

红藻分子生物学研究进展 II

分子系统学与进化

Molecular biological research on red algae (rhodophyceae) II phylogenesis and evolution

隋正红, 张学成, 孙 雪

(中国海洋大学 海洋生命学院, 山东 青岛 266003)

中图分类号: Q11 文献标识码: A 文章编号: 1000- 3096(2004) 06- 0055- 05

生物系统学即研究某种生物类型的起源、进化发展及各种间的亲源关系远近, 系统学研究需要借助于一些标志, 如最直接的形态学^[1,2]、繁殖特性^[2~4]、地理分布特性及同工酶、染色体、分子标记^[5,6]或几种标志的组合^[7,8]。

而分子系统学则是借助于分子水平的标记, 如基因序列进行的系统研究。分子水平标记是近十几年来广泛采用的指标, 但不同的指标针对的系统水平是不同的, 属间分类标准一般采用细胞核或质体基因组标记。如 Kamiya^[8]从形态学、杂交实验及分子水平分析了红藻(*Caloglossa leprieurii*) 的 12 个类群, 形态学指标与分子水平指标的结果基本一致。

1 分子系统学

Freshwater^[9]以核编码核糖体大亚基(large- subunit ribosomal RNA gene, LSU) 基因序列对 Gelidiales 的 16 个属进行了系统分析, 证明 LSU 可与其它标记, 如核编码核糖体小亚基基因 (small- subunit ribosomal RNA gene, SSU) 提供的数据信息相互补充, 而 LSU 更可用于更高级如目、科级系统分析, Harper^[10,11]用 LSU 序列进行了 Acrochaetiales 和 Florideophyceae 的目级分类研究。Lin^[12]则是对 Delesseriaceae 进行了科级系统研究。Zuccarello^[13]采纳了线粒体细胞色素氧化酶 (cytochrome oxidase) 亚基 2 和亚基 3 基因序列, 对 Gracilariales, Bonnemaisoniales 和 Ceramiales 的三个科 Delesseriaceae, Ceramiaceae 和 Rhodomelaceae 进行了研究。Kim^[15]采用线粒体 D- 环基因、核 rDNA 内部转录区 (internal transcribed spacer, ITS) 及核 rDNA 外部转录区 (external transcribed spacer, ETS), 可以有效地分辨 *Acrosorium* 的两个物种。Goff^[14]的研究认为, 质体

DNA 的限制酶图谱可用于种间分辨, 在 *Gracilaria lemaneiformis* 种内则没有区别。

RNA 基因的保守性使之在各类生物类群的进化及系统研究中, 具有重要意义。Steane^[15]借助于核糖体 RNA 基因- 5. 8S rRNA 及其旁侧序列, 对南澳大利亚 Gigartinales 目的 11 个品系 (包括存在于澳大利亚的最大的海水种 *Mychodea* 的 5 个品系), 及 5 个其它目的品系进行系统研究, 发现该基因区域在种、属水平便存在变异, 而在种群中维持稳定, 使之可以做为种群标记。Phillips^[16]和 Gross^[17]采用 18S rRNA 基因分别对 *Lenormandia sonder* 的 9 个品系及 *Cyanidiaceae* 的 18 个品系进行了系统分析。AFLP (amplified fragment length polymorphism) 技术也应用于红藻的系统研究^[18]。

在植物 (包括藻类) 中, 二氧化碳的固定是由 Calvin- Benson- Bassham 循环进行的, 涉及这一过程的关键酶是 1, 5- 二磷酸核酮糖羧化酶- (Rubisco)。Rubisco 序列是很保守的, Kostrzewa^[19]报道红藻 (*Antithamnion spec.*) 的该基因序列与 *Porphyridium*

收稿日期: 2002- 07- 04; 修回日期: 2002- 09- 08

基金项目: 国家自然科学基金青年基金 (30000126); 国家自然科学基金 (30170736)

作者简介: 隋正红 (1969-), 副教授, 博士, 目前主持国家自然科学基金一项, 中国科学院海洋研究所实验海洋生物学重点实验室开放课题一项, E- mail: zhsui5@ hot- mail. com



aeruginosa 和 *Cyanidium caldarium* 的相似, 该基因大亚氨基酸的相似性为 82% ~ 87%, 而与蓝细菌、绿藻、高等植物的相似性为 55%, 小亚基则与红藻及 2 株隐藻(60%) 更为相似, 而与蓝细菌和高等植物的同源性为 27% ~ 36%。Mueller^[20] 用 3 种分子水平指标—Rubisco 间隔区、Rubisco 大亚基基因 (Rubisco large-subunit gene *rbcL*) 和 18S rRNA 基因及形态学指标对来自北美的淡水和海水 *Bangia* 进行系统和生物地理学研究, 其中海水种采自沿太平洋和大西洋沿岸、北极中部、墨西哥海湾及 Virgin 岛, 淡水种采自 Laurentian Great 湖、St. Lawrence 河及 Simcoe 湖, 还有来自意大利、英格兰和冰岛的淡水种, 发现分子水平指标结果是一致的, 而与形态学结果不同。*rbcL*, 18S rRNA 的数据表明 Virgin 岛上的物种与其它地区物种有显著的差别, 而形态学结果则显示它们与具有小直径鞭毛种有很大的相似性。研究发现阿拉斯加种与大西洋种的基因序列极为相似, 提示可能发生了沿北极的遗传交流。在比较物种的不同集团间的 *rbcL* 和 18S rRNA 序列有相当高的变异, 分别为 0~ 16% 和 0~ 10.6%, 有些差异性数值比属间、科内或科间的还高, 而在形态上没有很大的差别。18S rRNA 的数据表明 *Bangia* 种与 6 个紫菜品系是平行的, 两属的差异较小。Lee^[21] 用 Rubisco 小亚基基因序列 (Rubisco small-subunit gene, *rbcS*) 对 *Antithamnion* 及其近缘属进行了分析。

Van Oppen^[22] 分析了 *Phycodrys rubens* 品系的 ITS 和 Rubisco 间隔区序列, 结果显示 *Phycodrys rubens* 在大约 $3 \times 10^6 \sim 3.5 \times 10^6$ 年前, 在 Bering Strait 形成后不久, 由太平洋进入北大西洋, 定位于大西洋东、西海岸。作者进一步提出假设, 该品系在较近的 Pleistocene 冰川季沿欧洲海岸存活了下来, 而沿北美大西洋海岸的则灭绝了, 伴随上一次冰层的收缩, 西大西洋海岸被来自太平洋的 *Phycodrys rubens* 再次侵入。沿欧洲海岸两个不同遗传类型的存在显示了分离及后来分化的可能, 这与地质活动规律一致: 在上一次冰川活动中, 在北苏格兰和挪威存在无冰区域, 沿西大西洋海岸的一个东大西洋遗传类型的存在可能是最近由人类活动将该种引入纽芬兰的。

可以看出, 对 Rubisco 基因及其旁侧序列的分析, 在系统发生、亲源关系、地理位置关系及种群演化及其与环境变化的关系研究中发挥了重要的作用。

红藻中的石花菜科 (Gelidiales) 是较难进行种属研究的类群, 因为它们一般不具有比较普遍且具可比性的形态学指标。Patwary^[23] 用 RAPD (random amplified polymorphic DNAs) 技术对 *Gelidium vagum* 的分析表明, 该标记可用于种及种内鉴定, 他还采用 18S rRNA,

ITS1, 5S rRNA, ITS2 序列^[24] 确定了该科 3 个属的分化现象。Alberto^[25] 用 RAPD 技术分辨了石花菜 3 个不同地理位置的物种。

需要指出的是, 自分子生物学技术发展以来, 基于各类分子水平指标的系统研究非常多, 而且往往得出的是与传统形态、生理学得到的不同的结果, 我们不能简单地认为分子水平的结果就比其他水平的准确, 而草率地下结论, 而应借助于更多的实验证据。

红藻中的江蓠作为极少数的可室内培养的红藻, 由于具有典型意义的生活史和特殊的养殖特点, 如该藻的单倍体与二倍体是分离的两个相态, 因而是进行藻类遗传学及系统进化研究的首选材料^[26,27]。对不同相态, 不同性别藻体的分辨需要标记: Luo^[26] 对 *Gracilaria gracilis* 的研究得到了 9 个多态性微卫星位点, Li 等^[28] 对 *G. lemaneiformis* 的研究揭示了与不同相态、不同性别相关的 RAPD 位点, Martinez^[29] 从 69 个随机引物中发现了其中的一个引物产生的 430 bp 雄性相关及 620 bp 雌性相关标记, 两标记在二倍体世代附加, 并很好地分离。这些标记对识别不同性别、不同相态及遗传育种是很有用的。江蓠的系统学研究也具有重要意义。Candia^[30] 借助该核糖体 ITS-RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) 技术对江蓠的 5 个种进行系统分析, 可以分辨产地不同的种。Destombe^[31] 用 Rubisco 间隔区序列分辨了江蓠 *Gracilaria verrucosa* 的几个种群, 并显示该方法对江蓠科其它种的分析也是有效的。Wattier^[32] 从江蓠 *G. gracilis* 中分离了 4 个微卫星位点, 并发现其中的 2 个微卫星探针在种群内显示高度多样性, 93% 的种群内个体有独特的基因型, 因此该探针可用做种群识别标记, 而其中的一个探针更可用于江蓠内不同种的鉴别。

但有关江蓠的分类情况仍存在争议, 可产琼胶的重要经济江蓠属 *Gracilaria* 和 *Gracilariaopsis*, 由于在形态学上相似而使两属的品系难于区分, Goff^[33] 基于分子水平的证据, 对这个问题做了充分的阐述。他们采用了两种转录间隔区对两属进行分辨, 用 PCR 技术扩增了细胞核核糖体基因重复区的内部转录间隔 (internal transcribed spacers, ITS) 及其之间的 5.8S 核糖体 DNA, 另外的一个参比是质体基因 Rubisco 编码区的间隔和其旁侧序列。通过核糖体基因位点的比较发现分布于美洲、欧洲和亚洲的 6 个 *Gracilariaopsis* 种的该区域长度为 850~ 1 050 bp, 而同样分布的 *Gracilaria* 属 8 个种的则在 1 100~ 1 450 bp 之间; 沿北美太平洋沿岸近 2 000 n mile 的 4 个采样点的 *Gracilariaopsis lemaneiformis* (Bory de V. Dawson, Acleto, et



Foldvik 样品, 其中 3 个来自 Four Mile Beach, 一个来自 Pigeon Point, 3 个来自 Oregon, 3 个来自 Bamfield British Columbia, 它们的该基因区域极为相似, 不同位置来源物种的相似性与同一位置不同取样点 (相隔 15 m) 的相似性没有显著差异, 如来自 Bamfield British Columbia 的两个个体的相似性为 95.9%, 一个 Bamfield British Columbia 种与一个 Four Mile Beach 种的相似性也为 95.9%, 说明该序列不能用于种群区分, 而对 2 个属内不同种的亲源则可提供有用的信息, 但由于属间不同种的该序列长度差别大不能排列一起而不能用于属间种的研究。该区域的比较说明来自加利福尼亚的 *Gracilariaopsis* 种与中国种有很大的不同, 而秘鲁与北卡罗罗纳相比其它种更相近。另外来自新英格兰的 *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan, et Oliveira 与来自东南亚的 *Gracilaria tenuistipitata* Chang, et Xia 的亲源关系与 *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss, *G. pacifica* Abbott, *G. robusta* Kylin 的亲源关系相同。Rubisco 编码区的间隔和其旁侧序列的分析也提供了相似的结论。

2 起源与进化

红藻是一类广泛分布的单细胞或多细胞真核生物, 具有形态和生活史多样性。它与绿色植物、动物甚至褐藻不同, 不具有明确的组织分化。红藻与其它多细胞生物的亲缘关系一直存在争议, 有关红藻的起源、进化及与其它动植物的关系是红藻研究的热点。历史上它曾经先分类为植物, 以后又被定为最古老的真核生物, 近代分子水平研究结果表明红藻和绿色植物物质体有相同的起源^[34]。Kazuhito^[35]用 PCR (Polymerase Chain Reaction) 技术扩增了藻类及植物的 tRNA^{Tyr} 基因, 发现所得前体基因均在其 5' 端含尿嘧啶或腺嘌呤, 因而可形成相似的内含子二级结构, 这个保守位置揭示了红藻与植物的亲源关系。Stiller^[34,36]研究了 RPB1 (RNA 聚合酶 II (RNA polymerase II, polII) 最大亚基) 基因的蛋白功能保守区在红藻中与在植物中的区别, 提出了红藻先于该功能区出现便演化的推断。

许多证据表明红藻与蓝藻亲缘关系接近, 而与隐藻较远^[37~39]。红藻和蓝藻具有很多相似的形态特征^[40], 如它们均含有相同的色素——藻胆素, 并以藻胆体为光系统 II 的主要捕光色素, 藻胆体以颗粒形式附着于类囊体的表面。另外的一些特性则表现出红藻比蓝藻进化的一面, 如红藻已分化成载色体, 类囊体单条分散排列于载色体上, 外有两层类囊体膜包

围。因此有的学者主张红藻由蓝藻发展而来, 至于进化途径, 则越来越多的分子系统学证据倾向于支持红藻细胞器的内共生学说^[41,42], 该学说认为, 红藻中的细胞器如叶绿体来源于蓝藻, 证据有很多, 如两者在形态大小和结构方面的相似性、均含裸露的 DNA 分子、两者的核糖体在大小和反应性质上的相似等。

在红藻进化研究中, 组成藻胆体的藻胆蛋白提供了丰富的信息。早在 70 年代, Bogorad^[43] 就用免疫化学的方法证实了红藻和蓝藻的藻胆蛋白有密切的关系, 很早以来, 人们就认识到在不同的藻胆蛋白间存在着很大的相似性, 因此推断不同的藻胆蛋白亚基属于从同一个古老的蛋白演化而来的蛋白家族^[44,45], 而 $\beta\alpha$ 亚基又是从不同的演化体系而来^[46]。Apt 等人通过对藻红蛋白氨基酸序列的研究发现, 其色素附着区、 $\alpha\beta$ 亚基相互作用组成藻红蛋白的组装区保守性很强^[46], 研究这些位点在不同藻株中的变异情况将为红藻的起源与进化提供证据。藻胆蛋白基因序列作为光合进化的标志及其在研究进化问题中的作用已得到认同^[47]。红藻与蓝藻用叶绿素 a 和藻胆体进行光合作用, 与含叶绿素 a/b 的绿藻和叶绿素 b/c 的杂色藻类不同, 由此红藻被认为与其它光合真核生物有不同的进化起源, Wolfe^[48]对红藻 *Porphyridium cruentum* 光合色素的研究表明, 所有光合真核生物有相同的起源, 也包括红藻。

通过对光合色素的研究, 一般认为红藻是生物进化的盲端^[49], 而对红藻寄生种细胞核编码核糖体基因的内部转录间隔的比较研究表明, 一些红藻寄生种可以从宿主演化出来, 进一步形成其它的寄生种^[50], 从而提出了红藻进一步演化的可能。

参考文献:

- [1] Garbary D J, Harper J T. A phylogenetic analysis of the Laurencia complex (Rhodomelaceae) of the red algae [J]. **Cryptogamie: Algol**, 1998, **19**(3): 185-200.
- [2] Masuda M, Kogame K. A taxonomic study of the genus Laurencia (Ceramiales, Rhodophyta) from Vietnam V. *laurencia* concreta Cribb and *L. dinhii* sp. [J]. **Cryptogamie: Algol**, 1998, **19**(3): 201-212.
- [3] Abbott I A. Some new species and new combinations of marine red algae from the central Pacific [J]. **Phycological Res**, 1998, **46**(2): 97-110.
- [4] Apt K E, Schleich K E. *Uulania stellata* gen. et sp. nov. (Rhodomelaceae), a new genus and species of parasitic red algae from Hawaii [J]. **Phycologia**, 1998, **37**(3): 157-161.

- [5] Kim L G, Jin H J, Kim Y S, *et al.* Discrimination of two red algae *Acrosorium polyneurum* and *A. yendoi* using polymerase chain reaction technique[J]. **J Korean Fisheries Soc**, 1997, **30**(4): 585- 588.
- [6] Mizukami Y, Kaminishi Y, Kunitomo M, *et al.* Comparison of partial nucleotide sequences in the exonic region of a small subunit ribosomal RNA gene for discrimination of laver (*Porphyra*) species and cultivars[J]. **Fisheries Science (Tokyo)**, 1998, **64**(6): 886- 891.
- [7] Lindstrom S C, Cole K M. The systematics of *Porphyra*: character evolution in closely related species[J]. **Hydrobiologia**, 1993, 260/ 261: 151- 157.
- [8] Kamiya M, West J A, King R J *et al.* Evolutionary divergence in the red algae *Caloglossa leprieurii* and *C. apomiotica*[J]. **J Phycol**, 1998, **34**(2): 361- 370.
- [9] Freshwater D W, Fredericq S, Bailey J C. Characteristics and utility of nuclear- encoded large- subunit ribosomal gene sequences in phylogenetic studies of red algae[J]. **Phycological Res**, 1999, **47**(1): 33- 38.
- [10] Harper J T, Saunders G W. A molecular systematic investigation of the *Acrochaetiales* (Florideophycidae, Rhodophyta) and related taxa based on nuclear small- subunit ribosomal DNA sequence data[J]. **Eur J Phycol**, 1998, **33**(3): 221- 229.
- [11] Harper J T, Saunders G W. Molecular systematics of the Florideophyceae (Rhodophyta) using nuclear large and small subunit rDNA sequence data[J]. **J Phycol**, 2001, **37**(3): 1 073- 1 082.
- [12] Lin S M, Fredericq S, Hommersand M H. Systematics of the *Delesseriaceae* (Ceramiales, Rhodophyta) based on large subunit rDNA and rbcL sequences, including the Phycodryoidae Subfam[J]. **J Phycol**, 2001, 37: 881- 899.
- [13] Zuccarello G C, Burger G, West J A *et al.* A mitochondrial marker for red algal intraspecific relationships [J]. **Mol Ecol**, 1999, **8**(9): 1 443- 1 447.
- [14] Goff L J, Coleman A W. The use of plastid DNA restriction endonuclease patterns in delineating red algal species and populations[J]. **J Phycol**, 1988, 24: 357- 368.
- [15] Steane D A, Bruce A, Adrienne M, *et al.* Amplification of the polymorphic 5. 8S rRNA gene from selected Australian Gigartinales species (Rhodophyta) by polymerase chain reaction[J]. **J Phycol**, 1991, 27: 758- 762.
- [16] Phillips L E. Taxonomy and molecular phylogeny of the red algal genus *Lenormandia* (Rhodomeleaceae, Ceramiales) [J]. **J Phycol**, 2002, 38: 184- 208.
- [17] Gross W, Heilmann I, Lenze D, *et al.* Biogeography of the Cyanidiaceae (Rhodophyta) based on 18S ribosomal RNA sequence data[J]. **Eur J Phycol**, 2001, 36: 275- 280.
- [18] Donaldson S L, Chopin T, Saunders G W. Amplified fragment length polymorphism (AFLP) as a source of genetic markers for red algae[J]. **J Applied Phycol**, 1998, **10**(4): 365- 370.
- [19] Kostrzewa M, Valentin K, Maid U, *et al.* Structure of the rubisco operon from the multicellular red alga *Antithamion spæ.* [J]. **Current Genetics**, 1990, **18**(5): 465- 469.
- [20] Mueller K M, Sheath R G, Vis M L, *et al.* Biogeography and systematics of *Bangia* (Bangiales, Rhodophyta) based on the Rubisco spacer, rbcL gene and 18S rRNA gene sequences and morphometric analyses[J]. **1. North America. Phycologia**, 1998, **37**(3): 195- 207.
- [21] Lee S R, Oak J H, Suh Y, *et al.* Phylogenetic utility of *rbcS* sequences: an example from *Antithamion* and related genera (Ceramiales, Rhodophyta) [J]. **J Phycol**, 2001, 37: 1 083- 1 090.
- [22] Van Oppen M J H, Draisma S G A, Olsen J L, *et al.* Multiple trans- Arctic passages in the red alga *Phycohyss rubens*: Evidence from nuclear rDNA ITS sequences[J]. **Marine Biology**, 1995, **123**(1): 179- 188.
- [23] Patwary M U, Mackay R M, van der meer J P, *et al.* Revealing genetic markers in *Gelidium vagum* (Rhodophyta) through the random amplified polymorphic DNA (RAPD) technique[J]. **J Phycol**, 1993, 29: 216- 222.
- [24] Patwary M U, Sensen C W, MacKay R M, *et al.* Nucleotide sequences of small- subunit and internal transcribed spacer regions of nuclear rRNA genes support the autonomy of some genera of the *Gelidiaceae* (Rhodophyta) [J]. **J Phycol**, 1998, **34**(2): 299- 305.
- [25] Alberto F, Santos R, Leitao J M. DNA extraction and RAPD markers to assess the genetic similarity among *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta) populations[J]. **J Phycol**, 1997, **33**(4): 706- 710.
- [26] Luo H, Morchen M, Engel C R *et al.* Characterization of microsatellite markers in the red alga *Gracilaria gracilis* [J]. **Mol Ecol**, 1999, **8**(4): 700- 702.
- [27] Zhang X C, van der Meer J P. A study on heterosis in diploid gametophyte of the marine red alga *Gracilaria tikvahiae*[J]. **Botanica Marina**, 1987, 30: 309- 314.
- [28] Li X F, Sui Z H, Zhang X C. Application of RAPD in genetic diversity study on *Gracilaria lemaneiformis* III . Phase and sex related markers[J]. **Chin J Oceanol**

- Limnol.** 1998, **16** (Suppl.): 147– 151.
- [29] Martinez E A, Destombe C, Quillet M C, *et al.* Identification of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers highly linked to sex determination in the red alga *Gracilaria gracilis*[J]. **Molecular Ecology**, 1999, **8** (9): 1 533– 1 538.
- [30] Candia A, Gonzalez M A, Montoya R, *et al.* Comparison of ITS RFLP patterns of *Gracilaria* (Rhodophyceae, Gracilariales) populations from Chile and New Zealand and an examination of interfertility of Chilean morphotypes[J]. **J Applied Phycol**, 1999, **11** (2): 185– 193.
- [31] Destombe C, Douglas S E. Rubisco spacer sequence divergence in the rhodophyte alga *Gracilaria verrucosa* and closely related species[J]. **Curr Genetics**, 1991, 19: 395– 398.
- [32] Wattier R, John F, Destombe D C, *et al.* Single locus microsatellites in *Gracilariales* (Rhodophyta): High level of genetic variability within *Gracilaria gracilis* and conservation in related species[J]. **J Phycol**, 1997, 33: 868– 880.
- [33] Goff L J, Moon D A, Coleman A W. Molecular delineation of species and species relationships in the red algal agarophytes *Gracilariaopsis* and *Gracilaria* (Gracilariales) [J]. **J Phycol**, 1994, 33: 521– 537.
- [34] Stiller J W, Hall B D. The origin of red algae: Implications for plastid evolution[J]. **Proc Nat Acad Sci U S A**, 1997, **94** (9): 4 520– 4 525.
- [35] Kazuhito A, Nass A, Junker V, *et al.* Characterization of nuclear tRNATyr introns: Their evolution from red algae to higher plant[J]. **FEBS Letters**, 1997, **417** (2): 213– 218.
- [36] Stiller J W, Hall B D. Sequences of the largest subunit of RNA polymerase II from two red algae and their implications for rhodophyte evolution[J]. **J Phycol**, 1998, **34** (5): 857– 864.
- [37] Houmar J. Genes encoding core components of the phycobilisome in anobacterium *Calothrix* sp. strain PCC 7601: Occurrence of a multigene family[J]. **J Bacteriol**, 1988, 170: 5 512– 5 521.
- [38] Lamont K. Structure and light- regulated expression of phycoerythrin genes in wild type and phycobilisome assembly mutants of *Synechocystis* sp. strain PCC 6701 [J]. **J Bacteriol**, 1990, 172: 1 297– 1 305.
- [39] Jenkins J. A genomic clone encoding a cryptophyte phycoerythrin alpha- subunit: Evidence for three alpha- subunits and an N- terminal membrane transit sequence [J]. **FEBS Lett**, 1990, 273: 191– 194.
- [40] Klein R M, Cronquist A. A consideration of the evolutionary and taxonomic significance of some biochemical, micromorphological and physiological characters in the Thallophtes[J]. **Quart Rev Biol**, 1967, 42: 108– 262.
- [41] Howe C J, Bealand T J, Larkum A W D, *et al.* Plastid origins[J]. **Trends Ecol Evol**, 1992, 7: 378– 383.
- [42] Douglas S E. Probable evolutionary history of cryptomonad algae[A]. In: Lewin R A. Origins of Plastids: Sym- biogenesis, Prochlorophytes and the Origins of Chloroplasts[C]. New York and London: Chapman and Hall, 1993.
- [43] Bogorad L. Phycobiliproteins and complementary chromatic adaptation[J]. **Ann Rev Plant Physiol**, 1975, 26: 369– 401.
- [44] Glazer A N, Apell G S, Hixson C S, *et al.* Biliproteins of cyanobacteria and rhodophyta: homologous family of photosynthetic accessory pigments[J]. **Proc Natl Acad Sci U S A**, 1976, 73: 428– 431.
- [45] Glazer A N. Structure and evolution of photosynthetic accessory pigment systems with special reference to phycobiliproteins[A]. Sigman D S, Brazier M A B. The Evolution of Protein Structure and Function[C]. New York: Academic Press, 1980. 221– 224.
- [46] Apt K E, Collier J K, Grossman A R. Evolution of the phycobiliproteins[J]. **J Mol Biol**, 1995, 248: 79– 96.
- [47] Apt K E, Grossman A R. Characterization and transcript analysis of the major phycobiliprotein subunit genes from *Aglaothamnion neglectum* (Rhodophyta) [J]. **Plant Mol Biol**, 1993, 21: 27– 38.
- [48] Wolfe G R, Cunningham F X, Dumford D, *et al.* Evidence for a common origin of chloroplasts with light- harvesting complexes of different pigmentation[J]. **Nature**, 1994, **367** (6463): 566– 568.
- [49] 曾呈奎, 周百成. 光合生物进化[A]. 进化论选集 [C], 北京: 科学出版社, 1983. 34– 43.
- [50] Goff L J, Ashen J, Moon D. The evolution of parasites from their hosts: A case study in the parasitic red algae [J]. **Evolution**, 1997, **51** (4): 1 068– 1 078.

(本文编辑: 刘珊珊)