枝	微觀匍匐狀	微觀絲狀分枝	微觀絲狀分枝	?
世代交替	同型	同型	變型	異型	異型	異型	異型	?

1, 本研究; 2, Anderson and Stegenga (1985); 3, Boillot (1971); 4, Chiang (1970); 5, Chihara and Yoshizaki (1969); 6, Hommersand and Fredericq (1990); 7, Huisman (1985); 8, Huisman (1986); 9, Huisman (1987); 10, Huisman and Borowitzka (1990); 11, Huisman and Womersley (1992); 12, Inoh (1947); 13, Magruder (1984); 14, Martin (1936); 15, Martin (1939); 16, Ramus (1969); 17, Scagel (1962); 18, Svedelius (1939); 19, Svedelius (1942a); 20, Svedelius (1942b); 21, Umezaki (1971); 22, Wang and Chiang (2001b); 23, Wang et al. (2005); 24, Zablackis (1987). --, 缺少; +, 出現; ?, 未知。

四、乳節藻科各屬形態相似性比較

綜合本研究筆者對鈣化藻屬的形態觀察及其他屬相關文獻(見表十)對未鈣化藻屬的形態觀察，形態特徵異同條列於表十。進行形態數值群聚分析比較，顯示乳節藻科鈣化藻屬可明顯分為三大群(圖四十五)，第一群包含 *Actinotrichia*、*Tricleocarpa*、*Dichotomaria*、*Galaxaura* 和 *Nothogenia* 等五屬，第二群包含 *Whidbeyella* 一屬，第三群包含 *Gloiophloea* 和 *Scinaia* 兩屬。在第一大群中，又可細分為三小群，第一小群包含 *Actinotrichia* 和 *Tricleocarpa* 兩屬，第二小群包含兩屬 *Dichotomaria* 和 *Galaxaura* 兩屬，第三小群包含一屬 *Nothogenia* 一屬。



圖四十五、乳節藻科各屬間形態特徵相似性群聚分析比較(I：第一大群；II：第二大群；III：第三大群)。

陸、討論

在本研究的 *rbcL* 序列分析中，有許多物種的 *rbcL* 序列無法完整獲得(表四)，其中，又以 Silica Gel 所保存的材料較無法獲得完整的 *rbcL* 序列。Chase and Hills (1991)認為保存一個物種的 DNA 可以有三種方式，分別為液態氮保存法，高濃度(90-100%)酒精保存法和乾燥劑保存法。在這三種方法，以液態氮保存法較為完善，但此法於野外採集樣本時，較為困難且不方便，因此於野外採集時，最好是利用酒精保存法和乾燥劑保存法為佳。雖然 Chase and Hills 的實驗結果，認為乾燥劑保存法若以粉末般的 Silica Gel 做為乾燥劑，對於日後 DNA 的保存，不亞於酒精保存法，且此法保存的樣本也方便運輸，廣泛建議使用此法。根據本研究的結果，顯示由 Silica Gel 所保存的樣本，較酒精保存的樣本，對 DNA 的保存效果較差，因此，在進行相關研究時，所採取的樣本最好能夠保存於高濃度酒精中。

在分子分析中，基因歧異度到達多大才可視為不同種，一直是困擾許多分類學家的問題。根據 18S rRNA 分析結果，Bird *et al.* (1992)認為種階層基因歧異度的界定，端賴所分析物種的演化速率及其外部形態的變異，也就是不同的生物有不同的界定範圍。根據 *rbcL* 序列分析結果，海洋大型紅藻 *Gelidium* 的種內歧異度介於 0.2-1.8% (Freshwater and Ruess, 1994)，淡水大型紅藻 *Batrachospermum gelatinosum*、*Psilosiphon scoparium*、*B. pseudogelatinosum* 和 *B. helminthosum* 的種內歧異度分別為 1.9%、4.4-7.7%、3.9% 和 0.1-4.2% (Vis and Sheath, 1997; Entwisle *et al.*, 2000; Vis and Entwisle, 2000; Hanyuda *et al.*, 2004)。這些研究學者皆認為這些研究材料的歧異度雖然大，但由於形態及生殖結構上無法加以區分，因此認為這些藻類正處於演化的過程中，尚未達到形態上的變異，這些物種不該被區分為不同物種。根據上述理由，界定本研究中乳節藻科鈣化藻屬的種內歧異度為 0-2.3%，所採用的標準同樣是以形態差異作為一個準則。以本研究兩種種內差異較大的物種 *Galaxaura rugosa* (Ellis *et Solander*) Lamouroux 和 *Dichotomaria marginata* (Ellis *et Solander*) Lamarck 為例，其種內歧異度分別為 0-1.9% 和 0-2.3% (表七)，比較世界各地所採集的此兩種類的標本材料，筆者無法由外觀形態及內部切片將這些材料加以區分，依據上述理由，這兩個物種正處於演化的過程中，形態尚未有差異發生。所以，將歧異度界限值 2.3% 帶入乳節藻科鈣化藻屬的各物種上，亦能夠解釋輻毛藻屬中 *A. fragilis* (1.6%) 和 *A. robusta* (1.9%) 不同族群的序列歧異度高的原因，雖然族群內有高度歧異度的發生，但筆者觀察不同族群的外部形態、內部營養結構和生殖結構，無法將不同族群的藻體加以區分，由以上證據，相信歧異度 2.3% 為乳節藻科鈣化藻屬種間界定的一個大約臨界值。

根據本研究分子分析結果顯示，在乳節藻科鈣化藻屬中，有四個明顯的單系群，分別為乳節藻屬、輻毛藻屬、白果藻屬和對生藻屬(圖六)。自從 Lamouroux (1812) 建立乳節藻屬(*Galaxaura*) 以來，Decaisne (1842) 基於藻體分枝具有明顯環狀同化絲的特徵，以 *Galaxaura rigida* Lamouroux (1816) 為對象，建立出一新屬輻毛藻屬(*Actinotrichia*)；之後，Huisman and Borowitzka (1990)，基於異型世代交替及雌性生殖結構具有周生體和側絲，以 *G. cylindrica* (Ellis *et Solander*) Lamouroux (1821) 和 *Galaxaura oblongata* (Ellis *et Solander*) Lamouroux (1816) 為對象，建立出另一新屬白果藻屬(*Tricleocarpa*)。根據生活史的不同、營養及生殖結構的差異所分離出的兩屬，獲得本研究分子分析結果的支持(表十一，圖六)。比較這三個乳節藻科鈣化藻屬的形態特徵(表十一)，在輻毛藻屬中，其特徵為具有環狀的同化絲(assimilatory filaments)、下位細胞只有兩個不孕枝(少數三個)、具有由基部細胞衍生來的周生體和側絲、同型世代交替(Svedelius, 1952; Wang and Chiang, 2001b)。另一方面，在白果藻屬中，其特徵為具有異型世代交替(Magruder, 1984)

表十一、乳節蕨科鈣化蕨屬營養及生殖結構異同比較表。

形態特徵	編毛蕨屬 ^{a, b}	對生蕨屬 ^{a, b, c, e, f}	羽節蕨屬 ^{a, c}	白果蕨屬 ^{a, c, d}
果胞枝位置	取代其中一營養枝或出	取代其中一營養枝	取代其中一營養枝	取代其中一營養枝
下位細胞所生成不孕枝數	兩個不孕枝(一個為一細胞，另一個為二細胞)	四個不孕枝，偶只出現三個	三個不孕枝，偶出現四個	三到四個不孕枝
果胞子體位置	位在果胞體中央或散佈於果胞體內壁	散佈於果胞體內壁	散佈於果胞體內壁	位在果胞體中央或散佈於果胞體內壁
融合細胞	由基部初級產孢細胞、下位細胞和基部細胞融合而來，多核形式	由基部初級產孢細胞、下位細胞和基部細胞融合而來，多核形式	由基部初級產孢細胞、下位細胞和基部細胞融合而來；明顯，多核形式	由基部初級產孢細胞、下位細胞和基部細胞融合而來；明顯，多核形式
周生體	+	+	-	+
側絲	+	-	-	+
柄細胞	-	+	-	-
四分孢子囊	十字分裂，由同化絲末端或側邊產生	十字分裂，由皮質最外層細胞或柄細胞產生	十字分裂，由同化絲末端或側邊產生	十字分裂，由微小絲狀體末端或側邊產生
配子體皮質細胞相互融合	-	+	+	-
生活史	同型	同型但皮層雙型	雙型	異型

a, 本研究；b, Hommersand and Fredericq (1990)；c, Huisman & Borowitzka (1990)；d, Margruder (1984)；e, Svedelius (1942a)；f, Svedelius (1942b)；g, Wang and Chiang (2001b)。+，出現；-，缺少。

和基部細胞衍生來的側絲和周生體(Huisman and Borowitzka, 1990)。相較於前述兩屬，在乳節藻屬中，其特徵為缺乏側絲和周生體(Huisman and Borowitzka, 1990) 和具有雙型世代交替(Howe, 1917, 1918)，這些特徵都是前述兩屬所不具有(表十一)。根據以上特徵的差異所建立出來的兩屬：輻毛藻屬和白果藻屬，獲得本研究的分子分析的支持(圖六)。

在 1900 年，Kjellman 根據外部形態及皮層結構，將乳節藻屬區分成 9 個組(Section)(表一)，分別為 Sect. Dichotomaria、Sect. Dichotomaria、Sect. Eugalaxaura、Sect. Heterotrichum、Sect. Laevifrons、Sect. Microthoe、Sect. Papulifer、Sect. Rhodura 和 Sect. Vepreculae。然而，Howe (1917)發現 *Galaxaura obtusata* (Ellis et Solander) Lamouroux 在四分孢子體時期及配子體時期有不同的皮層結構。在 Kjellman (1900)分類系統中，則將 *G. obtusata* 的四分孢子體歸類為 Sect. Dichotomaria 中的 Subsect. Carmertae 中，而配子體歸類為 Subsect. Spissae 中，並給予不同的物種名稱。Howe (1918)進一步發現 *Galaxaura marginata* (Ellis et Solander) Lamouroux 的四分孢子體及配子體在 Kjellman 的分類系統也分屬於不同的組，分別為 Sect. Brachycladia 和 Sect. Veprecula，同時也建議將 Sect. Rhodura 中的 *G. flagelliformis* Kjellman 和 Sect. Microthoe 中的 *G. squalida* Kjellman 歸併為同一種。這種不同世代中皮層結構的不同，他稱之為雙型世代(dimorphism)。根據這種雙型的概念，有許多乳節藻屬的種類在後來的研究中，被歸併為一些較為常見的物種，列如 *Galaxaura disingiana* Zanardini、*G. fasciculata* Kjellman、*G. marginata* (Ellis et Solander) Lamouroux、*G. obtusata* (Ellis et Solander) Lamouroux 和 *G. rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux 等(Papenfuss and Chiang, 1969; Papenfuss et al., 1982; Huisman and Borowitzka, 1990)。雖然乳節藻屬物種被做了許多的歸併，然而仍有許多四分孢子體及配子體的配對仍不確定(Papenfuss and Chiang, 1969; Papenfuss et al., 1982; Huisman and Borowitzka, 1990)。此外，許多這些藻類的歸併，都只是根據營養結構的相似性，缺乏較強而有利的證據。由本研究結果顯示，雙型世代交替的概念的確被本研究分子分析所支持(圖六)，但一些物種先前的歸併無法獲得支持，如 *G. cuculligera* Kjellman、*G. fruticulosa* Kjellman 和 *G. pacifica* Tanaka 此三個種類先前皆被視為 *G. rugosa* 的同種異名，在本研究分子分析中不支持這些物種的歸併。在四分孢子體及配子體的配對中，本研究中至少成功的配對三個種類，分別為 *G. rugosa*(配子體)和 *G. "lapidescens"* (Ellis et Solander) Lamouroux(四分孢子體)、*G. pacifica*(配子體)和 *G. "filamentosa"* Chou ex Taylor(四分孢子體)以及 *G. "cuculligera"*(配子體)和 *G. fruticulosa*(四分孢子體)被確認。在缺乏更進一步的證據前，許多乳節藻屬的四分孢子體及配子體的配對仍言之過早，需要更多的證據加以證實。

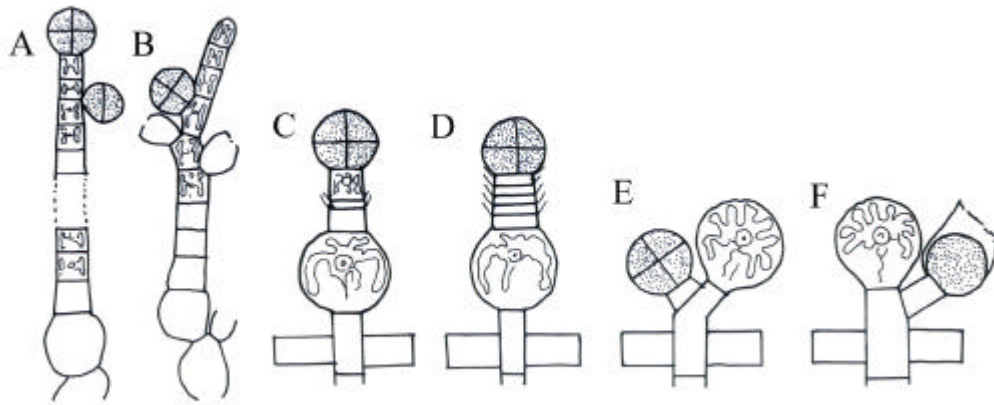
在輻毛藻屬中，Wang and Chiang (2001b)將 *A. fragilis* 與白果藻屬的藻種 *T. fragilis* 作比較，兩藻種皆具有位於中央的果孢子體、具有側絲及周生體等生殖構造特徵的相似性，認為輻毛藻屬與白果藻屬的親緣關係較為接近。此項說法在本研究的 *rbcL* 序列分析下無法獲得支持(圖六)。在本研究的分子分析顯示，輻毛藻屬與乳節藻屬之親緣關係較為接近。由生活史方面來看，輻毛藻屬與乳節藻屬同樣具有大型植株的同型或雙型世代交替、同化絲的出現及四分孢子囊由同化絲產生；在白果藻屬中，則為異型世代交替及缺乏同化絲結構(表十一)。由以上的比較顯示，生活史的不同、同化絲的有無及四分孢子囊產生方式較生殖結構的差異對屬間的區分佔有更大的意義(表十一)。

經由分子分析確認了輻毛藻屬和白果藻屬的分類地位後，也發現本研究以前只根據形態觀察所建立的乳節藻科鈣化藻屬分類系統，乳節藻屬為一多系群；在本研究中，其物種可分為兩大單系群，分別為乳節藻屬和對生藻屬(對生屬藻種先前被視為屬於乳節藻屬)(圖六)。在 1889 年，由於原始文獻缺乏對乳節藻屬指定何物種為模式物種(Ellis and

Solander, 1786), Schimitz 將 *G. rugosa* 認定為乳節藻屬的模式物種。在本研究 *rbcL* 序列分析下, 由模式物種採集地西印度群島所採集的乳節藻屬的模式物種 *G. rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux 位於本研究四類單系群的乳節藻屬(圖六)。

為了釐清對生藻屬與乳節藻屬間的差異, 本研究比較乳節藻屬的模式物種 *Galaxaura rugosa* 和對生藻屬的模式物種 *D. "obtusata"* 兩藻種的形態特徵, *D. "obtusata"* 和 *G. rugosa* 具有的相同特徵如下: 皆具三個細胞的果胞枝、皆有融合細胞、在孢子體與配子體的皮層結構不相同(雙型世代交替)以及皮層最內層細胞會互相融合(表十一)。很顯然, 這些特徵的相似性, 尤其是雙型世代交替, 使先前的學者皆將這兩大類物種認定是同一屬。依據 Howe (1917, 1918) 對於這兩屬物種的觀察, 認為不同世代中皮層結構的不相同, 稱之為雙型世代交替; 這樣的觀念使得許多學者混淆, 而將這兩屬的物種視為同樣一屬的藻種。雖然這兩屬的藻種不同世代皮層結構不同, 但根據本研究對對生藻屬和乳節藻屬的藻體外觀的觀察, 筆者對雙型世代交替, 做一個更為清楚的解釋。在對生藻屬中, 雖然不同世代皮層結構不同, 若無進行分枝切片觀察, 於野外無法將配子體與四分孢子體加以區分。在乳節藻屬中, 不僅不同世代皮層結構的不同, 在外觀形態上可輕易的在野外將之區分開來, 配子體分枝光滑狀, 孢子體分枝絨毛狀。根據對世代交替(alternation of generation)的定義(Graham and Wilcox, 2000), 世代交替為藻體可區分為兩種自由生活(free-living)的植株, 即單套的配子體和雙套的孢子體, 在這樣的世代交替模式下, 藻類的世代交替又可分為兩種類型, 分別為同型世代交替(isomorphism)和異型世代交替(heteromorphism)。同型世代交替指藻體的配子體和孢子體外觀相似, 兩種植株皆為巨觀或微觀藻體, 無法區分; 異型世代交替指藻體的配子體和孢子體的外觀上差異相當大, 一個為巨觀藻體, 一個為微觀藻體。顯然的, 根據上述世代交替的定義, 對生藻屬符合同型世代交替; 乳節藻屬雖然具有相同大小的配子體和孢子體, 但此兩種植株不僅在皮層結構上不同, 外觀上也有極大的不同, 因此可說是符合 Howe 所認定的雙型世代交替。由此定義, 對生藻屬屬於同型世代交替, 而乳節藻屬屬於雙型世代交替。因此, *D. "obtusata"* 可與 *G. rugosa* 區分的特徵為四分孢子體皮層具有柄細胞、四分孢子囊由四分孢子體最外層皮層細胞產生、由基部細胞產生的不孕絲狀體會形成周生體圍繞果孢子體及同型世代交替(表十一)。

根據本研究對 *D. "obtusata"* 的形態觀察, 其營養結構及生殖結構基本上多與 Huisman and Borowitzka 對 *G. obtusata* (Ellis et Solander) Lamouroux (現在轉為 *D. obtusata*; Huisman and Borowitzka, 1990) 的觀察結果相一致, 除了雌性生殖結構的發育過程, 列如周生體的出現。將對生藻屬與其他三個乳節藻科鈣化藻屬的形態相比較(表十), 雄性生殖結構的發育十分的相似, 在 *D. "obtusata"* 的果胞枝也是符合乳節藻科的三個細胞的模式(果胞、下位細胞和基部細胞), 世代交替與輻毛藻屬相同, 皆屬於同型世代交替。比較其果胞受精後分裂模式, 皆遵守下列模式, 果胞向下分裂產生原始產孢細胞。將 *D. "obtusata"* 與 *D. hystrix* (Kjellman) com. nov.、*D. latifolia* (Tanaka) com. nov.、*D. disingiana* (Zanardini) com. nov. 和 *Dichotomaria* sp. 相比較, *D. "obtusata"* 的特徵與 *D. hystrix* (本研究)、*D. latifolia* (本研究)、*D. disingiana* (Svedelius, 1942 a, b; Hommersand and Frederiq, 1990) 和 *Dichotomaria* sp. (本研究) 的特徵相符, 在四分孢子體皮層中具有柄細胞的出現(*Dichotomaria* sp. 除外)及在果胞體中具有周生體的出現。此外, 對 *D. latifolia* 的雌性生殖結構進行部分觀察, 發現有一不同處, 為此藻種具有一個由下位細變大形成的膨大透明細胞, 此現象也在 *T. fragilis* 中觀察到。雖然 Huisman and Borowitzka (1990) 並無在其文章中說明到此一透明膨大細胞, 但我們發現在他們的 *G. marginata* (現在轉為 *D. marginata* (Ellis et Solander) com. nov.) 果孢子體發育晚期的切片也同樣具有一個明顯膨大透明細胞(Huisman and Borowitzka, 1990, Fig. 26)。雖然融合細胞在此這些種類大小



圖四十六、Svedelius 歸類的乳節藻科鈣化藻屬四分孢子囊發育類型重繪圖。A, B Rhodura 類型, C, D Acrosporangiate 類型。E, F, Pleurosporangiate 類型。

不同，但他們同樣具有多細胞核形式的融合細胞、周生體的出現及四分孢子體皮層具有柄細胞(除 *Dichotomaria* sp.，其四分孢子體植株需要進一步進行觀察)。

經過本研究對乳節藻科鈣化藻屬中各屬物種的形態觀察和比較，發現各屬中不同物種的融合細胞有大有小，而在某些物種則有透明膨大的下位細胞出現；因此，融合細胞的大小和透明膨大下位細胞的有無似乎可當作乳節藻科鈣化藻屬內種間的分類依據。

Svedelius(1942a, figs 80A-F, 重繪如圖四十六)將乳節藻屬(現在知道含有四個屬)的四分孢子囊的行成方式區分為三大類，分別為 *Rhodura*、*Acrosporangiate* 和 *Pleurosporangiate* 類型。在本研究所分析的四個單系群中，乳節藻屬及輻毛藻屬屬於 *Rhodura* 類型，四分孢子囊由同化絲產生出來。對生藻屬則屬於 *Acrosporangiate* 和 *Pleurosporangiate* 類型，四分孢子囊由最外層皮層細胞或柄細胞產生出來。白果藻屬，由於其為異型世代交替，並不屬於三種類型的任何一種。顯然的，四分孢子囊產生方式的不同在乳節藻科鈣化藻屬中也是個良好屬間區分的依據。

除了以上乳節藻科鈣化藻屬間形態的比較外，本研究也將乳節藻科未鈣化的藻屬與鈣化的藻屬的形態特徵作一整理並相比較(表十)，並進行形態特徵相似性群聚分析(圖四十五)

根據相似性比較結果(圖四十五)，可大致分為三大群，第一群包含 *Actinotrichia*、*Tricleocarpa*、*Dichotomaria*、*Galaxaura* 和 *Nothogenia* 五屬，第二群包含 *Widbeyella* 一屬，第三群包含 *Gloiophloea* 和 *Scinaia* 兩屬。在形態比較上，第一類群主要共有特徵為果孢子囊皆為單獨且頂端生長，第二類群和第三類群的果孢子囊則為鍊狀生長；第一類群和第二類群的果胞枝由對生皮層細胞之一特化而成(極少數由著生於對生皮層中央)，而產孢絲位置皆分散生長於果胞體內面(少數種類位於果胞體中央)，第三類群的果胞枝則只侷限生長於對生皮層細胞中央，而產孢絲只侷限位於果胞體中央；至於其他的形態特徵，較無一致性分佈，因此，在目前分析特徵上，果孢子囊產生形式、果胞枝產生位置和產孢絲位置三項特徵為乳節藻科各屬間類群分類意義上較為重要的特徵。另外，在第一類群中，又可區分為三小群，第一小群為 *Actinotrichia* 和 *Tricleocarpa* 兩屬，第二小群為 *Dichotomaria* 和 *Galaxaura* 兩屬，第三小群為 *Nothogenia* 一屬。在形態比較上，第一小群與第二小群皆具鈣化，第三小群則不具鈣化；第一小群具有側絲，第二小群和第三小群則不具有側絲；其他特徵則觀察不到一致性分佈。顯然，鈣化與側絲的與否在第一類群中為較有意義的分類特徵。總而言之，在乳節藻科八屬間的形態相似性

比較結果顯示，在其他乳節藻科未鈣化藻屬中，*Nothogenia* 與本研究鈣化藻屬的形態較接近，而 *Gloiophloea* 和 *Scinaia* 與本研究鈣化藻屬的形態較遠。雖然如此，乳節藻科鈣化藻屬四屬的形態相似性關係與本研究 *rbcL* 序列分析所得結果不相符合，此不相符合結果可能由於所分析形態特徵數目不夠所致，因此，進一步的分子分析與其他藻屬更多詳盡的形態特徵觀察，將有助於未來乳節藻科各藻屬間系統親緣關係的釐清。

追蹤乳節藻科鈣化藻屬的研究歷史，Lamarck 在 1816 年提議一個新屬對生藻屬 (*Dichotomaria*)，將一些乳節藻屬的藻種轉移至此新屬，如 *D. fragilis*、*D. obtusata*、*D. marginata*、*D. rugosa* 等。在這些種類中，*D. fragilis* 現被轉移入白果藻屬(本研究；Huisman and Townsend, 1993)，而 *D. rugosa* 應該保留在原先的乳節藻屬中(本研究；Huisman and Borowitzka, 1990)，*D. marginata* 需要與乳節藻屬分開並採用 Lamarck 所用的對生藻屬(本研究)。由上述的證據，我們支持 Lamouroux (1812) 建立的乳節藻屬包含四個屬：輻毛藻屬(模式種 = *A. fragilis*)、乳節藻屬(模式種 = *G. rugosa*)、白果藻屬(模式種 = *T. cylindrica*)和對生藻屬(模式種 = *D. obtusata*)。同時，而對生藻屬的復名受到本研究分子分析統計檢定上高度的支持(圖六)。

在外觀形態及營養結構上，相較於其他三個乳節藻科鈣化藻屬(輻毛藻屬、乳節藻屬和白果藻屬)，對生藻屬主要的特徵是在四分孢子體具有柄細胞的出現，因此，根據這樣特徵，Kjellman (1900)所建立的 Sect. *Brachycladia*、Sect. *Veprecula* 和 Sect. *Dichotomaria* 的藻種應該都被轉移至對生藻屬(*Dichotomaria*)一屬中，雖然如此，由於本研究的材料多著重在台灣的材料，而 Kjellman 的材料廣泛分佈於世界各地，因此，如無更進一步廣泛採集相關標本，本研究暫不把 Kjellman 所建立的 Sect. *Brachycladia* Sect. *Veprecula* 和 Sect. *Dichotomaria* 的藻種全部作轉移，而只針對所採獲種類進行轉移(詳細物種轉移見本研究結果章節部分)。

柒、結論

根據 *rbcL* 序列和形態觀察，重建台灣及世界各地乳節藻科鈣化藻屬之系統類緣關係。研究結論如下：

- 1、乳節藻科鈣化藻屬中各屬間的 *rbcL* 序列歧異度界線為 8.5%，並可分為四個單系群，分別為乳節藻屬(*Galaxaura*)、輻毛藻屬(*Actinotrichia*)、白果藻屬(*Tricleocarpa*)和對生藻屬(*Dichotomaria*)。在此四個單系群中，乳節藻屬與輻毛藻屬的親緣關係較為接近。
- 2、各屬內種間的 *rbcL* 序列歧異度界線為 2.3%，在 19 個分析物種中，有三個為未描述種，分別為輻毛藻屬的 *Actinotrichia* sp.、白果藻屬的 *Tricleocarpa* sp.和對生藻屬的 *Dichotomaria* sp.。
- 3、在乳節藻屬中，由分生證據支持，有三個種類的配子體和四分孢子體被成功配對，分別為 *G. rugosa* (配子體)和 *G. "lapidescens"* (四分孢子體)、*G. pacifica* (配子體)和 *G. "filamentosa"* (四分孢子體)及 *G. "cuculligera"* (配子體)和 *G. fruticulosa* (四分孢子體)。
- 4、在輻毛藻屬中，至少有三個不同的種類被發現，其中，*A. robusta* Itono 為台灣海域首次紀錄物種，而南台灣的 *Actinotrichia* sp.則為一未描述種。
- 5、在白果藻屬中，除了 *T. cylindrica* (Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka 和 *T. fragilis* (Ellis et Solander) Huisman et Townsend 此兩物種外，重新復名一種類 *T. fastigiata* (Decasine) com. nov.，南台灣的 *Tricleocarpa* sp.則為一未描述種。
- 6、在對生藻屬中，本屬的復名受到本研究分子分析和形態觀察各證據的支持，並將以下物種進行屬名轉移或重新復名：*D. breviarticulata* (Kjellman) com. nov.、*D. disingiana* (Zanardini) com. nov.、*D. hystrix* (Kjellman) com. nov.、*D. latifolia* (Tnaka) com. nov.、*D. marginata* (Ellis et Solander) Lamarck 和 *D. obtusata* (Ellis et Solander) Lamarck。另外，南非的 *Dichotomaria* sp.則為一未描述種。
- 7、藉由乳節藻科各鈣化藻屬特徵，可輕易將各屬區分開來：乳節藻屬為雙型世代交替和果胞體不具周生體和側絲，輻毛藻屬為同型世代交替和果胞體具有周生體和側絲，白果藻屬為異型世代交替和果胞體具有周生體和側絲，對生藻屬為同型世代交替但皮層結構雙型和果胞體具有周生體但不具側絲。藉由以上特徵，可輕易的將此四屬區分。
- 8、乳節藻科各藻屬形態群聚分析結果，可分為三大群，第一群為 *Actinotrichia*、*Tricleocarpa*、*Dichotomaria*、*Galaxaura* 和 *Nothogenia* 等五屬，第二群為 *Widbeyella* 一屬，第三群為 *Gloiophloea* 和 *Scinaia* 兩屬。比較結果顯示，在其他乳節藻科未鈣化藻屬中，*Nothogenia* 與本研究鈣化藻屬的形態較接近，而 *Gloiophloea* 和 *Scinaia* 與本研究鈣化藻屬的形態較遠。

捌、參考文獻

- Afonso-Carrillo, J., L. Pérez, M. Sansón and J. Reyes, 1996. Observaciones en *Galaxaura rugosa* y *G. obtusata* con el microscopio electrónica de barrido (Rhodophyta, Galaxauraceae). *Vieraea* **25**: 125-132.
- Afonso-Carrillo, J., L. Pérez, M. Sansón and J. Reyes, 1997. Observaciones en *Tricleocarpa cylindrica* con el microscopio electrónica de barrido (Rhodophyta, Galaxauraceae). *Vieraea* **26**: 87-91.
- Agardh, C.A., 1822. *Species algarum...* Vol. 1. Lund. pp. [1-8], 169-531.
- Agardh, J.G., 1876. *Species genera et ordines algarum...* Vol. 3. Epicrisis systematis floridearum. Leipzig. vii + 724 pp.
- Anderson, R.J. and H. Stegenga, 1985. A crustose tetrasporophyte in the life history of *Nothogenia erinacea* (Turner) Parkison (Galaxauraceae, Rhodophyta). *Phycologia* **24**: 111-118.
- Areschoug, J.E., 1854. Phyceae novae et minus cognitae in maribus extraeuropaeis collectae quas descriptionibus observationibusque illustravit. *Nova Acta R. Soc. Sc. Upsal., Ser. 3*, **1**: 329-372.
- Ariga, K., 1920. Taiwan oyobi Amosans kaiso hikaku. [A comparison of the marine algae of Taiwan and Amoy.] *Trans. Nat. Hist. Soc. Taiwan* **10**: 54-63.
- Bird, C.J., E.L. Rice, C.A. Murphy and M.A. Ragan, 1992. Phylogenetic relationships in the Gracilariales (Rhodophyta) as determined by 18S rDNA sequence. *Phycologia* **31**: 510-522.
- Bodas, K.D. and B.B. Chaugule, 1991. The genus *Actinotrichia* from Lakshadweep Sea. *Seaweed Res. Utilis.* **14**: 115-117.
- Boillot, A., 1971. Sur le cycle de *Scinaia turgida* Chemin. *Bull. Soc. Phycol. France* **16**: 68-69.
- Børgesen, F., 1927. Marine algae from Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaries. III. Rhodophyceae, part I, Bangiales and Nemalionales. *K. Danske Vid. Selsk., Biol. Medd.* **6**. 97 pp.
- Børgesen, F., 1931. Some Indian Rhodophyceae, especially from the shores of the Presidency of Bombay. *Kew Bull.* 24 pp.
- Børgesen, F., 1932. A revision of Forsskål's algae mentioned in Flora aegyptiaco-arabica and found in his herbarium in the Botanical Museum of the University of Copenhagen. *Dansk Bot. Arkiv* **8**. 15 pp.
- Børgesen, F., 1942. Some marine algae from Mayritius. III. Rhodophyceae. Part 1. Porphyridiales, Bangiales, Nemalionales. *K. Danske Vid. Selsk., Biol. Medd.* **17**. 63 pp.
- Børgesen, F., 1949. Some marine algae from Mauritius. Additions to the parts previously published. *K. Danske Vid. Selsk., Biol. Medd.* **21**. 48 pp.
- Børgesen, F., 1951. Some marine algae from Mauritius. Additions to the parts previously published, III. *K. Danske Vid. Selsk., Biol. Medd.* **18**. 44 pp.
- Børgesen, F., 1957. Some marine algae form Mauritius, final part. *K. Danske Vid. Selsk., Biol. Medd.* **23**. 35 pp.
- Bremer, K., 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* **42**: 795-803.
- Butter, F.K., 1911. Notes on the species of *Liagora* and *Galaxaura* of the central Pacific. *Minn. Bot. Studies* **4**: 161-184.
- Chase, M.W. and H.H. Hills, 1991. Silica gel: An idea material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* **40**: 215-220.
- Chiang Y.M. and W.L. Wang, 1987. Distribution of seaweeds of the Hengchun Peninsula, Taiwan. *NSC Symp. Ser. No.* **10**: 71-87.

- Chiang, Y.M., 1962a.** Marine algae of northern Taiwan (Cyanophyta, Chlorophyta, Phaeophyta). *Taiwania* **8**: 143-165.
- Chiang, Y.M., 1962b.** Marine algae of northern Taiwan (Rhodophyta). *Taiwania* **8**: 167-180.
- Chiang, Y.M., 1970.** Observations on the development of the carposporophyte of *Scinaia pseudojaponica* Yamada et Tanaka (Nemaliales, Chaetangiaceae). *J. Phycol.* **6**: 289-292.
- Chiang, Y.M., 1973a.** Notes on marine algae of Taiwan. *Taiwania* **18**: 13-17.
- Chiang, Y.M., 1973b.** Studies on the marine flora of southern Taiwan. *Bulletin of the Jpn. Soc. Phycol.* **21**: 97-102.
- Chihara, M. and M. Yoshizaki, 1969.** Morphological studies on the thallus structure and reproductive organs of *Pseudogloiophloea okamurai* (Florideophycidae, Rhodophyta). *Bot. Mag. (Tokyo)* **82**: 397-402.
- Chihara, M., 1970.** *Common Seaweeds of Japan in Color*. Hoikusha Publishing Co. Ltd., Osaka, 173 pp.
- Chihara, M., 1975.** *Marine Algae*. Gakken Co. Ltd., Tokyo, 290 pp.
- Chou, R.C.Y., 1945.** Pacific species of *Galaxaura* I. Asexual types. *Pap. Mich. Acad. Sc. Arts Lett.* **30**: 35-56.
- Chou, R.C.Y., 1947.** Pacific species of *Galaxaura* II. Sexual type. *Pap. Mich. Acad. Sc. Arts Lett.* **31**: 3-24.
- Cordero, Jr.P., 1986.** A study of family Chaetangiaceae from the Philippines. *UST J. Grad. Res.* **15**: 68-81.
- Cordero, Jr.P.A., 1976.** Taxonomy, distribution and seasonal occurrence of the genus *Galaxaura* in the vicinity of the Seto Marine Biological Laboratory. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **23**: 237-256.
- Decaisne, J., 1842.** Mémoire sur les corallines ou polypiers calcifères. *Ann. Sc. Nat. Bot., Sér. 2*, **18**: 96-128.
- De-Toni, J.B., 1895.** Phyceae japonicae novae addita enumeratione algarum in ditone maritime japoniae hucusque collectarum: Alghe marine del Giappone ed isole ad esso appartenenti con illustrazione di alcune specie nuove (con 2 tavole). *Memoire del Real Istituto Veneto di Scienze, Lettere ad Arti* **25**: 1-78.
- De-Toni, J.B., 1897.** *Sylloge algarum...* Vol. 4. *Florideae*, Sect. 1. Padua. xx + 1xi + 386 pp.
- Ellis, J. and D. Solander, 1786.** *The natural history of many curious and uncommon zoophytes, collected from various parts of the globe by the late John Ellis... Systematically arranged and described by the late Daniel Solander...* London. xii + 208 pp., 63 pls.
- Entwisle, T.J., M.L. Vis and H.J. Foard, 2000.** Biogeography of *Psilosiphon* (Batrachospermales, Rhodophyta) in Australia and New Zealand. *Crypt. Algal.* **21**: 133-148.
- Esper, E.J.C., 1830.** *Die Pflanzenthier in Abbildungen nach der Natur...*, *Critter-Fünfte Theil*. Nürnberg. pp. 32-38, 100-128, 182, 286-363, 22 pls.
- Felsenstein, D.W., 1985.** Confidence limits on phylogenies: an approach using bootstrap. *Evolution* **39**: 783-791.
- Forsskål, P., 1775.** *Flora aegyptiaco-arabica... Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr*. Havniae [Copenhagen]. 32 + CXXVI + 219 [-220] pp., frontispiece [map].
- Freshwater, D.W. and J. Rueness, 1994.** Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species, based on *rbcL* nucleotide sequence analysis. *Phycologia* **33**: 187-194.
- Freshwater, D.W., S. Fredericq and J.C. Baily, 1999.** Characteristics and utility of nuclear-encoded large-subunit ribosomal gene sequences in phylogenetic studies of red algae. *Phycol. Res.* **47**: 33-38.
- Freshwater, D.W., S. Fredericq, B.S. Butler, M.H. Hommersand and M.W. Chase, 1994.**

- A gene phylogeny of the red algae (Rhodophyta) based on plastid *rbcL*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**: 7281-7285.
- Graham, L.E. and L.W. Wilcox, 2000.** *Algae*. Prentice Hall Press, USA, 640 pp.
- Grunow, A., 1874.** Algae der Fidschi-, Tonga- und Samoa-Inseln, gesammelt von Dr. E. Graeffe. *J. Mus. Godeffroy (Hamburg)* **3**: 23-50.
- Guiry, M.D. and E. Nic Dhonncha, 2003.** Algaebase, World Wide Web electronic publication www.algaebase.com. (10 July 2003 search).
- Gurgel, C.F.D. and S. Fredericq, 2004.** Systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta): a critical assessment based on *rbcL* sequence analyses. *J. Phycol.* **40**: 138-159.
- Gurgel, C.F.D., L.M. Lawrence, S. Fredericq and M.H. Hommersand, 2003.** Systematics of *Gracilariopsis* (Gracilariales, Rhodophyta) based on *rbcL* sequence analyses and morphological evidence. *J. Phycol.* **39**: 154-171.
- Hanyuda, T., Y. Suzawa, T. Suzawa, H. Sato, K. Ueda and S. Kumano, 2004.** Biogeography and taxonomy of *Batrachospermum helminthosum* (Batrachospermales, Rhodophyta) in Japan inferred from *rbcL* gene sequences. *J. Phycol.* **41**: 581-588.
- Haper, J.T. and G.W. Saunders, 2001.** Molecular systematics of the Florideophyceae (Rhodophyta) using nuclear large and small subunit rDNA sequence data. *J. Phycol.* **37**: 1073-1082.
- Harvey, W.H., 1855.** Some account of the marine botany of the colony of Western Australia. *Trans. Royal Irish Acad.* **22**: 525-566.
- Harvey, W.H., 1859.** Characters of new algae, chiefly from Japan and adjacent regions, collected by Charles Wright in the North Pacific Exploring Expedition under Captain John Rodger. *Proc. Amer. Acad.* **4**: 327-335.
- Heydrich, F., 1894.** Bietrage zur kenntniss der Algenflora von Ost-Asien besonders der Insel Formosa, Mollukken und Liukiu-Inseln. *Hedwigia* **33**: 267-306.
- Hommenrsand, M.H. and S. Fredricq, 1997.** Characterization of *Myriogramme livida*, Myriogrammeae trib. nov. (Delesseriaceae, Rhodophyta). *J. Phycol.* **33**: 106-121.
- Hommersand, M.H. and S. Fredericq, 1990.** Sexual reproduction and cystocarp development. In : Cole, K.M. and R.G. Sheath (eds). *Biology of the Red Algae*. pp: 305-345. Cambridge University Press, Cambridge, USA.
- Horgen, F.D., B. Sakamoto and P. Scheuer, 2000.** New triterpenoid sulfates from the red alga *Tricleocarpa fragilis*. *J. Nat. Product* **63**: 210-216.
- Horikawa, Y., 1919.** Taiwan kaiso. [Marine algae in Ta iwan.] *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa* **9**: 13-16.
- Howe, M.A., 1917.** A note on the structural dimorphism of sexual and tetrasporic plants in the genus *Galaxaura*. *Bull. Torrey Bot. Club* **43**: 621-624.
- Howe, M.A., 1918.** Further notes on the structural dimorphism of sexual and tetrasporic plants in the genus *Galaxaura*. *Brooklyn Bot. Gard. Mem.* **1**: 191-197.
- Howe, M.A., 1920.** Algae. In: Britton, N.L. and C.F. Millspaugh (eds). *The Bahama Flora*. pp. 553-618. New York.
- Huang, S.F. and J.S. Chang, 1999.** New marine algae to Taiwan. *Taiwania* **44**: 345-354.
- Huang, S.F., 1990.** The marine algal flora of Hsiao-Liuchiu Island. *Bot. Bull. Acad. Sin.* **31**: 245-256.
- Huang, S.F., 1999a.** Marine algae of Kuei-Shan Dao, Taiwan. *Taiwania* **44**: 49-71.
- Huang, S.F., 1999b.** Floristic studies on the benthic algae of northeastern Taiwan. *Taiwania* **44**: 271-298.
- Huisman, J.M. and H.B.S. Womersley, 1992.** Cystocarp development in the red alga *Nothogenia fastigiata* (Galaxauraceae, Nemaliales). *Phycologia* **31**: 359-364.
- Huisman, J.M. and H.B.S. Womersley, 1994.** Family Galaxauraceae Parkinson 1983: 608.

- In: Womersley, H.B.S. (ed.). *The marine benthic flora of southern Australia. Rhodophyta - Part IIIA*. pp. 99-118. Canberra.
- Huisman, J.M. and M.A. Borowitzka, 1990.** A revision of the Australian species of *Galaxaura* (Rhodophyta, Galaxauraceae), with a description of *Tricleocarpa* gen. nov. *Phycologia* **29**: 150-172.
- Huisman, J.M. and R.A. Townsend, 1993.** An examination of Linnaean and pre-Linnaean taxa referable to *Galaxaura* and *Tricleocarpa* (Galaxauraceae, Rhodophyta). *Bot. J. Lin. Soc.* **113**: 95-101.
- Huisman, J.M., 1985.** The *Scinaia* assemblage (Galaxauraceae, Rhodophyta): a re-appraisal. *Phycologia* **24**: 403-418.
- Huisman, J.M., 1986.** The red algal genus *Scinaia* (Galaxauraceae, Nemaliales) from Australia. *Phycologia* **25**: 271-296.
- Huisman, J.M., 1987.** The taxonomy and life history of *Gloiophloea* (Galaxauraceae, Rhodophyta). *Phycologia* **26**: 167-174.
- Inoh, S., 1947.** *Development of Marine Algae*. Hokuryukan, Tokyo.
- Itono, H., 1977.** Studies on the southern Japanese species of *Galaxaura* (Rhodophyta). *Micronesica* **13**: 1-26.
- Itono, H., 1979.** *Actinotrichia robusta*, a new species of the Chaetangiaceae (Nemaliales, Rhodophyta). *Jpn. J. Phycol.* **27**: 137-141.
- Itono, H., 1980.** The genus *Galaxaura* (Rhodophyta) in Micronesia. *Micronesica* **16**: 1-19.
- Itono, H., 1985.** Some noteworthy species of *Galaxaura* (Chaetangiaceae, Rhodophyta) from Fiji. *Kagoshima Univ. Res. Center S. Pacific, Occ. Pap.*: 43-51.
- Kamenarska, Z., M.J. Gasic, M. Zlatovic, A. Rasovic, D. Sladic, Z. Kljajic, K. Stefanov, K. Seizova, H. Najdenski, A. Kujumgiev, I. Tsvetkova and S. Popov, 2002.** Chemical composition of the brown alga *Padina pavonia* (L.) Gaill. from the Adriatic Sea. *Bot. Mar.* **45**: 339-345.
- Kjellman, F.R., 1900.** Om floridé-slägtet *Galaxaura* dess organografi och systematic. *K. Sv. Vet. Akad. Handl.* **33**. 109 pp.
- Kraft, G.T., 1989.** *Cylindraxia rotundatus* gen. et sp. nov. and its generic relationships within the Liagoraceae (Nemaliales, Rhodophyta). *Phycologia* **28**: 275-304.
- Krishnamurthy, V. and M. Sundararajan, 1986.** Studies on some species of *Galaxaura* Lamouroux from India. *Seaweed Res. Utiln.* **9**: 31-44.
- Kützing, F.T., 1843.** *Phycologia generalis...* Leipzig. xvi + 1-144 + xvii-xxxii + 145-458 + [1] pp., 80 pls.
- Kützing, F.T., 1849.** *Species algarum*. Leipzig. vi + 922 pp.
- Kylin, H., 1956.** *Die Gattungen Der Rhodophyceae*. Gleerup, Lund, 673 pp.
- Lamarck, J., 1816.** *Histoire naturelle des animaux sans vertebres...* Vol. 2. Paris. 568 pp.
- Lamouroux, J.V.F., 1812.** Extrait d'un mémoire sur la classification des Polypiers coralligènes non entièrement pierreux. *Nouv. Bull. Sc. Soc. Philom.* **3**: 181-188.
- Lamouroux, J.V.F., 1816.** *Histoire des polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés zoophytes*. Caen. lxxxiv + 560 pp., 1 table, 19 pls.
- Lamouroux, J.V.F., 1821.** *Exposition méthodique des genres de l'ordre des polypiers...des zoophytes d' Ellis et Solander*. Paris. viii + 150 pp., 1 table, 84 pls.
- Lee, Y.P. and I.K. Lee, 1989.** Notes on *Galaxaura* (Rhodophyta) from Cheju Island. *Korean J. Phycol.* **4**: 1-9.
- Lewis, J. and J.N. Norris, 1987.** *A History and Annotated Account of the Benthic Marine Algae of Taiwan*. Smith. Contr. Mar. Sci. No. 29. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Lin, S.M. and S. Fredericq, 2003.** *Nitophyllum hormmersandii* sp. nov. (Delesseriaceae, Rhodophyta) from Taiwan. *Eur. J. Phycol.* **38**: 143-151.

- Lin, S.M., J.E. Lewis and S. Fredericq, 2002.** *Drachiella liaoii* sp. nov., a new member of the Schizoserideae (Delesseriaceae, Rhodophyta) from Taiwan and the Philippines. *Eur. J. Phycol.* **37**: 93-102.
- Lin, S.M., M.H. Hommersand and S. Fredericq, 2004.** Two new species of *Martensia* (Delesseriaceae, Rhodophyta) from Kenting National Park, southern Taiwan. *Phycologia* **43**: 13-25.
- Lin, S.M., S. Fredericq and L.M. Liao, 2001b.** Neotypification and taxonomic status of *Opephyllum martensii* Schmitz in Schmitz *et* Hauptfleisch (Delesseriaceae, Rhodophyta) from Zamboanga, Southern Philippines. *Bot. Mar.* **44**: 589-595.
- Lin, S.M., S. Fredericq and M.H. Hommersand, 2001a.** Systematics of the Delesseriaceae (Ceramiales, Rhodophyta) based on large subunit rDNA and rbcL sequences, including the Phycodryoideae, subfam. nov. *J. Phycol.* **37**: 881-899.
- Linnaeus, C., 1758.** *Caroli Linnaei...Systema Naturae per regna tri naturae, secundum classes, ordines, genera, species...*Thomus I. Editio decimal, reformata. Holmiae [Stockholm]: Laurentii Salvii.
- Linnaeus, C., 1759.** *Animalium specierum in classes, ordines, genera, species...*Leiden. [iv] + 254 + [2] pp.
- Margruder, W.H., 1984.** Reproduction and life history of the red alga *Galaxaura oblongata* (Nemaliales, Galaxauraceae). *J. Phycol.* **20**: 402-409.
- Martin, M.T., 1936.** The structure of and reproduction of *Chaetangium saccatum* (Lamour.) J. Ag. I. Vegetative structure and male plants. *Proc. Linn. Soc. Lond. Bot.* **148**: 167-181.
- Martin, M.T., 1939.** The structure and reproduction of *Chaetangium saccatum* (Lamour.) J. Ag. II. Female plants. *J. Linn. Soc. Bot.* **52**: 115-144.
- Mu, X. and R. Riding, 1999.** Skeletal ultrastructure of the calcified red alga *Galaxaura oblongata*, Hainan Island, China. *Rev. Paleobot. Palynol.* **104**: 205-212.
- Nick, A., T. Rali and O. Sticher, 1995.** Biological screening of traditional medicinal plants from Papua New Guinea. *J. Ethnopharmacol.* **49**: 147-156.
- Okamura, 1935b.** Taiwan-san Tengusa ni Tsuie. *Jpn. Assoc. Advan. Sci.* **10**: 441-443.
- Okamura, K., 1897.** On the algae from Ogasawarajima (Bonin Islands). *Bot. Mag. (Tokyo)* **11**: 1-17.
- Okamura, K., 1931.** On the algae from Kôtôsho (Botal Tobago). *Bull. Biogeograph. Soc. Jpn.* **2**: 95-122.
- Okamura, K., 1935a.** *Icones of Japanese Algae. Vol. 7.* Kazamashobo, Tokyo, pp. 39-72.
- Okamura, K., 1936.** *Nippon Kaiso-shi.* [Marine Algae of Japan.] Tokyo, 964 pp.
- Okazaki, M., I. Ichikawa and K. Furuya, 1982.** Studies on the calcium carbonate deposition of algae. . Initial calcification site of calcareous red alga *Galaxaura fascigiata* Decaisne. *Bot. Mar.* **25**: 511-517.
- Papenfuss, G.F. and Y.M. Chiang, 1969.** Remarks on the taxonomy of *Galaxaura* (Nemaliales, Chaetangiaceae). *Proc. Intl. Seaweed Symp.* **6**: 303-314.
- Papenfuss, G.F., 1937.** The structure and reproduction of *Claudea multifida*, *Vanvoorstia spectabilis*, and *Vanvoorstia coccinea*. *Symb. Bot. Upsal.* **2**: 1-66.
- Papenfuss, G.F., K.E. Mshigeni and Y.M. Chiang, 1982.** Revision of the red algal genus *Galaxaura* with special reference to the species occurring in the western Indian Ocean. *Bot. Mar.* **25**: 401-444.
- Patwary, M.U., C.W. Sensen, R.M. MacKay and J.P. van der Meer, 1998.** Nucleotide sequences of small-subunit and internal transcribed spacer regions of unclear rRNA genes support the autonomy of the some genera of the Gelidiales (Rhodophyta). *J. Phycol.* **34**: 299-305.
- Pérez, L. and J. Afonso-Carrillo, 1993.** Estudios en las especies canarias de *Galaxaura y Tricleocarpa* (Galaxauraceae, Rhodophyta). *Vieraea* **22**: 35-63.

- Posada, D. and K.A. Crandall, 1998.** Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* **14**: 817-818.
- Ragan, M.A., C.J. Bird, E.L. Rice, R.R. Gutell, C.A. Murphy and R.K. Singh, 1994.** A molecular phylogeny of the marine red algae (Rhodophyta) based on the nuclear small-subunit rRNA gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**: 7276-7280.
- Ramus, J., 1969.** The developmental sequence of the marine red alga *Pseudogloiophloea* in culture. *Univ. Calif. Publ. Bot.* **52**: 1-42.
- Rho, J.H., 1958.** A preliminary survey of the marine algae of Korea. *Collectio Theseon, Scientia Naturalis, Universitas Sung Kyun Kwan*, **3**: 41-143.
- Saunders, G.W. and G.T. Kraft, 1997.** A molecular perspective on red algal evolution: focus on the Florideophycidae. In: Bhattacharya, D. (ed.). *Origins of Algae and their Plastids*. pp. 115-138. Springer-Verlag/Wien Press, New York.
- Scagel, R.F., 1962.** A morphological study of the red alga *Whidbeyella cartilaginea* Setchell et Gardner. *Can. J. Bot.* **40**: 1217-1222.
- Schih H. T., 1999.** The hermatypic role of calcareous algae in coral reefs. *Chinese Bioscience* **42**: 29-39. (In Chinese).
- Schmitz C. J. F. 1889.** Systematische Übersicht der bidcher bekannten Gattungen der Floridee. *Flora, Jena* **72**: 435-456.
- Segawa, S., 1974.** *Coloured Illustrations of the Seaweeds of Japan*. Hoikusha Publ. Co., Tokyo, 175 pp.
- Shen, Y.F. and K.C. Fan, 1950.** Marine algae of Formosa. *Taiwania* **1**: 317-345.
- Sheu, J.H., S.Y. Huang and C.Y. Duh, 1996.** Cytotoxic oxygenated desmosterols of the red alga *Galaxaura marginata*. *J. Nat. Product* **59**: 23-26.
- Sheu, J.H., S.Y. Huang, G.H.Wang and C.Y. Duh, 1997.** Study on cytotoxic oxygenated desmosterols isolated from the red alga *Galaxaura marginata*. *J. Nat. Product* **60**: 900-903.
- Silva, P.C., E.G. Menez and R.L. Moe, 1987.** Catalog of the benthic marine algae of the Philippines. *Smithson. Contri. Mar. Sci.* **27**. 179 pp.
- Sonder, O.W., 1853.** Algae annis 1852 et 1853 collectae. *Linnaea* **26**: 206-528.
- Su, Y.C., J.H. Huang, Y.C. Lin, C.Y. Chen and F.C. Chen, 1982.** Pharmacological properties of some Taiwan seaweeds. In: Tsuda, R.T. and Y.M. Chiang (eds). *Proceedings of Republic of China-United States Seminar on Cultivation and Utilization of Economic Algae*. pp. 51-53. University of Guam Marine Laboratory, Mangilao.
- Svedelius N. 1952.** Notes on the structure and reproduction of the genus *Actinotrichia*. *Svensk Bot, Tidskr.*, **46**: 1-17.
- Svedelius, N, 1942b.** On the development of the cystocarp in the genus *Galaxaura* and the auxillary cells in the order Nemaliales. *Blumea (Suppl.)* **11**: 72-90.
- Svedelius, N., 1939.** Über den Bau und die Entwicklung der Spermatangiengruben bei der Florideengattung *Galaxaura*. *Botaniska Notiser*: 591-606.
- Svedelius, N., 1942a.** Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Galaxaura*, eine diplobiontische Nemaliales-Gattung. *Nova. Acta R. Soc. Sc. Upsal., Ser. 4*, **13**. 154 pp.
- Svedelius, N., 1945.** Critical notes on some species of *Galaxaura* from Ceylon. *Arkiv Bot.* **32A**. 74 pp.
- Svedelius, N., 1953.** Critical studies on some species of *Galaxaura* from Hawaii. *Nova Acta R. Soc. Sc. Upsal., Ser. 4*, **15**. 92 pp.
- Swofford, D.L., 2003.** *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4.0. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Tanaka, T., 1935.** Four new species of *Galaxaura* from Japan. *Sc. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Uni.* **1**:51-57.
- Tanaka, T., 1936.** The genus *Galaxaura* from Japan. *Sc. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sc.*

- Hokkaido Imp. Uni.* **1**:141-173.
- Taniguti, M., 1976.** Phytosociological study of marine algae in Taiwan. *Bull. Mie Univ.* **27**: 51-57.
- Thangam, T.S. and K. Kathiresan, 1991.** Mosquito larvicidal effect of seaweed extracts. *Bot. Mar.* **34**: 433-435.
- Tseng, C.K., 1941.** Studies on the Chaetangiaceae of China. *Bull. Fan. Mem. Inst. Biol. (Bot.)* **11**: 83-118.
- Tseng, C.K., 1983.** *Common Seaweeds of China*. Science Press, Beijing, 316 pp.
- Umezaki, I., 1971.** The tetrasporophyte of *Scinaia japonica* Setechell (Nemalionales, Rhodophyta). *Pub. Seto Mar. Biol. Lab.* **14**: 5-71.
- Vis, M.L. and R.G. Sheath, 1997.** Biogeography of *Batrachospermum gelatinosum* (Batrachospermales, Rhodophyta) in North America based on molecular and morphological data. *J. Phycol.* **33**: 520-526.
- Vis, M.L. and T.J. Entwisle, 2000.** Insights into the phylogeny of the Batrachospermales (Rhodophyta) from *rbcL* sequence data of Australian taxa. *J. Phycol.* **36**: 1175-1182.
- Wang, W.L. and Y.M. Chiang, 1993.** Marine algae of Lan Yu (Orchid Island). *Acta Oceanogr. Taiwanica* **31**: 83-100.
- Wang, W.L. and Y.M. Chiang, 1994.** Potential economic seaweeds of Hengchun Peninsula, Taiwan. *Econ. Bot.* **48**: 182-189.
- Wang, W.L. and Y.M. Chiang, 2001a.** The marine macroalgae of Lu Tao (Green Island), Taiwan. *Taiwania* **46**: 49-61.
- Wang, W.L., H.K. Chen and Y.M. Chiang, 1993.** Notes on marine algae new to Taiwan. *Bot. Mar.* **36**: 545-553.
- Wang, W.L., S.L. Liu and S.M. Lin, 2005.** First description of carposporophyte development in *Scinaia chinensis* (Galaxauraceae, Rhodophyta), a newly recorded for Taiwan. *Crypto. Algal.* (In press).
- Wang, W.L. and Y.M. Chiang, 2001b.** The reproductive development of the red alga *Actinotrichia fragilis* (Galaxauraceae, Nemaliales). *Eur. J. Phycol.* **36**: 377-383.
- Weber-van Bosse, A., 1921.** Liste des Algues du Siboga. II. Rhodophyceae. Part 1. Protofloridae, Nemalionales, Cryptonemiales. *Siboga-Exped. Monogr.* **59b**: 185-310.
- Whitfield, F.B., F. Helidoniotis, K.J. Shaw and D. Svornos, 1999.** Distribution of bromophenols in species of marine algae from eastern Australia. *J. Agri. Food Chem.* **47**: 2367-2373.
- Wittmann, W. 1965.** Aceto-iron-haematoxylin-chloral hydrate for chromosome staining. *Stain. Technol.* **40**: 161-164.
- Yang, H.N., W.L. Wang and L.M. Liao, 1994.** Marine algal flora of Pengchia Yu and its special place in the marine phytogeography of Taiwan. *Bot. Mar.* **37**: 429-432.
- Yendo, K., 1918.** Notes on algae new to Japan. VIII. *Bot. Mag. (Tokyo)* **32**: 65-81.
- Yoshida, T., Y. Nakajima and Y. Nakata, 1990.** Check-list of marine algae of Japan. *Jpn. J. Phycol.* **38**: 269-320.
- Yosikawa, H. and K. Yosikawa, 1977.** A list of marine algae collected at Maopit'ou, Taiwan. *Joshigaku yo Daigaku Kiyo* **8**: 127-130.
- Zablackis, E., 1987.** The red alga *Scinaia furcata* sp. nov. (Galaxauraceae, Nemaliales) from Hawaii. *Phycologia* **26**: 53-58.
- Zhou, Z. and Z. Chen, 1983.** Studies on the Chinese species of *Galaxaura*. In: Tseng, C.K. (ed.). *Proceedings of the Joint China-U.S. Phycology Symposium*. pp. 77-95. Science Press, Beijing, China.