

doi: 10.12131/20180137

• 综述 •

蜈蚣藻属生物学与养殖研究进展

陈素文¹, 冯 彬^{1,2}, 李 婷¹, 张 博¹, 朱长波¹, 杨贤庆¹

(1. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业农村部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东 广州 510300;

2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306)

摘要: 蜈蚣藻属 (*Grateloupia*) 种类多 (中国已报道 42 种), 可食用、药用 (具有清热解毒、驱虫、抗肿瘤、抗病毒、抗凝血、抗氧化等作用), 并可作为提取卡拉胶的工业原料, 是有待于养殖和加工开发的经济红藻。文章综述了蜈蚣藻属分类变动、繁殖生物学、生理生态和养殖的研究现状及存在的问题, 为蜈蚣藻属增养殖及研究开发利用提供参考。

关键词: 蜈蚣藻属; 分类; 繁殖生物学; 养殖

中图分类号: S 917.3

文献标志码: A

文章编号: 2095-0780-(2019)01-0119-05

Research progress in biology and aquaculture of *Grateloupia*

CHEN Suwen¹, FENG Bin^{1,2}, LI Ting¹, ZHANG Bo¹, ZHU Changbo¹, YANG Xianqing¹

(1. Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs;

South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China;

2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: *Grateloupia*, 42 species reported in China, are economic red algae which are widely applied in food, chemical industry and medicine (detoxication, expelling parasite, antioxidant, anticoagulant, antitumor and antioxidation). The paper reports on the research progress in the classification, reproduction, physiology, ecology and breeding, as well as points out the problem of utilization of *Grateloupia*, providing references for the breeding and utilization of *Grateloupia*.

Key words: *Grateloupia*; classification; reproductive biology; breeding

蜈蚣藻属 (*Grateloupia*) 隶属于红藻门、隐丝藻目、海膜科, 广泛分布于世界各地沿海地区^[1]。蜈蚣藻属种类多 (全世界报道 91 种, 中国报道 42 种^[2]), 用途广泛, 可食用、药用 (具有清热解毒、驱虫、抗肿瘤、抗病毒、抗凝血、抗氧化等作用), 并可作为提取卡拉胶的工业原料, 是有待于养殖和加工开发的重要海藻^[3-4]。综合了解蜈蚣藻属的研究现状, 对促进该属藻类的研究、开发和利用具有重要意义。目前对其药用研究进展^[5]、应用和人工养殖前

景^[6]已有报道, 而有关其生物学和海区养殖方面的研究进展尚未见报道。

蜈蚣藻属种类多, 种类形态鉴定存在一定困难^[7-8], 借助分子生物学方法进行种类鉴定后, 该属一些种名一直在改动。如若不关注其分类学方面的变动, 可能会给养殖或加工等研究工作带来一定影响。本文综合概述了国内外关于蜈蚣藻属分类的变动、繁殖生物学、生理生态和养殖的研究现状及存在的问题, 以期对蜈蚣藻属增养殖和加工

收稿日期: 2018-06-21; 修回日期: 2018-08-03

资助项目: 中国水产科学研究院南海水产研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助 (2017YB02); 广东省渔港建设和渔业发展专项项目 (B201601-09); 现代农业产业技术体系建设专项资金 (CARS-50)

作者简介: 陈素文 (1968—), 女, 研究员, 从事海藻生物学及养殖研究。E-mail: chensuwen407@163.com

开发利用提供参考。

1 蜈蚣藻属分类

蜈蚣藻属传统的鉴别方法是依据藻体形态、大小、颜色、质地、分支、固着器、藻体内部结构以及生殖器官等进行种类鉴别^[1,9]。因该属种类外部形态多样,同一种类的形态会因生态环境、地域等不同而差异巨大,仅依靠传统的方法鉴定该属种类显得不足^[7-8]。随着分子生物学技术的发展,藻类分类学家借助 DNA 条形码与传统鉴定相结合的方法进行蜈蚣藻属的种类鉴定^[9-14],修正一些种名^[7,15]并发布新种类^[8,16-18],因此使蜈蚣藻属的分类系统处于变动、不统一状态。蜈蚣藻属分类变动中需要关注的主要是属模式种蜈蚣藻 (*Grateloupia filicina*) 和入侵物种鲎生蜈蚣藻 (*G. doryphora*) 名称的修订、蜈蚣藻属的重新划分以及中国蜈蚣藻属种类的变化。2001 年, Kawaguchi 等^[19]对分布在亚洲东部和意大利的属模蜈蚣藻进行了形态学观察和 *rb-cL* 基因序列的对比分析,将亚洲产的蜈蚣藻定为新种亚洲蜈蚣藻 (*G. asiatica*),此后有的学者采用亚洲蜈蚣藻来替代蜈蚣藻^[20-21],有的学者仍沿用原有名称^[22]。由亚洲东部被带入大西洋的入侵物种鲎生蜈蚣藻,在 2002 年被重新鉴定为带形蜈蚣藻 (*G. turuturu*)^[23],此后大部分文献对这一入侵物种均采用带形蜈蚣藻的名称^[13-14]。1997 年, Kawaguchi^[24]根据形态鉴定结果建议将 *Pachymeniopsis* 并入到蜈蚣藻属,而 2013 年 Gargiulo 等^[25]根据生殖器官结构以及 *rbcL* 分析,建议把蜈蚣藻属分为 5 个属 (*Grateloupia*, *Dermocorynus*, *Pachymeniopsis*, *Phyllymenia* 和 *Prionitis*)。韩国学者 Kim 等^[26]按照 Gargiulo 的建议将披针形蜈蚣藻 (*G. lanceolata*) 改为 *Pachymeniopsis lanceolata*,西班牙学者 Montes 等^[13]也按照 Gargiulo 等的建议恢复了 *Pachymeniopsis* 属,而中国的分类学家仍沿用原来的分类系统,2015 年丁兰平等^[2]仍将披针形蜈蚣藻归到蜈蚣藻属^[2]。《中国海藻志》记载蜈蚣藻属 31 种^[1],随着黄海蜈蚣藻 (*G. huanghaiensis*) 等新增种类的不断发现及一些种名的修订,丁兰平等^[2]报道了 42 种, Cao 等^[17-18]发现新增种类多枝蜈蚣藻 (*G. angusta*) 和异枝蜈蚣藻 (*G. variata*),修订帚状蜈蚣藻 (*G. fastigiata*) 为亚洲蜈蚣藻^[7]、修订对枝蜈蚣藻 (*G. didymecladia*) 为亚栉状蜈蚣藻 (*G. subpectinata*)^[15]。

2 繁殖生物学

2.1 蜈蚣藻的生活史

蜈蚣藻属不同种类的生活史相同,均由双倍体的果孢子体、四分孢子体和单倍体的配子体世代交替出现,四分孢子体和配子体同型^[20,27]。

2.2 孢子萌发

蜈蚣藻属藻类的四分孢子和果孢子的萌发过程相同。不同种类孢子的萌发过程基本相同,孢子在放散附着后萌发成为基本细胞,由基本细胞分裂形成的盘状体生长萌发出直立体(幼苗)。不同种类孢子萌发过程略有不同的是从基本细胞萌发到盘状体阶段,大部分种类如大连蜈蚣藻 (*G. dalianensis*)^[27]和披针形蜈蚣藻^[28]基本细胞都是原地分裂形成盘状体,但也有一些种类如亚洲蜈蚣藻^[20]的基本细胞首先分裂形成丝状体再形成盘状体。细弱蜈蚣藻 (*G. tenuis*) 基本细胞的分裂则两种情况都存在^[29]。带形蜈蚣藻 (*G. turuturu*) 正常萌发形成盘状体阶段没有出现丝状体,但在强光刺激下会产生丝状体^[30]。

2.3 繁殖与生长季节

蜈蚣藻属的种类繁多,分布广泛,因此其繁殖及生长季节也略有差异。迄今为止已报道亚栉状蜈蚣藻、椭圆蜈蚣藻 (*G. elliptica*)、两叉蜈蚣藻 (*G. dichotoma*) 和亚洲蜈蚣藻的繁殖和生长季节^[31-33]。生长在韩国东海岸的亚栉状蜈蚣藻四分孢子体生长旺季为 10 月和 11 月,而果孢子体则为 9 月到翌年 3 月,6—7 月其藻体消失,8 月开始形成新的直立体^[31]。辽宁大连的椭圆蜈蚣藻和两叉蜈蚣藻生长盛期为 6—7 月,成熟期为 5—8 月^[32];亚洲蜈蚣藻 3 月出现幼体,10 月生物量达到最大,繁殖季节为每年的 8—11 月^[33]。汕头南澳的舌状蜈蚣藻 (*G. livida*) 每年 3—4 月生物量达到最大,5—6 月藻体成熟^[34]。

3 影响生长、发育和生理的因素

3.1 温度、光照和盐度的影响

温度和光照对蜈蚣藻属藻类生长、发育具有重要的作用,目前已报道了蜈蚣藻(按重新鉴定命名为亚洲蜈蚣藻)藻体^[35]和丝状体^[22]生长、带形蜈蚣藻丝状体发育成为盘状体和盘状体萌发出直立体^[36]、舌状蜈蚣藻附着孢子萌发和幼苗生长^[34,37]、披针形蜈蚣藻盘状体生长^[28]以及大连蜈蚣藻^[27]、细弱蜈蚣藻^[29]和亚洲蜈蚣藻^[20-21]附着孢子萌发的最适温度和光照条件(表 1)。另外,也报道了带形蜈蚣藻成为外来入侵物种的优势:生长快且对温度的适应范围广,30 ℃ 仍可存活^[38]。

在研究光照对蜈蚣藻属藻类的影响时,大部分实验都将光照周期设置为 12 L : 12 D,而实际上,不同种类不同生长阶段对光照周期的要求有差异,如舌状蜈蚣藻盘状体和幼苗生长最适光照周期为 8~10 h^[37],而蜈蚣藻(亚洲蜈蚣藻)丝状体生长最适光照周期为 24 h^[22]。

盐度对蜈蚣藻属的生长、发育和生理也有影响。已报道舌状蜈蚣藻果孢子放散附着的合适盐度范围为 24~40^[39];

亚洲蜈蚣藻丝状体生长最适盐度为 32^[22]; 亚洲蜈蚣藻藻体生长和光合作用速率在盐度 20 时达到最大^[35]。

3.2 其他因素的影响

Jiang 等^[40]研究了不同二氧化碳 (CO₂) 浓度对舌状蜈蚣藻生长、光合作用和氮吸收的作用, 结果表明舌状蜈蚣藻用 HCO₃⁻ 作为光合作用的无机碳源, 过高或过低的 CO₂ 浓度均不利于生长和光合作用。

Yokoya 和 Handro^[41]的研究表明植物生长素 2,4-二氯苯氧乙酸 (2,4-D) 或吲哚-3-乙酸和细胞分裂素 6-苄氨基嘌呤混合 (1 : 5 mg·L⁻¹) 对两叉蜈蚣藻直立体生长具有促进作用。Garcia-Jimenez 等^[42]研究报道了茉莉酮酸甲酯诱导复瓦蜈蚣藻 (*G. imbricata*) 果孢子形成的分子机制。

4 人工繁殖与养殖

从 20 世纪 80 年代至今, 对蜈蚣藻属一些种类的人工繁殖和养殖实验从未间断。采集孢子进行苗种培育^[43]、切碎盘状体和直立体产生丝状体再由丝状体培育出苗种^[44-45]、采用原生质体和愈伤组织进行苗种培育^[46-47]和藻体切段作为苗种^[48]的繁殖方法, 在蜈蚣藻属一些种类的应用已证明可行。一些种类的养殖实验随着苗种培育的进行而开展。如右田清治^[49]将蜈蚣藻 (亚洲蜈蚣藻) 孢子萌发成的盘状体切碎后泼洒于紫菜网和牡蛎壳上, 在室内培养 1 个月后放于海区养殖, 2 个月后藻体可达 15 cm; 林江崑^[50]把室内培养到 1 cm (约 2 个月) 的蜈蚣藻 (亚洲蜈蚣藻) 苗夹到绳子里吊养于海区, 2 个月后藻体达到上市规格 (25 cm)。Iima

等^[44]采用同样方法进行顶状蜈蚣藻的养殖, 2 个月 after 在牡蛎壳上的藻体长度达 12 cm; Huang 等^[47]把带形蜈蚣藻的愈伤组织切碎泼洒在紫菜网上进行苗种培养 (42~56 d) 后吊养于海区, 5 个月后藻体长度达 110 cm; 白凯强等^[51]进行了披针形蜈蚣藻与紫贻贝的混养实验。

从蜈蚣藻属存在的多种人工繁殖方式及一些养殖实验结果可以看出, 该属藻类具有较强的繁殖生长能力, 具备进行养殖的优势, 但是到目前为止, 中国尚未有进行规模化苗种生产与养殖的蜈蚣藻属种类。

5 存在的问题与展望

随着 DNA 条形码的应用, 蜈蚣藻属的分类取得了较大进展, 但由此带来了分类系统的变动, 如未引起从事藻类培养、加工研究人员关注的话, 则可能会影响相关文献的查询或研究成果的报道。如亚洲东部属模式种蜈蚣藻修订为亚洲蜈蚣藻, 若查阅资料时仍按蜈蚣藻种名检索, 则会忽略或遗漏以亚洲蜈蚣藻种名发表的相关文献, 且在发表自己的研究成果时仍按蜈蚣藻这个学名而未能及时更新。另外, 如不清楚在近几年发表的外国文献中已将披针形蜈蚣藻从蜈蚣藻属中移出, 也可能会查漏相关的研究信息。总之, 对蜈蚣藻属进行研究时应关注其多变的分类系统。

蜈蚣藻属种类多, 有些种类繁殖生长能力强且藻体大 (可达 1 m 以上), 容易形成优势种类, 如带形蜈蚣藻、复瓦蜈蚣藻和披针形蜈蚣藻在南非、欧洲、北美等地被作为来自于亚洲东部的入侵物种进行研究报道^[13-14,38,52]。每年

表1 蜈蚣藻属一些种类生长发育的适宜温度和光照条件

Tab.1 Optimum temperature and light for growth and development of some species of <i>Grateloupia</i>				
种类 species	生长发育阶段 developmental stage	温度/℃ temperature	光照强度/ $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ light intensity	参考文献 Reference
亚洲蜈蚣藻 <i>G. asiatica</i>	藻体	23	100	[35]
亚洲蜈蚣藻 <i>G. asiatica</i>	丝状体	20	31.25	[22]
带形蜈蚣 <i>G. turuturu</i>	丝状体到盘状体	25	60	[36]
带形蜈蚣藻 <i>G. turuturu</i>	盘状体到直立体	20	60	[36]
大连蜈蚣藻 <i>G. dalianensis</i>	附着孢子到直立体	16	93.75~125	[27]
细弱蜈蚣藻 <i>G. tenuis</i>	附着孢子到直立体	24	120	[29]
亚洲蜈蚣藻 <i>G. asiatica</i>	附着孢子到直立体	20~25	42~80	[20-21]
舌状蜈蚣藻 <i>G. livida</i>	附着孢子到直立体	25	62.5	[34]
舌状蜈蚣藻 <i>G. livida</i>	附着孢子到幼苗	18	35	[37]
披针形蜈蚣藻 <i>G. lanceolata</i>	盘状体到直立体	15	80	[28]

注: 文献中光照强度单位为 lx 的, 根据公式 $1\,000\text{ lx}=12.5\,\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 换算; 文献[22]和[35]中蜈蚣藻根据新的命名改为亚洲蜈蚣藻

Note: It was changed to $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ according to the formula $1\,000\text{ lx}=12.5\,\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ for the unit of light intensity of Reference [22], [27] and [34]. *G. filicina* of Reference [22] and [35] was changed to *G. asiatica* according to revision.

2—4月,在广东汕头南澳、福建东山的养殖筏架或浮网上附着生长大量蜈蚣藻属的种类(调查结果另文发表)。这些蜈蚣藻属种类目前未能被充分利用而造成资源浪费。蜈蚣藻属的一些种类作为食用海藻(海藻沙拉)在日本和韩国深受欢迎,但中国大部分沿海居民只把其当成药物,没有大量食用。这是其资源未被充分利用的因素之一,也是其未被规模化养殖的原因。另外,虽然对蜈蚣藻属的药用、营养成分以及提取方法已有较多的研究报道^[3-4,53-54],对该属藻类加工业的发展已引起人们的关注,但因蜈蚣藻的养殖没能形成规模,仅仅依靠自然海区的资源量难以维持和促进其加工业的发展。这也是蜈蚣藻属养殖和加工开发中存在的问题。

中国居民食用海藻以煮汤为主,但蜈蚣藻属做汤没有紫菜鲜甜,这是其未能作为食用海藻的原因之一。然而,蜈蚣藻属的舌状蜈蚣藻、披针形蜈蚣藻等制作成凉拌菜或炒菜有海带等藻类无法比拟的爽滑口感,使其在日本和韩国市场深受青睐。长茎葡萄蕨藻(海葡萄, *Caulerpa lentillifera*)仅适于制作凉拌菜,20世纪70年代在日本开始养殖并广受欢迎(中国于2006年从日本引进养殖^[55])。在中国海南省有海葡萄的自然分布,却未被利用。近年在兴起海葡萄养殖热潮后,才有采集海南分布的海葡萄进行养殖实验的报道^[56]。从海葡萄的事例可得到启发,蜈蚣藻属种类食用市场的拓展,应像海葡萄一样宣传推广,将蜈蚣藻属中食用口感好的种类加工成海洋蔬菜,让更多的人品尝并宣传其食用方法,拓展其消费市场,从而促进其养殖业的发展。在倡导绿色食品、发展海洋药物以及中国素食者逐年增加的新形势下,开发利用多种海藻是一种必然趋势。蜈蚣藻属种类多且用途广泛,随着该属藻类活性物质提取和食品加工研究的深入开展,对该属藻类的食用以及加工利用会逐渐增加,从而将带动该属藻类养殖和加工业的发展。

参考文献:

- [1] 夏邦美. 中国海藻志·第二卷·红藻门·第三册·石花菜目·隐丝藻目·胭脂藻目[M]. 北京: 科学出版社, 2004: 59-81.
- [2] 丁兰平, 黄冰心, 王宏伟. 中国海洋红藻门新分类系统[J]. 广西科学, 2015(2): 164-188.
- [3] TANG L, CHEN Y, JIANG Z, et al. Purification, partial characterization and bioactivity of sulfated polysaccharides from *Grateloupia livida*[J]. Int J Biol Macromol, 2017, 94(Pt A): 642-652.
- [4] KANIMOZHI S, SRIDHAR S. Antioxidant and antibacterial activities of ethyl acetate extract from the thallus of *Grateloupia doryphora* collected from Kovalum seashore, Tamilnadu[J]. Int J Curr Res, 2017, 9(3): 47846-47852.
- [5] 方玉春, 赵峡, 王顺春. 蜈蚣藻药用研究进展[J]. 中国海洋药物, 2011, 30(2): 58-61.
- [6] 李卫东, 吴茜, 蒋丹, 等. 蜈蚣藻属海藻的应用及人工养殖前景展望[J]. 河北渔业, 2012(11): 48-54.
- [7] 李芳, 姜朋, 赵树雨, 等. 帚状蜈蚣藻的修订研究——基于形态观察和 *rbcL* 序列分析[J]. 水生生物学报, 2016, 40(6): 1249-1256.
- [8] ZHAO D, WANG H W, SHENG Y W, et al. Morphological observation and *rbcL* gene sequences studies of two new species, *Grateloupia dalianensis* H. W. Wang et D. Zhao, sp. nov. and *G. yinggehaiensis* H. W. Wang et R. X. Luan, sp. nov. (Halymeniaceae, Rhodophyta) from China[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2012, 31(2): 109-120.
- [9] KANG P J, NAM K W. Notes on two marine algal Halymeniacean species from Korea[J]. JFMSE, 2015, 27(6): 1593-1601.
- [10] NELSON W A, KIM S Y, D'ARCHINO R, et al. The first record of *Grateloupia subpectinata* from the New Zealand region and comparison with *G. prolifera*, a species endemic to the Chatham Islands[J]. Botanica Marina, 2013, 56(5/6): 507-513.
- [11] YANG M Y, HAN E G, KIM M S. Molecular identification of *Grateloupia elliptica* and *G. lanceolata* (Rhodophyta) inferred from plastid *rbcL* and mitochondrial COI genes sequence data[J]. Genes Genom, 2013, 35(2): 239-246.
- [12] YANG M Y, KIM M S. Taxonomy of *Grateloupia* (Halymeniales, Rhodophyta) by DNA barcode marker analysis and a description of *Pachymeniopsis volvita* sp. nov.[J]. J Appl Phycol, 2015, 27(3): 1373-1384.
- [13] MONTES M, RICO J M, GARCÍA-VAZQUEZ E, et al. Molecular barcoding confirms the presence of exotic Asian seaweeds (*Pachymeniopsis gargiuli* and *Grateloupia turuturu*) in the Cantabrian Sea, Bay of Biscay[J]. Peer J, 2017, 5: e3116.
- [14] BOLTON J J, de CLERCK O, FRANCIS C M, et al. Two newly discovered *Grateloupia* (Halymeniaceae, Rhodophyta) species on aquaculture rafts on the west coast of South Africa, including the widely introduced *Grateloupia turuturu*[J]. Phycologia, 2016, 55(6): 659-664.
- [15] 刘芳, 田伊林, 王宏伟. 对枝蜈蚣藻的修订研究——基于形态特征和基因序列分析[J]. 水生生物学报, 2017, 41(6): 1273-1281.
- [16] WANG H W, GUAN Y, ZHAO F Q, et al. *Grateloupia huanghaiensis* sp. nov. (Halymeniaceae, Rhodophyta), a peculiar new species from China[J]. Mar Biol Res, 2015, 11(4): 396-404.
- [17] CAO C C, LIU M, GUO S R, et al. *Grateloupia ramosa* Wang & Luan sp. nov. (Halymeniaceae, Rhodophyta) a new species from China based on morphological evidence and comparative *rbcL* sequences[J]. Chinese J Oceanol Limnol, 2016, 34(2): 283-294.
- [18] CAO C C, LI Y Z, WANG H W. Morphological observation, life history and *rbcL* gene sequence analysis of a new species, *Grateloupia variata* sp. nov. (Halymeniaceae, Rhodophyta) from Qingdao, China[J]. Mar Biol Res, 2016, 12(4): 443-453.
- [19] KAWAGUCHI S, WANG H W, HORIGUCHI T, et al. A comparative study of the red alga *Grateloupia filicina* (Halymeniaceae) from the northwestern Pacific and Mediterranean with the description of *Grateloupia asiatica*, sp. nov.[J]. J Phycol, 2001, 37(3): 433-442.
- [20] 王宏伟, 李雅卓, 曹翠翠, 等. 亚洲蜈蚣藻 (*Grateloupia asiatica* Kawaguchi et Wang) 孢子发育及生活史的研究[J]. 辽宁师范大

- 学报(自然科学版), 2014, 37(2): 246-251.
- [21] ADHARINI R I, KIM H G. Developmental pattern of crust into upright thalli of *Grateloupia asiatica* (Halymeniaceae, Rhodophyta)[J]. J Appl Phycol, 2014, 26(4): 1911-1918.
- [22] 杨晋, 骆其君, 邱成功, 等. 温度、盐度、光照对蜈蚣藻丝状体生长的影响[J]. 生物学杂志, 2015(2): 65-69.
- [23] GAVIO B, FREDERICQ S. *Grateloupia turuturu* (Halymeniaceae, Rhodophyta) is the correct name of the non-native species in the Atlantic known as *Grateloupia doryphora*[J]. Eur J Phycol, 2002, 37: 349-359.
- [24] KAWAGUCHI S. Taxonomic notes on the Halymeniaceae (Gigartinales, Rhodophyta) from Japan. III. Synonymization of *Pachymeniopsis* Yamada in Kawabata with *Grateloupia* C. Agardh[J]. Phycol Res, 1997, 45(1): 9-21.
- [25] GARGIULO G M, MORABITO M, MANGHISI A. A re-assessment of reproductive anatomy and postfertilization development in the systematics of *Grateloupia* (Halymeniales, Rhodophyta)[J]. Cryptogamie Algologie, 2013, 34(1): 3-35.
- [26] KIM SY, MANGHISI A, MORABITO M, et al. Genetic diversity and haplotype distribution of *Pachymeniopsis gargiuli* sp. nov. and *P. lanceolata* (Halymeniales, Rhodophyta) in Korea, with notes on their non-native distributions[J]. J Phycol, 2014, 50(5): 885-896.
- [27] 贾潇博, 姜朋, 周汝金, 等. 大连蜈蚣藻孢子发育及生活史的研究[J]. 海洋科学, 2016, 40(10): 25-32.
- [28] 田伊林, 刘雨薇, 王宏伟. 披针形蜈蚣藻 (*Grateloupia lanceolata*) 的早期发育及其生活史[J]. 海洋与湖沼, 2017, 48(1): 113-121.
- [29] 曹翠翠, 赵凤琴, 郭少茹, 等. 主要环境因子对细弱蜈蚣藻 (*Grateloupia tenuis*) 孢子发育的影响及生活史的研究[J]. 海洋与湖沼, 2015, 46(2): 298-304.
- [30] 姜春梅. 带形蜈蚣藻 (*Grateloupia turuturu*) 果孢子及盘状体发育研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2011: 28-29.
- [31] ADHARINI R I, KIM J, KANDASAMY G, et al. Seasonal growth and reproductive status of *Grateloupia subpectinata* (Rhodophyta) on the east coast of Korea[J]. Fish Aquat Sci, 2016, 19(1): 1-8.
- [32] 王宏伟, 戚贵成. 辽宁沿海蜈蚣藻属的初步研究[J]. 辽宁师范大学学报(自然科学版), 2009, 32(2): 231-234.
- [33] 王宏伟, 刘雨薇, 王晨, 等. 亚洲蜈蚣藻 (*Grateloupia asiatica* Kawaguchi et Wang) 的个体生态学研究[J]. 辽宁师范大学学报(自然科学版), 2017, 40(1): 83-88.
- [34] 陈伟洲, 宋志民, 黄中坚. 温度、光照强度对舌状蜈蚣藻早期发育的影响[J]. 南方水产科学, 2013, 9(6): 14-19.
- [35] WONG S L, CHANG J. Salinity and light effects on growth, photosynthesis, and respiration of *Grateloupia filicina* (Rhodophyta)[J]. Aquaculture, 2000, 182(3): 387-395.
- [36] WEI X J, SHUAI L M, LU B J, et al. Effects of temperature and irradiance on filament development of *Grateloupia turuturu* (Halymeniaceae, Rhodophyta)[J]. J Appl Phycol, 2013, 25(6): 1881-1886.
- [37] 陈素文, 张文文, 郭永坚, 等. 水流和光照条件对舌状蜈蚣藻果孢子萌发生长的影响[J]. 渔业科学进展, 2017, 38(6): 112-118.
- [38] KRAEMER G, YARISH C, KIM J K, et al. Life history interactions between the red algae *Chondrus crispus* (Gigartinales) and *Grateloupia turuturu* (Halymeniales) in a changing global environment[J]. Phycologia, 2017, 56(2): 176-185.
- [39] 宋志民, 陈伟洲, 刘涛. 温度、光强和盐度对舌状蜈蚣藻果孢子放散与附着的影响[J]. 海洋湖沼通报, 2013(1): 90-96.
- [40] JIANG H, ZOU D, LI X. Growth, photosynthesis and nutrient uptake by *Grateloupia livida* (Halymeniales, Rhodophyta) in response to different carbon levels[J]. Phycologia, 2016, 55(4): 462-468.
- [41] YOKOYA N S, HANDRO W. Effects of auxins and cytokinins on tissue culture of *Grateloupia dichotoma* (Gigartinales, Rhodophyta)[J]. Hydrobiologia, 1996, 326(1): 393-400.
- [42] GARCIA-JIMENEZ P, MONTERO-FERNÁNDEZ M, ROBAINA R R. Molecular mechanisms underlying *Grateloupia imbricata* (Rhodophyta) carposporogenesis induced by methyl jasmonate[J]. J Phycol, 2017, 53(6): 1340-1344.
- [43] ADHARINI R I, KIM H G. Growth of gametophytes and sporophytes of *Grateloupia subpectinata* (Rhodophyta) in culture[J]. Ocean Sci J, 2016, 51(3): 477-483.
- [44] IIMA M, KINOSHITA T, KAWAGUCHI S, et al. Cultivation of *Grateloupia acuminata* (Halymeniaceae, Rhodophyta) by regeneration from cut fragments of basal crusts and upright thalli[J]. J Appl Phycol, 1995, 7(6): 583-588.
- [45] SHAO K, WANG J, ZHOU B. Production and application of filaments of *Grateloupia turuturu* (Halymeniaceae, Rhodophyta)[J]. J Appl Phycol, 2004, 16: 431-437.
- [46] LAFONTAINE N, MUSSIO I, RUSIG AM. Production and regeneration of protoplast from *Grateloupia turuturu* Yamada (Rhodophyta)[J]. J Appl Phycol, 2011, 23: 17-24.
- [47] HUANG W, FUJITA Y, NINOMIYA M, et al. Seed production and cultivation of *Grateloupia turuturu* (Cryptonemiales, Rhodophyta) by callus culture[J]. Bull Mar Sci Fish, 1999, 19: 1-7.
- [48] 张丽娟. 舌状蜈蚣藻切段离体再生的初步研究[J]. 集美大学学报(自然版), 2000, 5(3): 35-39.
- [49] 右田清治. 座の再生による紅藻ムカデノリの養殖[J]. 日本水産学会誌, 1988, 54(11): 1923-1927.
- [50] 林江崑. 蜈蚣藻的养殖[J]. 中国水产(台湾), 1992(482): 63-65.
- [51] 白凯强, 韩军军, 林庆莹, 等. 不同养殖密度对紫贻贝和披针形蜈蚣藻生态混养的影响[J]. 海洋渔业, 2017, 39(4): 454-462.
- [52] MONTES M, RICO J M, VÁZQUEZ E G. Morphological and molecular methods reveal the Asian alga *Grateloupia imbricata* (Halymeniaceae) occurs on Cantabrian Sea shores (Bay of Biscay)[J]. Phycologia, 2016, 55(4): 365-370.
- [53] CECILE L G, JEAN-PASCAL B, CLAIRE D M, et al. Soft liquefaction of the red seaweed *Grateloupia turuturu* Yamada by ultrasound-assisted enzymatic hydrolysis process[J]. J Appl Phycol, 2016, 28(4): 2575-2585.
- [54] SUN Y, CHEN X, CHENG Z, et al. Degradation of polysaccharides from *Grateloupia filicina* and their antiviral activity to avian leucosis virus subgroup J[J]. Mar Drugs, 2017, 15(11): 1-17.
- [55] 王海阳, 唐贤明, 金月梅, 等. 长茎葡萄蕨藻培养条件的研究[J]. 海洋湖沼通报, 2017(6): 129-136.
- [56] 姜芳燕, 宋文明, 杨宁, 等. 长茎葡萄蕨藻的人工养殖技术研究[J]. 热带农业科学, 2014, 34(8): 99-103.