



褐藻羊栖菜繁殖生物学特征和生活史流程的补充研究

林立东¹, 尚天歌², 张甜甜², 王彩霞²,
陈斌斌², 吴明江², 马增岭^{2*}

(1. 温州市洞头区水产科学技术研究所博士后工作站, 浙江 温州 325700;

2. 温州大学浙江省水环境与海洋生物资源保护重点实验室, 浙江 温州 325035)

摘要: 以温州市洞头区人工养殖羊栖菜和野生羊栖菜为研究样本, 详细描述了羊栖菜成熟孢子体有性生殖, 假根与侧生枝无性生殖的繁殖生物学特征和生活史流程。详细记录了羊栖菜卵、精子和受精卵的减数分裂和有丝分裂过程, 假根、茎(主茎和侧生茎)、叶(气囊)和生殖托(雌托和雄托)等4类器官生长、发育和分化过程, 胚、幼孢子体和成熟孢子体形态结构特征。在此基础上对现有羊栖菜繁殖生物学特征及生活史流程进行了补充和修正, 增加了羊栖菜侧生枝无性生殖和羊栖菜幼孢子体期有性生殖的相关内容, 并重新绘制了羊栖菜生活史流程图。该研究结果将为开展羊栖菜养殖生态学研究, 深层次解析羊栖菜生殖节律、种群繁衍与环境关系奠定基础。

关键词: 羊栖菜; 繁殖生物学; 生活史; 生殖周期; 种群繁衍

中图分类号: S 968.4

文献标志码: A

羊栖菜(*Sargassum fusiforme*)属褐藻门(Phaeophyta), 圆子纲(Cyclosporeae), 墨角藻目(Fucales), 马尾藻科(Sargassaceae), 雌雄异株^[1], 孢子体世代明显, 配子体世代退化, 生活史具有有性生殖周期和无性生殖周期^[2]。羊栖菜为太平洋西北部近岸海域特有的多年生大型海藻^[3-4], 在中国、日本、韩国等国家还被用作传统食品和药品来源。

褐藻是藻类植物中较高级的一个类群, 均为多细胞, 分枝丝状体, 有类似根、茎、叶的分化, 有表皮、皮层、髓的分化^[5]。植物繁殖生物学是以“生殖”为核心, 以认识植物繁殖过程的自然规律为主要任务的基础研究学科^[6]。植物生活史又称植物生活周期, 是指植物以细胞分裂、增殖和分化为繁殖基础, 产生与亲本基本相同子代的生殖、生长和发育的循环过程, 即

植物从出生到死亡所经历各个阶段^[7]。由于生态异质性的存在, 在不同的时间和空间里, 环境对物种的筛选强度不尽相同, 因此产生了连续和动态变化的植物生活史类型^[8]。

对羊栖菜而言, 孙建璋等^[3]、阮积惠等^[9]、张展等^[10]均对其种群繁衍和生活史特征进行了观察描述, 初步阐明了羊栖菜生活史主要环节。但上述研究均缺乏卵聚体形态特征、侧生枝无性生殖特征和不同生殖阶段的生殖过程等内容描述。羊栖菜繁殖生物学特征及生活史流程的研究主要集中在羊栖菜有性生殖过程中卵形态、卵核减数分裂、受精卵有丝分裂、受精沉降、雌雄生殖窝解剖学特征、受精卵生长发育及其对环境因子的响应等方面^[3, 10-13, 10-20]。这些研究较全面地揭示了羊栖菜有性生殖的基本规律与特征, 但关于羊栖菜精子和卵在生殖窝内的

收稿日期: 2019-01-21 修回日期: 2019-03-22

资助项目: 国家重点研发计划“蓝色粮仓科技创新”重点专项项目(2018YFD0901500); 国家自然科学基金(41876124, 41706147); 温州市洞头区重大渔农业科技项目(N2018Y03A); 温州市农业丰收计划(FSJH2019013)

通信作者: 马增岭, E-mail: mazengling@wzu.edu.cn

减数分裂、卵细胞核减数分裂过程、受精卵体细胞有丝分裂、受精卵体细胞核有丝分裂及幼孢子体期有性生殖等的特征描述尚不够准确和全面。为了完善上述内容,揭示羊栖菜成熟孢子体有性生殖、假根及侧生枝无性生殖的繁殖生物学特征,本实验运用温州市洞头区人工养殖羊栖菜和野生羊栖菜成熟孢子体有性生殖、假根及侧生枝无性生殖特征观测结果,对现有羊栖菜繁殖生物学研究报道的部分内容进行修正和补充,以期开展羊栖菜养殖生态学研究,深层次解析羊栖菜生殖节律、种群繁衍与环境关系提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2011年11月至2018年12月期间,选取温州市洞头区仙叠岩海区人工养殖羊栖菜群体和温州市洞头区鹿西乡白龙屿及附属岛屿野生羊栖菜群体为研究材料。

1.2 实验方法

通过石蜡切片观察羊栖菜雌雄生殖托的生殖窝结构特征;通过显微观察跟踪记录羊栖菜精卵排放、卵核减数分裂和受精卵形态;通过周期观察跟踪记录受精卵、胚、幼孢子体、孢子体、成熟孢子体、生殖托萌发与发育、假根和侧生枝无性生殖特征。以“等效替代法”归纳和总结了人工养殖羊栖菜和野生羊栖菜的相同繁殖特征;以流程图法编制羊栖菜生活史图解。

1.3 照片拍摄与图形制作

采用尼康荧光显微镜(Nikon 90i)进行显微观察;采用尼康相机(Nikon Digital camera D750)进行照片拍摄;采用iSee软件进行照片处理;采用Word 2003绘制生活史图解。

2 结果

2.1 羊栖菜的有性生殖特征

羊栖菜成熟孢子体有性生殖主要包括生殖托与组织结构,生殖托精卵排放和卵核减数分裂,受精卵形态、体细胞核有丝分裂,胚形态和生长发育,幼孢子体形态和生长发育特征等5部分内容。

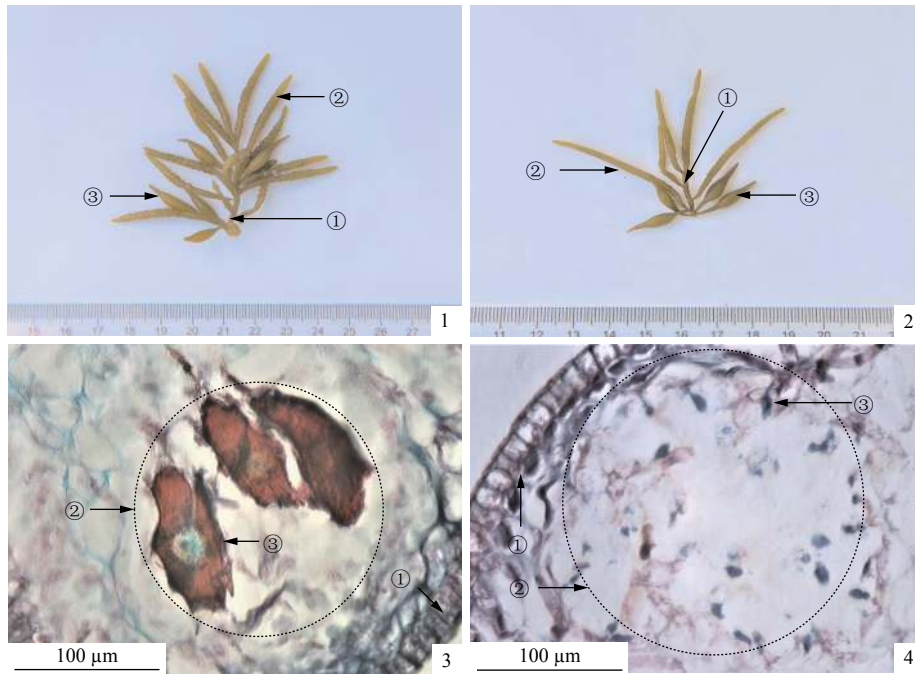
羊栖菜生殖托和组织结构 羊栖菜生殖

托分为雌生殖托(图版 I -1)和雄生殖托(图版 I -2),于每年4月中旬开始萌发,簇生于气囊叶腋间,至5月上旬进入成熟阶段,至5月下旬呈现生殖枝(四级分生枝)特征。羊栖菜雌雄生殖托在萌发、生长和发育过程中形态特征差异显著:初始成熟期的雌生殖托托体长度和宽度分别为 (0.67 ± 0.14) 和 (0.14 ± 0.013) cm,雄生殖托托体长度和宽度分别为 (1.58 ± 0.31) 和 (0.12 ± 0.016) cm;至成熟中期,雌生殖托托体长度和宽度分别为 (1.09 ± 0.16) 和 (0.16 ± 0.014) cm,雄生殖托托体长度和宽度分别为 (1.89 ± 0.38) 和 (0.13 ± 0.02) cm;而到了成熟后期,雌托托体长度和宽度分别为 (3.3 ± 0.34) 和 (0.32 ± 0.06) cm,雄托托体长度和宽度分别为 (4.71 ± 0.61) 和 (0.24 ± 0.04) cm。即处于同一发育阶段的雌托长度小于雄托而宽度大于雄托。

雌雄生殖托托体表面具有肉眼可见生殖窝孔,近托体尖部和基部的生殖窝孔较少,中部较多;雌托生殖窝孔呈圆形黑褐色斑环状,而雄托生殖窝孔呈点状黑褐色斑点状。生殖窝分布于生殖窝孔表皮下叶肉细胞组织内,雌雄生殖窝均为近圆球形(图版 I -3, 图版 I -4)。卵呈“橄榄”形,个体长度和宽度约为200和100 μm ,远表皮端着生于生殖窝侧壁;精子呈“蝌蚪”形,个体长度和宽度约为25和10 μm ,“尾部”着生于雄生殖窝侧壁和内部薄壁细胞(图版 I -3, 图版 I -4)。精子和卵的减数分裂均在生殖窝内进行。野生羊栖菜幼孢子体经首年人工驯化养殖,成熟孢子体生殖托形态和显微结构特征与人工纯化羊栖菜成熟孢子体生殖托形态和显微结构特征相近。

除上述典型羊栖菜雌雄生殖托形态特征外,也存在托尖对生托柄、托柄再生生殖托、与气囊共生托柄等特殊形态的生殖托(图1)。该特征生殖托暂且定义为生殖托突变体,目前仅在多年纯化人工养殖羊栖菜成熟孢子体发现此现象,而在野生羊栖菜及首年驯化的野生羊栖菜成熟孢子体中,尚未观察到此类特征。

羊栖菜生殖托的精卵排放及卵核减数分裂每年5月上旬,海水表层温度升至22 $^{\circ}\text{C}$ 以上时,养殖羊栖菜个体部分侧生枝生殖托发育成熟,开始第一次精卵集中释放。雄托由窝孔释放精子团,释放后精子迅速发散于水体中,由于精子个体较小,游动速度快且时间短,因此释放过程不易捕捉。雌托由窝孔逐一释放卵细胞(图版 II -1),卵细胞被释放后粘附于生殖托周围。卵细胞初始呈圆球形、透明、有淡黄色斑



图版 I 羊栖菜雌、雄生殖托形态及其横切切片的组织结构

1. ① 生殖枝(四级分枝), ② 雌生殖托, ③ “特征”大气囊; 2. ① 生殖枝, ② 雄生殖托, ③ “特征”大气囊; 3. ① 表皮, ② 生殖窝, ③ 卵; 4. ① 表皮, ② 生殖窝, ③ 精子

Plate I Morphology of female and male receptacles of *S. fusiforme* and the corresponding tissue structure of their transverse slices

1. ① reproductive branch (the fourth branch), ② female receptacles, ③ “characteristic” big air-bladder; 2. ① reproductive branch, ② male receptacles, ③ “characteristic” big air-bladder; 3. ① epidermis, ② reproductive nest, ③ eggs; 4. ① epidermis, ② reproductive nest, ③ sperms

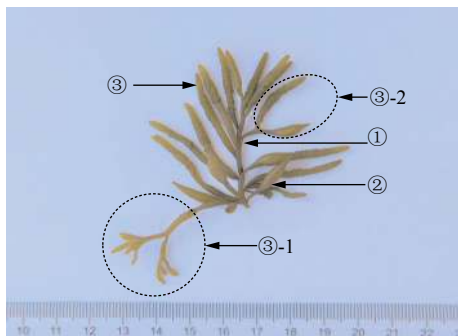


图 1 羊栖菜特殊形态生殖托

① 生殖枝; ② “特征”大气囊; ③ 雌生殖托; ③-1, ③-2 特殊形态生殖托

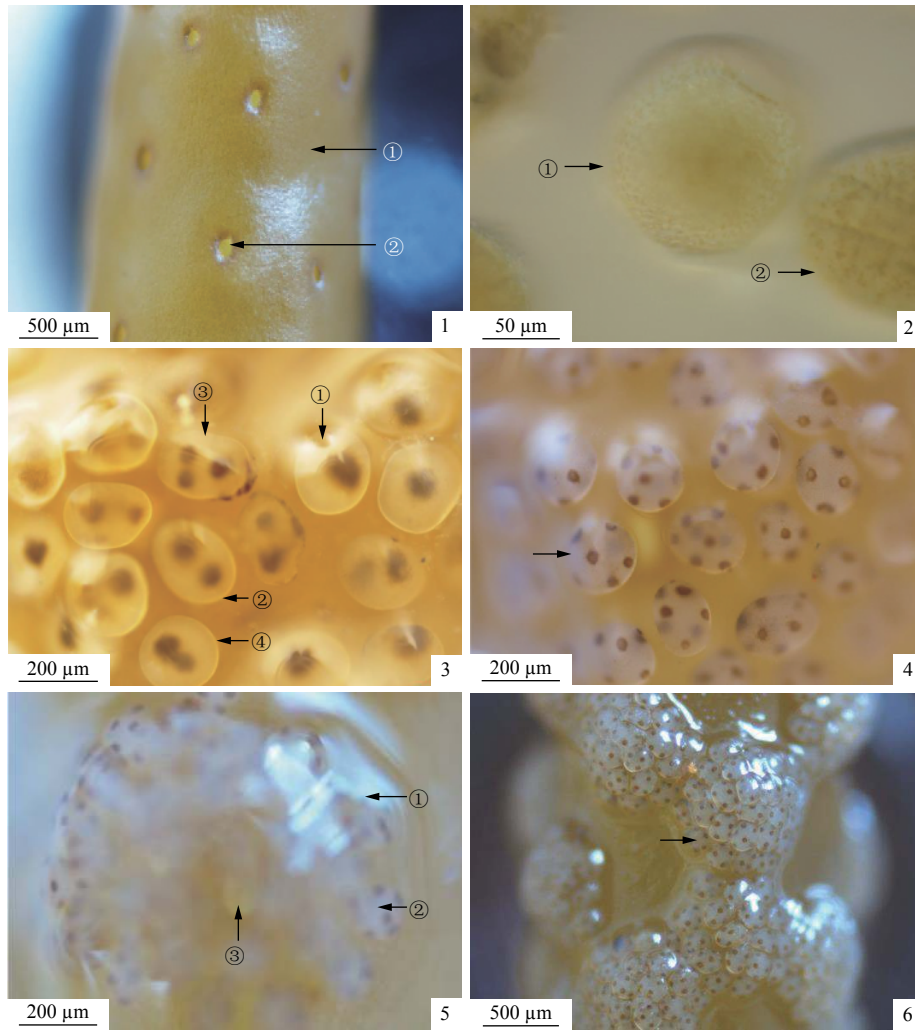
Fig. 1 Special morphogenetic receptacles of *S. fusiforme*

① reproductive branch; ② “characteristic” big air-bladder; ③ female receptacles; ③-1, ③-2 receptacles in abnormal morphology

点、无核体特征, 后浅黄色颗粒迅速向中心聚集(图版 II -2), 形成一核体卵。而后开始卵核减数分裂过程, 其表现出非对称核减数分裂特征, 即逐渐形成二核体、三核体、四核体、五核体、六核体、七核体和八核体特征的卵(图版 II -3, 图版 II -4)。八核体卵是成熟卵, 八个核均分散

于近细胞膜处(图版 II -4)。每个生殖窝从第一颗卵细胞释放至全部形成八核体形成, 需要2~3 h。每个生殖窝可释放35~45个卵细胞, 呈半球形分布于生殖窝孔外, 包被于生殖窝孔外被膜内(图版 II -5)。雌雄生殖托释放卵子和精子具有同步性, 即同一生殖托上所有生殖窝同时释放卵子或精子。由于卵释放后具有附托特性, 卵全部释放后, 在生殖窝孔周围形成乳白色、“半球形”卵聚体, 大的卵聚体间可相互连接(图版 II -6)。

此外, 羊栖菜精卵的集中释放为分时段进行: 卵的释放集中于6:00~13:00, 8:00~11:00为最佳释放时段, 附托后完成核减数分裂过程, 等待受精; 精子的释放集中于17:00~次日1:00, 19:00~23:00是最佳释放时间。野生羊栖菜幼孢子体经人工养殖, 成熟孢子体精卵集中释放与排卵特征与人工纯化成熟孢子体相似, 但首年养殖的野生羊栖菜成熟期晚于同期纯化羊栖菜, 首次有性生殖期约在5月下旬至6月初, 子一代幼孢子体经人工纯化养殖后, 次年成熟孢子体性成熟期与人工纯化成熟孢子体性成熟期一致。



图版 II 羊栖菜雌生殖托、卵核减数分裂不同阶段受精卵及卵聚体的形态

1. ① 雌生殖托体, ② 雌生殖窝孔(排卵过程中); 2. ① 未受精卵细胞, ② 受精卵; 3. ① 一核卵, ② 二核卵, ③ 三核卵; 4. 八核卵; 5. ① 生殖窝孔被膜, ② 八核卵, ③ 雌生殖窝孔; 6. 生殖窝孔周围卵聚体

Plate II Morphology of the female receptacles, fertilized eggs in different meiosis stages, and aggregated eggs around the genital fossa of *S. fusiforme*

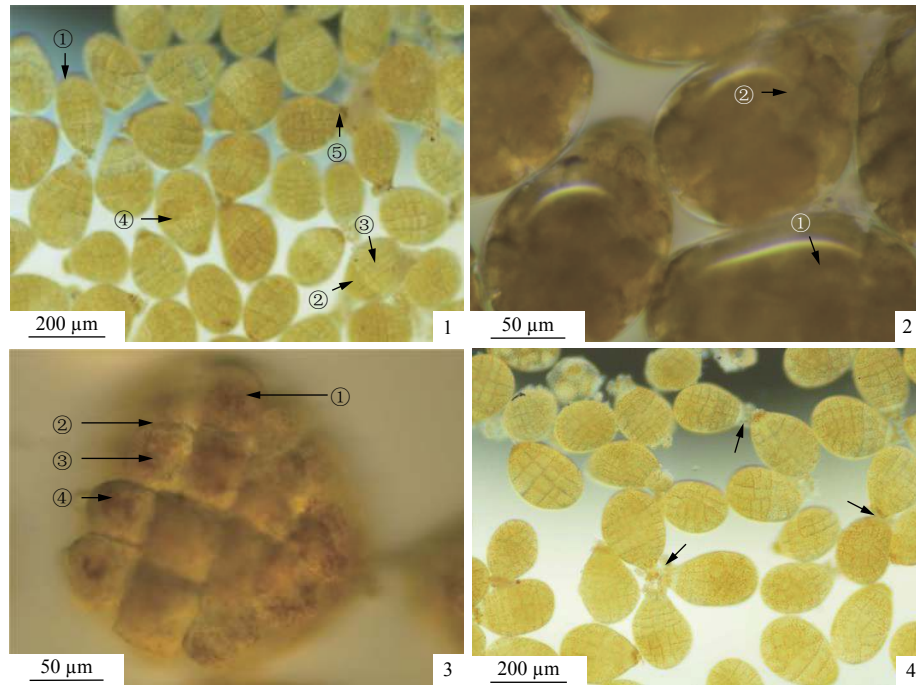
1. ① female receptacles, ② reproductive nest hole of female receptacles (during ovulation); 2. ① unfertilized eggs, ② fertilized egg; 3. ① one-nuclear egg, ② two-nuclear egg, ③ three-nuclear egg; 4. eight-nuclear egg; 5. ① membrane of reproductive nest hole, ② eight-nuclear egg, ③ reproductive nest hole of female receptacle; 6. aggregated eggs around reproductive nest hole

羊栖菜受精卵的形态和细胞核有丝分裂

羊栖菜卵细胞完成核减数分裂后, 发育为成熟卵, 可进行受精, 但羊栖菜卵细胞的受精和有丝分裂过程具有延迟性, 羊栖菜卵细胞从受精至有丝分裂成64细胞体或128细胞体, 大约需要3 h, 后自然沉降至水底。卵的受精过程于当日17:00至次日1:00完成; 20:00至次日4:00为受精卵沉降期, 23:00至次日1:00为最佳沉降期。羊栖菜受精卵又称为合子, 呈金黄色、带红色斑点和“经纬度”线的卵球状特征, “盾圆”端和“尖圆”端之间的“纬度”分界线明显, “尖圆”端颜色浅黄,

“盾圆”端颜色金黄(图版 III -1)。合子表面为无色透明的细胞膜(图版 III -2), 内部体细胞呈“方格”状, 细胞间隔整齐, 细胞壁交汇处内凹, 界限明显, 细胞核与核有丝分裂清晰可见(图版 III -3)。

羊栖菜合子脱离雌生殖托、自然沉降水体后, 持续进行减数分裂, 再经1~2 h相继发育至64细胞体或128细胞体, 之后从“尖圆”端开始分生出丝状假根, 进入幼胚生长发育阶段。受精卵萌发丝状假根初期具有“旋转”运动性, 寻找基质固着, 若没有适合固着基, 受精卵之间将“尖圆”端互对, 默认对方为固着基(图版 III -4), 致使



图版 III 羊栖菜合子有丝分裂过程中的形态特征

1. ① 合子, ② 合子“尖圆”端, ③ 合子“盾圆”端, ④ 合子“纬度”分界线, ⑤ 假根; 2. ① 合子, ② 合子细胞壁; 3. ① 合子体细胞, ② 合子体细胞细胞壁, ③ 合子体细胞细胞核, ④ 合子体细胞细胞核有丝分裂; 4. 合子“尖圆”端互对

Plate III Morphological characteristics of the *S. fusiforme* zygotes during the mitosis process

1. ① zygote, ② “sharp circle” end of zygote, ③ “shield circle” end of zygote, ④ “latitude” dividing line of zygote, ⑤ rhizoid; 2. ① zygote, ② cell wall of zygote; 3. ① somatic cell in zygote, ② cell wall of somatic cell in zygote, ③ nucleus of somatic cell in zygote, ④ mitosis of nucleus in somatic cell of zygote; 4. “sharp circle” of zygotes ends docked each other

丝状假根相互缠绕。经首年养殖的野生羊栖菜幼孢子体和成熟孢子体, 其生殖的受精卵形态和核有丝分裂特征与纯化羊栖菜幼孢子体和成熟孢子体生殖的受精卵特征相同。

羊栖菜胚的形态及生长发育 羊栖菜胚的生长发育期分两个阶段, 即幼胚和胚生长发育期。幼胚生长发育期是指从丝状假根萌发开始至叶原基形成前的生长发育期; 胚生长发育期是指胚体叶原基形成至基叶形成的生长发育期。羊栖菜幼胚由胚体和丝状假根两部分组成(图版 IV-1), 胚体由合子的“盾圆”端体细胞持续有丝分裂形成, 初始形态呈球形或卵形, 沿垂轴方向持续伸长生长(图版 IV-2)。丝状假根由合子“尖圆”端细胞分化形成, 无色透明, 无器官形态和组织结构特征。初始丝状假根6~8条, 后逐渐增加, 经24 h生长, 长度可达150~250 μm。同批次幼胚生长发育呈非同步性, 有的生长发育较快, 有的生长发育缓慢(图版 IV-2)。从丝状假根萌发至幼胚形态建成, 需要18~21 d。胚体柱状, 长度 $1.2 \times 10^3 \sim 1.5 \times 10^3 \mu\text{m}$, 无器官分化, 丝状

假根仍呈丝状, 无色透明(图版 IV-3)。

幼胚持续生长发育, 胚体在近丝状假根处萌发叶原基(图版 IV-4), 后沿垂轴方向相继萌发1~2个叶原基。叶原基是基叶的前体, 胚体叶原基的萌发预示幼胚进入胚生长发育阶段, 该阶段持续7~10 d。野生羊栖菜有性生殖过程中胚的生长发育与养殖羊栖菜具有相同特征。

羊栖菜幼孢子体的形态及生长发育 羊栖菜受精卵培育至第28~30天, 首见基叶器官, 标志着其开始进入幼孢子体生长发育阶段。培育至第30~35天, 出现二叶体或三叶体特征; 培育至第43~45天, 形成肉眼可见的三叶体幼孢子体(图版 V-1)。此时, 人工利用羊栖菜有性生殖培育的三叶体幼孢子体将在附苗帘上形成高密度群体(图版 V-2)。自然生境下的三叶体幼孢子体非均匀地着生在礁石上, 常与野生鼠尾藻和半叶马尾藻(*S. hemiphyllum*)等藻类伴生(图版 V-3)。由于羊栖菜在养殖和自然生境下的光照、光周期、水温等因子差异较大, 因此自然环境下的三叶体幼孢子体生长发育周期、个体形态等特



图版 IV 不同发育阶段羊栖菜幼胚的形态特征

1. 刚生出假根的幼胚, ① 幼胚体, ② 丝状假根; 2. 幼胚 ① 胚体, ② 丝状假根; 3. 幼胚, ① 胚体, ② 丝状假根; 4. 幼胚, ① 胚体, ② 叶原基, ③ 丝状假根

Plate IV Morphological characteristics of *S. fusiforme* young embryos

1. young embryos with filamentous rhizoids, ① embryoid body, ② filamentous rhizoids; 2. young embryos, ① embryoid body, ② filamentous rhizoids; 3. young embryos, ① embryoid body, ② filamentous rhizoids; 4. young embryos, ① embryoid body, ② leaf primordium, ③ filamentous rhizoids

征与培育的三叶体幼孢子体特征有所不同。羊栖菜幼孢子体完成三叶体形态建成后, 顶端萌发主茎, 随着主茎伸长生长, 叶片间距逐渐增加, 呈现互生特征。羊栖菜幼孢子体在生长过程中, 同时进行假根形态构建和一级侧生枝分生, 发育成真正假根和侧生枝(图版 V-4), 且在高密度幼孢子体群体状态下, 不同幼孢子体间的假根相互盘绕在一起。

个别羊栖菜幼孢子体可着生生殖托, 雌生殖托(图版 VI-1)和雄生殖托(图版 VI-2)成熟后可进行有效有性生殖过程。人工培育的羊栖菜幼孢子体于每年8月初至11月上旬着托, 期间可进行2~3次有效有性生殖, 产生受精卵; 洞头列岛的野生羊栖菜幼孢子体于每年9月中下旬至11月中旬着托, 经室内短期培养, 可进行有效有性生殖, 产生受精卵。

2.2 羊栖菜无性生殖特征

羊栖菜无性生殖主要包括假根无性生殖和侧生枝无性生殖两个方面。

羊栖菜假根无性生殖 羊栖菜假根呈黑褐色、柱状, 尖端浅黄色或黄褐色, 可进行无

性生殖, 特化为幼孢子体, 具有可持续性, 即: 幼孢子体、孢子体和成熟孢子体假根持续进行无性生殖。有性生殖来源的幼孢子体, 在生长发育过程中, 持续分生出多条假根, 同时进行侧生假根分生, 部分侧生假根直接特化为三叶体幼孢子体, 假根与固着基质接触面呈豆状凸起(图版 VII-1), 增强固着作用, 后续生长发育为孢子体和成熟孢子体(图版 VII-2)。对人工培育的羊栖菜而言, 其幼孢子体通过假根无性生殖发育为幼孢子体的时间为每年10月初至次年1月; 其孢子体假根无性生殖发育为幼孢子体的时间为每年10月中旬至次年4月初; 其成熟孢子体通过假根无性生殖发育为幼孢子体的时间为每年5月中旬至8月末, 即藻体收获后, 残留基质上的假根再生幼孢子体。

利用羊栖菜有性生殖培育的幼孢子体经人工摘取后, 残留于附苗帘上的假根, 经海区培养10~13 d, 可从假根侧壁萌发出三叶体幼孢子体。后者进行顶端生长发育, 形成多叶体幼孢子体, 经21~23 d培养, 可生长发育成具基叶、茎和顶端生长点的幼孢子体植株(图版 VII-3)。继



图版 V 人工培育及自然生境中的羊栖菜幼孢子体个体和群体的形态特征

1. 人工培育幼孢子体, ① 假根基部, ② 基叶; 2. 苗帘上附着的羊栖菜三叶体幼孢子体; 3. 自然生境, ① 羊栖菜幼孢子体, ② 鼠尾藻幼孢子体; 4. 自然生境羊栖菜幼孢子体群体, ① 假根, ② 侧生茎, ③ 叶, ④ 气囊

Plate V Morphological characteristics of individual and colonial young sporophyte of *S. fusiforme* in artificial cultivation conditions and natural habitat

1. maricultured young sporophytes, ① rhizoid-base, ② base leaf; 2. young sporophytes attached to breeding screens; 3. natural habitat, ① young sporophytes of *S. fusiforme*, ② young sporophytes of *S. thunbergii*; 4. young sporophytes of *S. fusiforme* in natural habitat, ① rhizoid, ② lateral stem, ③ leaf, ④ air-bladder



图版 VI 从茎部生出生殖托的羊栖菜幼孢子体雌株(1)和雄株(2)

1. 羊栖菜幼孢子体雌株, ① 假根, ② 主茎, ③ 基叶, ④ 气囊, ⑤ 主茎一级侧生茎, ⑥ 雌生殖托; 2. 羊栖菜幼孢子体雄株, ① 假根, ② 主茎, ③ 叶, ④ 雄生殖托

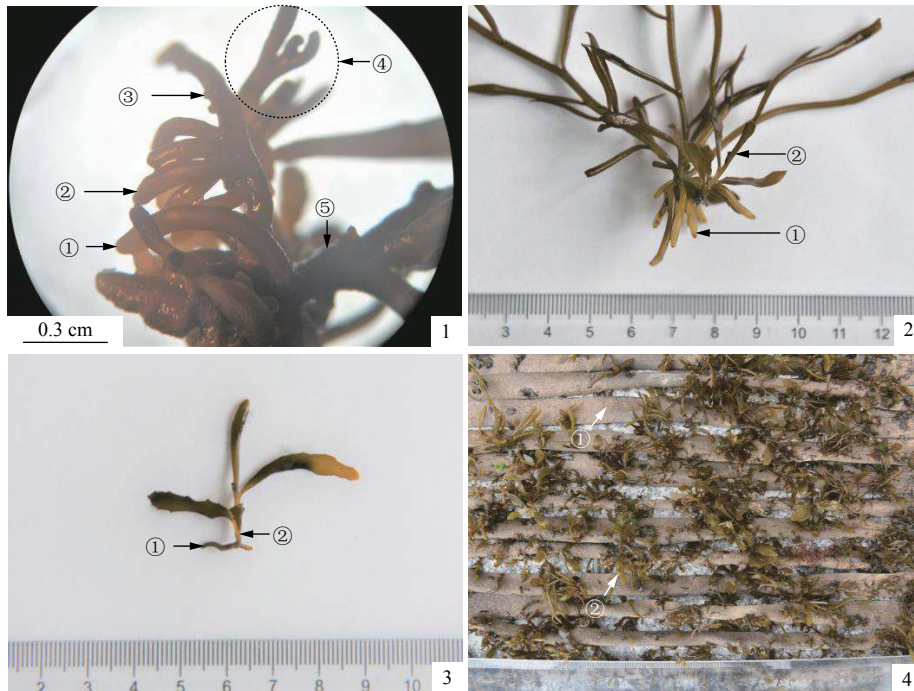
Plate VI Female and male young sporophytes of *S. fusiforme* with reproductive receptacles from the stems

1. female young sporophytes of *S. fusiforme*, ① rhizoid, ② main stem, ③ base-leaf, ④ air-bladder, ⑤ primary lateral stem of main stem, ⑥ female receptacles; 2. male young sporophytes of *S. fusiforme*, ① rhizoid, ② main stem, ③ leaf, ④ male receptacles

续培养, 新生的羊栖菜幼孢子体可持续分生多条假根, 循环再生幼孢子体(图版 VII-3,4)。

羊栖菜侧生枝无性生殖 羊栖菜有性生殖和无性生殖来源的幼孢子体均具有唯一的主枝(图版 VII-3), 在主枝基础上相继完成主枝侧生

枝及器官的无性生殖。羊栖菜幼孢子体的叶形主要包括平缘叶(图版 VIII-1)、齿缘叶(图版 VIII-3)和棒形叶(图版 VIII-5)3种类型。其无性生殖具有相同特征, 即: 起始于幼孢子体阶段的一级侧生枝(图版 VIII-1, 3, 5), 经孢子体阶段完成二级侧生枝



图版 VII 羊栖菜假根和假根再生幼孢子体

1. ①假根, ②假根侧生根, ③假根侧壁豆状凸起, ④假根再生幼孢子体, ⑤主茎; 2. ①羊栖菜幼孢子体假根, ②羊栖菜幼孢子体假根再生幼孢子体; 3. ①羊栖菜幼孢子体假根, ②羊栖菜幼孢子体假根再生幼孢子体; 4. ①附苗帘, ②羊栖菜幼孢子体假根再生幼孢子体

Plate VII Rhizoids of *S. fusiforme* and young sporophytes regenerated from the rhizoids

1. ① rhizoids, ② lateral roots of rhizoids, ③ bean-shaped bulge of rhizoid, ④ young sporophytes regenerated from the rhizoids, ⑤ main stem; 2. ① rhizoids of young sporophytes of *S. fusiforme*, ② regenerated young sporophytes of *S. fusiforme* from the rhizoids of young sporophytes; 3 ① rhizoids of young sporophytes, ② regenerated young sporophytes from the rhizoids of young sporophytes; 4. ① breeding screens, ② regenerated young sporophytes of *S. fusiforme* from the rhizoids of young sporophytes

和三级侧生枝形态建成(图版VIII-2, 4, 6), 至成熟孢子体阶段完成四级侧生枝(生殖枝)形态建成(图版I-1, 2, 图1)。因此, 羊栖菜侧生枝的无性生殖主要包括一级侧生枝、二级侧生枝、三级侧生枝、四级侧生枝(生殖枝)及其着生的叶、气囊和生殖托。

羊栖菜藻体主枝和各级侧生枝均呈顶端生长发育特征, 其中, 主枝生长发育缓慢, 长度小于一级侧生枝。一级侧生枝和假根无性生殖来源侧生枝的生长发育呈现早发育、早生长、早成熟, 晚发育、晚生长、晚成熟的特点。羊栖菜各级侧生枝脱离亲本后, 均可独立生长和发育。羊栖菜主枝或侧生枝顶端生长点若受到损伤, 将延缓伸长生长和发育, 但可以促进近生长点叶腋处萌发出新的二级侧生枝。

2.3 羊栖菜生活史流程

在羊栖菜有性生殖和无性生殖特征观察结果基础上, 系统归纳和总结了羊栖菜生活史(图2)。

<http://www.scxuebao.cn>

羊栖菜有性生殖周期流程 有性生殖来源的羊栖菜有性生殖周期以成熟孢子体为起始点, 经精子和卵子、受精卵(合子)、胚、幼孢子体、孢子体和成熟孢子体等六个典型生长发育阶段。其中既包括以幼孢子体为起始点, 经精子和卵子、受精卵(合子)、胚、幼孢子体、孢子体和成熟孢子体的生殖发育过程; 又包括以幼孢子体和孢子体为起始点, 经假根无性生殖发育的幼孢子体、孢子体、成熟孢子体的生长发育过程, 再回归至有性生殖生活史周期的过程。无性生殖来源的羊栖菜有性生殖周期具有两个起始点: 一是以幼孢子体阶段为起始点, 完成精子和卵子、受精卵(合子)、胚、幼孢子体、孢子体和成熟孢子体的个体植株生长发育过程; 二是以成熟孢子体阶段为起始点, 完成精子和卵子、受精卵(合子)、胚、幼孢子体、孢子体和成熟孢子体的个体植株生长发育过程, 但“两者”回至起始点, 均须经过无性生殖过程。

羊栖菜无性生殖周期流程 有性生殖来



图版 VIII 不同叶片形态的羊栖菜幼孢子体和成熟孢子体

1. 平缘叶幼孢子体; 2. 锥形气囊孢子体, ① 一级侧生枝, ② 二级侧生枝, ③ 三级侧生枝; 3. 齿缘叶幼孢子体; 4. 棒形气囊孢子体, ① 一级侧生枝, ② 二级侧生枝; 5. 棒形叶幼孢子体; 6. 球形气囊孢子体, ① 一级侧生枝, ② 二级侧生枝, ③ 三级侧生枝

Plate VIII Young and mature sporophytes of *S. fusiforme* with different morphological leaves

1. young sporophyte with flat leaves; 2. mature sporophyte with cone-shape air-bladders, ① primary lateral branch, ② secondary lateral branch, ③ tertiary lateral branch; 3. young sporophyte with serrated edges leaves; 4. mature sporophyte with rod-shaped air-bladders, ① primary lateral branch, ② secondary lateral branch; 5. young sporophyte with rod-shaped leaves; 6. mature sporophyte with ball-shaped air-bladders, ① primary lateral branch, ② secondary lateral branch, ③ tertiary lateral branch

源和无性生殖来源的羊栖菜, 其无性生活史起始点相同, 即成熟孢子体(雌株和雄株)的假根。成熟孢子体假根经幼孢子体, 孢子体和成熟孢子体的个体生长发育过程。其中既包括以幼孢子体阶段和成熟雄孢子体阶段为起始点的有性生殖过程, 又包括幼孢子体阶段和孢子体阶段假根持续再生假根的无性生殖过程。羊栖菜侧生枝无性生殖属有性生殖和无性生殖周期伴生的无性生殖过程, 主要体现为幼孢子体生长发育阶段的一级侧生枝分生、孢子体阶段的二级侧生枝和三级侧生枝分生及成熟孢子体阶段的四级侧生枝的分生及顶端生长, 同时包括侧生

枝附生的叶、气囊和生殖托。

3 讨论

3.1 羊栖菜生活史类型和藻体器官类别

羊栖菜孢子体世代明显, 配子体世代退化, 生活史类型较高级。二倍体的孢子体世代(或无性世代)与单倍体的配子体世代(有性世代)在生活史中有规律的交替出现, 既存在世代交替现象, 又存在减数分裂单倍体核相和二倍体核相交替的现象, 即: 核相交替。因此, 羊栖菜生活史为异形世代交替或不等世代交替类型^[21-22]。与现有文献报道相比, 本文使用了能够

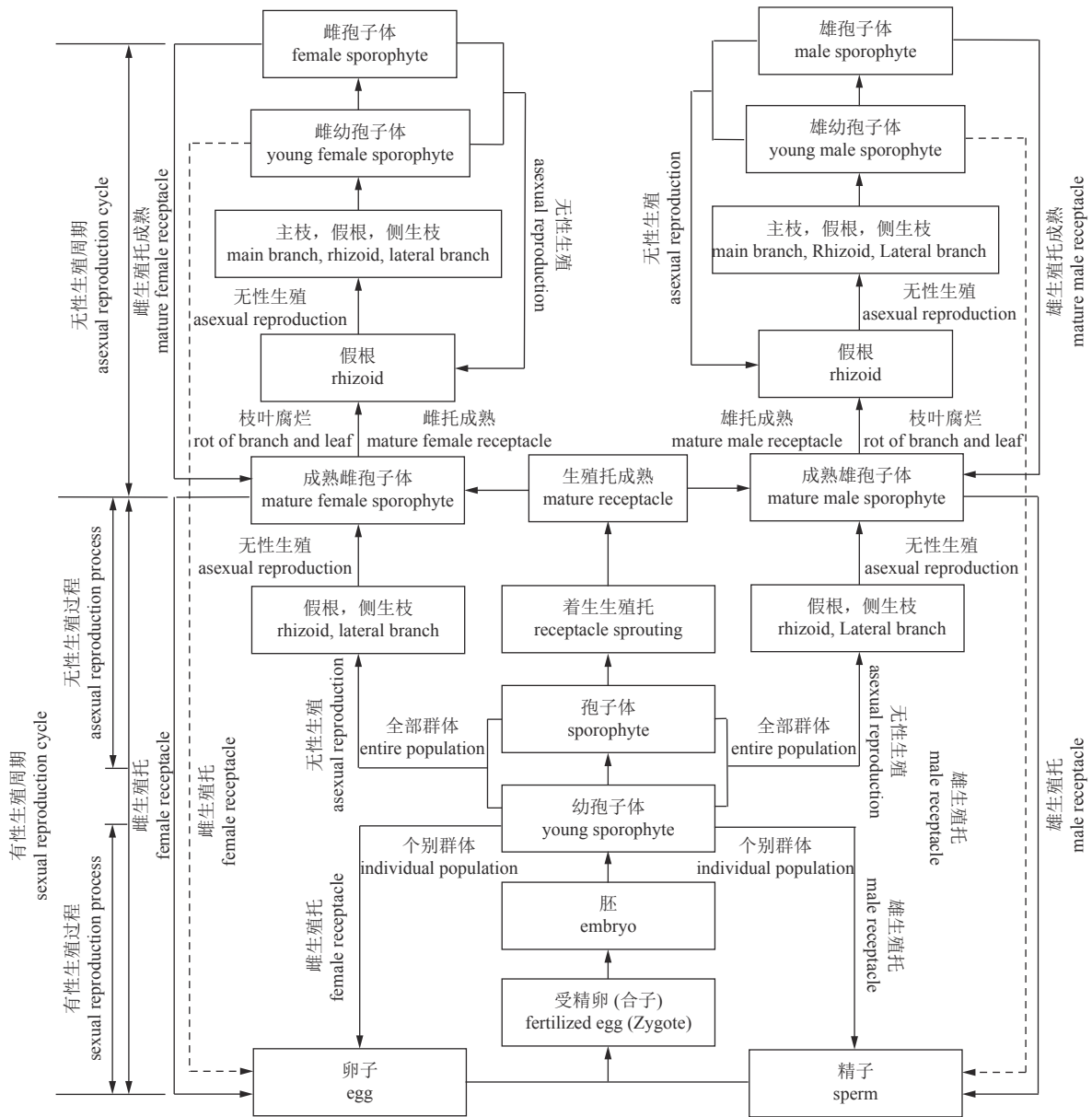


图 2 羊栖菜生活史图解

Fig. 2 Life cycle diagram of *S. fusiforme*

突出羊栖菜典型生长发育阶段特征的专用名词，解决了现有文献部分专用名词与生长发育特征描述不符的问题。根据羊栖菜异形世代交替和不同生长发育阶段枝状体器官所呈现出的不同特征，将羊栖菜生活史划分为精子和卵子(配子体)、受精卵(合子)、胚、幼孢子体、孢子体和成熟孢子体等六个生殖发育阶段。目前，有关羊栖菜生活史的文献报道均体现了异形世代交替特征^[3, 9-10]。羊栖菜器官包括假根、茎、叶、气囊和生殖托5部分^[10]。羊栖菜藻体为了获取充足的光照，适应浮水生活，叶片特化为气囊，因此，叶片和气囊属同类器官。与现有文

献报道相比，本文将羊栖菜成熟藻体器官规范地划分为假根、茎(主茎、一级侧生茎、二级侧生茎、三级侧生茎和四级侧生茎)、叶(气囊)和生殖托(雌生殖托和雄生殖托)4类，更加客观、规范地描述了羊栖菜成熟孢子体器官特征。

3.2 羊栖菜有性生殖周期、无性生殖周期和个体植株构成

羊栖菜有性生殖既包括精子和卵子、受精卵、胚、幼孢子体、孢子体和成熟孢子体等6个生殖发育阶段，又包括幼孢子体有性生殖、幼孢子体与孢子体阶段假根无性生殖等生殖过程

(图2), 该过程可称为羊栖菜有性生殖周期。有性生殖来源的羊栖菜成熟孢子体植株, 由主枝、侧生枝和假根无性生殖侧生枝共同构成。与现有文献报道相比, 本文补充了对羊栖菜有性生殖周期中成熟孢子体植株特征的描述, 即幼孢子体和孢子体阶段通过假根无性生殖再生幼孢子体的无性生殖过程、幼孢子体阶段的有性生殖过程及有性生殖周期中主枝无性生殖侧生枝过程等内容。目前, 规模化养殖使用的羊栖菜苗种主要为人工利用羊栖菜受精卵培育的羊栖菜幼孢子体^[20]。此外, 人工通过羊栖菜有性生殖培育的幼孢子体在维系种群世代繁衍和促进野生种群自然修复等方面的贡献显著^[9]。

羊栖菜无性生殖既包括假根、幼孢子体、孢子体和成熟孢子体等4个生长发育阶段, 又包括幼孢子体有性生殖、幼孢子体与孢子体阶段假根无性生殖和成熟孢子体有性生殖等生殖过程, 呈年度周期性交替生殖、生长和发育的过程, 该过程可称为羊栖菜无性生殖周期。无性生殖来源的羊栖菜成熟孢子体植株, 由主枝、侧生枝和假根无性生殖再生侧生枝共同构成(图2)。羊栖菜无性生殖的特点在于雄株通过假根无性生殖产生雄幼孢子体, 雌株通过假根无性生殖产生雌幼孢子体。与现有文献报道相比, 本文补充了羊栖菜无性生殖周期中幼孢子体阶段的有性生殖过程、幼孢子体与孢子体阶段假根无性生殖过程。羊栖菜假根的固着作用^[1]和无性生殖特征表明, 羊栖菜假根在维系个体植株形态建成和自然种群繁衍方面的贡献显著。

3.3 羊栖菜生殖托和精卵集中释放

羊栖菜雌雄异株^[1], 生殖器官为雌雄生殖托, 可离体培养^[23], 雄托产生精子, 雌托产生卵子。生殖托簇生于叶腋间, 具托柄和棒形托体, 雌雄生殖托的长度和宽度差异显著, 主要表现为雄托托体长度大于雌托, 托体宽度小于雌托。文献报道表明, 野生羊栖菜成熟孢子体生殖托的长度为0.11~0.61 cm, 最佳成熟期生殖托长度为0.22~1.1 cm^[1], 该数值与本文观测到的养殖羊栖菜成熟中期生殖托长度值相近, 但显著小于成熟后期生殖托长度。羊栖菜生殖托的萌发受水温影响, 15 °C以上水温利于生殖托萌发和生长^[3, 16], 22 °C以上水温利于生殖托成熟^[23]和生殖枝发育。本研究在长期跟踪观察中发

现, 羊栖菜生殖托成熟中后期, 偶有囊尖着托、托尖再着生2~3片叶、托和囊共生托柄等特殊样本。上述特殊样本尚属首次报道, 目前暂无科学依据解析, 暂且定义为生殖托突变体。羊栖菜生殖托的生长发育表现为早萌发、早成熟、早释放, 晚萌发、晚成熟、晚释放的特征。羊栖菜养殖群体, 一个有性生殖周期, 精卵集中释放8~11次(幼孢子体期集中释放2~3次, 成熟孢子体期集中释放6~8次)。受集中释放量少、释放周期短和水温过高等不利因素影响, 实际符合大规模农业生产需要的仅有早期精卵集中释放的第1~5次。羊栖菜幼孢子体着生生殖托并进行有效有性生殖的生殖特征(图版VI)属于首次报道, 该特征是羊栖菜有性生殖周期的自然规律, 还是环境因子诱导或基因退化所致, 暂无科学论断, 还需基础科学深入研究。与现有文献报道相比, 本文研究内容补充了关于羊栖菜生殖托生长、发育、成熟的全部特征描述和羊栖菜幼孢子体期有性生殖过程内容。羊栖菜成熟孢子体首次精卵集中释放的水温为21~22 °C, 后间隔性集中释放, 间隔时间为5~6 d^[11]。羊栖菜精卵集中释放的时间可持续35~45 d, 直至水温升至28 °C以上, 枝状体逐渐流失(风浪折断)或凋亡, 仅留假根于基质上^[10]。至此, 进入下一个生活史周期。水温22~25 °C和光周期12:12~15:9环境因子条件下^[13, 17], 羊栖菜幼孢子体个别群体全株或主枝一级侧生枝自然着生生殖托, 雌雄生殖托发育成熟后可进行有性生殖, 产生受精卵。其相比于成熟孢子体, 产生的受精卵数量相对较少, 无法满足大规模农业生产需要, 但羊栖菜幼孢子体期的有性生殖过程在基础研究领域中具有重要的生物学意义。

3.4 羊栖菜卵核减数分裂、受精卵形态与萌发、胚和幼孢子体

本文观察到的羊栖菜卵核减数分裂、受精与沉降、受精卵形态、受精卵萌发及幼胚、胚和幼孢子体生长发育等特征(图版II~图版V), 与现有文献报道的羊栖菜^[16]、鼠尾藻(*S. thunbergii*)^[24-25]、莫氏马尾藻(*S. mcclurei*)^[26]、全缘马尾藻(*S. integerrimum*)^[27]、瓦氏马尾藻(*S. vachellianum*)^[28]和铜藻(*S. horneri*)^[29]等的生物学特征相似。羊栖菜精子和卵减数分裂始于体内囊母细胞, 卵细胞核减数分裂于体外附托后完成。本文描述的羊栖菜卵细胞释放过程、形态

特征、细胞核减数分裂过程及卵聚体特征和现有文献报道不尽相同^[9,16]。羊栖菜成熟卵呈圆球形,乳白色,含8个红色细胞核的特征(图版II-4,5,6),细胞核数与高等植物胚珠的细胞核数(1个卵核,2个助细胞,2个极核,3个反足细胞)相同,但是否存在功能分化,尚无科学论证,还有待于基础科学深入探索和研究。成熟卵受精后八核体消失,受精卵依托且体细胞分裂为64倍体或128倍体后相继脱离生殖托,自然沉降至水底,继续进行体细胞有丝分裂。然而,对于受精过程中是单精子单核受精还是多精子多核受精,受精后卵细胞体内生理、生化和遗传物质的系统变化过程等问题,尚未得到科学证实,还需从基础研究领域深入研究。羊栖菜受精卵呈金黄色、卵圆形特征,“尖圆”端颜色浅于“盾圆”端,具有明显的“经度”线和“纬度”线,且“尖圆”端为丝状假根萌发端,固着基质^[11]。至此,受精卵进入幼胚发育阶段,2~3 d后,盾圆端沿形态学垂轴方向柱状生长发育,进入胚生长发育阶段;至胚体表面萌发出2~3个叶原基突起后,完成胚形态建成,该特征预示着胚体即将进入基叶器官分化生长阶段。从羊栖菜卵完成受精起,至胚叶原基分生出2~3片基叶,进入幼孢子体生长发育阶段的培养时间为43~45 d。羊栖菜生殖托成熟、精卵集中释放、受精卵萌发、幼胚、胚及幼孢子体生长发育阶段,受降雨^[30]、水温^[31]、光照强度^[19,31]、光周期^[17]、盐度^[32]、pH值^[11,14-15]、CO₂浓度和氮水平^[33-35]等环境因子的影响。此外,在胚和幼孢子体培育期,还会受到敌害藻类和敌害动物的耦合影响^[36]。羊栖菜幼孢子体既是羊栖菜有性生殖受精卵培育的结果(图版V-1,2),也是野生羊栖菜假根无性生殖的结果(图版V-3,4)。

3.5 羊栖菜孢子体和成熟孢子体

羊栖菜藻体的二级侧生枝、假根无性生殖幼孢子体和气囊着生是其从幼孢子体期进入孢子体期的重要标志。在羊栖菜孢子体期的生长发育过程中,叶腋间逐渐簇生出气囊,每簇气囊中包含1~2支“特征”大气囊(图版I-1,2,图1)，“特征”大气囊的形态特征(囊柄长、囊体长、囊体宽和有无囊尖)因品系不同而不同。簇生气囊的形态随生长时间变化而变化,至成熟孢子体期趋于稳定。与现有文献报道相比,本文首次阐明了羊栖菜在孢子体至凋亡过程中,簇生气

囊萌发、生长、发育、流失与留存的动态变化过程。羊栖菜孢子体假根在完成基质固着后,通过无性生殖产生幼孢子体侧生枝,之后再相继完成二级、三级和四级侧生枝的生长发育,最终成为完整的单体植株。羊栖菜孢子体的生长发育期持续270 d左右(每年8月初至次年4月初),其间,每年3—4月为孢子体快速生长期。当海水温升至15℃以上时,生殖托逐渐开始萌发,该特征标志着羊栖菜孢子体开始进入了成熟孢子体生长发育阶段^[3,16]。每年5月上旬簇生气囊逐渐脱落,至6月中下旬,叶腋间仅保留“特征”大气囊、生殖枝和生殖托;当水温高于28℃时,侧生枝逐渐凋亡,其中雄株对高水温的耐受性强于雌株,枝状体凋亡后仅剩假根于基质上。至此,羊栖菜完成了一个完整的有性生殖周期,进入下一个生活史周期。

4 结论

羊栖菜生活史包括有性生殖周期和无性生殖周期,包含成熟孢子体的有性生殖、假根与侧生枝的无性生殖两种生殖过程,其中侧生枝无性生殖属于有性生殖周期和无性生殖周期的伴生生殖过程。羊栖菜有性生殖周期包括精子和卵子、受精卵、胚、幼孢子体、孢子体和成熟孢子体六个生殖发育阶段;生殖细胞减数分裂在生殖窝内完成,卵细胞核形成于体外,通过非对称减数分裂形成卵细胞八核体,受精卵体细胞和体细胞核分裂类型为有丝分裂;成熟孢子体植株由受精卵发育的主枝、侧生枝和假根无性生殖侧生枝构成。羊栖菜无性生殖周期包括假根、幼孢子体、孢子体和成熟孢子体等四个生长发育阶段;成熟孢子体植株由主枝、侧生枝和假根无性生殖再生侧生枝构成。羊栖菜成熟孢子体器官主要包括假根、茎(主茎、一级侧生茎、二级侧生茎、三级侧生茎和四级侧生茎)、叶(气囊)和生殖托(雌生殖托和雄生殖托)四类。侧生枝的发育具有“早发育、早生长、早成熟、早凋亡”,“晚发育、晚生长、晚成熟、晚凋亡”的特征;成熟期精卵呈间隔性集中释放,一个有性生殖周期,精卵集中释放8~11次(幼孢子体期集中释放2~3次,成熟孢子体期集中释放6~8次),精卵集中释放量和间隔时间受环境因子影响。羊栖菜生活史类型属异形世代交替或不等世代交替类型,养殖群体繁衍以有性生

殖周期为主, 无性生殖周期为辅; 野生群体繁衍以无性生殖周期为主, 有性生殖周期为辅。

参考文献:

- [1] 曾呈奎, 陆保仁. 中国海藻志, 第三卷褐藻门, 第二册墨角藻目[M]. 北京: 科学出版社, 2000.
Zeng C K, Lu B R. Flora algarum marinarum Sinicarum, Tomus III Phaeophyta, No. 2 Fucales[M]. Beijing: Science Press, 2000(in Chinese).
- [2] 曾呈奎. 中国经济海藻志[M]. 北京: 科学出版社, 1962.
Zeng C K. Flora economic algarum marinarum Sinicarum[M]. Beijing: Science Press, 1962(in Chinese).
- [3] 孙建璋, 方家仲, 朱植丰, 等. 羊栖菜 *Sargassum fursiforme* (Harvey) Setch 繁殖生物学的初步研究[J]. 浙江水产学报, 1996, 15(4): 243-249.
Sun J Z, Fang J Z, Zhu Z F, et al. A preliminary study on the reproductive biology of *Sargassum fursiforme*[J]. Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1996, 15(4): 243-249(in Chinese).
- [4] 王伟定. 浙江省马尾藻属和羊栖菜属的调查研究[J]. 上海水产大学学报, 2003, 12(3): 227-232.
Wang W D. Investigation and study on *Sargassum* and *Hizikia* in Zhejiang province[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2003, 12(3): 227-232(in Chinese).
- [5] 黄冰心, 丁兰平, 栾日孝, 等. 中国海洋褐藻门新分类系统[J]. 广西科学, 2015, 22(2): 189-200.
Huang B X, Ding L P, Luan R X, et al. New classification system of marine brown algae of China[J]. Guangxi Sciences, 2015, 22(2): 189-200(in Chinese).
- [6] 何璐, 虞泓, 范源洪, 等. 植物繁殖生物学研究进展[J]. 山地农业生物学报, 2010, 29(5): 456-460.
He L, Yu H, Fan Y H, et al. Research progress in plant reproductive biology[J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 2010, 29(5): 456-460(in Chinese).
- [7] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2003.
Zhang D Y. Plant Life-History Evolution and Reproductive[M]. Beijing: Science Press, 2003(in Chinese).
- [8] 何平, 李鹏. 植物生活史策略的研究现状[J]. 重庆林业科学, 2009(3): 40-43.
He P, Li P. Research status of plant life history strategies[J]. Journal of Chongqing Forestry Science and Technology, 2009(3): 40-43(in Chinese).
- [9] 阮积惠, 徐礼根. 羊栖菜 *Sargassum fursiforme* Setch 繁殖生物学初步研究[J]. 浙江大学学报(理学版), 2001, 28(3): 315-320.
Ruan J H, Xu L G. A preliminary study on the reproductive and developmental biology of *Sargassum fursiforme* (Harvs) Setch[J]. Journal of Zhejiang University (Science Edition), 2001, 28(3): 315-320(in Chinese).
- [10] 张展, 刘建国, 刘吉东. 羊栖菜的研究述评[J]. 海洋水产研究, 2002, 23(3): 67-74.
Zhang Z, Liu J G, Liu J D. Study review of *Hizikia fursiformis*[J]. Marine Fisheries Research, 2002, 23(3): 67-74(in Chinese).
- [11] 李生尧. 羊栖菜生产性育苗技术研究[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2001, 20(3): 251-255, 265.
Li S Y. Studies on techneque of industrial raising seedlings of *Sargasstem fursiforme* (Harvey) Setch[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 2001, 20(3): 251-255, 265(in Chinese).
- [12] 李生尧, 许曹鲁, 李建榜, 等. 羊栖菜“鹿丰1号”人工选育及养殖中试[J]. 渔业科学进展, 2010, 31(2): 88-94.
Li S Y, Xu C L, Li J B, et al. Selection, artificial breeding and cultivation of *Hizikia* “Lu Feng No. 1”[J]. Marine Fisheries Research, 2010, 31(2): 88-94(in Chinese).
- [13] 顾晓英, 林霞, 郑忠明. 羊栖菜苗种培育及在栽培业应用的技术[J]. 海洋渔业, 2000, 22(2): 76-77.
Gu X Y, Lin X, Zheng Z M. Cultivation of seedlings and application in the cultivation of *Sargassum fursiforme*[J]. Marine Fisheries, 2000, 22(2): 76-77(in Chinese).
- [14] 骆其君. 羊栖菜幼孢子体苗海区培育的研究[J]. 海洋湖沼通报, 2001(3): 17-21.
Luo Q J. An experiment on the culturing seedling at sea of *Sargassum fursiforme* Setch[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2001(3): 17-21(in Chinese).
- [15] 骆其君, 李维波. 羊栖菜幼孢子体室内的培育[J]. 宁波大学学报(理工版), 2002, 15(4): 34-36.
Luo Q J, Li W B. Breed seedling in door of *Hizikia fursiforme* from cultivation[J]. Journal of Ningbo University (Natural Science & Engineering Edition), 2002, 15(4): 34-36(in Chinese).
- [16] 骆其君, 林少珍. 羊栖菜-海岛洞头的金名片[M]. 北京: 海洋出版社, 2013.
Luo Q J, Lin S Z. *Sargassum fursiforme* --a gold business card Dongtou island[M]. Beijing: China Ocean Press, 2013(in Chinese).
- [17] 张鑫, 邹定辉, 徐智广, 等. 不同光照周期对羊栖菜有

- 性繁殖过程的影响[J]. *水产科学*, 2008, 27(9): 452-454.
- Zhang X, Zou D H, Xu Z G, *et al.* Effect of different photoperiods period on sexual reproduction in sea weed *Hizikia fusiformis*[J]. *Fisheries Science*, 2008, 27(9): 452-454(in Chinese).
- [18] Pang S J, Chen L T, Zhang D G, *et al.* Cultivation of the brown alga *Hizikia fusiformis* (Harvey) Okamura: enhanced seedling production in tumbled culture[J]. *Aquaculture*, 2005, 245(1-4): 321-329.
- [19] Pang S J, Gao S Q, Sun J Z. Cultivation of the brown alga *Hizikia fusiformis* (Harvey) Okamura: Controlled fertilization and early development of seedlings in raceway tanks in ambient light and temperature[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2006, 18(6): 723-731.
- [20] Pang S J, Shan T F, Zhang Z H, *et al.* Cultivation of the intertidal brown alga *Hizikia fusiformis* (Harvey) Okamura: mass production of zygote-derived seedlings under commercial cultivation conditions, a case study experience[J]. *Aquaculture Research*, 2008, 39(13): 1408-1415.
- [21] 李雪芬. 举一反三, 学习植物生活史[J]. *生物学教学*, 2006, 31(11): 23.
- Li X F. Giving top priority, study plant life history[J]. *Biology Teaching*, 2006, 31(11): 23(in Chinese).
- [22] 栾日孝. 中国海藻志, 第三卷褐藻门, 第一册第一分册, 水云目、褐壳藻目、黑顶藻目、网地藻目[M]. 北京: 科学出版社, 2013.
- Luan R X. Flora algarum marinarum Sinicarum, Tomus III Phaeophyta, No.I(1) Ectocarpales, Ralfsiales, Sphacelariales, Dictyotales[M]. Beijing: Science Press, 2013(in Chinese).
- [23] 逢少军, 费修纭, 肖天, 等. 羊栖菜生殖托的离体培养的初步研究[J]. *海洋科学*, 2000, 24(3): 1-3.
- Pang S J, Fei X G, Xiao T, *et al.* Suspended culture of the receptacles of *Hizikia fusiformis*[J]. *Marine Sciences*, 2000, 24(3): 1-3(in Chinese).
- [24] 王飞久, 孙修涛, 李锋. 鼠尾藻的有性繁殖过程和幼苗培育技术研究[J]. *海洋水产研究*, 2006, 27(5): 1-6.
- Wang F J, Sun X T, Li F. Studies on sexual reproduction and seedling-rearing of *Sargassum thunbergii*[J]. *Marine Fisheries Research*, 2006, 27(5): 1-6(in Chinese).
- [25] Liang Z R, Wang F J, Sun X T, *et al.* Reproductive biology of *Sargassum thunbergii* (Fucales, Phaeophyceae)[J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2014, 5(17): 2574-2581.
- [26] 贾桢, 杨彬, 谢恩义. 莫氏马尾藻繁殖生物学初步研究[J]. *水产科学*, 2012, 31(10): 616-619.
- Jia C, Yang B, Xie E Y. Reproductive biology of seaweed *Sargassum moclurei*[J]. *Fisheries Science*, 2012, 31(10): 616-619(in Chinese).
- [27] 欧泽奎, 刘东超, 谢恩义, 等. 全缘马尾藻(*Sargassum integerrimum*)生殖细胞排放规律及人工促排条件[J]. *海洋与湖沼*, 2017, 48(1): 67-78.
- Ou Z K, Liu D C, Xie E Y, *et al.* Regulation of gametes release and artificial decorporation condition for *Sargassum integerrimum*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2017, 48(1): 67-78(in Chinese).
- [28] Yan X H, Zhang J. Embryology of zygote and development of germling in *Sargassum vachellianum* Greville (Fucales, Phaeophyta)[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2014, 26(1): 577-585.
- [29] Xie X J, Wang G C, Pan G H, *et al.* Development of oogonia of *Sargassum horneri* (Fucales, Heterokontophyta) and concomitant variations in PSII photosynthetic activities[J]. *Phycologia*, 2014, 53(1): 10-14.
- [30] 张立浩, 章俊. 洞头发展羊栖菜养殖业的优势[J]. *浙江气象*, 2008, 30(2): 31-35.
- Zhang L H, Zhang J. Advantages of Dongtou with development of *Sargassum fusiforme* aquaculture[J]. *Journal of Zhejiang Meteorology*, 2008, 30(2): 31-35(in Chinese).
- [31] 朱仲嘉, 陈培明. 羊栖菜马尾藻光合作用与水温、光强的关系[J]. *水产学报*, 1997, 21(2): 165-170.
- Zhu Z J, Chen P M. The relationship between water temperature, light intensity and the photosynthetic rates of *Sargassum fusiforme*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 1997, 21(2): 165-170(in Chinese).
- [32] 孟庆俊, 王华芝, 陈暖, 等. 环境因子对羊栖菜氮磷吸收速率、生长速率和叶绿素a含量的影响[J]. *海洋环境科学*, 2010, 29(5): 723-727.
- Meng Q J, Wang H Z, Chen N, *et al.* Effects of environmental factors on uptake rate of nitrogen and phosphate, growth rate and content of chlorophyll-a in *Sargassum fusiforme*[J]. *Marine Environmental Science*, 2010, 29(5): 723-727(in Chinese).
- [33] 张鑫, 邹定辉, 徐智广, 等. 大气CO₂浓度升高和氮加富对羊栖菜生理生化特征的影响[J]. *南方水产*, 2007, 3(3): 35-40.
- Zhang X, Zou D H, Xu Z G, *et al.* Effects of increased atmospheric CO₂ and N supply on some physiological and biochemical traits in the economic brown seaweed, *Hizikia fusiformis* (Sargassaceae, Phaeophyta)[J]. *South China Water Science Society* sponsored by China Society of Fisheries

- China Fisheries Science, 2007, 3(3): 35-40(in Chinese).
- [34] 刘树霞, 邹定辉, 徐军田, 等. 不同N水平条件下羊栖菜对阳光辐射的响应[J]. 海洋通报, 2008, 27(6): 44-51.
- Liu S X, Zou D H, Xu J T, *et al.* Responses of the brown seaweed *Hizikia fusiformis* cultured at different N levels to the solar radiation[J]. *Marine Science Bulletin*, 2008, 27(6): 44-51(in Chinese).
- [35] Zou D H, Gao K S. Physiological responses of seaweeds to elevated atmospheric CO₂ concentrations[M]//Seckbach J, Einav R, Israel A. Seaweeds and Their role in Globally Changing Environments. Dordrecht: Springer, 2010: 115-126.
- [36] 李生尧, 叶定书, 郭温林, 等. 羊栖菜栽培敌害生物调查及其防治[J]. 现代渔业信息, 2009, 24(9): 19-22.
- Li S Y, Ye D S, Guo W L, *et al.* Investigation and prevention of harmful organisms for the cultivation of *Sargassum fusiforme* (Harv.) Okam[J]. *Modern Fisheries Information*, 2009, 24(9): 19-22(in Chinese).

Supplementary study on reproductive biology and life cycle of *Sargassum fusiforme* (Phaeophyceae)

LIN Lidong¹, SHANG Tiange², ZHANG Tiantian², WANG Caixia²,
CHEN Binbin², WU Mingjiang², MA Zengling^{2*}

(1. Post-Doctor Workstation of Dongtou Fisheries Science and Technology Research Institute, Wenzhou 325700, China;

2. Zhejiang Provincial Key Laboratory for Water Environment and Marine Biological Resources Protection,
Wenzhou University, Wenzhou 325035, China)

Abstract: In this research, the biological characteristics and life cycle of *Sargassum fusiformis*, including the sexual reproduction of its mature sporophytes, asexual reproductions of its rhizoids and lateral branches were comprehensively studied. The meiosis and mitosis of the eggs, sperm and fertilized eggs of maricultural and natural *S. fusiformis* in Dongtou coastal waters were recorded in detail. In addition, the growth, development and differentiation of organs such as rhizoids, stems (main stem and lateral stem), leaves (air-bladders) and receptacles (female and male), as well as the morphology and structure features of embryos, young and mature sporophytes of *S. fusiformis* were described. On this basis, the existing reproductive biology and life cycle of *S. fusiformis* were partially supplemented and revised. The contents about asexual reproduction of *S. fusiforme* lateral branches and sexual reproduction of young *S. fusiforme* sporophytes were supplemented, and the life cycle diagrams of sexual and asexual reproduction of *S. fusiforme* were redrawn. The results of this study laid a foundation for the study of the maricultural ecology and the reproductive rhythm of *S. fusiformis*, as well as the population reproduction and its relationship to environmental factors.

Key words: *Sargassum fusiforme*; reproductive biology; life history; reproduction cycle; population reproduction

Corresponding author: MA Zengling. E-mail: mazengling@wzu.edu.cn

Funding projects: National Key R & D Plan "Blue Granary Science and Technology Innovation" Key Special Project(2018YFD0901500); National Natural Science Foundation of China(41876124, 41706147); Key Fishing and Agricultural Science and Technology Project in Dongtou District, Wenzhou(N2018Y03A); Agricultural Harvest Project of Wenzhou(FSJH2019013)