

王雨凡,王津果,王静文,等. 不同环境因子对真江蓠四分孢子放散和发育的影响[J]. 江苏农业科学,2021,49(14):160–165.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.14.030

不同环境因子对真江蓠四分孢子放散和发育的影响

王雨凡¹, 王津果¹, 王静文¹, 周伟^{1,2}, 易乐飞¹, 蒋书英²

(1. 江苏海洋大学海洋科学与水产学院, 江苏连云港 222005; 2. 连江罗源湾金牌渔业科技有限公司, 福建福州 350512)

摘要:真江蓠是我国重要的栽培藻类,具有较高的经济价值、药用价值和生态价值。为了优化真江蓠四分孢子放散、附着、萌发和生长等过程的培养条件,选择温度、光照度和盐度 3 个环境因子,采用单因素试验研究不同环境因子对真江蓠四分孢子放散和发育的影响。结果显示:温度、光照度和盐度对真江蓠四分孢子放散和发育具有显著影响 ($P < 0.05$),当温度为 20 ~ 25 °C、光照度为 15 ~ 60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、盐度为 28‰ ~ 36‰ 时,真江蓠孢子放散量达到最大值 $2.8 \sim 3.3 \times 10^6$ 个/g;低温 (15 ~ 25 °C)、低光 [15 ~ 60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 和低盐 (24‰ ~ 32‰) 有利于四分孢子的附着和萌发,真江蓠孢子附着率高于 85%,萌发率高于 90%;中温 (20 ~ 25 °C)、高光 [60 ~ 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 和低盐 (24‰ ~ 32‰) 有利于真江蓠孢子后期 (直立体阶段) 幼苗的生长发育,线性生长速率最高可达 $(148.95 \pm 4.28) \mu\text{m}/\text{d}$ 。研究优化了真江蓠四分孢子放散和培育的条件,为探索真江蓠室内采孢子育苗提供了理论支持。

关键词:真江蓠;江蓠;四分孢子;孢子放散;采孢子育苗

中图分类号: S968.43⁺4 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2021)14-0160-06

作为世界范围内广泛分布的海洋大型藻类,江蓠属海藻目前已记录的种类超过 100 个^[1-2],其中国内有 30 余种^[3]。江蓠属海藻含有丰富的琼胶,占干质量的 20% ~ 30%,是提取琼胶的重要原料,具有重要的经济价值。世界琼胶含量的 53% 来源于江蓠属海藻,其所产琼胶质量好,品质仅次于石花菜^[4]。同时,藻体内一些天然生物活性物质,如藻红素、牛磺酸和抗氧化酶等,可用于保健和食品领域^[2,4]。作为重要的蓝色碳汇,江蓠生长可吸收海水中大量的 CO_2 ,对于维系生态系统中碳氧平衡具有重要的生态意义^[5]。

江蓠具有典型的三世代型生活史,包含四分孢子体世代 (2n)、果孢子世代 (2n) 和配子体世代 (n) 3 个交替的世代,其中成熟的四分孢子体形成四分孢子囊,经过减数分裂形成四分孢子 (n),通过四分孢子释放、附着、萌发、盘状体阶段和直立体阶段发

育为雌雄配子体;配子体成熟后产生不动精子和果胞,通过受精作用形成合子,继而发育为果孢子体,寄生在雌配子体上;待果孢子体发育成熟后释放果孢子 (2n),最终形成四分孢子体^[6]。完成整个生活史需要大概 1 年左右时间。

我国江蓠规模化栽培开始于 20 世纪 70 年代,经过半个世纪的发展,目前全国江蓠产量约 35 万 t (干质量),栽培规模接近 1 万 hm^2 ^[7],成为全国第二大栽培藻类,栽培物种主要包括龙须菜、真江蓠、脆江蓠、俄罗斯江蓠等。传统江蓠栽培主要依靠营养繁殖,利用筏式栽培技术,采用藻段夹苗、水平或垂挂养方式。该方式具有生长快速、操作简单、易于收获等优势,然而也存在占用大量起始材料、劳动力和场地等弊端^[8]。据估计,收获藻体的 30% 将被留作苗种,用作下一季江蓠栽培的苗种^[9]。规模化栽培所用苗种的来源成为制约其产业发展的瓶颈之一。采孢子育苗是有效的解决途径之一,在一些规模化栽培海藻中已被成功应用^[8,10-11],在江蓠物种中也有应用的可能性^[12-13]。该方法可以利用较少的藻体材料,生产大量均一的材料,有利于改善和缓解江蓠的产业现状。

采孢子育苗涉及一些重要过程,如孢子放散、附着、萌发、直立体生长等。真江蓠是江蓠属的典型物种,也是我国规模化栽培的重要藻类之一。目前,有关多因子对其四分孢子放散和孢子影响的研

收稿日期:2020-11-26

基金项目:江苏海洋大学 2020 年大学生创新创业训练计划项目;江苏海洋大学人才引进科研基金项目 (编号:KQ19068);福建省科技特派员专项资金 (编号:KK20010);省政策引导类计划 (苏北科技专项) (编号:SZ-LYG202036)。

作者简介:王雨凡 (2001—),男,江苏连云港人,主要从事水产育苗和养殖等研究。E-mail:782390832@qq.com。

通信作者:王津果,博士,实验师,主要从事海洋生物遗传育种研究。E-mail:553707199@qq.com。

究有待进一步完善。鉴于此,本研究选择温度、光照度和盐度 3 个环境因子,研究不同环境因子对真江蓠四分孢子放散和发育的影响,以期得到适宜的培养条件,旨在为探索真江蓠室内采孢子育苗提供理论数据支撑。

1 材料与方法

1.1 材料采集及预处理

野生的真江蓠四分孢子体于 2019 年 11 月 10 日采自青岛市湛山湾潮间带礁石(地理位置为 36° 03' N, 120° 22' E),加冰冷藏后带回实验室用于下一步试验。用毛刷清洁藻体、去除泥沙后,在 0.7% 次氯酸钠溶液中放置 2 min,随后用灭菌海水冲洗 2 次。用含有 0.1 g/L 卡那霉素、0.02 g/L 头孢菌素、0.2 g/L 制霉菌素、1.0 g/L 硫酸链霉素和 0.3 g/L 青霉素的灭菌海水处理藻体 6 h,预防藻体表面菌对四分孢子放散产生影响。将处理后的藻体在 20 ℃、30 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、盐度 32‰、光—暗周期为 12 h—12 h 的条件下预培养 1 周待用,培养过程使用 PES 培养基^[5]。

1.2 试验设计及处理

选择 3 个环境因子(温度、光照度和盐度),每个因子设置 5 个不同水平,其中温度处理设置为 15、20、25、30、35 ℃[其余条件:光照 30 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、盐度 32‰、光—暗周期 12 h—12 h];光照度处理水平设置为 15、30、45、60、100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (其余条件:温度 20 ℃、盐度 32‰、光—暗周期 12 h—12 h);盐度处理水平设置为 24‰、28‰、32‰、36‰、40‰[其余条件:温度 20 ℃、30 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、光—暗周期 12 h—12 h]。将预培养藻体的一级分枝切成 2 cm 长的小段,随机取 10 段(质量约为 0.5 g)放入 9 cm 玻璃培养皿中,加入 30 mL 含 PES 培养基的灭菌海水,置于事先设计的条件组合下培养,每个处理重复 3 次,每 3 d 更换 1 次培养基。

1.3 孢子放散量的统计

每天观察藻体表面变化,待四分孢子囊发育成熟且开始放散时,逐日统计四分孢子的放散量,直至放散结束,采用加和方式计算每个处理组藻体的总四分孢子放散量(T_{rel})。

1.4 孢子附着率的统计

利用倒置显微镜观察四分孢子附着情况,统计 24 h 内四分孢子的附着总量(T_{ad}),用以下公式计算孢子附着率(R_{ad}): $R_{\text{ad}} = T_{\text{rel}}/T_{\text{ad}} \times 100\%$ 。

1.5 孢子萌发率的统计

用倒置显微镜观察四分孢子萌发情况,统计附着后开始分裂并长成盘状体的数目(T_{germ}),用以下公式计算孢子附着率(R_{germ}): $R_{\text{germ}} = T_{\text{germ}}/T_{\text{ad}} \times 100\%$ 。

1.6 生长速率的测定

当孢子发育为直立体阶段时,统计幼苗的长,计算相应的线性生长速度(V_L),公式如下^[7-9]:

$$V_L (\mu\text{m}/\text{d}) = (L_n - L_0)/T。$$

式中: L_n 为试验结束时藻体的长度, μm ; L_0 为试验开始时藻体的长度, μm ; T 为培养时间, d。

1.7 数据处理

试验数据采用 SPSS 21.0 软件执行单因素方差分析,用 Tukey's HSD 法进行组间均值的配对比较,显著性水平为 0.05;所有数据均表示为“ $\bar{x} \pm s$ ”。用 OriginPro 9.0 绘制数据图。

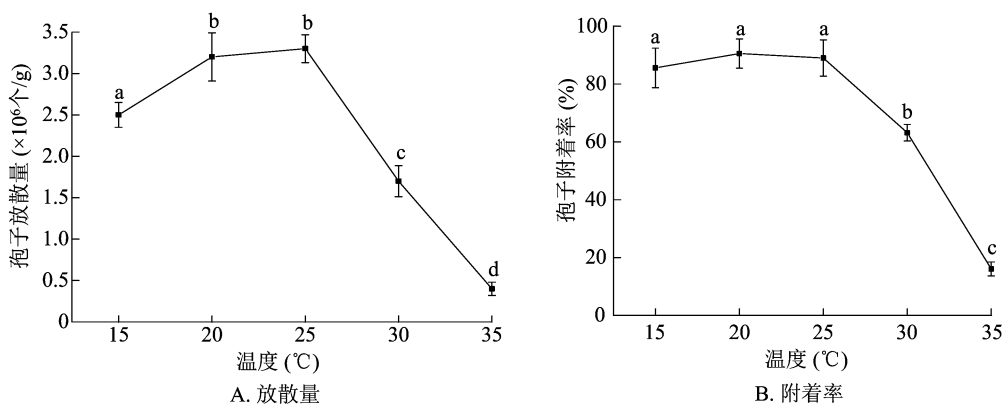
2 结果与分析

2.1 温度对真江蓠四分孢子放散和生长的影响

如图 1-A 所示,温度对真江蓠四分孢子的放散具有显著影响($P < 0.05$),在 15 ~ 35 ℃ 的温度范围内,四分孢子总放散量范围为 $0.4 \times 10^6 \sim 3.3 \times 10^6$ 个/g,随着温度升高,呈现先升高后下降的趋势;当温度为 20、25 ℃ 时,放散量达到峰值,分别为 $(3.2 \pm 0.3) \times 10^6$ 、 $(3.3 \pm 0.2) \times 10^6$ 个/g,二者之间没有显著性差异;当温度达到 30 ℃ 时,孢子放散量呈现明显的受抑制现象,并且随温度升高受抑制现象明显增强;当温度为 35 ℃ 时,孢子放散量达到最低值 $[(0.4 \pm 0.08) \times 10^6 \text{ 个/g}]$,显著低于其他处理组($P < 0.05$)。

如图 1-B 所示,真江蓠四分孢子放散后 24 h 内附着,附着率随着温度的变化而变化,在 15 ~ 25 ℃ 温度范围内,四分孢子附着率为 85.60% ~ 90.56%,显著高于其他处理($P < 0.05$);随着温度继续升高,孢子附着率呈现显著下降趋势,当温度为 30 ℃ 时,孢子附着率为 $(63.20 \pm 2.84)\%$,约为 25 ℃ 时附着率的 2/3;附着率最低值出现在 35 ℃ 时,为 $(16.10 \pm 2.42)\%$,显著低于其他处理组($P < 0.05$)。

真江蓠孢子放散后不经休眠立即分裂,经多次分裂发育成盘状体,继而生长为直立体幼苗。温度对附着后孢子的发育具有明显影响,萌发率出现显著变化($P < 0.05$),趋势与附着率高度相似。如图



不同处理间标有不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。下同

图1 不同温度对真江菰四分孢子放散量和附着率的影响

2-A所示,在15~25℃温度范围内,四分孢子的萌发率为90.55%~94.80%,显著高于其他处理($P < 0.05$);随着温度继续升高,孢子附着率呈现显著下降趋势,当温度为30℃时,孢子萌发率为 $(58.90 \pm 2.92)\%$,约为20℃时萌发率的63.1%;萌发率最低值出现在温度为35℃时,为 $(0.50 \pm 0.03)\%$,显著低于其他处理组($P < 0.05$)。

如图2-B所示,温度对萌发后的幼苗生长具

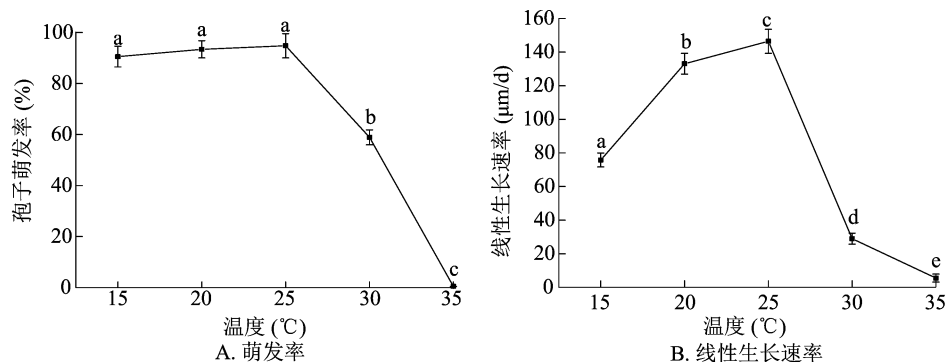


图2 不同温度对真江菰四分孢子萌发率和线性生长速率的影响

2.2 光照度对真江菰四分孢子放散和生长的影响

如图3-A所示,真江菰四分孢子的放散受光照的影响,在光照度为15~60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围内,四分孢子总的放散量为 $2.9 \times 10^6 \sim 3.2 \times 10^6$ 个/g,区间内各处理组间孢子放散量的变化无显著差异;当光照度升高至100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,光照显著抑制了真江菰孢子放散,放散量为 $(2.4 \pm 0.192) \times 10^6$ 个/g,达到最低值,显著低于其他处理组($P < 0.05$)。在不同光照度下,真江菰四分孢子的附着率为76.8%~93.4%,各处理组间没有显著性差异(图3-B)。

光照度对真江菰孢子萌发的影响趋势与光照度对孢子放散的影响趋势相类似,表现为在高光照

有明显影响,幼苗线性生长速率呈现先升高后降低的趋势,具有明显的峰值,在15~25℃温度范围内,幼苗线性生长速率随温度升高逐渐升高,当温度为25℃时达到最大值,为 $(146.39 \pm 7.16) \mu\text{m/d}$,显著高于其他处理组($P < 0.05$);随着温度的继续升高,生长速率呈显著下降趋势,35℃时达到最低值,为 $(5.47 \pm 2.38) \mu\text{m/d}$,仅为最高值的3.7%。

度下抑制孢子萌发的现象。如图3-A和图4-A所示,在15~60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度范围内,孢子萌发率为89.00%~94.30%,各处理组之间没有显著性差异;当光照度升高至100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,孢子萌发受到显著抑制($P < 0.05$),萌发率为 $(76.40 \pm 4.05)\%$,达到最低值。

如图4-B所示,随着光照度的升高,幼苗生长呈逐渐增快的趋势,当光照度为15 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,幼苗线性生长速率出现最低值,为 $(85.75 \pm 4.60) \mu\text{m/d}$,显著低于其他处理组($P < 0.05$);当光照度升高至30 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,幼苗生长速率增加了37.6%,为 $(118.02 \pm 7.19) \mu\text{m/d}$,与45 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照度处理间无显著性差异;当

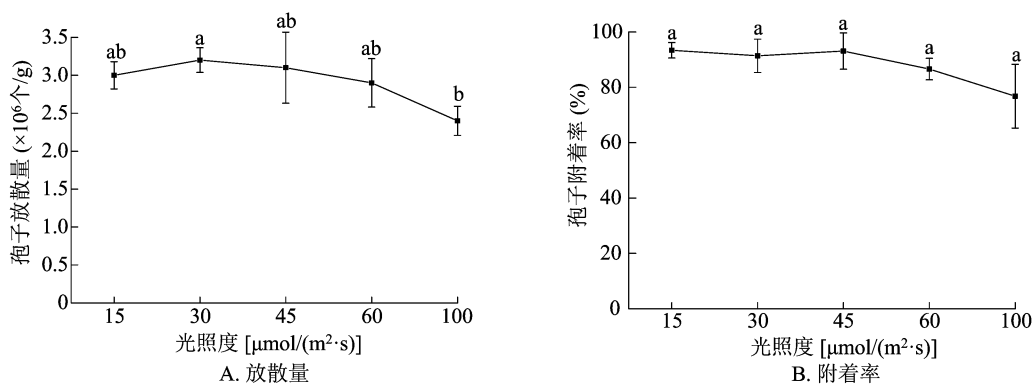


图3 不同光照度对真江菰四分孢子放散量和附着率的影响

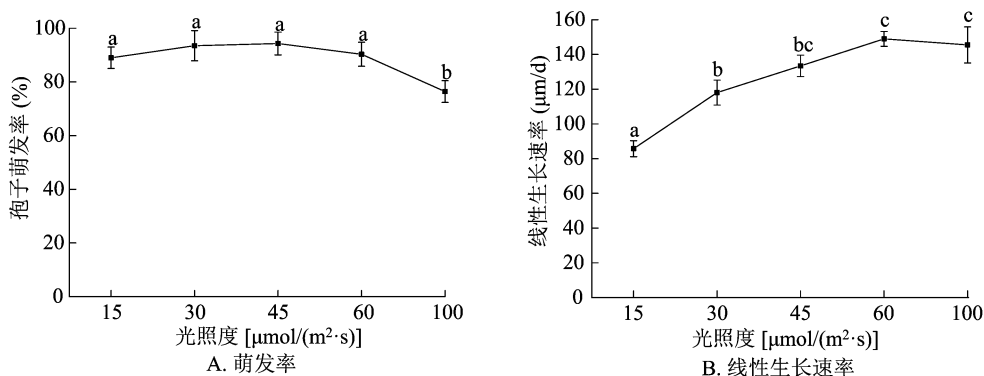


图4 不同光照度对真江菰四分孢子萌发率和线性生长速率的影响

光照度为 60、100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时幼苗生长速率达到最大值,分别为 (148.95 ± 4.28) 、 (145.47 ± 10.38) $\mu\text{m}/\text{d}$,2 组之间无显著性差异,但显著高于其他处理组($P < 0.05$)。

2.3 盐度对真江菰四分孢子放散和生长的影响

如图 5 - A 所示,盐度对真江菰四分孢子放散具有明显影响,在盐度为 24‰ ~ 36‰ 范围内,真江菰孢子放散量为 $2.8 \times 10^6 \sim 3.2 \times 10^6$ 个/g,各处理

组间没有显著性差异;随着盐度继续升高,孢子放散量急剧下降,当盐度为 40‰ 时,放散量达到最低值 $(1.8 \pm 0.576) \times 10^6$ 个/g,显著低于其他处理组($P < 0.05$)。盐度对真江菰孢子附着率的影响也呈现相似的变化(图 5 - B),当盐度为 24‰ ~ 36‰ 时,附着率为 83.5% ~ 92.5%,显著高于盐度为 40‰ 时的孢子附着率 $(42.1 \pm 6.32)\%$ ($P < 0.05$)。

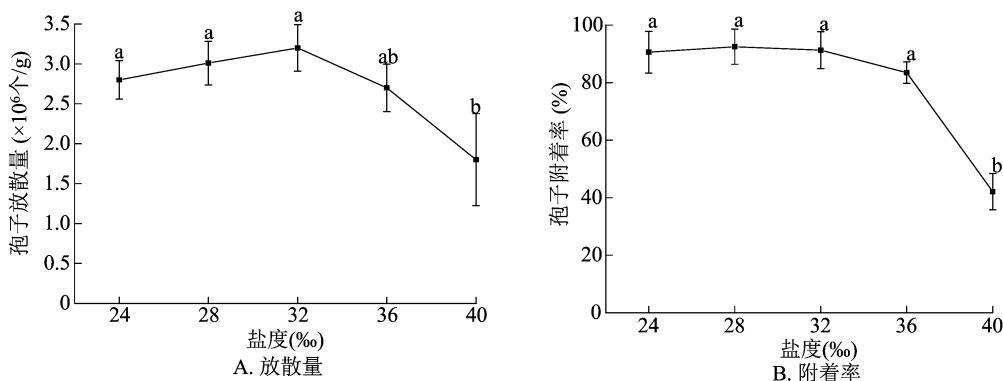
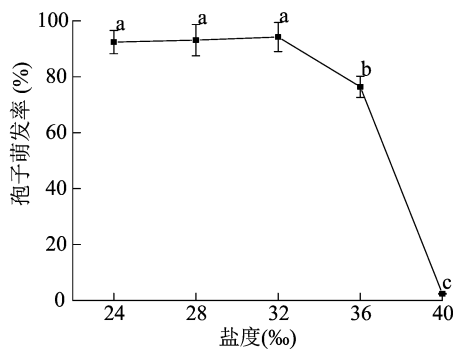


图5 不同盐度对真江菰四分孢子放散量和附着率的影响

如图 6 所示,真江菰孢子萌发率和生长速率随盐度的变化而发生显著变化($P < 0.05$),当盐度为 24‰ ~ 32‰ 时,孢子萌发率、生长速率分别为

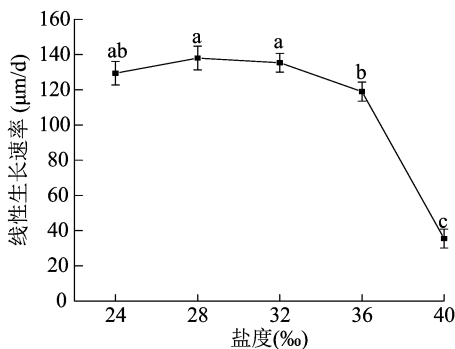
92.4% ~ 94.2%、129.43 ~ 138.02 $\mu\text{m}/\text{d}$,各处理组间无显著性差异;当盐度为 36‰ 时,萌发率为 $(76.4 \pm 3.78)\%$,约为盐度为 32‰ 时的 80%,显著低于盐度

为 24‰ ~ 32‰ 时的处理组, 此时生长速率为 $(118.95 \pm 5.44) \mu\text{m}/\text{d}$, 也受到高盐度抑制; 生长速率和萌发率在盐度为 40‰ 时达到最低值, 分别为



A. 萌发率

$(35.47 \pm 5.38) \mu\text{m}/\text{d}$ 、 $(2.40 \pm 0.13)\%$, 显著低于其他处理组 ($P < 0.05$)。



B. 线性生长速率

图6 不同盐度对真江蓠四分孢子萌发率和线性生长速率的影响

3 结论与讨论

主要环境因子对海洋大型经济海藻孢子放散的影响已有报道^[2,5,10,14-15]。本研究结果显示, 温度、光照度和盐度等对真江蓠四分孢子放散均具有显著影响。当温度为 20 ~ 25 ℃、光照度为 15 ~ 60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、盐度为 24‰ ~ 36‰ 时, 真江蓠四分孢子放散量达到最大值 $2.8 \sim 3.3 \times 10^6$ 个/g, 高达 10^6 个/g 数量级, 与龙须菜 (2.70×10^6 个/g)^[2,14]、皮江蓠^[16] 的放散量相当。孢子是全人工育苗的重要材料, 大量孢子为新个体的产生提供了种源, 并在海带、裙带菜、条斑紫菜和坛紫菜中有大量应用。目前, 江蓠主要的繁育方式是营养繁殖, 采用人工夹段的方式实现, 栽培季节大量苗种的来源成为制约产业发展的瓶颈环节。真江蓠具有典型的三世型生活史, 其中四分孢子体世代 ($2n$) 在表皮可形成大量四分孢子囊, 完全发育成熟后释放四分孢子继而发育成雌雄配子体新个体^[6]。Destombe 等研究发现, 在胁迫条件下, 真江蓠雌雄配子体 (n) 在生长稳定性方面更胜于四分孢子体 ($2n$)^[17]。Zhou 等利用四分孢子实现了龙须菜的室内采孢子育苗, 并在小规模试验中取得了成功^[8]。真江蓠与龙须菜属于近缘物种, 具有相似的生物学特性和相似的四分孢子放散诱导条件, 如具有相同的温度、相似的盐度和相近的光照度^[8,16], 结合本研究结果发现, 真江蓠释放的大量孢子可作为实现室内采孢子育苗的重要原料, 为实现真江蓠有性生殖育苗提供了可能。

在采孢子育苗过程中, 孢子附着率、萌发率和生长速率是重要的 3 个指标。本研究结果显示, 低

温 (15 ~ 25 ℃)、低光照度 [15 ~ 60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 和低盐 (24‰ ~ 32‰) 有利于四分孢子的附着和萌发, 真江蓠孢子附着率高于 85%, 萌发率高于 90%, 与龙须菜四分孢子的发育较为类似^[5,14], 表明真江蓠四分孢子具有较高的活性和适应性, 可在较宽的温度、光照度和盐度范围内生存, 为保障孢子发育成新个体提供了良好的基础。中温 (20 ~ 25 ℃)、高光照度 [60 ~ 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 和低盐度 (24‰ ~ 32‰) 有利于真江蓠孢子后期 (直立体阶段) 幼苗的发育。本研究结果显示, 在适宜环境下真江蓠的线性生长速率高达 $(148.95 \pm 4.28) \mu\text{m}/\text{d}$, 与龙须菜较为类似^[14], 这暗示真江蓠采孢子育苗暂养时间可在较短时间 (不超过 10 d) 内完成。

我国江蓠的栽培以龙须菜、真江蓠和脆江蓠等为主, 调研发现, 受营养繁殖方式的影响, 产业上江蓠栽培存在长期单一苗种使用的现象, 这为产业的发展带来了诸多弊端。在智利共和国沿海, 单一智力江蓠苗种的使用会导致江蓠栽培产量的急剧下滑, Buschman 等分析认为, 多年营养繁殖导致的藻龄偏高是减产的重要原因, 并提出采孢子育苗是重要的解决途径之一^[18]。传统的育苗占用大量的起始材料、劳动力和场地, 在育苗成本上, 采孢子育苗比传统的营养繁殖育苗更具优势^[19]。目前, 基于采孢子育苗等技术手段的遗传育种, 已应用在多个海洋藻类物种中, 如智力江蓠^[18]、龙须菜^[5]。在野生生物资源的修复中, 采孢子繁育也发挥了重要作用, 采用混合采孢子方式, 可在短期内恢复可自我繁殖的自然群体^[20]。诸多优势为探索真江蓠采孢子育苗及优化过程中的培育条件等提供了更加广阔的空间。本研究中, 笔者选择了温度、光照度和

盐度 3 个环境因子,重点探讨了单因素对采孢子重要过程包括孢子放散、附着、萌发和生长等阶段的影响,得到了较优的培养条件,并为真江蓼采孢子育苗提供了可行性和理论支持。

参考文献:

- [1] Fei X G, Lu S, Bao Y, et al. Seaweed cultivation in China [J]. World Aquaculture, 1998, 29: 22 – 24.
- [2] Wang Z Y, Wang G C, Niu J F, et al. Optimization of conditions for tetraspore release and assessment of photosynthetic activities for different generation branches of *Gracilaria lemaneiformis* Bory [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2010, 28 (4): 738 – 748.
- [3] Wu C Y. The seaweed resources of China [M] // Critchley A T, Ohno M. Seaweed resources of the world. Japan: Japan International Cooperation Agency, 1998: 34 – 46.
- [4] 隋正红, 胡依依, 周伟, 等. 龙须菜栽培与遗传育种 [J]. 中国海洋大学学报 (自然科学版), 2020, 50 (9): 98 – 104.
- [5] Provasoli L. Media and prospects for the cultivation of marine algae [M] // Watanabe A, Hattori A. Cultures and collections of algae. Hakone: Japanese Society for Plant Physiology, 1968: 63 – 75.
- [6] 张学成, 秦松, 马家海, 等. 海藻遗传学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 34 – 126.
- [7] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 2020 中国渔业统计年鉴 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2020: 17 – 50.
- [8] Zhou W, Sui Z H, Wang J G, et al. Mass cultivation of economically important red alga *Gracilariopsis lemaneiformis* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from tetraspores and carpospores [J]. Aquaculture, 2016, 460: 25 – 31.
- [9] Hurtado Ponce A Q, Samonte G P, Luhan M R, et al. *Gracilaria* (Rhodophyta) farming in Panay, Western Visayas, Philippines [J]. Aquaculture, 1992, 105 (3): 233 – 240.
- [10] Ye N H, Wang H X, Wang G C. Formation and early development of tetraspores of *Gracilaria lemaneiformis* (Gracilaria, Gracilariaceae) under laboratory conditions [J]. Aquaculture, 2006, 254 (1/2/3/4): 219 – 226.
- [11] Chen N C, Tang L, Guan X W, et al. Thallus sectioning as an efficient monospore release method in *Pyropia yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta) [J]. Journal of Applied Phycology, 2020, 32: 2195 – 2200.
- [12] Polifrone M, de Masi F, Gargiulo G M. Alternative pathways in the life history of *Gracilaria gracilis* (Gracilariales, Rhodophyta) from north – eastern Sicily (Italy) [J]. Aquaculture, 2006, 261 (3): 1003 – 1013.
- [13] Mantri V A, Thakur M C, Kumar M, et al. The carpospore culture of industrially important red alga *Gracilaria dura* (Gracilariales, Rhodophyta) [J]. Aquaculture, 2009, 297 (1/2/3/4): 85 – 90.
- [14] Zhou W, Sui Z H, Wang J G, et al. An orthogonal design for optimization of growth conditions for all life history stages of *Gracilariopsis lemaneiformis* (Rhodophyta) [J]. Aquaculture, 2013, 392/393/394/395: 98 – 105.
- [15] Ramlov F, de Souza J M C, Farias A V F, et al. Effects of temperature, salinity, irradiance, and nutrients on the development of carposporelings and tetrasporophytes in *Gracilaria domingensis* (Kütz.) Sonder ex Dickie (Rhodophyta, Gracilariales) [J]. Botanica Marina, 2012, 55 (3): 253 – 259.
- [16] Subba Rangaiah G. Growth, reproduction and spore shedding in *Gracilaria textorii* (Sur.) J. Agardh of the Visakhapatnam coast [J]. Proceedings of the Indian National Science Academy B, 1983, 49 (6): 711 – 718.
- [17] Destombe C, Godin J, Nocher M, et al. Differences in response between haploid and diploid isomorphic phases of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyta: Gigartinales) exposed to artificial environmental conditions [J]. Hydrobiologia, 1993, 260/261: 131 – 137.
- [18] Buschmann A H, Correa J A, Westermeier R, et al. Red algal farming in Chile: a review [J]. Aquaculture, 2001, 194 (3/4): 203 – 220.
- [19] Alveal K, Romo H, Werlinger C, et al. Mass cultivation of the agar producing alga *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta) from spores [J]. Aquaculture, 1997, 148 (2/3): 77 – 83.
- [20] Glenn E P, Moore D, Brown J J, et al. A sustainable culture system for *Gracilaria parvispora* (Rhodophyta) using sporelings, reef growout and floating cages in Hawaii [J]. Aquaculture, 1998, 165 (3): 221 – 232.