

DOI: 10.20103/j.stxb.202308101723

杨起帆, 王惠杰, 朱伟栋, 苗航, 刘峰宇, 毕远新, 贺舟挺. 浙江枸杞岛海域铜藻的再生能力. 生态学报, 2024, 44(20): 9274-9284.

Yang Q F, Wang H J, Zhu W D, Miao H, Liu F Y, Bi Y X, He Z T. Regenerative capacity of *Sargassum horneri* in the waters of Gouqi Island, Zhejiang province. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(20): 9274-9284.

浙江枸杞岛海域铜藻的再生能力

杨起帆¹, 王惠杰¹, 朱伟栋¹, 苗航¹, 刘峰宇¹, 毕远新^{1,2,*}, 贺舟挺^{1,2}

¹ 浙江海洋大学海洋与渔业研究所, 舟山 316021

² 浙江省海洋水产研究所, 浙江省海水增养殖重点实验室, 浙江省海洋渔业资源可持续利用技术研究重点实验室, 舟山 316021

摘要: 铜藻 (*Sargassum horneri*) 对当地海洋生态系统形成和多样性维持具有重要作用, 是重建海藻场和实施海洋生态修复的重要物种之一。近年来随着全球气候变暖以及人类活动加剧的双重影响, 铜藻场退化严重。然而大型海藻的再生是抵御多种干扰影响, 并保持种群延续的固有特性, 影响着海藻种群的分布与扩散。为查清铜藻固着器和残余基部主枝能否度夏后营养繁殖出新的植株, 即铜藻是否为多年生; 以及探明铜藻主枝断裂和断枝漂浮后是否可以继续营养生长的问题。研究以浙江枸杞岛贻贝养殖区固着铜藻为研究对象, 根据定点观察铜藻形态特征变化, 结合全年水温数据, 研究其营养繁殖的再生能力和营养生长的再生能力。结果显示: (1) 铜藻的株高和主干粗度、固着器附着面积呈明显的季节变动 ($P < 0.01$)。海水温度影响铜藻固着器的留存, 水温 25℃ 左右是铜藻固着器破损腐烂的节点温度, 当水温高于 25℃ 并持续一段时间后, 铜藻固着器会脱落流失, 无法度夏进行营养繁殖, 因此浙江枸杞岛贻贝养殖区铜藻为一年生。(2) 铜藻具有“顶端优势”现象, 遭到破坏的铜藻, 其侧枝会迅速生长, 距离切割或破坏的地方越近, 侧枝再生潜力越大, “顶端优势”现象越明显。(3) 断枝在自由漂浮状态下具有营养生长的再生能力, 三个月内平均株高最大可从 23.08 cm 增长至 180.07 cm, 平均湿重从 12.11 g 增长至 644.59 g。以上研究结果为解析铜藻种群的繁衍、扩散和竞争策略提供科学依据, 并为舟山海域“金潮”来源提供参考。

关键词: 铜藻; 再生能力; 固着器; 多年生; 营养繁殖; 营养生长; 顶端优势

Regenerative capacity of *Sargassum horneri* in the waters of Gouqi Island, Zhejiang Province

YANG Qifan¹, WANG Huijie¹, ZHU Weidong¹, MIAO Hang¹, LIU Fengyu¹, BI Yuanxin^{1,2,*}, HE Zhouting^{1,2}

¹ Institute of Oceans and Fisheries, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316021, China

² Institute of Marine Fisheries of Zhejiang Province, Key Laboratory of Mariculture and Enhancement of Zhejiang Province, Key Laboratory of Sustainable Utilization of Technology Research for Fishery Resource of Zhejiang Province, Zhoushan 316021, China

Abstract: *Sargassum horneri* is essential for the formation and diversity maintenance of the local marine ecosystem. Marine ecologists consider it a vital species for the reconstruction of seaweed fields and the restoration of marine ecology. In recent years, due to the dual effects of global climate warming and human activity intensification, the degradation of seaweed fields have become severe. However, the regeneration of macroalgae is an inherent characteristic that resists the effects of multiple disturbances and maintains the continuity of the population, affecting the distribution and spread of seaweed populations. To find out whether *S. horneri* can propagate new plants from the basal main branches or holdfast (i.e. whether *S. horneri* is a perennial) and whether it can continue vegetative growth after the main branches are broken and float. This study took *S. horneri* in the mussel culture area of Gouqi Island, Zhejiang province as the research object. Based on the fixed-point

基金项目: 浙江省科技厅基础公益项目 (LTGS24C030002); 浙江省科技厅重点研发项目 (2023C03120); 舟山市科技计划项目 (2022C31054)

收稿日期: 2023-08-10; **网络出版日期:** 2024-07-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: byx369@163.com

observation of the morphological characteristics of *S. horneri*, combined with the annual water temperature data, the study investigated its ability of vegetative reproduction and vegetative growth. The results showed that: (1) The plant height, trunk diameter and attachment area on the holdfast of *S. horneri* showed significantly seasonal changes ($P < 0.01$). The temperature of seawater affected the survival of *S. horneri* holdfast. The temperature of about 25 °C was the critical temperature for the *S. horneri* holdfast to break and rot. When the temperature was higher than 25 °C for a period, the *S. horneri* holdfast would fall off and lose, and could not survive the summer for vegetative reproduction. Therefore, it was concluded that *S. horneri* in the mussel culture area of Gouqi Island, Zhejiang province, is an annual algae. (2) *S. horneri* exhibited the phenomenon of ‘top advantage’. The lateral branches of the damaged *S. horneri* rapidly grew, with the regeneration potential being greater near the cut or broken area demonstrating a pronounced ‘top advantage’ phenomenon. (3) The broken branches could regrow in the free-floating state, and the maximum average plant height increased from 23.08 cm to 180.07 cm in three months, and the average wet weight increased from 12.11 g to 644.59 g. The results provide a reference value for analysing the reproduction, diffusion and competition strategy of *S. horneri*. They also provide a scientific basis for the ‘golden tide’ source in the marine area near Zhoushan, Zhejiang province.

Key Words: *Sargassum horneri*; regenerative capacity; holdfast; perennial; vegetative reproduction; vegetative growth; top advantage

铜藻(*Sargassum horneri*)是北太平洋西部特有的一种暖温性大型底栖褐藻^[1],藻体有固着器、茎和叶三个部分,营固着生长或漂浮生活^[2]。铜藻对当地海洋生态系统的形成和多样性维持具有重要作用^[3],被海洋生态学家列为重建海藻场和实施海洋生态修复的重要物种之一^[4]。近年来,随着全球气候变暖以及人类活动加剧的双重影响,许多海藻种类的生长受到极大抑制,海藻生物量持续下降,海藻场退化严重^[5-6]。在马尾藻物种中,营养繁殖的再生和营养生长的再生是高强度摄食压力下的一种有利特性,亦是面对强风浪干扰下的一种生存策略,其再生能力不同,影响着藻场支撑物种的分布与扩散^[7-8]。因此,营养繁殖和营养生长是体现铜藻再生能力的重要生物学特性,对于铜藻种群繁衍、人工修复铜藻场有着至关重要的作用^[9]。

在自然海域,固着铜藻繁殖能力较强,株高在 70 cm 铜藻能够繁殖约 98 万个孢子^[10]。虽然繁殖出如此巨大的孢子数,但由于沉积物等因素抑制铜藻孢子附着和存活^[11],颇具规模的铜藻场面积却在缩减,有的已成片退化。孙建璋等^[10]曾对浙江南麂列岛五处铜藻场调查,发现近岸三处已彻底消失。底栖铜藻资源受到不同程度破坏,铜藻生物量较小,潮间带趋向荒漠化^[12-13]。然而,多年生马尾藻却可依靠自身固着器形态及抗干扰能力,完整度夏后再生植株来维持种群的延续^[7]。我国目前关于铜藻有性繁殖相关文献记载已经详备,但关于铜藻营养繁殖,尤其是通过观察固着器和残余基部主枝度夏后再生,来判定是否为多年生的研究却鲜有报道。我国最早提出铜藻多年生的是曾呈奎院士^[2],他认为马尾藻科所有藻都是多年生。孙建璋等^[10]却发现浙江南麂列岛铜藻以一年生藻株为主,残枝再生的两年生藻株只占 5%。詹冬梅等^[14]揭示黄海铜藻是多年生,可从主枝基部残留痕迹及发达固着器上明显辨别。然而 Marks 等^[15]和 Endo 等^[16]在研究美国加利福尼亚州铜藻时发现,残余固着器没有再生幼苗,且固着器会随时间脱落流失,认为铜藻是一年生。Umezaki 勇^[17]也提到日本奥巴马湾铜藻为一年生,且在成熟后整个铜藻植株会完全脱离其固着器,不留下株体任何部分。以上国内外研究发现,诸多学者对铜藻是否为多年生存在分歧,虽然已得到了当地铜藻几年生的明确结论,但缺乏探讨当地度夏水温环境因子对铜藻的影响。因此,为查清铜藻固着器和残余基部主枝能否度夏后营养繁殖出新的植株,即铜藻是否为多年生,结合水温数据,研究浙江枸杞岛铜藻营养繁殖的再生能力就显得尤为重要。

舟山枸杞岛铜藻主要分布于潮间带低潮区和潮下带较浅水深,以及贻贝养殖筏架上,目前枸杞岛贻贝养殖面积约为 11.2 km²,据推算 9 月幼苗期生物量约为 3800 万株。这些固着在贻贝养殖区的铜藻,受波浪、水流和人为破坏影响,经常脱落至海中依靠气囊进行成团漂浮^[18]。一旦环境条件适宜铜藻快速生长,也可能造

成漂浮型铜藻暴发式增殖而引发“金潮”藻类灾害,给沿岸养殖和环境造成危害^[19]。金潮现象的兴起,引起国内外专家的高度关注,Qi 等^[20]通过“金潮”漂移路径和源头分析,推测金潮起源于浙江沿岸附近海域;Byeon 等^[21]通过遗传结构分析,推测韩国金潮来源于浙江舟山;Komatsu 等^[22]走航观测,结合表面漂流浮标和卫星观测,推测中国东海漂浮藻可能来自浙江舟山枸杞岛铜藻场。由此本研究推测舟山海域“金潮”漂浮铜藻暴发的原因,可能与贻贝养殖区固着铜藻主枝断裂后营养生长有关。近年来,科学工作者对海藻进行了许多切段组织营养生长的研究,王素娟等^[23]认为多管藻营养生长能力很强,切段后的藻体不仅可以再生而且可以生出固着器。日本奥巴马湾铜藻主枝顶端被切断或损坏时,其侧枝会异常生长^[17]。美国 Fletcher 等^[24]在研究海黍子再生时发现,不同位置切除会产生不同的生长潜力。因此,了解铜藻主枝断裂以及残枝漂浮是否可以继续营养生长,分析舟山漂浮藻暴发原因,探究铜藻营养生长的再生能力显得尤为关键。

综上所述,研究铜藻再生能力需要从营养繁殖和营养生长两方面入手,通过观察铜藻繁盛期到衰败期的生长及形态变化,结合全年水温数据,探讨其再生能力。为枸杞岛海域铜藻是否为多年生定性,以期为开展铜藻生态修复研究、人工修复铜藻场、人工移植藻种选择提供参考;深层次解析铜藻生活史、种群繁衍与环境关系提供数据支撑;对舟山漂浮铜藻“金潮”的防治和预警具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区域与地点

枸杞岛(30°41′—30°44′N, 122°44′—122°48′E)位于杭州湾以东、长江口东南,是浙江省嵊泗列岛东部岛屿(图1)。属亚热带季风气候,当地海流畅通,水色清晰,透明度高,阳光充足,适合大型底栖海藻的生长,蕴藏着许多海藻资源,形成了大面积海藻场。其中,褐藻种类占大型海藻种类的 16.9%,铜藻则是绝对的优势藻种^[25]。

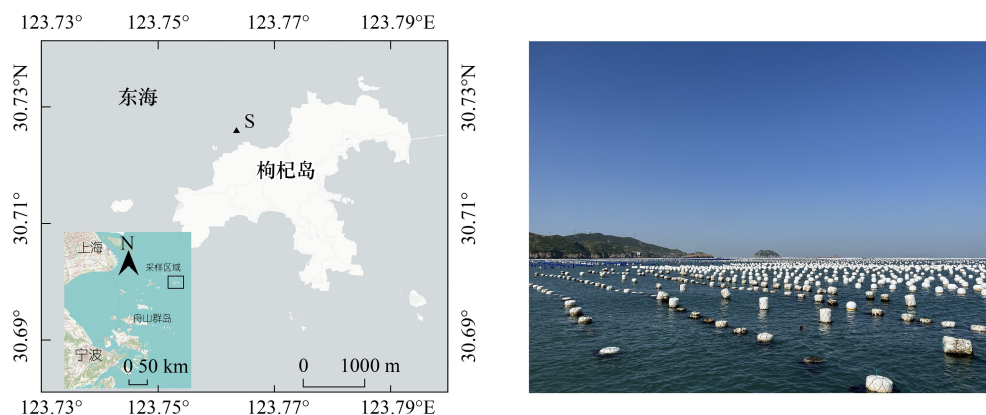


图1 调查区域与站点分布

Fig.1 Survey area and site distribution

本研究铜藻样品标记在浙江枸杞岛海域贻贝养殖区,铜藻在其养殖设施上均有附着。为使实验贴近真实的生态环境,本实验选择自然海区,三年未采收贻贝且铜藻生长茂盛的 S 站点作为研究地点(图1)。由于贻贝养殖筏架会被渔民不定期清理,使用苗绳对 S 站点进行围护,禁止渔船航行采收贻贝,在该地开始为时一年的现场研究。

1.2 实验设计与测量

1.2.1 营养繁殖的再生能力实验

本实验在 S 固定站点选取两段长 25 m 的苗绳(图2),从 2022 年 4 月铜藻繁盛期在苗绳及贻贝上共标记 120 株铜藻,定点观察每株铜藻繁盛期到衰败期的形态特征,并对株高、主干粗度以及固着器直径等相关的生

物学指标进行测定,记录相应的特征参数。持续监测铜藻再生和存活,从而探究枸杞岛贻贝养殖区铜藻营养繁殖的再生能力。

1.2.2 营养生长的再生能力实验

同营养繁殖实验一样,营养生长实验在 S 站点选取两段长 25 m 的苗绳,根据枸杞岛铜藻生活史,选在 2022 年 9 月底铜藻成藻期,标记 30 株铜藻进行切割实验。对铜藻主侧枝的界定参考陈亮然等^[26]对铜藻形态的描述,其中本实验将铜藻植株按株高平均分为 3 部分,分别从固着器向上的底部、中部和顶部依次切割 10 株。运用陆地植物的修剪方法^[27],将这三种切割方式命名为打顶切割、短截切割以及重剪切割。拍照观察铜藻三种切割方式后的形态变化,并对株高、最长分枝(初级分枝的最长枝)生物学指标进行测定,记录相应的特征参数,观察数月的营养生长情况。同时,将切下部分用序号标签标记,夹至苗绳进行海上模拟漂浮养殖,每月从绳上取回样本,测量其株高和湿重,获取数据后再将株体夹回至苗绳。实验总共进行 3 个月,从而探究枸杞岛附近海域铜藻营养生长的再生能力。



图 2 S 站点标记铜藻定点观察示意图

Fig.2 Schematic diagram of fixed-point observation of *Sargassum horneri* marked at S station

1.2.3 生物学测定

①固着器直径(D),如图 3,固着器的长径和短径(cm);②植株湿重(W_s ,g);③株高(H),如图 3,植株固着器底端至株体顶端生长点的最大距离(cm);④最长分枝(L),初级分枝的最长枝(cm);⑤主干粗度(T),基部主枝的直径(cm)。株高和最长分枝采用直尺(刻度 0.1 cm)进行测定;湿重用电子秤(精度 0.1 g)测定;固着器直径和主干粗度采用游标卡尺(刻度 0.01 cm, LINKS 哈尔滨)进行测定。实验通过以上生物学指标来衡量铜藻再生能力,由于铜藻固着器少数呈不规则形状,大多趋近于圆或椭圆,因此实验结束后,可根据其长径和短径,计算出相应的固着器附着面积:

$$S = (LD \times SD \times \pi) / 4$$

其中: S 为固着器附着面积, LD 为固着器长径; SD 为固着器短径; π 为圆周率取值 3.14

1.2.4 海水温度监测

在所有生态因子中,海水温度通过直接影响铜藻的光合作用和呼吸作用间接作用于藻体的生长和繁殖过程,被认为是影响铜藻生长的主导因子^[28-29]。为探究海水温度对铜藻营养繁殖能力的影响,2022 年 3 月在贻贝养殖筏架区(水下 0.6 m 处)和潮间带放置光量子仪(Onset HOBO MX2022,美国)设置每 10 分钟记录一次,月观察期间,导出 HOBO 记录的水温数据,对海平面下水温和潮间带水温进行季节性连续监测。

1.3 数据处理

采用 Excel 2019 软件整理数据,以 $P < 0.05$ 作为差异显著性水平。采用 SPSS 13.0 软件,用单因素方差分析对数据进行统计分析。采用 Origin 2022 软件制图。

2 结果与分析

2.1 营养繁殖的再生能力研究

2.1.1 铜藻主枝的变化

实验标记了 120 株铜藻,从 2022 年 4 月开始到 2022 年 9 月结束,逐月进行定点观察并测定铜藻生物学指标,由于现场受台风等自然天气干扰,导致有 11 株样本标签丢失,未能获取到完整数据,最终样本数为 109 株。2022 年监测到贻贝养殖筏架区与潮间带水温相似,4—9 月水温逐渐升高,7 月开始,温度逐渐恒定在



图3 固着器附着面积与株高的测定

Fig.3 Determination of the holdfast attachment area and plant height

25℃上下。贻贝养殖筏架区水温9月达到峰值25.66℃,潮间带水温略高于筏架区,9月达到峰值25.78℃。

贻贝养殖区营养繁殖能力实验测定的所有生物学指标均呈下降趋势。观察发现4月中旬温度达到15.74℃时,铜藻生长繁盛期结束,开始进入衰败期,大部分标记铜藻株体顶端开始分叉断裂;6月温度21.77℃,铜藻株体颜色发黄,呈腐烂状态,主枝腐烂至3 cm;7月初温度达到25.05℃时,有6株保留残余主枝约0.5 cm,其余95%的株体均全部腐烂流失,仅保留其固着器(图4)。



图4 铜藻株体4月、6月及7月的形态变化

Fig.4 Morphological changes of *Sargassum horneri* in April, June and July

随着4—6月中旬温度急剧上升,平均株高从91.90 cm下降到1.40 cm,直到7月平均株高为0.03 cm;伴随着株高减小,平均主干粗度也从0.33 cm缩小到0.05 cm,7月平均主干粗度为0.01 cm(图5)。铜藻的株高、主干粗度均具有明显的季节变动规律($P<0.01$),铜藻衰败期的起始时间在4月左右,7月初可能是残余基部主枝全部腐烂流失的时间节点。

2.1.2 铜藻固着器的留存

铜藻固着器呈盘状(图6),形状趋近于圆或椭圆,随株体的生长,固着器随之生长变大。观察发现,温度的升高,固着器开始发生变化,4—6月主要以主枝断裂为主,固着器仅出现轻微破损情况。6月中旬几乎所有植株仅剩固着器留存,且发现固着器周围及固着器上具有通过有性繁殖产生孢子附着的新株幼苗。7月初固着器开始发黄,破损较为严重,主枝基部与固着器衔接的中心凹陷,新附着的幼苗高至1 cm左右;7月中旬,

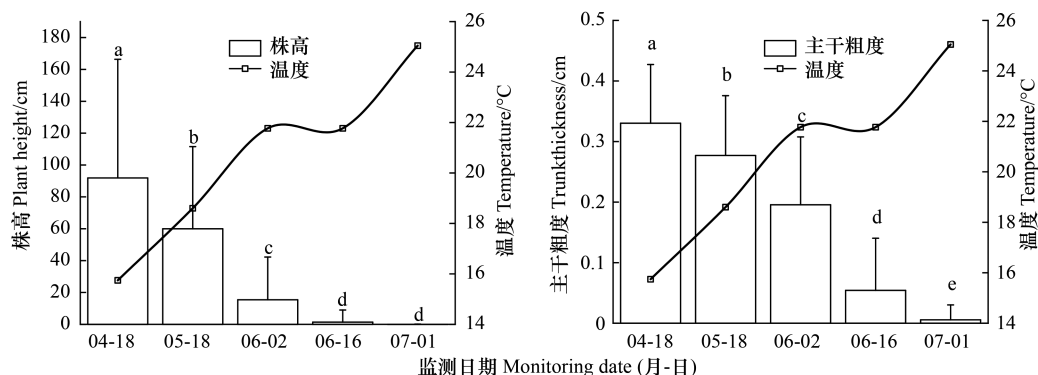


图5 铜藻株高与主干粗度的季节变动

Fig.5 Seasonal variation of plant height and trunk diameter of *Sargassum horneri*

不同小写字母表示监测日期组间差异显著 ($P < 0.01$); 图中统计数据是“平均值+标准差”

固着器发黄,一些固着器从凹陷中心向外逐渐脱落流失,固着器留存率为 72%;8 月初近一半的固着器发烂脱落,固着器留存率为 49%;8 月底大多数固着器脱落,部分留存,留存率为 24%;9 月底温度达到最高 25.66℃,固着器基本全部脱落,脱落表面呈深褐色,留存率为 3%(图 7)。

如图 8 所示,固着器观察期间,发现部分固着器上有新附着的铜藻幼苗,由于附着位置与固着器主枝基部发烂处距离太近,以至于孢子附着的新株幼苗与基部主枝发烂小苗相互衔接成为同株生长,总株高 1.5 cm 左右。据统计,109 株标记铜藻从 6 月中旬开始,有 33 株铜藻固着器上陆续出现此类附着新株现象,占比样本总数的 30%,直到 9 月底附着新株随固着器的脱落一同流失。

固着器附着面积也具有与株高、主干粗度相同的季节变动规律 ($P < 0.01$) (图 9)。监测 2022 年 4 月 18 日—6 月 16 日期间,水温从 15.74℃ 上升至 21.77℃,固着器平均附着面积基本保持在 2.6 cm² 左右,并无明显变化。当从 6 月 16 日开始,水温持续上升,从 21.77℃ 上升至 25.05℃ 时,平均附着面积由 2.71 cm² 下降至



图6 铜藻固着器形态

Fig.6 Holdfast morphology of *Sargassum horneri*

1.43 cm²,附着面积明显缩小,固着器破损严重。随后三个月内,水温始终保持在 25.05—25.66℃ 之间,固着器开始部分脱落,平均附着面积继续下降至 0.30 cm²,直到 9 月底达到最高水温 25.66℃,固着器基本全部脱落流失。因此,水温大约在 25℃,是铜藻固着器破损的温度节点,当水温持续保持在 25℃ 左右一段时间后,固着器将会脱落流失。



图7 固着器 7 月、8 月及 9 月的衰败情况

Fig.7 Decay of holdfast in July, August and September

枸杞岛贻贝养殖区 109 株标记铜藻,均没有在固着器和残余基部主枝上再生植株。因为水温升高,导致固着器和残余基部主枝不能耐受此时的高温,随着基部主枝腐烂流失,固着器也开始破损直至脱落,无法度夏进行营养繁殖,由此判定浙江枸杞岛贻贝养殖区铜藻为一年生。

2.2 营养生长的再生能力研究

2.2.1 被切割部分的营养生长情况

从 2022 年 9 月底到 12 月底,3 个月实验周期,由于外部因素影响,标记的被切割铜藻部分标签脱落,最终样本数为 24 株。铜藻在三种切割方式下,被切割部分的株高均无明显变化,主枝基本没有生长(图 10)。其中短截切割和重剪切割的平均株高较为稳定,打顶切割平均株高从 11 月底出现下降趋势,从 20.83 cm 下降到了 11.28 cm,这可能是因为在测量过程中,藻体受太阳直射和风力作用影响,主枝枯萎所致。



图 8 老固着器与新株主枝连接生长

Fig.8 Growth of the old holdfast connected with the main branch of the new plant

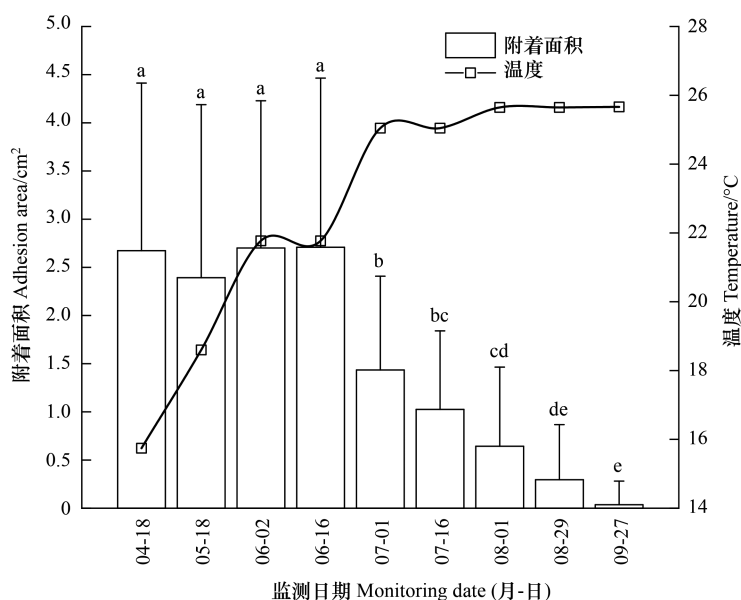


图 9 铜藻固着器大小随温度的变化过程

Fig.9 The change process of the size of *Sargassum horneri* holdfast with temperature

然而主枝虽无明显增长,但主枝上的最长分枝却明显增加(图 10)。9 月底到 11 月底,主枝基本保持不变,主枝上的侧枝迅速营养生长,打顶切割最长分枝的平均长度增加了 2.2 倍;短截切割最长分枝的平均长度增加了 3.7 倍;重剪切割最长分枝的平均长度增加了 6.8 倍。相较于打顶切割和短截切割,重剪切割后的最长分枝营养生长最明显、营养生长最快。11 月底三种切割方式的平均最长分枝达到峰值,直到 12 月底,平均最长分枝数值有所下降,这可能是部分标记铜藻由于藻体受损死亡,最长分枝断裂造成的。

2.2.2 切下部分的营养生长情况

从 2022 年 9 月底将铜藻切割后,标记切下部分,将其固定在贻贝养殖区苗绳上,模拟漂浮 3 个月。每个月测量期间,部分标记铜藻丢失,最终样本数为 22 株。

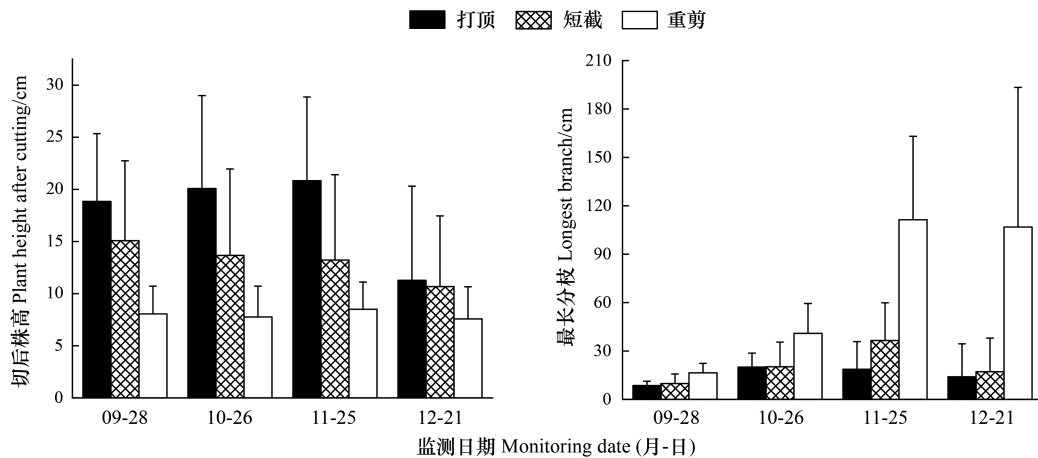


图 10 被切割部分营养生长变化

Fig.10 Vegetative growth changes of the cutting part

通过测量铜藻湿重和株高后发现,铜藻在漂浮状态下具有强大的再生能力。从9月底—12月底,三种切割方式切下的铜藻,湿重和株高逐渐增加。9月底三种切割方式下的藻体的平均湿重范围在 1.98—12.11 g,随着藻体的再生,12月底藻体平均湿重范围增加至 216.40—644.59 g(图 11)。株高也从 7.1—23.08 cm 增长到 112.86—180.07 cm。11月底以后,再生速率有所放缓,但仍有生长(图 11)。

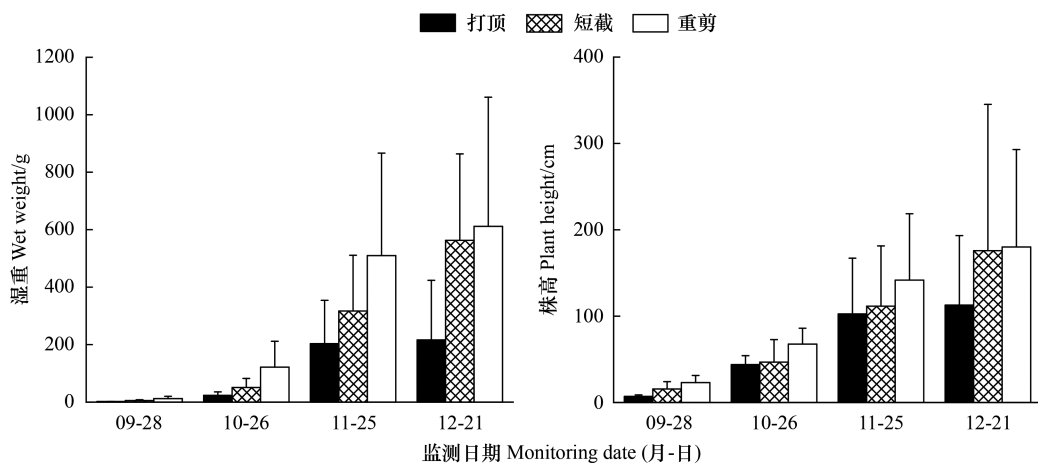


图 11 切割部分漂浮的营养生长变化

Fig.11 Vegetative growth changes of the floating removed part

3 讨论

3.1 铜藻一年生与海水温度的关系

在所有生态因子中,海水温度被认为是影响铜藻生长的主导因子^[28]。适宜的温度是海藻生命活动不可或缺的条件之一,海洋藻类的生长发育与温度有着密切关系,水温逐渐升高会加速海藻凋落消亡^[30]。海水温度决定着海藻生长的季节变动与生长演替^[31—34]。这与本文实验结果相同,铜藻幼苗能在 15—30℃ 耐受高温存活^[35],成熟铜藻却不能耐受高温。4月中旬枸杞岛贻贝养殖区铜藻进入衰败期,铜藻生长发育停止,株体开始逐渐衰亡。随着水温迅速升高,更是加速了铜藻凋零过程,直到7月初温度 25.05℃ 时,主枝全部腐烂流失。因此,枸杞岛贻贝养殖区铜藻衰败期的起始时间在4月左右,7月初可能是主枝全部腐烂流失的时间节

点,铜藻生长表现出明显的季节变动规律。

与此同时,铜藻固着器和残余基部主枝的留存也受海水温度影响,其高水温耐受性成为度夏的生存特性。多年生马尾藻,通常以藻体存活后,保留固着器和残余基部主枝度夏营养繁殖新的幼苗。所以固着器和残余基部主枝能否度夏后营养繁殖出新的幼苗,是判定铜藻是否为多年生的重要依据。或许在一定的低水温条件下,铜藻是多年生。但本文实验中,枸杞岛夏季水温较高,大约在 25℃ 时固着器附着面积明显下降,固着器破损严重。随后一段时间,水温始终保持在 25℃ 左右,固着器由于不能长时间耐受高温,导致部分脱落流失。直到 9 月达到水温峰值 25.66℃,固着器从基质上全部脱落,无法度夏进行营养繁殖,由此判定枸杞岛贻贝养殖区铜藻为一年生。此外,实验监测的潮间带水温与贻贝养殖区水温接近,因此推测潮间带底栖铜藻与筏架铜藻具有相同的固着器衰败现象。自然条件下,水温 25℃ 左右是铜藻固着器破损腐烂的节点温度,这与栉青等^[36]室内实验的铜藻生长上限温度结果一致。

关于国内外学者对铜藻是否为多年生说法不一,本研究认为与当地水温有直接关系。铜藻是多年生藻种,但不同地理位置的海域,铜藻固着器的留存因为海水温度不同而产生差异。美国加利福尼亚州以及日本 Obama 湾纬度与枸杞岛接近,且度夏期间平均水温保持在 25℃ 左右,甚至 Obama 湾月最高水温达到 26℃^[15,17],固着器和残余基部主枝无法度夏再生,使铜藻一年生成为可能。然而黄海海域 7 月度夏时期平均水温为 22.8℃^[14],低于枸杞岛海域,固着器和残余基部主枝得以存活至第 2 年进行营养繁殖新的幼苗,所以黄海海域铜藻是多年生。随着海洋变暖的影响,北部黄海海域水温逐年升高,该海域未来或许会出现与枸杞岛相同的固着器脱落现象,铜藻场生物量可能会继续下降。依据本文实验结论,南麂列岛夏季水温达到 25℃ 以上^[4],铜藻固着器和残余基部主枝可能无法度夏进行营养繁殖,但孙建璋等^[37]在浙江南麂列岛却观察到存在多年生铜藻。这可能是固着器衰败过程中附着新株与固着器主枝基部衔接生长所致。野外实验观察发现铜藻死亡的过程中,固着器上存在有性繁殖新株附着的现象,而新株恰巧附着在固着器和残余基部主枝连接处,使得连接处与新株相互衔接生长,其形态与再生幼苗极为相似。从 6 月中旬开始到 9 月底结束,109 株标记铜藻有 30% 铜藻固着器上陆续出现此类附着新株现象。

3.2 固着器形态与再生能力的关系

马尾藻在除去物种本身耐高温后再生的特性外,其固着器形态也有利于再生。日本学者吉田忠生^[38]着眼于马尾藻固着器形态方面的研究,根据固着器形态可分为纤维状固着器以及盘状、圆锥状固着器。不同固着器形态的再生能力也有所差异,具有纤维状固着器的物种再生率可达到 100%,盘状、圆锥状固着器的物种再生率未达到 100%^[17]。通过观察发现,作为枸杞岛优势种的羊栖菜和铜藻,其固着器明显不同。羊栖菜固着器形态属于纤维状,铜藻属于盘状(图 6)^[38]。纤维状固着器扎根于基质缝隙后,依靠沙子掩埋来躲避动物的摄食,易留存更适宜再生。但盘状、圆锥状固着器,由于大面积裸露于外部环境,容易受到破坏而不易留存。因此,羊栖菜的再生能力远大于铜藻的再生能力,只有再生能力较强的物种才能在承受严重破坏的海藻床上继续生长。所以在共同生态位上,羊栖菜可能具有比铜藻更强的种群竞争能力。

3.3 铜藻具有“顶端优势”现象

海黍子和岩藻都具有“顶端优势”,即主枝抑制侧枝的生长^[24,39],当主枝顶端被切割或者自然断裂时,主枝失去了顶端生长的优势,侧枝会快速生长。这种“顶端优势”现象,本研究通过切割实验得到了证实,浙江枸杞岛铜藻主枝被切割后,促进株体横向生长,即主枝保持不变,侧枝迅速生长。因此,铜藻也具备相同的“顶端优势”现象。并且本研究认为这种顶端优势现象,还会体现在初级侧枝和次级侧枝上,即初级侧枝遭到破坏,次级侧枝迅速生长。而“顶端优势”现象,反映了铜藻强大的再生能力,藻体重剪切割比打顶切割再生能力更明显,再生潜力更大。选择从铜藻主枝基部往上三分之一处进行切割,利用其“顶端优势”,侧枝就可快速生长,达到增加生物量的效果。

3.4 营养生长的再生与舟山漂浮藻来源的关系

近年来,北太平洋沿岸海域发生了多次大规模的漂浮铜藻聚集成“金潮”侵入事件,远至美国加利福尼

亚、墨西哥湾等海域均有漂浮铜藻分布的报道^[40-41],但漂浮铜藻的发生主要在中国、韩国、日本等国沿岸海域^[42-46]。有报道称,2017 年侵入韩国济州岛造成一定程度生态灾害的漂浮铜藻是源于中国舟山海域^[20,43]。但舟山枸杞岛潮间带底栖铜藻生物量较少,难以支撑如此庞大的漂浮藻来源。然而贻贝养殖区附生大量固着铜藻,依据推算贻贝养殖区 9 月铜藻幼苗期生物量约 3800 万株,为漂浮铜藻形成提供基础。实验表明,这些贻贝养殖区的固着铜藻残枝可以在漂浮状态下继续再生。与此同时,铜藻具备“顶端优势”,则主枝断裂漂浮,初级侧枝迅速再生,初级侧枝断裂漂浮,次级侧枝迅速再生。如此断裂再生,再生漂浮,往复循环,便可在短时间内形成庞大的漂浮铜藻生物量。因此,随着底栖铜藻生物量锐减,浙江枸杞岛附近海域漂浮铜藻“金潮”主要来源可能是枸杞岛贻贝养殖区固着铜藻株体断裂而来。

4 结论

铜藻营养繁殖的再生和营养生长的再生是体现其再生能力的重要生物学特性。铜藻生长表现出明显的季节变动规律。海水温度影响铜藻固着器的留存,水温 25℃ 是铜藻固着器破损腐烂的节点温度。在持续的 25℃ 高温下,铜藻固着器和残余基部主枝无法度夏进行营养繁殖,由此判定我国浙江枸杞岛海域铜藻为一年生,并推断我国浙江舟山以南海域的固着铜藻均为一年生。铜藻具有“顶端优势”现象,遭到破坏的铜藻,其侧枝会迅速生长,距离切割或破坏的地方越近,侧枝再生潜力越大,“顶端优势”现象越明显。铜藻断枝在自由漂浮状态下具有营养生长的能力。通过铜藻的“顶端优势”实验和断枝漂浮实验,验证了铜藻具备营养生长的再生能力,这将为舟山漂浮藻来源提供理论支撑。

参考文献 (References):

- [1] 陈震,刘红兵. 马尾藻的化学成分与生物活性研究进展. 中国海洋药物, 2012, 31(5): 41-51.
- [2] 曾呈奎,中国科学院中国孢子植物志编辑委员会. 中国海藻志. 第三卷,褐藻门. 第二册,墨角藻目. 北京: 科学出版社, 2000: 43-44.
- [3] Komatsu T, Fukuda M, Mikami A, Mizuno S, Kantachumpoo A, Tanoue H, Kawamiya M. Possible change in distribution of seaweed, *Sargassum horneri*, in northeast Asia under A2 scenario of global warming and consequent effect on some fish. Marine Pollution Bulletin, 2014, 85(2): 317-324.
- [4] 孙建璋,陈万东,庄定根,郑海羽,林力,逢少军. 中国南麂列岛铜藻 *Sargassum horneri* 实地生态学的初步研究. 南方水产, 2008, 4(3): 58-63.
- [5] Whanpetch N, Nakaoka M, Mukai H, Suzuki T, Nojima S, Kawai T, Aryuthaka C. Temporal changes in benthic communities of seagrass beds impacted by a tsunami in the Andaman Sea, Thailand. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2010, 87(2): 246-252.
- [6] 孙建璋,庄定根,王铁干,陈万东,杨加波. 南麂列岛铜藻的研究. 现代渔业信息, 2009, 24(5): 19-21.
- [7] 八谷光介,清本節夫,吉田吾郎,吉村拓. 九州西岸に生育するホンダワラ属 13 種の付着器からの再生能力. 藻類, 2012, 60(2): 41-45.
- [8] Barrat-Segretain M H, Bornette G, Hering-Vilas-Bôas A. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. Aquatic Botany, 1998, 60(3): 201-211.
- [9] Yamano S, Akita S, Hayakawa Y, Fujita D. Finding of regeneration in a large number of wounded receptacles in *Sargassum ringgoldianum* (Phaeophyceae, Fucales). Phycological Research, 2020, 68(2): 183-186.
- [10] 孙建璋,庄定根,陈万东,郑海羽,林力,逢少军. 铜藻 *Sargassum horneri* 繁殖生物学及种苗培育研究. 南方水产, 2008, 4(2): 6-14.
- [11] Bi Y X, Feng M P, Jiang R J, Wu Z L, Zhang S Y, Wang W D. The effects of sediment on *Sargassum horneri* in the early life stages on rocky subtidal reefs. Aquatic Botany, 2016, 132: 17-23.
- [12] 蔡丽萍,金敬林,吴盈子,董波海. 舟山马鞍列岛海洋特别保护区岩相潮间带底栖藻类初步调查与研究. 海洋开发与管理, 2014, 31(4): 89-94.
- [13] 曾宴平,马家海,陈斌斌,蔡永超,高嵩. 浙江省枸杞岛潮间带大型底栖海藻群落的研究. 浙江农业学报, 2013, 25(5): 1096-1102.
- [14] 詹冬梅,刘玮,辛美丽,王翔宇. 北黄海漂浮铜藻来源的初步探讨. 海洋湖沼通报, 2022, 44(4): 123-127.
- [15] Marks L, Reed D, Obaza A. Assessment of control methods for the invasive seaweed *Sargassum horneri* in California, USA. Management of Biological Invasions, 2017, 8(2): 205-213.
- [16] Endo H, Nishigaki T, Yamamoto K, Takeno K. Subtidal macroalgal succession and competition between the annual, *Sargassum horneri*, and the perennials, *Sargassum patens* and *Sargassum piluliferum*, on an artificial reef in Wakasa Bay, Japan. Fisheries Science, 2019, 85(1): 61-69.
- [17] Umezaki I. Ecological studies of *Sargassum horneri* (TURNER) C. AGARDH in Obama bay, Japan Sea. Nippon Suisan Gakkaishi, 1984, 50(7): 1193-1200.

- [18] 毕远新, 王伟定. 风浪对枸杞岛铜藻(*Sargassum horneri*)分布格局的影响. 生态学杂志, 2016, 35(6): 1595-1600.
- [19] Komatsu T. Temporal fluctuations of water temperature in a *Sargassum* forest. Journal of the Oceanographical Society of Japan, 1985, 41(4): 235-243.
- [20] Qi L, Hu C M, Wang M Q, Shang S L, Wilson C. Floating algae blooms in the East China Sea. Geophysical Research Letters, 2017, 44(22): 11501-11509.
- [21] Byeon S Y, Oh H J, Kim S, Yun S H, Kang J H, Park S R, Lee H J. The origin and population genetic structure of the 'golden tide' seaweeds, *Sargassum horneri*, in Korean waters. Scientific Reports, 2019, 9: 7757.
- [22] Komatsu T, Tatsukawa K, Filippi J B, Sagawa T, Matsunaga D, Mikami A, Ishida K, Ajisaka T, Tanaka K, Aoki M, Wang W D, Liu H F, Zhang S D, Zhou M D, Sugimoto T. Distribution of drifting seaweeds in eastern East China Sea. Journal of Marine Systems, 2007, 67(3/4): 245-252.
- [23] 王素娟, 章景荣. 多管藻 *Polysiphonia urceolata* (lightf) grev 切段再生的研究. 集美大学学报: 自然科学版, 1981(0): 90-99.
- [24] Fletcher R L, Fletcher S M. Studies on the recently introduced brown *Alga Sargassum muticum* (yendo) fensholt. II. regenerative ability. Botanica Marina, 1975, 18(3): 157-162.
- [25] 张云岭, 周海生, 李春, 李洋, 张振海. 浙江省枸杞岛大型底栖海藻群落结构研究. 河北渔业, 2018(5): 33-36.
- [26] 陈亮然, 章守宇, 陈彦, 赵旭, 周曦杰, 陈瀛洲. 枸杞岛马尾藻场铜藻的生命史与形态特征. 水产学报, 2015, 39(8): 1218-1229.
- [27] 葛桂华, 潘玉兴. 养花重在修剪. 湖南林业, 2002, 2(18): 25.
- [28] 于永强, 张全胜, 唐永政, 张树宝, 鲁志成, 初少华. 马尾藻种群生活史性状时空变化的研究进展. 水产科学, 2012, 31(7): 437-443.
- [29] Glenn E P, Smith C M, Doty M S. Influence of antecedent water temperatures on standing crop of a *Sargassum* spp.-dominated reef flat in Hawaii. Marine Biology, 1990, 105(2): 323-328.
- [30] 陈亮然. 铜藻形态学特征及其对海藻场生境构造的影响[D]. 上海: 上海海洋大学, 2015.
- [31] McCourt R M. Seasonal patterns of abundance, distributions, and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1984, 74(2): 141-156.
- [32] Hurtado A Q, Ragaza A R. *Sargassum* studies in currimao, ilocos Norte, northern Philippines I. seasonal variations in the biomass of *Sargassum carpophyllum* J. agardh, *Sargassum ilicifolium* (Turner) C. Agardh And *Sargassum siliquosum* J. Agardh (phaeophyta, Sargassaceae). Botanica Marina, 1999, 42(4): 321-325.
- [33] Díaz-Villa T, Sansón M, Afonso-Carrillo J. Seasonal variations in growth and reproduction of *Sargassum orotavicum* (Fuciales, Phaeophyceae) from the Canary Islands. Botanica Marina, 2005, 48(1): 18-19.
- [34] Rivera M, Serosati R. Population dynamics of *Sargassum lapazeanum* (fuciales, phaeophyta) from the gulf of California, Mexico. Phycologia, 2006, 45(2): 178-189.
- [35] 张鹏, 王铁杆, 谢起浪, 张华伟, 严兴洪, 陈孟静. 培养条件对铜藻幼苗生长发育的影响. 上海海洋大学学报, 2014, 23(2): 200-207.
- [36] 栾青, 吕芳, 吴海一, 丁刚, 詹冬梅. 不同培养条件对铜藻生长和营养组分的影响. 渔业科学进展, 2019, 40(4): 123-130.
- [37] 孙建璋, 庄定根, 孙庆海, 逢少军. 铜藻人工栽培的初步研究. 南方水产, 2009, 5(6): 41-46.
- [38] 吉田忠生. ホンダワラ類の繁殖機式, 海洋と生物, 1985, 7: 269.
- [39] Moss B. Polarity and apical dominance in *Fucus vesiculosus*. British Phycological Bulletin, 1966, 3(1): 31-35.
- [40] Almeida O U H, Beltrones D A S. Substrate-dependent differences between the structures of epiphytic and epilithic diatom assemblages off the southwestern coast of the Gulf of California. Botanica Marina, 2012, 55(2): 149-159.
- [41] Miller K A, Engle J M, Uwai S, Kawai H. First report of the Asian seaweed *Sargassum filicinum* Harvey (Fuciales) in California, USA. Biological Invasions, 2007, 9(5): 609-613.
- [42] Kokubu Y, Rothäusler E, Filippi J B, Durieux E D H, Komatsu T. Revealing the deposition of macrophytes transported offshore: evidence of their long-distance dispersal and seasonal aggregation to the deep sea. Scientific Reports, 2019, 9: 4331.
- [43] Kim H S, Sanjeeva K, Fernando I, Ryu B, Yang H W, Ahn G, Kang M, Heo S, Je J G, Jeon Y. A comparative study of *Sargassum horneri* Korea and China strains collected along the coast of Jeju Island South Korea: its components and bioactive properties. Algae, 2018, 33(4): 341-349.
- [44] Liu F, Liu X F, Wang Y, Jin Z, Moejes F, Sun S. Insights on the *Sargassum horneri* golden tides in the Yellow Sea inferred from morphological and molecular data. Limnology and Oceanography, 2018, 63(4): 1762-1773.
- [45] Lin S M, Huang R, Ogawa H, Liu L C, Wang Y C, Chiou Y S. Assessment of germling ability of the introduced marine brown *Alga*, *Sargassum horneri*, in Northern Taiwan. Journal of Applied Phycology, 2017, 29(5): 2641-2649.
- [46] Hwang E K, Lee S J, Ha D S, Park C S. *Sargassum* golden tides in the Shinan-Gun and jeju island, Korea. Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2016, 49(5): 689-693.