

光照对脆江蓠生长及光合色素含量的影响

卢晓^{1,2} 李美真^{1*} 徐智广¹ 王翔宇¹

⁽¹⁾ 山东省海水养殖研究所藻类中心实验室, 青岛 266002)

⁽²⁾ 中国海洋大学水产学院, 青岛 266003)

摘要 将福建宁德海区人工养殖的脆江蓠分别于40、80、120、160、200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 光照下进行培养。测定其相对生长速率、干重、光合色素含量、光合作用速率等指标, 并绘制光合作用曲线, 计算其光饱和点和光补偿点。结果表明, 在低光照(40 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)下, 脆江蓠呈现负生长, 但光合色素含量较高; 短期(7 d)内, 80~120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 的光照强度适宜脆江蓠生长, 相对生长速率显著高于其他光强, 光合色素含量也显著高于高光强各组; 经长期(14~28 d)培养, 高光强(160~200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)下的脆江蓠相对生长速率和光合色素含量逐渐升高, 随光照增强, 藻体干重不断增大, 在200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 下干重达到最大; 20℃时, 脆江蓠呼吸作用速率为 $0.07 \pm 0.03 \mu\text{mol O}_2/\text{g} \cdot \text{min}$, 最大光合作用速率为 $0.40 \pm 0.12 \mu\text{mol O}_2/\text{g} \cdot \text{min}$, 光补偿点为 $35 \pm 15 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 光饱和点为 $200 \pm 60 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。

关键词 脆江蓠 相对生长速率 光合色素 光合作用

中图分类号 S968.43

文献标识码 A

文章编号 1000-7075(2013)01-0145-06

Impact of light intensity on growth and levels of photosynthetic pigments of *Gracilaria chouae*

LU Xiao^{1,2} LI Mei-zhen^{1*} XU Zhi-guang¹ WANG Xiang-yu¹

⁽¹⁾ Algae Research Center, Mariculture Institute of Shandong Province, Qingdao 266002)

⁽²⁾ College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003)

ABSTRACT The impact of light intensity on growth and biomass of *Gracilaria chouae* were studied under laboratory conditions. It was found that *G. chouae* could not keep long term growth at a low light intensity (40 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$). In a short time (<7 d), *G. chouae* achieved the rapidest grow that 80~120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, and the content of photosynthetic pigment was greater than the other treatments. In a longer period (14~28 d), the relative growth rate and the content of photosynthetic pigment of *G. chouae* increased with higher light intensities. Their dry weight reached the peak at 200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$. The highest photosynthetic rate and respiration rate of *G. chouae* were obtained at $0.40 \pm 0.12 \mu\text{mol O}_2/\text{g} \cdot \text{s}$, and $0.07 \pm 0.03 \mu\text{mol O}_2/\text{g} \cdot \text{s}$ respectively. The light saturation and compensation points of *G. chouae* were $200 \pm 60 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ and $35 \pm 15 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, respectively.

国家海洋公益项目(200905020;200905019;201105008-2)和国家863项目(2012AA10A413)共同资助

* 通讯作者。E-mail: li-meizhen@163.com, Tel: 13668895515

收稿日期: 2012-10-12; 接受日期: 2012-12-13

作者简介: 卢晓(1988-), 女, 研究生, 主要从事大型海藻生理研究。E-mail: sarah0502@sian.com, Tel: 15318789919

KEY WORDS *Gracilaria chouae* Light intensity Relative growth rate
Photosynthetic pigment Photosynthesis

脆江蓼 *Gracilaria chouae* (Zhang et, Xia) 属红藻门 Rhodophyta、红藻纲 Rhodophyceae、真红藻亚纲 Florideophycidae、杉藻目 Gigartinales、江蓼科 Gracilariaceae、江蓼属 *Gracilaria*，为我国特有暖水性藻类，自然分布于浙江、台湾、福建、广东、海南等省沿海海域，多生长在潮间带石沼中或潮下带(陈 锤 2001)。脆江蓼不仅具有较高的生态价值，在快速生长的同时可大量吸收养殖池塘氮、磷、碳等生源要素，改善池塘水质，其藻体本身还具有较高的经济价值，不仅是制造琼胶的原料，还是养殖鲍的优质饵料。

近年来，我国的福建沿海已开展了脆江蓼的规模化筏式养殖，创造了较高的经济效益。2006年，本实验室首次将脆江蓼养殖种群从福建引入山东池塘，并栽培成功。在夏季高温期，藻体也能快速生长，填补了北方海区夏季池塘无大型海藻养殖的空白(王志刚等 2010; 胡凡光等 2011)。但由于脆江蓼的基础生物学研究尚欠缺，限制了其产业规模和健康稳定发展。目前，国内外对脆江蓼的研究较少，主要集中在脆江蓼的池塘养殖方法(Glenn *et al.* 1998, Nelson *et al.* 2001; 胡凡光等 2011)、生态修复功能(Glenn *et al.* 1999, 詹冬梅等 2011)、脆江蓼凝集素性质的研究(郑 怡等 2002)及脆江蓼营养细胞的超微结构(郑 怡等 1998)等方面，而在脆江蓼生长生理方面则仅有一篇关于温度、盐度对其生长影响的研究(金玉林等 2012)。作者研究了不同光照强度下脆江蓼的生长情况及生理指标的变化，为脆江蓼的人工栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

脆江蓼于2012年2月28日采于福建宁德罗源湾人工养殖海区，用泡沫箱包装，于4~8℃低温下，24 h内运回青岛实验室。

1.2 实验方法

在实验室中将脆江蓼藻体用清洁海水冲洗干净，剔除杂质。在室温、光照强度约为 $80 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 的玻璃水槽中充气预培养4d后，选取健康一致的藻体进行实验。实验前，用消毒海水冲洗干净，剪成2~3cm藻段，用1000 ml三角瓶进行培养。每瓶内盛800 ml f/2 培养液(培养海水煮沸消毒)(Guillard 1975)，加入1.5 g藻体，且每瓶中藻体尖端、中部和基部的藻段数量相当。设置40、80、120、160和 $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 5个光照处理组，每组3个平行。在光周期为12L:12D，温度20℃的光照培养箱中充气培养，每7d更换培养液两次。光合色素含量实验依照相同条件处理。共培养28 d，每隔7 d测定一次鲜重和光合色素含量，培养28 d后测藻体干重。另外，在预培养结束时进行光合作用速率的测定。

1.2.1 相对生长速率测定

用每次实验中测得的藻体鲜重计算相对生长速率，计算公式如下(李合生等 2007)：

$$\text{相对生长速率}(\text{d}^{-1}) = \frac{\ln W_t - \ln W_0}{t - t_0}$$

式中， W_0 为实验开始时藻体鲜重(g)， W_t 为实验结束时藻体鲜重(g)， t 为实验结束时的天数(d)， t_0 为实验开始时的天数(d)。

1.2.2 干重的测定

称量瓶重量记为 W 。放入样品，开盖，105℃下烘干2 h，80℃下烘至恒重，记为 W' (李合生等 2007)。计算公式为： $DW(\text{g}) = W' - W$

1.2.3 光合色素含量的测定(张学成等 1993)

1.2.3.1 藻胆蛋白含量

用反复冻融法测藻胆蛋白含量。取0.1g藻体加4ml磷酸缓冲液(pH=7.8)，冰浴研磨。在-20℃和4℃

下反复冻融 6 次后,用台式离心机在 4℃、4 000 r/min 下离心 20min。取上清液,以磷酸缓冲液为参比,测其 565、620、652、750nm 下的吸光度值。并用以下公式计算藻红蛋白(PE)、藻蓝蛋白(PC)和别藻蓝蛋白(APC)含量:

$$C_{PC}(\text{mg/g} \cdot \text{FW}) = (0.187A_{620} - 0.089A_{652}) \times V/m$$

$$C_{APC}(\text{mg/g} \cdot \text{FW}) = (0.196A_{652} - 0.041A_{620}) \times V/m$$

$$C_{PE}(\text{mg/g} \cdot \text{FW}) = (0.104A_{565} - 0.253C_{PC} - 0.088C_{APC}) \times V/m$$

1.2.3.2 叶绿素 a 含量

在上述沉淀中加入 4 ml 的 80% 丙酮,避光放置,提取 10 min,离心(4 000 r/min, 20 min),得粗提液,测 663、645、630 nm 的吸光度。用以下公式计算:

$$C_a(\text{mg/g} \cdot \text{FW}) = [12.7(A_{663} - A_{750}) - 2.69(A_{645} - A_{750})] \times V/m$$

1.2.4 光合作用速率的测定

在预培养 24 h 后的藻体中随机选取 4 个样品测定光合作用速率,绘制光合作用曲线,并计算其光饱和点和光补偿点。光合放氧的测定采用汉莎公司生产的氧电极。使用氧电极配套的 LED 灯为光源,光强梯度为 10、20、40、60、80、100、200、300、500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。测定呼吸作用时,关闭光源,用不透光的布罩套住反应器。通过循环恒温水浴将温度控制在 20℃,循环恒温水浴采用德天佑 DTY-5a 型智能恒温循环器。光合反应介质为过滤灭菌的自然海水。取 0.1 g 藻体剪成 3~5 mm 小块,在弱光下恢复一段时间,以降低藻体损伤的影响。反应介质体积为 2 ml。P-I 曲线通过以下公式得出(Henley 1993):

$$P_n = P_{\max} \times \tanh(a \times I / P_{\max}) + Rd$$

式中, P_n 为光合作用速率, P_{\max} 为最大光合作用速率, Rd 为呼吸作用速率, a 为低光照下的光能利用率。并用以下公式分别计算光饱和点和光补偿点:

$$I_k = P_{\max} / a$$

$$I_c = Rd / a$$

1.3 数据处理

采用 SPSS 软件对测得的实验数据进行统计和单因子方差分析,设显著性水平为 95%。

2 实验结果

2.1 光照对脆江蕨相对生长率的影响

各组在脆江蕨 28 d 中的相对生长率见图 1。如图 1 所示,40 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 光照条件下,脆江蕨相对生长速率虽有上升但均为负值;随着培养时间的延长,80~120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 光照下,相对生长速率呈现下降的趋势;160~200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 光照下,相对生长速率呈现先升后降的趋势。培养至第 7 天时,120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的相对生长速率较大;第 14 天时,高光强(160~200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)处理组的相对生长速率较大,200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的相对生长速率最大;培养第 21 天,160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的相对生长速率最高,高光强(160~200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)处理组的相对生长速率显著高于其他处理组;培养第 28 天,各组随光照增强,相对生长速率不断增大。

由数据的差异性分析结果显示,培养第 7 天,80~120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的相对生长率显著高于其他各组;第 14 天,200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的相对生长率显著高于其他各组;第 21 天,160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的相

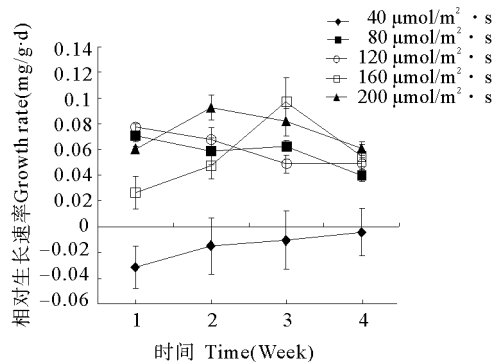


图 1 不同光照条件下脆江蕨的相对生长速率
Fig. 1 Relative growth rate of *G. chouae* at five light intensities ($n=3$)

对生长率显著高于 $120 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 光照下的相对生长率;第 28 天,除 $40 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组外,其他各组相对生长率无显著差异;在整个实验过程中, $40 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的相对生长率均显著低于其他各组 ($P < 0.05$)。

2.2 光照对脆江蓠干重的影响

培养 28d 后称量各组脆江蓠的干重见图 2。随光照的增强,藻体的干重不断增大,光照 $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 时,藻体干重最大,达 1.27g 。数据的差异性分析结果显示,干重在组间差异显著,具体表现为:光照 $40 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 时藻体干重显著低于其他各组 ($P < 0.05$),光照 $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 时藻体干重显著高于其他各组 ($P < 0.05$)。

2.3 光照对脆江蓠光合色素的影响

图 3 表示第 7、14、21、28 天时藻体的色素含量。由图可见,藻体光合色素含量在 $80 \sim 160 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 范围内随光照的升高而降低; 40 和 $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组在培养初期色素含量较低,低于其他 3 组。随着培养时间的延长,色素含量逐渐升高。最后随光强的升高色素含量呈现先降低后升高的趋势。第 28 天时, $40 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组已经死亡,故缺少该组数据。

数据的差异性分析结果显示,光合色素含量在组间差异显著,具体表现为:培养前 14d, 80 、 $120 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的叶绿素 a 含量显著高于其他各组;培养第 28 天, 120 、 $160 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的叶绿素 a 含量显著低于 80 和 $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组。第 7 天, 80 、 $120 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的 PC 含量显著高于其他各组;第 14 天, $160 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的 PC 含量显著低于 40 、 $80 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组, $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组显著低于 $80 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组;第 28 天, 120 、 $160 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的 PC 含量显著低于 $80 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组 ($P < 0.05$)。

2.4 脆江蓠光合作用曲线

由图 4 可见,随光照的增强,脆江蓠的光合作用速率呈现先升高后趋于平稳的趋势。在 20°C 下,脆江蓠呼吸作用速率为 $0.07 \pm 0.03 \mu\text{mol O}_2/\text{g} \cdot \text{s}$,最大光合作用速率为 $0.40 \pm 0.12 \mu\text{mol O}_2/\text{g} \cdot \text{s}$;经计算得,光补偿点为 $35 \pm 15 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,光饱和点为 $200 \pm 60 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。

3 讨论

由研究结果可知,14~28d 在低光照强度不适宜脆江蓠的生长;短期(14d)内, $80 \sim 120 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 的光照强度适宜脆江蓠生长;经长期(14~28d)培养,高光强($160 \sim 200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)下脆江蓠也有较高的相对生长速率;相对生长速率随光照的增强而增大;藻体干重也随着光照的增强而增加。可见,脆江蓠对光照的耐受范围广,对强光照有一定适应能力。这与其在养殖中既有在光照较弱条件下的底播增殖方法(王志刚等 2010;胡凡光等 2011),又有在光照较强条件下的浮笼养殖方法(Glenn *et al.* 1998)相适应。在池塘养殖中,随水深的减少,UVB 的强度随之增加。研究表明,UVB 会破坏叶绿体结构,抑制红藻正常生长(Schmidt *et al.* 2010)。研究中也观察到在高光照($120 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 以上)下,脆江蓠虽生长迅速,但尖端容易变白,并伴有幼枝断裂现象。脆江蓠作为南方暖水性藻类,可在夏季填补北方海区池塘养殖无大型海藻的空白,所以北方一般在 5 月中旬~10 月的春夏季高温期进行脆江蓠的养殖。鉴于以上分析,底播增殖的方法更适于北方的脆江蓠池塘养殖。在不同光照下脆江蓠的干重的实验结果中, 80 、 120 和 $160 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 处理组的干重相近,可

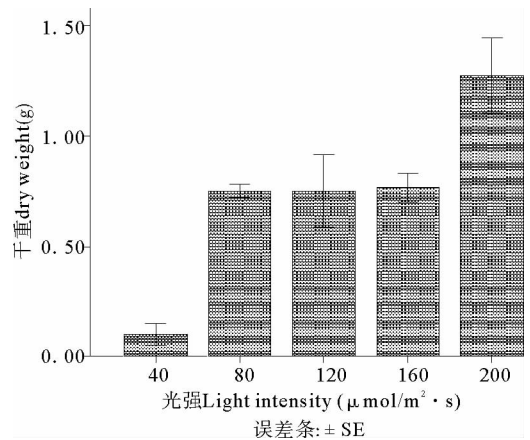


图2 不同光照条件下脆江蓠的干重
Fig. Dry weight of *G. chouae* at five light intensities ($n=3$)

能是藻体在强光条件下的一种自身调节。从光合色素实验结果可以看出,在这几个处理组中光合色素含量随光强的升高而降低。光强的升高对藻体的光合作用起促进作用,而光合色素含量降低对光合作用起抑制作用,二者可能达到一种平衡,使得 3 组藻体干重相近。

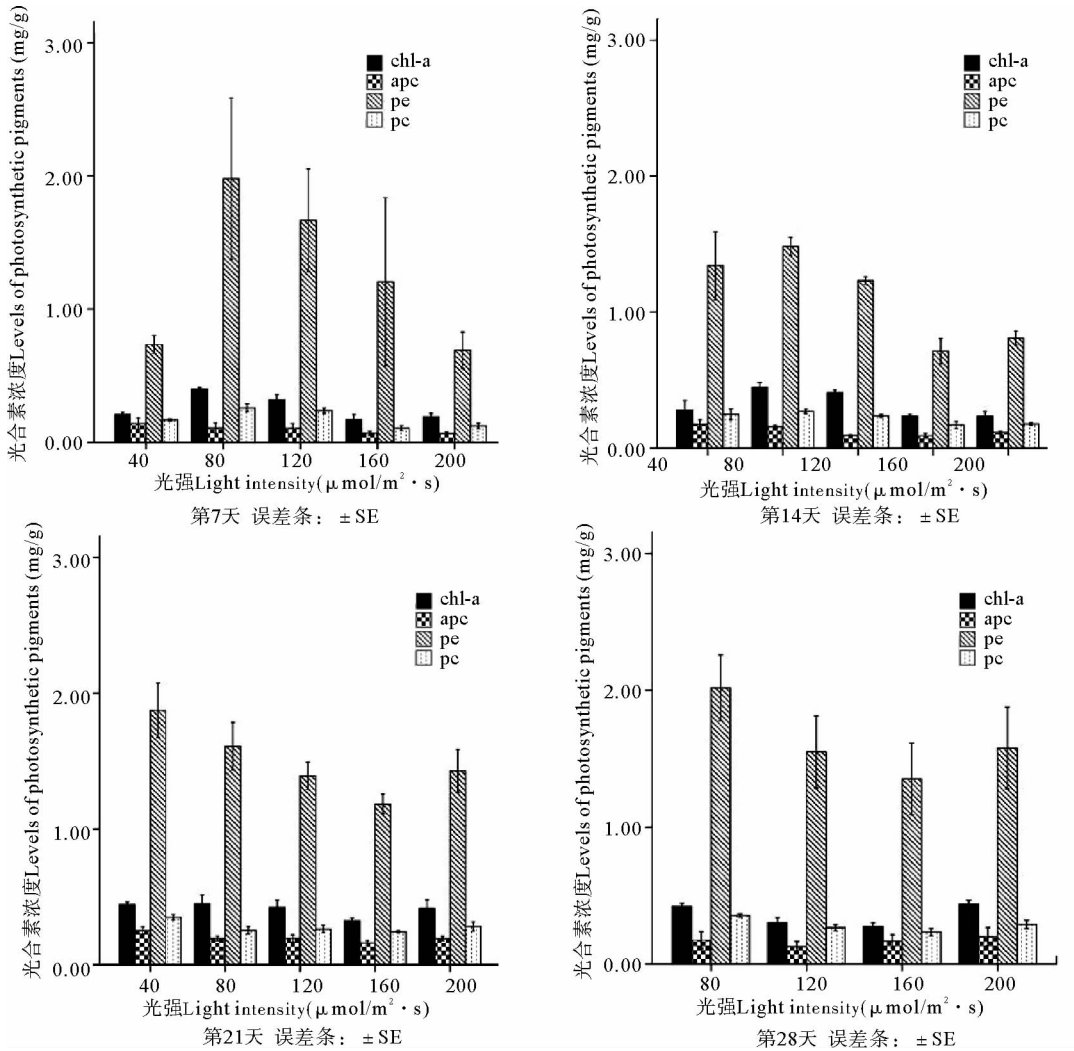


图 3 不同光照下脆江蓠光合色素含量

Fig. 3 Photosynthetic pigments of *G. chouae* at five light intensities ($n=3$)

随着光照强度的增强,脆江蓠光合色素含量大致呈现出不断降低的趋势,表明低光照有利于脆江蓠积累光合色素,高光照对光合色素有一定破坏作用。这与细基江蓠繁枝变体(刘静雯等 2001)和龙须菜(林贞贤 2007)的研究结果相似。刘静雯等(2001)对细基江蓠繁枝变体的研究表明:在 1 200~7 000 lx 范围内,藻红素和叶绿素 a 含量均与光照呈负相关。林贞贤等(2007)对龙须菜的研究表明 800~3 000 lx 范围内,随光强升高龙须菜生长率增加,但藻红素、叶绿素 a 等含量降低,即低光强更利于生化组分的积累。这可能是藻类在低光照下的自身调节过程,以提高光合利用率,维持自身生长(Duke *et al.*, 1989)。而在研究

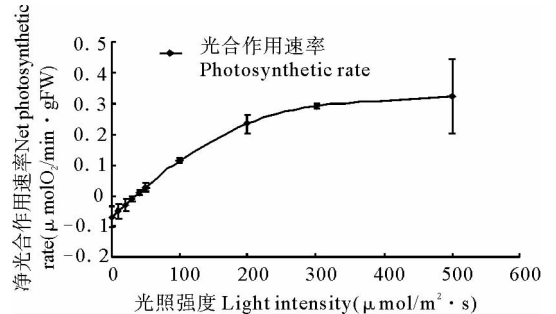


图 4 脆江蓠的光合-光强响应曲线

Fig. 4 P-I curve of *G. chouae* ($n=4$)

初期,低光照组($40 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)的叶绿素 a 和藻红蛋白含量远低于其他组,原因还不清楚,可能是藻体由于光照低或其他原因导致生长状况较差造成的。之后该组藻体光合色素含量不断升高,不仅是因为低光照有利于色素合成和积累,也可能与其负生长,藻体变细,比表面积增大有关。

本研究中,脆江蓠的光合作用强度随光照增强呈现先升高后趋于平稳的趋势; 20°C 时,光补偿点为 $35 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,光饱和点为 $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。这与脆江蓠干重的结果(藻体干重随光照的增强而增大,光照为 $40 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 时最小, $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 时最大)相符,而与脆江蓠相对生长速率的结果(光照为 $40 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 接近光补偿点时,藻体相对生长速率最小,表现为负值,加强光照后相对生长速率加快)并不完全符合。但在培养的第 7 天中, $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 光照下的藻体相对生长速率并未达到最大值,甚至还显著低于 80 、 120 、 $160 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 下各组的相对生长速率。在 $80\sim 200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 光照下,培养 7d 后,叶绿素 a 和 PE 含量均随光照的增强而降低。这一结果表明长时间暴露在饱和光强下,会对光合色素造成破坏,导致光合作用速率降低。所以,在 $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 光照下培养相同时间的处理组的相对生长速率反而比较低光强下的低。刘思俭等(1985)研究发现,初夏时,细基江蓠和江蓠的光饱和点约为 $80\sim 96 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$;海南岛水池产江蓠主枝的光饱和点约为 $140 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,分枝的光饱和点约为 $96 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$;海丰产江蓠生态种的光饱和点约为 $96 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$;4 种江蓠的光补偿点均约为 $20 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。由此研究结果可见,脆江蓠的光饱和点和光补偿点均高于此 4 种江蓠,表明脆江蓠可适应较高光强。另外,在不同光照梯度下长期培养过程中脆江蓠的光合作用特征的变化还需要进一步的研究。

参 考 文 献

- 王志刚,李美真,胡凡光,吴海一,王翔宇,房 慧. 2010. 一种北方池塘脆江蓠移植栽培的方法. 中国, ZL201010127714, 2010. 07. 21
- 刘思俭,向曙光,林本松,曾淑芳. 1985. 江蓠的光合作用研究——不同光照强度对光合作用的影响. 水产学报, 9(1):29-35
- 刘静雯,董双林. 2001. 光照和温度对细基江蓠繁枝变型的生长及生化组成影响. 青岛海洋大学学报(自然科学版), 31(3):332-338
- 李合生,孙 群,赵世杰,章文华. 2006. 植物生理生化实验原理和技术. 北京:高等教育出版社,105
- 张学成,王永旭,仵小南,费修缙,辛 俭. 1993. 不同产地龙须菜光合色素的比较研究, 海洋湖沼通报, (1):52-59
- 陈 锤. 2001. 海水养殖江蓠栽培. 北京:农业出版社,32
- 金玉林,吴文婷,陈伟洲. 2012. 不同温度和盐度条件对脆江蓠生长及其生化组分的影响. 南方水产科学, 8(2):51-57
- 林贞贤,宫相忠,李大鹏. 2007. 光照和营养盐胁迫对龙须菜生长及生化组成的影响. 海洋科学, 31(11):22-26
- 郑 怡. 1998. 脆江蓠营养细胞超微结构的研究. 福建师范大学学报(自然科学版), 14(4):67-70
- 郑 怡,余 萍,刘艳如. 2002. 脆江蓠凝集素的部分性质及细胞凝集作用. 应用与环境生物学报, 8(1):66-70
- 胡凡光,王志刚,王翔宇,李美真,刘 玮,徐智广. 2011. 脆江蓠池塘栽培技术. 渔业科学进展, 32(5):67-73
- 詹冬梅,李美真,王翔宇,吴海一,丁 刚,房 慧. 2011. 温度和光照对脆江蓠吸收 NH_4^+-N 、 $\text{PO}_4^{3-}-\text{P}$ 的影响, 水产科学, 30(12):774-776
- Duke CS, Litaker W, Ramus J. 1989. Effect of temperature, N supply, and tissue N on ammonium uptake rates of the *Ulva curvata* and *Codium decortatum*. Journal of Phycology 25(1):113-120
- Glenn EP, Moore D, Brown JJ and 4 others. 1998. A sustainable culture system for *Gracilaria parvispora* (Rhodophyta) using sporelings, reef growout and floating cages in Hawaii. Aquaculture 165:221-232
- Glenn EP, Moore D, Akutagawa M and 3 others. 1999. Correlation between *Gracilaria parvispora* (Rhodophyta) biomass production and water quality factors on a tropical reef in Hawaii. Aquaculture 178:323-331
- Guillard RRL. 1975. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. Culture of Marine Invertebrate Animals. New York:Plenum Press
- Henley WJ. 1993. Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and dial changes. Journal of Phycology 29:729-739
- Nelson SG, Glenn EP, Conn J and 3 others. 2001. Cultivation of *Gracilaria parvispora* (Rhodophyta) in shrimp-farm effluent ditches and floating cages in Hawaii: a two-phase polyculture system. Aquaculture 193:239-248
- Schmidt EC, Maraschin M, Bouzon ZL. 2010. Effects of UVB radiation on the carragenophyte *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta, *Gigartinales*): changes in ultrastructure, growth, and photosynthetic pigments. Hydrobiologia 649:171-182