

山东半岛经济海藻 生态遗传及发育分化

赵凤娟 赵自国 著 ●



科学出版社

山东半岛经济海藻 生态遗传及发育分化

赵凤娟 赵自国 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

山东半岛是我国经济海藻的重要产区之一,分布有多种大型经济海藻资源,并且该区是国内藻类学研究及海藻人工养殖技术研发和推广的重要基地。本书以海藻生态遗传和种质种苗培育为主题,分为上、下两篇。上篇主要应用分子标记技术研究该区重要经济马尾藻种群的遗传多样性和生态遗传结构,为马尾藻自然资源的保护和开发提供理论依据;下篇主要针对该区四种重要的大型经济红藻和褐藻,在室内对其有性生殖幼苗的早期发育分化特征和生长特性进行研究,为扩充潜在的海藻人工养殖种质资源提供理论和实验依据。

本书可供从事海洋生物学、水产养殖、生态学、遗传学、藻类学、植物生理学、生态资源管理及区域可持续发展研究的科研单位、高等院校、政府决策或管理部门的有关人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

山东半岛经济海藻生态遗传及发育分化/赵凤娟,赵自国著. —北京:科学出版社, 2018.11

ISBN 978-7-03-059413-6

I. ①山… II. ①赵… ②赵… III. ①藻类养殖-山东 IV. ①S968.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2018)第 253756 号

责任编辑:刘 丹 孙 青 / 责任校对:郑金红

责任印制:吴兆东 / 封面设计:铭轩堂

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京建宏印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018 年 11 月第 一 版 开本:720×1000 1/16

2019 年 1 月第二次印刷 印张:9

字数:181 000

定价:59.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

山东半岛背靠渤海和黄海，分布有种类繁多的海藻资源，是我国北方经济海藻分布和养殖主产区之一，而且，该区集中分布了国内顶尖的海洋研究机构和团队，是国内藻类学、种质种苗培育和人工养殖技术研究及推广的重要基地。

近年来，马尾藻因其具有重要的经济和生态价值，成为我国经济褐藻研究、保护和人工养殖及开发的新秀。例如，其中很多种类已用于藻胶生产、活性物质提取、食物和饲料开发等方面；某些种类可在低潮间带或者浅潮下带区域形成茂密的藻场，作为鱼类、贝类或者其他生物产卵、孵化和摄食的场所，对维持海岸带生态系统的结构和功能有重要的生态价值。然而，山东半岛地区的马尾藻资源受到了海洋污染、海岸带开发和马尾藻相关经济开发项目的影响而面临严重威胁，为了保护沿海生态环境，对该区马尾藻苗床的保护和恢复具有重要现实意义。因此，亟须调查该区马尾藻天然种群的分类、分布、种群遗传资源状况，从而确定了本书上篇以山东半岛马尾藻生态遗传作为主题。

作为山东半岛潮间带马尾藻苗床建群种和该区重要的经济马尾藻之一，鼠尾藻在食品、工业、饲料、环保等方面具有广泛的应用价值，但是由于近年来对其野生种群的大量采收、挖掘和破坏性开发利用，使得山东半岛沿海的鼠尾藻野生资源受到严重破坏。而通过人工育苗的周期性移栽来实现严重污染和营养贫乏海区的苗床恢复，是实现已遭受破坏的海藻苗床恢复的有效方式，但种苗的规模化培育比较困难。另外，山东半岛一些具有重要经济价值的经济红藻类群，如真江蓠等，其养殖仍然以传统方法为主，可见，种苗来源已成为制约经济海藻规模化养殖的瓶颈，也是其野生资源得到保护和修复的关键，亟须发展高效实用的有性生殖育苗技术，实现规模化人工养殖。而新的海藻人工养殖技术的确立是建立在对其繁殖生物学和生活史特征详尽而准确的了解基础之上，从而确定了本书下篇关于经济海藻有性生殖幼苗发育分化的主题。

基于此，本书以海藻生态遗传和种质种苗培育为主题，分为上、下两篇。上篇针对山东半岛两种重要经济马尾藻种群，研究其遗传多样性和生态遗传结构，从而对其种群间的地理隔离、基因流动水平及其影响因素做出估计和判断，为马尾藻自然资源的保护恢复和开发提供理论依据；下篇针对该区四种重要的大型经济褐藻和红藻，在室内对其有性生殖幼苗的早期发育分化特征和生长特性进行研究，以期进一步丰富其繁殖生物学和生活史特性，并为扩充潜在的海藻人工养殖种质提供理论基础和实验依据，也为海藻的种苗培育提供技术支持。

本书研究得到了国家自然科学基金项目（40618001，NCUHK438/06）、山东

省自然科学基金项目（ZR2011DL012）和山东省水产良种工程项目等科研项目的支持，以及滨州学院一流学科建设计划（生态学和环境工程重点建设学科）的资助，特此感谢。中国科学院海洋研究所段德麟研究员、王秀良副研究员、胡自民博士、王爱华博士，中国海洋大学王高歌教授等对本书的研究给予了很多的指导；中国科学院海洋研究所姚建亭博士、刘福利博士、刘继东老师参与了部分野外调查与采样工作；另外，本书的编写得到了山东省黄河三角洲野生植物资源开发利用工程技术研究中心的支持，科学出版社在出版过程中给予了很多的帮助，在此一并表示诚挚感谢！

在成书过程中，尽管我们做了很大努力，但由于作者水平有限，故书中难免有疏漏和不妥之处，敬请广大读者批评指正。

赵凤娟

2018年8月于山东滨州

目 录

上篇 山东半岛经济马尾藻种群遗传多样性的生态分异

1 马尾藻生物学特征及研究概况	3
1.1 常见马尾藻的形态特征及分布	3
1.2 马尾藻分类研究	5
1.3 马尾藻生态学研究	8
1.4 马尾藻种苗培育及养殖技术研究	9
1.5 马尾藻种群遗传研究	11
1.6 马尾藻的经济和环保价值	18
1.7 研究目的与意义	21
2 鼠尾藻种群遗传多样性的生态分异	22
2.1 材料和方法	22
2.2 结果	27
2.3 讨论	37
3 海黍子种群遗传多样性的生态分异	39
3.1 材料和方法	39
3.2 结果	43
3.3 讨论	53
4 结论	55

下篇 山东半岛四种经济海藻的早期发育分化

5 四种经济海藻的研究概况	59
5.1 鼠尾藻研究概况	59
5.2 真江蓠研究概况	65
5.3 金膜藻研究概况	73
5.4 扇形拟伊藻研究概况	76
5.5 研究目的与意义	77
6 鼠尾藻有性生殖幼苗早期发育分化	78
6.1 材料和方法	78
6.2 结果	81
6.3 讨论	91

7 真江蓠果孢子幼苗早期发育分化	94
7.1 材料和方法	94
7.2 结果	96
7.3 讨论	99
8 金膜藻果孢子幼苗早期发育分化及类愈伤组织诱导	101
8.1 材料和方法	101
8.2 结果	103
8.3 讨论	110
9 扇形拟伊藻果孢子幼苗早期发育分化和生长特性	112
9.1 材料和方法	112
9.2 结果	113
9.3 讨论	119
10 结论	121
参考文献	123
本研究筛选的 300 条 RAPD 引物	136
本研究筛选的 50 条 ISSR 引物序列	138

山东半岛经济马尾藻种群遗传 多样性的生态分异

山东半岛背靠渤海和黄海，分布有种类繁多的海藻资源，是我国北方经济海藻分布和养殖主产区之一。目前，该区已经实现人工规模化养殖的大型经济海藻主要涉及褐藻门和红藻门的少数种类，如海带、羊栖菜、紫菜、龙须菜、江蓠等。而且，该区集中分布了国内顶尖的海洋研究机构和团队，是国内藻类学和人工养殖技术研究及推广的重要基地。

马尾藻是山东半岛地区的重要经济海藻之一，因其具有多方面的应用价值和生态价值，成为我国经济褐藻研究、保护和人工养殖及开发的重点。例如，其中很多种类已用于藻胶生产、活性物质提取、食物和饲料开发等方面，而且某些种类可在低潮间带或者浅潮下带区域形成茂密的藻场，尤其是在亚热带和热带海区，常常成为优势群落，作为鱼类、贝类或者其他生物产卵、孵化和摄食的场所，在维持海岸带生态系统的结构和功能方面有重要的生态价值。然而，近年来山东半岛地区的马尾藻资源受到了海洋污染、海岸带开发和马尾藻相关经济开发项目的影 响而面临严重威胁，为了保护沿海生态环境，该区马尾藻苗床的保护和恢复具有重要现实意义。但其中很多种类的分类地位、分布及种群遗传结构状况一直没有完全研究清楚，因此，对马尾藻的基础研究和应用研究均具有重要的意义。

近年来，多种 DNA 分子标记技术已被应用于马尾藻属种类的鉴定、种间的鉴别以及系统发育关系的分析。但是，对于该属天然种群资源的生态遗传研究相对匮乏。在此背景下，本研究运用随机扩增多态性 DNA (random amplified polymorphism DNA, RAPD) 和简单重复序列间扩增 (inter-simple sequence repeat, ISSR) 两种分子标记技术，对采自山东半岛 4 个不同地理位

置的马尾藻属鼠尾藻 (*Sargassum thunbergii*) 和海黍子 (*S. muticum*) 种群进行了遗传多样性和生态遗传结构的研究, 从而对其种群间的地理隔离、基因流动水平及其影响因素做出估计和判断, 对山东半岛地区马尾藻种群遗传评价、海洋资源修复等具有重要参考价值, 也为该区马尾藻自然资源的保护、遗传选育和可持续发展提供理论依据。

1 马尾藻生物学特征及研究概况

马尾藻 (*Sargassum* sp.) 是马尾藻属海藻的统称, 隶属于褐藻门 (Phaeophyta) 无孢子纲 (Cystosporeae) 墨角藻目 (Fucales) 马尾藻科 (Sargassaceae) 马尾藻属 (*Sargassum*), 其生活史为异型世代交替, 藻体为孢子体, 产生卵囊和精子囊, 减数分裂在卵或精子形成过程中的第一次细胞分裂时进行。精子和卵结合为合子, 萌发后形成新藻体。藻体分为固着器、主干和叶三部分。固着器有盘状、圆锥状、瘤状、假盘状、假根状等。主干圆柱状, 向四周辐射分枝, 极少数种类向两侧分枝。叶扁平或棍棒状。气囊可帮助藻体浮起直立, 以便于接受阳光进行光合作用。气囊和生殖托都生自叶腋处, 生殖托纺锤形或圆锥形。每个卵囊内有一个卵。

马尾藻是我国常见的经济海藻, 其某些种类的分类、分布及种群资源状况一直没有完全研究清楚, 因此, 对马尾藻的基础和应用研究均具有重要的意义。

1.1 常见马尾藻的形态特征及分布

1.1.1 鼠尾藻

鼠尾藻 [*Sargassum thunbergii* (Mert.) O. Kuntze], 藻体暗褐色, 高 10~50 cm, 可达 120 cm。固着器为扁平的圆盘状, 上生一条主干。主干甚短, 3~7 mm, 圆柱形, 其上有鳞状的叶痕。主干顶端长出数条初生枝。外形常因枝的长度和节间距离的变化而不同。幼期, 鳞片状小叶密密地排列在主干上, 很像一个松球。初生枝的幼期也覆盖有紧密螺旋状重叠的鳞片叶, 其后, 次生枝自鳞片叶腋间生出, 有时甚短, 不能伸出。叶丝状, 披针形、斜楔形或匙形, 边缘全缘或有粗锯齿, 长 4~10 mm, 宽 1~3 mm。气囊小, 窄纺锤形或倒卵圆形, 顶端尖, 具有长短不一的囊柄。生殖托为长椭圆形或圆柱形, 5~15 mm, 顶端钝, 单条或数个集生于叶腋间。雌雄异株。鼠尾藻是多年生的藻类, 生殖托成熟后精、卵释放, 藻体随即烂去, 但基部仍保留, 继续生出新枝。生长和繁殖季节因地而异。其生活史如图 1.1 所示。

鼠尾藻集生于中潮带和低潮带的岩石上, 或在高潮带、中潮带的水洼或石沼中, 有的甚至在低潮时较长期地暴露于阳光下, 均可生长。鼠尾藻是我国沿海习见种类, 北起辽东半岛, 南至雷州半岛, 其间地区均有分布, 是北太平洋西部特有的暖温带性海藻, 除我国外, 还分布于俄罗斯、日本和朝鲜 (曾呈奎等, 1962)。

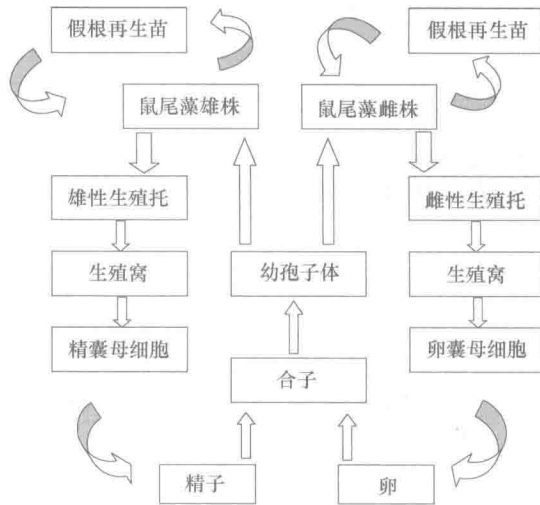


图 1.1 鼠尾藻的生活史简介

Figure 1.1 Brief introduction of the life history of *S. thunbergii*

1.1.2 海黍子

海黍子 [*Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt], 藻体暗褐色, 高 50~100 cm, 可达 2~3 m。固着器为盘状, 直径 1 cm 左右。主干圆柱状, 单条或分枝一次, 高 2~3 cm。幼体有初生叶 1~3 片。初生叶倒披针形或倒卵圆形, 全缘或稍有粗齿, 无中肋, 但下部略为膨起; 生存期较短, 一般在主枝生出后不久即行凋落。主枝多条, 为亚圆柱形, 表面光滑, 从主干的顶端螺旋式地紧密生出, 形成假丛生的现象; 幼期芽状, 具有许多小而厚的鳞叶, 螺旋式排列在短茎周围。鳞叶属于次生叶, 披针形、倒卵圆形和亚楔形。次生枝自次生叶腋间生出, 其上生有三生叶, 为楔形或亚楔形, 两边不甚对称, 有的近亚匙形或倒披针形, 为海黍子的典型藻叶。气囊生在次生枝与三生小枝上, 越靠近枝的末端越多, 幼囊为纺锤形或长椭圆形, 成熟时为亚球形或倒梨形, 顶端圆滑。生殖托圆柱形, 顶端稍细, 孤生于苞叶腋间, 单条, 偶有分枝, 总状排列。雌雄同株, 且同托, 但不同窠, 雌窠在托的上部, 雄窠在托的下部。

海黍子多生长在低潮带石沼中以至大于潮线下 4 m 深处的岩石上, 且多生长在背浪的地方。海黍子是我国黄海、渤海沿岸比较习见的种类, 为北太平洋西部特有的暖温带性海藻, 除我国外, 还分布在千岛群岛和日本沿岸 (曾呈奎等, 1962)。

1.1.3 羊栖菜

羊栖菜 [*Sargassum fusiforme* (Harv.) Setchell], 藻体黄褐色, 肥厚多汁, 高

15~40 cm, 可达 2 m 以上。固着器呈圆柱形的假根状, 长短不一。主干圆柱形。幼苗的基部有 2~3 个初生叶。初生叶扁平, 具有不明显的中肋, 渐长则脱落, 但南方暖水类型初生叶存在时间甚长。次生枝则不能伸长。叶的变异较大, 形状也多, 长短不一。气囊的形状很多, 有球形、纺锤形或梨形等。枝、叶和气囊不一定同时存在于同一藻体上。生殖托圆柱形或长椭圆形, 钝头, 0.5~1.5 cm, 具有柄, 单条或者偶有分枝, 丛生于小枝或叶腋间。雌雄异株。

羊栖菜生长在低潮带和大干潮线下的岩石上, 经常为海浪冲击的处所。羊栖菜在我国的分布很广, 北起辽东半岛, 经山东半岛东南岸、浙江、福建至广东雷州半岛东岸均有生长。其属于暖温带性海藻, 为北太平洋特有种类, 除我国外, 还分布于日本和朝鲜沿岸(曾呈奎等, 1962)。

1.2 马尾藻分类研究

1.2.1 马尾藻属经典分类

马尾藻属(*Sargassum*)是褐藻门中最大的属, 全世界已报道的马尾藻有 400 余种, 广泛分布于世界范围的热带和温带水域(Yoshida, 1983; Phillips, 1995), 大多数种类生活在太平洋和印度洋水域, 特别是印度-西大西洋海域和澳大利亚沿岸(曾呈奎和陆保仁, 1985)。

马尾藻属是褐藻门中分类最为细化和复杂的属之一, 其属下的分类单位包括: 亚属(subgenus)、部(section)、亚部(subsection)和系列(series)等, 形成了一个复杂的分类系统。该系统最早由 Agardh 在 100 多年前建立(Agardh, 1889)。马尾藻属下划分 5 个亚属, 分别为叶枝亚属(*Phyllotrichia*)、裂叶亚属(*Schizophycus*)、反曲叶亚属(*Bactrophycus*)、节叶亚属(*Arthrophycus*)和真马尾藻亚属(*Sargassum*), 有些亚属又可再分为部、亚部和系列等(Phillips, 1995)。另外, 马尾藻的形态可塑性较大, 其形态可随时间、地区、环境的改变而变化, 甚至在个体内和个体间也有很大差异(Kilar et al., 1992a, 1992b), 因而使该属分类更加复杂化, 准确分类的难度变大。

马尾藻早期分类是依据其营养和繁殖形态学特征, 常用的分类特征主要有: 固着器, 主干, 初级和次级分枝, 初生叶和次生叶, 气囊和生殖托特征。Kilar 等(1992b)对马尾藻属的表型可变性进行了总结。Gillespie 和 Critchley (2001)对南非的三种马尾藻 *S.elegans*、*S.incisifollum*、*Sargassum* sp.1 形态特征的时间和空间可变性进行了详细的质量和数量研究, 从马尾藻分类常用的形态特征中筛选出了相对稳定的特征, 包括初生分枝的直径, 叶片的长度和宽度, 主干的直径, 分枝及叶片的间隔, 叶片的长宽比例等, 同时发现主干的长度和主干上分枝的数目

具有很大的可变性,为马尾藻准确分类提供了参考依据。Diaz-Villa 等(2004)通过对来自印度洋东部加那利群岛一个马尾藻群体的营养器官和繁殖器官形态特征的观测和比较,报道了新种 *S. orotavicum*。Lu 和 Tseng(2004)利用有特色的形态特征,区分和描述了 4 种隶属于 *Sargassum* 亚属 *Malacocarpiceae* 部的马尾藻,确定了其分类地位。

1.2.2 马尾藻分子系统学研究

藻类分子系统学主要是通过比较藻类的核酸及蛋白质序列差异进行系统发生和演化、亲缘关系及地理种群分布等有关问题的研究。近年来,随着 DNA 分子标记技术,如随机扩增多态性 DNA(RAPD)、18S~26S 核 rRNA 基因的内转录间隔区(internal transcribed spacer, ITS)序列分析等在分子系统学研究中的应用,这些分子数据也被应用于马尾藻属种类的鉴定、种间的鉴别及系统发育关系的分析。

Yoshida 等(2000b)结合形态特征、分布区域和 ITS-2 序列与其他类似种的比较,确立了新种北方马尾藻(*S. boreale* sp. nov.),并将其归入 *Bactrophyucus* 亚属下的 *Teretia* 部。Stiger 等(2000)通过对来自于 3 个亚属 5 个部的 19 种马尾藻 5.8S 末端和 ITS-2 序列的分析,评估了 *Phyllocystae* 部的分类地位,发现属于 *Phyllocystae* 部的两种马尾藻在系统树中靠近 *Sargassum* 亚属中的一个部 *Zygocarpiceae*,提出将 *Phyllocystae* 部由原来的 *Bactrophyucus* 亚属转移入 *Sargassum* 亚属。Stiger 等(2003)进一步利用 ITS-2 序列对来自不同亚属和部的马尾藻种类进行了分类关系评估,尤其是对 *Bactrophyucus* 亚属的再分类进行了评估。根据系统树研究结果(图 1.2),将 *Phyllocystae* 部由原来的 *Bactrophyucus* 亚属转移入 *Sargassum* 亚属;认为羊栖菜(*Hizikia fusiformis*)应该被放入马尾藻属,命名为 *S. fusiformis*,且认为应将羊栖菜属(*Hizikia*)作为 *Bactrophyucus* 亚属下的一个独立的部;*Bactrophyucus* 亚属被再分类为 *Halochloa*、*Hizikia*、*Tetetia*、*Repentia*、*Spongocarpus* 5 个部;与之前 *Bactrophyucus* 亚属的再分类不同(Tseng, 1985);并对 *Sargassum* 亚属的 3 个部 *Acanthocarpiceae*、*Malacocarpiceae*、*Zygocarpiceae* 中的 5 种马尾藻的分类位置加以讨论。

Wong 等(2004)利用形态学特征分析和 RAPD 分析区分了两种形态上相近的马尾藻:棒托马尾藻(*S. baccularia*)和匍枝马尾藻(*S. polycystum*),对 4 个 RAPD 引物扩增得到的多态性进行了聚类分析,发现其中的 3 个引物可以将两种马尾藻分开;形态特征分析指出两者之间关键性的区分特征是, *S. polycystum* 具有变形为匍匐枝的次生固着器,并且认为此特征差异可能与 RAPD 分析中两者的差异有关。

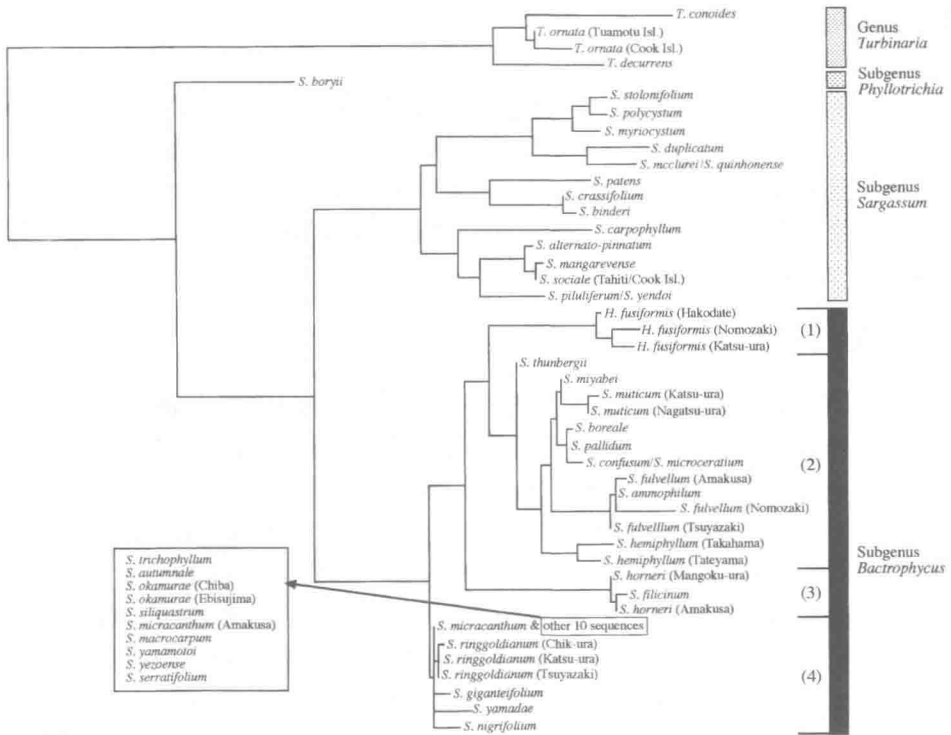


图 1.2 利用 ITS-2 序列比较和最大似然法构建的马尾藻属分子系统树 (Stiger et al., 2003)

Figure 1.2 Phylogenetic affinities within the genus *Sargassum*, implemented by the maximum likelihood method based on ITS-2 alignment (Stiger et al., 2003)

Phillips 等 (2000) 综合对 Rubisco 操纵子的保守区和高变区 (*rbcL rbcL-IGS-rbcS*) 的分析对来自墨西哥湾、加勒比海和太平洋的马尾藻种类进行了系统演化研究, 结果支持以前通过 *rbcL-IGS-rbcS* 分析得出的马尾藻亚属和部水平的系统关系, 并且提出了一种新的全球范围马尾藻系统演化观点。Phillips 等 (2005) 用叶绿体编码的 *rbcLS* 操作子序列对马尾藻属的分类和系统演化进行了评述。通过进化相对较慢的 *rbcL*, 确认喇叭藻属 (*Turbinaria*) 适合作为外群, 分析马尾藻的亚属和亚部; 利用 *rbcL* 和进化相对较快的 *rbcS* 确认了东亚的属 *Myagropsis* 和 *S. sinicola* 可作为合适的内部分析种群。利用其构建的分子系统树, 大多数的亚属和亚部分类水平的分类概念一致, 却不支持 Agardh (1889) 的系统演化理论, 而是认为 *Phyllotrichia* 亚属不是一个单起源的亚属, 其种类也不是马尾藻属中最原始的; *Sargassum* 亚属也不是马尾藻中最进化的亚属, 确立了一种新的现代的马尾藻属的系统演化关系。

运用分子数据研究马尾藻属的分类和系统演化还刚刚开始, 需要利用更多、更新、更全面的分子数据进行分析, 更需要结合经典分类特征以及生理生态特性

的统一分析。

1.3 马尾藻生态学研究

关于马尾藻生态特性的资源调查很早就引起了许多学者的关注。近年来的研究主要涉及群落间的相互作用、生态环境对马尾藻种群的影响以及马尾藻种群的物候学特性（如生长繁殖的季节性变化）三个方面。

1.3.1 生物群落间的相互作用

该方面的研究主要集中于入侵性的马尾藻种类，如海黍子。Wernberg 等（2004）研究了海黍子引入丹麦 Limfjorden 后，对当地附生生物群落结构的影响，通过比较海黍子与当地的相近种角长角藻（*Halidrys siliquosa*）上的附生生物种类和结构发现，不同寄主的附生微生物群落发育之间存在平行的时间模式，因而，海黍子的引入不会引起当地附生群落结构的很大变化。另外，Britton-Simmons（2004）研究了海黍子引入华盛顿后对当地的深海及潮线下的群落的直接和间接影响，发现其对当地的群落有负面影响，并发现主要的作用机制是荫蔽效应。Sánchez 和 Fernández（2005）研究了入侵的海黍子对潮间带大型藻类群落的影响，发现由于其在潮间带的丰富度较低，且具有假多年生的生活史，限制了其与当地其他大型藻类的竞争，因而未造成重大的生态影响。

Dempster 等（2004）通过对澳大利亚 New South Wales 沿岸的调查，发现漂浮的马尾藻类对于浮游鱼类的幼苗有重要的作用，即作为附着介质降低鱼类幼苗被掠食的危险，提高其后期附着率。Kim 等（2004）研究了生活在韩国 Jeju 岛岩石基质的中潮间带地区的 3 种优势的大型海藻，拟鸡毛菜 [*Pterocladia capillacea* (Rhodophyta)]、中间软刺藻 [*Chondracanthus intermedius* (Rhodophyta)] 和羊栖菜的种间相互作用，发现前两种红藻之间存在明显的相互作用，前者对后者有不利影响，而後者的存在对前者有积极作用；但没有发现两者和羊栖菜种群之间有明显的相互作用。

1.3.2 生态环境对马尾藻种群的影响

Hales 和 Fletcher（1989, 1990）分别研究了温度、光照和盐分对入侵的海黍子幼苗生长及生殖托发生和配子释放的影响，并用于解释其当前和将来的地理和生态分布。Steen（2004）研究了盐分对海黍子的繁殖和生长的影响，找到了其扩张在微咸水域受到限制的原因：其生活史早期阶段对于盐分的要求构成了一个生理障碍，从而在盐分含量低的微咸水域受到限制。Hwang 等（2004）研究了温度和营养对来自中国台湾南部珊瑚礁的 4 种 *Sargassum* 群落季节动态的

影响,发现温度限制和营养限制因不同马尾藻种类和发育阶段而异。例如,随着水温和可溶性无机氮浓度的增加,荚托马尾藻 (*S. siliquosum*) 的覆盖率增加,而匍枝马尾藻 (*S. polycystum*) 的覆盖率降低,说明马尾藻群落的季节变化实际上是马尾藻种类组成及其温度和营养限制的时间变化的综合效应。Engelen 等(2005)研究了波浪和深度对于 *S. polyceratiun* 的生物量、密度及成熟程度的影响,认为波浪和深度都会对马尾藻群体结构造成影响,在浅水并且有适当波浪的环境中生长的马尾藻植株较大,生物量最丰富,不同于大型海藻分布的常规模式。

1.3.3 马尾藻种群的物候学特性

Wong 和 Phang (2004) 研究了来自马来西亚 Cape Rachado 的两种马尾藻托马尾藻 (*S. baccularia*) 和宾德马尾藻 (*S. binderi*) 生物量的季节性变化,结果显示,两种马尾藻的生物量都和藻体的长度显著相关,均呈现出单峰的季节模式;两种马尾藻群体中幼苗占绝大多数,分别为 96%和 89%;对其生物量和繁殖影响最大的因素是降水量。Diaz-Villa 等(2005)研究了 *S. orotavicum* 生长和繁殖的季节性变化,阐述了其形态在一年中伴随空间和时间的变化模式;并对其 11 种特征在个体内和个体间的稳定性进行了分析,发现其随着时间的变化存在很大的差异。Ang (2006) 研究了中国香港的 4 种马尾藻:半叶马尾藻 (*S. hemiphyllum*)、亨氏马尾藻 (*S. henslowianum*)、裂叶马尾藻 (*S. siliquastrum*)、展枝马尾藻 (*S. patens*) 的生长和繁殖的年周期变化规律,认为海水温度的变化是影响这些马尾藻种类物候特征的关键性因素。Rivera 和 Scrosati (2006) 研究了加利福尼亚海湾马尾藻 *S. lapazeanum* 生长和繁殖的周期变化规律。Plouguerné 等(2006)研究了法国 Brittany 半岛沿岸入侵的海黍子群落的密度、繁殖时期、长度及酚含量等的时空变化模式,并且尝试用这些数据揭示其在当地长期存在和扩增的原因。

马尾藻的生态学研究,尤其关于群落间的相互作用、适宜生长环境及其种群动态变化的研究,可从一定程度上反映出物种入侵及海岸带开发对环境的影响,在海洋生态环境的监控和保护,以及马尾藻资源的合理开发和利用方面具有重要的指导作用。

1.4 马尾藻种苗培育及养殖技术研究

随着海岸带地区的综合开发利用,近海生态环境遭受到一定程度的负面影响,导致沿岸海藻苗床大量流失。Terawaki 等(2003)曾提出通过改善基质和人工育苗移植相结合的方式恢复马尾藻苗床。另外,对某些具有重要经济价值的马尾藻种类,需要对其进行规模化的人工养殖以满足巨大的市场需求。例如,分布在太

平洋东部海岸低潮间带区域的羊栖菜，作为一种新型的营养丰富的食用海藻在韩国、日本和中国广受欢迎。从 20 世纪 90 年代开始，韩国和我国的浙江省就一直致力于羊栖菜规模化人工养殖方法和技术的摸索和实践（孙建璋等，1996；逢少军等，2001），因此对羊栖菜的繁殖生物学特征及种苗培育技术的研究较多，有些技术已尝试在我国南方进行产业化应用。

Hwang 等（1994a, 1994b, 1997）研究了光照和温度对羊栖菜繁殖、分化和生殖托形成的影响及类愈伤组织的形成和分化，为生产中的育苗条件的确立和人工苗的培育提供了指导；并且进一步研究了羊栖菜合子幼苗早期生长和发育的最适光温条件。阮积慧和徐礼根（2001）对羊栖菜的形态结构、繁殖方式进行了初步探讨，描述了羊栖菜幼苗的早期发育过程，发现其卵细胞的发育属于墨角藻科幼苗发育 6 种类型中的“8 核 1 卵”型，假根的发生属于“不规则 8 细胞”型（Inoh, 1949）；并且尝试用室内采苗与海上培育相结合的方法进行羊栖菜的人工养殖。Park 等（1995）研究了光周期对羊栖菜生殖托形成和分化的影响，发现长日条件诱导生殖托的形成。Pang 等（2005, 2006）通过对羊栖菜生殖小枝的翻滚式离体培养，提前了生殖托形成的时间，并且诱导精子和卵的同步排放，获得了高受精率，得到了大量有性生殖来源的幼苗，有助于羊栖菜种苗的规模化生产；接着，通过设计一个特制的跑道式养殖系统用于羊栖菜种苗生产，尝试对受精进行控制，获得了大量的合子幼苗，并且发现幼苗的快速生长需要一定的波浪环境。当然，也有对传统养殖和育苗技术的完善和深化，Hwang 和 Sohn（1999）通过研究羊栖菜假根再生技术，发现该技术可用于种苗的大量生产。

对其他种类马尾藻幼苗发育和养殖的研究相对较少，多数为实验室条件下对其早期发育过程及生活史特点的监控或对新的种苗来源的探索，但用于规模生产的报道少见。

一般说来，马尾藻属的海藻具有较好的对外界环境因子的耐受和适应能力。截至目前，关于各种物理因素对马尾藻类的幼苗生长影响方面的研究也有报道，但仅仅涉猎其中的 *S. echinocarpum*、*S. obtusifolium*、少囊马尾藻（*S. oligocystum*）、*S. polyphyllum*（de Wreede, 1976, 1978），以及来自太平洋的 *S. muticum*（Norton, 1977；Hales and Fletcher, 1989）。

Uchida（1993）在实验室条件下完成了铜藻（*S. horneri*）的生活史循环。Nanba（1995）利用扫描和透射电子显微镜技术揭示了铜藻排卵和幼苗早期发育过程中的超微结构变化。Yoshida 等（2001）对低温（5℃）保存长达一年的铜藻的合子进行了室外培养，观测到 >80% 的萌发率，且健康生长形成幼苗；并发现长期保存在 5℃ 条件下的铜藻幼苗可以健康的生长和成熟，初步确立了苗种的储存条件。