

枸杞岛马尾藻场铜藻的生命史与形态特征

陈亮然, 章守宇*, 陈彦, 赵旭, 周曦杰, 陈瀛洲

(上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306)

摘要: 为了研究枸杞岛马尾藻场铜藻在整个生命周期内的生命史征及形态特征, 首次对枸杞岛马尾藻场铜藻的周年生长与繁殖情况进行跟踪调查, 并对株高、叶片、气囊和生殖托等 16 个相关的生物学参数的变化进行研究。实验结果表明, 根据铜藻生命史内生物学结构的发生情况, 可将铜藻在全年中的生长情况分为以下 4 个阶段: (1) 幼苗期, 在 7—8 月的幼苗期藻体仅由枝干、侧枝及叶片构成, 期间植株以 1.52 mm/d 的速率生长; (2) 成藻期, 8 月至翌年 4 月的成藻期植株分别在 9、11 及翌年 4 月出现气囊、次侧枝以及生殖托, 铜藻的生物学结构得到完善, 期间植株以 2.01 mm/d 的速率生长; (3) 繁殖期, 4 月生殖托的出现标志着铜藻进入繁殖期, 而 5 月卵子的集中散放标志着铜藻进入繁殖期的“顶点”, 期间植株以 3.80 mm/d 的速率生长; (4) 衰老和凋亡期, 在 5—6 月的衰老及凋亡期植株不断老化并伴随着生物结构的解体, 由于少数未成熟个体的补充而使得植株达到 0.99 mm/d 的生长速率。在所检测的 16 个生物学参数中, 铜藻的株高、个体生物量和主侧枝长度等 10 个参数呈现明显的季节变动 ($P < 0.05$), 马尾藻属中的这类暖温性物种展现出其介于热带物种和冷温性物种之间的物候学行为。个体内和个体间连续特征的稳定性分析表明, 在 10 种铜藻形态学参数中主侧枝长度的稳定性最低 ($Ed = 95$), 是最适宜用于种类鉴定工作的参数, 这为马尾藻属种类的形态学研究及种类鉴定等工作中参数的选择提供依据。

关键词: 马尾藻场; 铜藻; 形态学; 季节变动

中图分类号: S 931.1

文献标志码: A

马尾藻场是以马尾藻属 (*Sargassum*) 大型海藻为支撑的近岸典型生物栖息地, 可为多种无脊椎动物和鱼类提供栖息空间, 并提供摄食、产卵及避敌场所^[1-2]。马尾藻属是褐藻门 (*Phaeophyta*) 最大的属, 已经记载的种类有 400 余种^[3]。马尾藻属许多种类的形态学特征在年际变化上均表现出明显的季节变动规律^[4-8]。大型藻类的营养和繁殖形态学季节变动等方面的基础研究对于马尾藻属物种的种类鉴定至关重要, 同时对分类单元“属”的分类简化有重要意义^[8]。

对于马尾藻属形态学的研究大多集中在热带和亚热带种^[4,9-10], 包括其在季节周期内的生长、生物量以及繁殖等^[11]。虽然对马尾藻属物种的生长与形态学特征的研究已有不少报道, 但是对

暖温性种类的研究较少, 而细化到形态学特征参数, 如侧枝、叶片、气囊以及生殖托等的季节变动则很少被应用到马尾藻属其他暖水性物种的研究之中^[12]; 很多学者仅把一种暖水性的入侵种海黍子马尾藻 (*S. muticum*) 作为形态学时空变化研究的对象^[13-16]。

作为马尾藻属最为常见的一个种, 铜藻 (*S. horneri*) 广泛分布于太平洋西北部, 属暖温性大型海藻。铜藻在分类学上隶属于褐藻门、圆子纲 (*Cyclosporeae*)、墨角藻目 (*Fucales*)、马尾藻科 (*Sargassaceae*)、马尾藻属^[17], 有性生殖在铜藻自然种群的繁衍起主导作用, 残枝营养繁殖藻株约占种群藻株总数的 5% 左右^[18]。铜藻是一类单年生藻类^[3], 不同地方铜藻的成熟时节不同, 日本

收稿日期: 2015-02-11

修回日期: 2015-05-06

资助项目: 国家自然科学基金 (41176110); 国家海洋公益性行业科研专项 (201005013-3)

通信作者: 章守宇, E-mail: syzhang@shou.edu.cn

中南部通常在冬季到春季期间,而我国东部沿海则在春季^[18-19],铜藻的成熟时间则因季节性的改变而明显提前或推迟^[20]。许多学者认为季节性的改变以及成熟期的更替是海域水温所致^[21-25]。

然而,我国自然海域关于铜藻的生命史征及形态特征的系统研究至今未见报道。本研究对铜藻整个生命周期内的生长与繁殖的季节变动规律进行研究,对于解析马尾藻场不同阶段的生境特征具有重要意义;同时通过对铜藻的形态学特征参数进行时间上及个体间稳定性的探究,筛选出适宜用于分类的特征参数,以期为马尾藻属种类鉴定提供参考资料。

1 材料与方法

1.1 研究区域

枸杞岛(30°41'N ~ 30°44'N, 122°44'E ~ 122°48'E)是舟山市嵊泗县的一个海岛,包括马鞍岛等数个小岛,陆地面积约 5.6 km²,属亚热带季风性气候,冬季多北风,夏季南风盛行,潮汐为正规半日潮,潮差 4 ~ 5 m,表层多年平均水温在 17 ~ 19 °C。枸杞岛海域主要受长江冲淡水和台湾暖流交互影响,冬季海水混浊,而夏季海水较清澈^[26]。枸杞岛北面有大量的贻贝养殖区,受人为活动的影响较大;南面贻贝养殖活动较少,受人为活动影响相对较小。

1.2 站点选择

根据 2013 年 5 月运用 BioSonics DT-X 回声探测仪探测枸杞岛及周边岛礁沿岸海藻场内大型底栖海藻覆盖度的结果分析,枸杞岛东南侧铜藻稀少,仅在几个内湾处有小范围的集中分布;而西北侧铜藻分布较多,且呈现斑块状不连续的分布状态。基于枸杞岛铜藻的这种分布特点以及人为活动影响的情况,本研究在枸杞岛东南侧选取最为适宜铜藻生长与分布的代表性站点 XSP (30°42'25.03"N, 122°46'57.63"E)进行调查(图 1)。

1.3 采样方法

经前期的调查发现,铜藻幼苗集中分布在平均海平面以下 1.2 ~ 3.8 m 范围内,由于铜藻在生命周期内分布范围的收缩现象^[27],成藻主要分布于海平面以下 1.4m 左右。2013 年 8 月—2014 年 6 月期间在成藻主要分布区域每月一次随机采集铜藻样本 30 株,并保存在甲醛含量为 4 ~ 10% 的海水中以待检测分析。

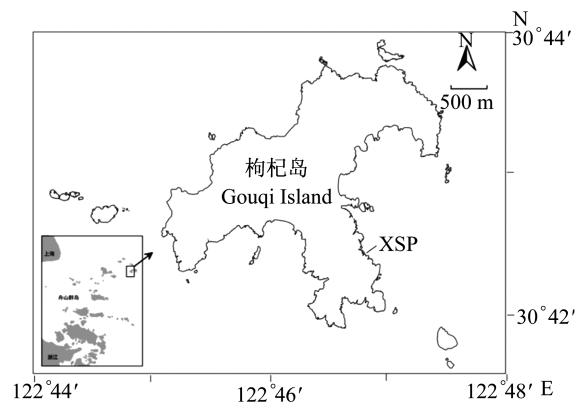


图 1 枸杞岛研究站点分布示意图

Fig. 1 Location of the study site in Gouqi Island

在每年 5 月底 6 月初铜藻完成孢子散放及孢子着床后至 7 月未发现明显的铜藻植株;同时由于海况原因,翌年 2 月未能采集到铜藻样本,故本研究未呈现 7 月及翌年 2 月的相关调查结果。

1.4 数据分析方法

数据采用 SPSS 13.0 软件,采用单因素方差分析对数据进行统计分析。以 $P < 0.05$ 作为差异显著性水平,描述性统计值采用平均值 \pm 标准误 (mean \pm SE) 表示。

采用 SPSS 13.0 软件中的 Student-Newman-Keuls (SNK) 范围检测来对参数均值进行分组^[28];采用每月的变异系数 (CVs) 的均值换算出年度变异系数 ($CV \times 100$),即一个与大小无关的变异估计,来区分时间上的变量特征的稳定性;用单因素方差分析所确定的个体间的变异性 (V) 来衡量参数在空间上的稳定性,以此划分个体内和个体间的变化: $V = 100 \times S_A^2 / (S^2 + S_A^2)$,其中 S_A^2 表征组间方差, S^2 表征组内方差^[6]。某个参量的稳定性可用该参量的 CV 值和 V 值共同确定的点 $P(\% V, CV \times 100)$ 距原点的欧几里得距离 (Ed) 来确定; Ed 值越大,说明参量的稳定性越低, Ed 值越小,说明参量的稳定性越高^[7]。

枝干的直径由植株的上部、中部及下部 3 部分枝干直径 (cm) 的均值来确定;叶片、气囊和生殖托相关参数均随机选自主侧枝上最大的样本进行测定^[28]。叶片的长度 (cm) 和宽度 (cm)、植株高度 (cm)、枝干长度 (cm) 以及主侧枝长度 (cm) 采用直尺进行测定;枝干直径 (mm)、气囊长度 (mm) 和直径 (mm) 以及生殖托的长度 (mm) 和直径 (mm) 均采用游标卡尺 (三菱, 香港) 进行测量;涉及湿重的参数均采用分析天平 (赛多利斯,

北京)进行测量(g)。植株个体、枝干、叶片、气囊和生殖托等样品的生物量(g)均采用烘箱(精宏,上海)经过在 100 ℃ 条件下持续 24 h 的烘干后确定^[28]。

铜藻的生长速率(V_T)是指单位时间内植株株高的增加量,即: $V_T = (L_2 - L_1)/(T_2 - T_1)$,其中 V_T 表征铜藻的生长速率(mm/d); T_1 和 T_2 分别表示某段需要计算生长速率的起始时间(d)及截止时间(d); L_1 和 L_2 分别表示 T_1 和 T_2 时间点对应的铜藻植株的株高(mm)。

2 结果与分析

2.1 样本的季节变动

铜藻是一类在形态上具有明显季节变动的单年生藻类(图 2)。夏季,铜藻的个体较小,植株主要由叶片、侧枝以及枝干组成(图 2-a)。叶片的“锯齿”状程度低,叶片边缘较为光滑;侧枝长度及叶柄长度相对于其他季节都比较小;同时个体生物量较低。

秋季,枝干长度、主侧枝长度以及植株高度不断增加(图 2-b)。相对于夏季个体生物量达到 3 倍的增长。侧枝上的叶片数目也随之增多,叶片的长度、宽度达到 4 个季度中的最大值,叶片

“锯齿”程度为四个季度中的最大值。气囊在 9 月开始出现,主要分布在铜藻藻体的中部和顶部。

冬季,次侧枝开始出现,植株变得相对繁茂(图 2-c)。气囊数目也逐渐增多,但其仍然主要出现在铜藻藻体中部或顶部较大的侧枝上;如果铜藻藻体底部有较大的侧枝出现,气囊也可出现在藻体底部较大侧枝的中上部。气囊向上分布与铜藻植株在自然海域有波浪和潮流等水文环境作用下的水体中呈现自由向上生长状态密不可分。冬季叶片的“锯齿”状程度不断降低,主侧枝及次侧枝叶片长度、宽度不断降低而叶片长-宽比却不断增大。

春季,铜藻样本得到全面的发展(图 2-d)。4 月生殖托的出现标志着铜藻进入繁殖期,次侧枝最为繁茂;侧枝上的叶片、气囊及生殖托数目在 5 月均达到 4 个季度中的最大值。春末,叶片变得最小,叶片的生物量已然降到四季中的最低值;由于新生殖托的成熟,生殖托的生物量达到发生后的最大值,并在春末夏初释放卵子。5 月底 6 月初是铜藻全面的衰老和凋亡期,叶片、气囊和生殖托等首先腐烂分解,随后主侧枝和次侧枝也解体,直至整棵植株在 6 月中旬完全凋亡解体。

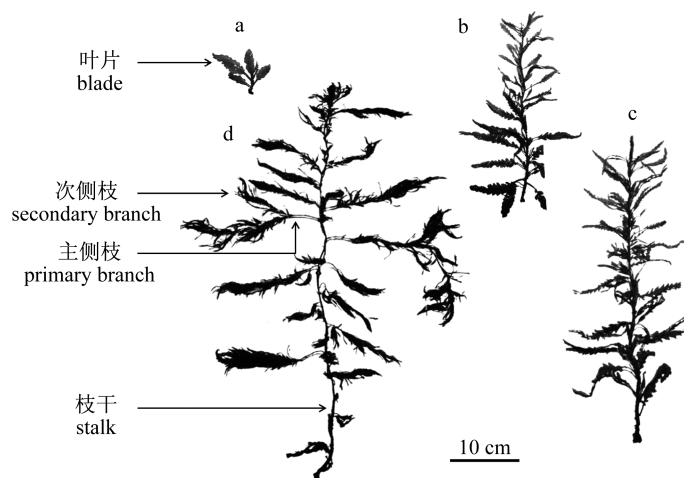


图 2 铜藻形态的季节变动

(a) 夏季样本; (b) 秋季样本; (c) 冬季样本; (d) 春季样本

Fig. 2 Seasonal variation in morphology of *Sargassum horneri*

(a) Summer-specimen; (b) Autumn-specimen; (c) Winter-specimen; (d) Spring-specimen

2.2 生物特征统计

分析结果表明,在所检测的 16 个铜藻生物学参数中有 10 个生物学参数包括株高、个体生物量、

枝干长度、枝干直径、主侧枝长度、叶片宽度、气囊长度、气囊直径、气囊生物量以及生殖托直径均表现出明显的季节变动规律($P < 0.05$)(表 1)。

株高-枝干-主侧枝 铜藻在不同季节呈现不同程度的生长情况,株高的均值介于(4.57 ± 0.77)~(70.24 ± 8.73) cm 之间(图3);其中夏季生长相对缓慢,生长速率为1.52 mm/d;秋季生长迅速,生长速率为2.29 mm/d;冬季是生长最为缓慢的时期,生长速率为1.29 mm/d;春季为铜藻生长最为快速的时期,其生长速率可达3.80 mm/d。铜藻的株高具有明显的季节变动规律(表1)。

铜藻枝干长度随植株高度的增加而增大,均值在(2.95 ± 1.40)~(60.99 ± 19.97) cm 之间,6月最大可达120.33 cm;枝干直径在(1.69 ± 0.47)~(2.80 ± 0.65) mm 范围内波动。枝干的长度和直径具有明显的季节变动规律(表1)。铜藻的主侧枝长度呈现随时间增加而增大趋势,均值为(0.33 ± 0.20)~(8.06 ± 3.49) cm,最大测量值可达19.74 cm;侧枝长度具有明显的季节变动规律(表1)。

表1 所测定参数对应影响因子时间的单因素方差分析表

Tab. 1 One-way analysis of variance table for effects of time on selected traits

参数 parameter	n	n. l.	F	P	SNK
株高/cm individual length	30	10	$F_{9,20} = 15.354$	0.001	a)8;b)9;c)10,11;d)12,1; e)3;f)4;g)5;h)6
个体生物量/(g/个) individual biomass	30	10	$F_{9,20} = 12.281$	0.003	a)8,9,10,1,11,12,3,4; b)5,6
枝干长度/cm stalk length	30	10	$F_{9,20} = 21.205$	<0.001	a)8;b)9;c)10;d)11;e)12,1,3; f)3,4;g)5;h)6
枝干直径/cm stalk diameter	30	10	$F_{9,20} = 15.866$	<0.001	a)8,10,11,3,1;b)10,11,3,1,9,12,5; c)11,3,1,9,12,5,4;d)9,12,5,4,6
主侧枝长度/cm primary branch length	90	10	$F_{9,80} = 5.903$	0.026	a)8,9;b)9,10;c)10,11;d)12; e)1;f)3;g)4;h)6,5
主侧枝叶片数/个 blades per primary branch	593	10	$F_{9,583} = 1.879$	0.187	a)8,9,10;b)10,11,12; c)11,12,1;d)3;e)6;f)4;g)5
叶片长度/cm blade length	270	10	$F_{9,260} = 4.352$	0.052	a)6,5,4;b)8,3,1;c)1,10; d)10,12;e)12,11,9
叶片宽度/cm blade width	270	10	$F_{9,260} = 28.257$	<0.001	a)6,5;b)4;c)3,1;d)10,12; e)11;f)8,9
叶片长-宽比 blade L/W ratio	270	10	$F_{9,260} = 0.064$	0.803	a)8;b)9; c)10,11,4,12,5,1,3,6
叶片生物量/($\times 10^{-3}$ g/个) blade biomass	270	10	$F_{9,260} = 0.181$	0.676	a)6,5,4;b)3,1;c)10,12,11; d)8;e)9
气囊长度/mm vesicle length	270	9	$F_{8,261} = 5.540$	0.032	a)9;b)10;c)11,1,3;d)12; e)5,4,6
气囊直径/mm vesicle diameter	270	9	$F_{8,261} = 13.693$	0.002	a)9;b)4,5,6,1,10,3; c)6,1,10,3,12;d)11
气囊生物量/($\times 10^{-3}$ g/个) vesicle biomass	270	9	$F_{8,261} = 7.018$	0.018	a)9;b)10;c)5,6,1;d)4; e)3,11,12
生殖托长度/mm receptacle length	270	3	$F_{2,267} = 4.673$	0.097	a)4; b)5,6
生殖托直径/mm receptacle diameter	270	3	$F_{2,267} = 27.887$	0.006	a)4; b)6,5
生殖托生物量/($\times 10^{-3}$ g/个) receptacle biomass	270	3	$F_{2,267} = 1.128$	0.348	a)4; b)5,6

注:SNK 表征分组描述月份间(1—12月)均值的相似度,其中不同的字母表征不同的分组,组内数字及组间字母顺序按照相应月份参数的均值从小到大进行排列,组内的数字表征相应月份间参数的均值没有明显的差异性($P > 0.05$),组间的数字表征相应月份间参数的均值具有明显的差异性($P < 0.05$);n. l. 表征出现参数的月份数据水平

Notes: SNK indicates groups depicted months (January to December) of similarity of mean value, among which different letter represents different group; figures of intra-group and letters of inter-group are arrayed in terms of the order from small to large of mean value of parameters within the relevant months; figures of intra-group indicate that there is no significant difference in mean value of parameters within the relevant months ($P > 0.05$), figures of inter-group indicate that there is significant difference in mean value of parameters within the relevant months ($P < 0.05$); n. l. indicates the number of levels

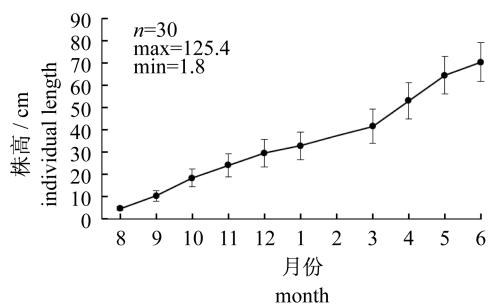


图3 枸杞岛铜藻株高的季节变动

Fig. 3 Seasonal variation in individual length of *Sargassum horneri* in Gouqi Island

叶片 主侧枝上的叶片数的季节变动规律不明显,与叶片相关的参数中仅叶片宽度呈现明显的季节变动规律(表1)。主侧枝上的叶片数目总体随时间而呈现增多的趋势,在历经3—5月的快速生长后,侧枝上的叶片数在5月的成熟期出现最大值(22.77 ± 7.05)个,在6月藻体的凋亡期叶片数目急剧下降。

铜藻的长度和宽度总体呈现先增大后减小的趋势。在生命史的初期,主侧枝叶片长度和宽度均呈现增大的趋势,并均在秋季的9月达到生命史中的最大值,长度和宽度分别为(6.18 ± 1.63) cm和(1.27 ± 0.41) cm;在10月长度和宽度均出现极小值;在11月长度和宽度出现生命史中第二个极大值,分别为(6.15 ± 1.68) cm和(0.91 ± 0.29) cm;11月后叶片的长度和宽度随时间不断降低(图4)。

主侧枝叶片长-宽比在8月至翌年3月呈逐渐增大趋势,3—4月降低而后在4—6月后又逐渐增加(图4),说明在3月以前,铜藻的叶片形状随时间越来越窄,3—4月铜藻极速生长的过程中叶片形态相对有一个变宽的过程,在4—6月期间叶片随时间又变得越来越窄。

在铜藻生命史的初期,次侧枝还未发生或不明显,11月后出现了明显的次侧枝。在12月至翌年3月,次侧枝叶片长度不断增大;3—6月次侧枝叶片长度与主侧枝相似,均呈现随时间而不断减小的趋势(图4,5)。在12月后次侧枝叶片的宽度呈现随时间而不断递减的趋势,其中12月次侧枝叶片宽度最大,为(0.49 ± 0.11) cm,翌年6月最小,为(0.32 ± 0.06) cm。12月至翌年3月铜藻生长相对缓慢,铜藻次侧枝叶片宽度递减也相对较缓,在生长快速的3—6月期间,次侧枝叶

片宽度迅速递减(图5)。铜藻次侧枝叶片长-宽比总体呈现增大趋势,其中在12月至翌年3月增长快速,3—6月增长缓慢,6月达到最大值,为(8.99 ± 1.86)(图5)。

同期而言,次侧枝叶片的长度和宽度均小于主侧枝;然而,次侧枝叶片长-宽比除12月比主侧枝低之外,同期3月和6月的长宽比值均大于主侧枝,说明同期次侧枝叶片比主侧枝细窄(图4,5)。结果显示,无论是主侧枝叶片还是次侧枝叶片,其形态的整体变化趋势相同,而发生时间各异。

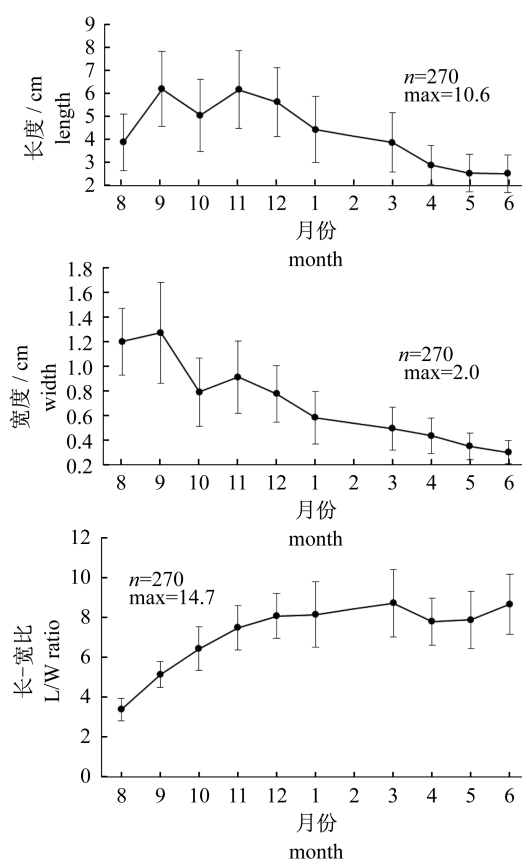


图4 主侧枝叶片长度、宽度以及长-宽比的变化
Fig. 4 Variation in blade length, blade width and L/W ratio of primary branches

夏季,叶片边缘“锯齿”状程度很低,叶片边缘较为光滑(图6-a)。在秋季,叶片边缘“锯齿”状程度最高(图6-b)。在冬季,叶片长度和宽度随时间逐渐变小,叶片边缘“锯齿”状程度逐渐变低(图6-c)。在春季繁盛期,叶片最小,叶片边缘“锯齿”数目变少,“锯齿”状程度低(图6-d)。

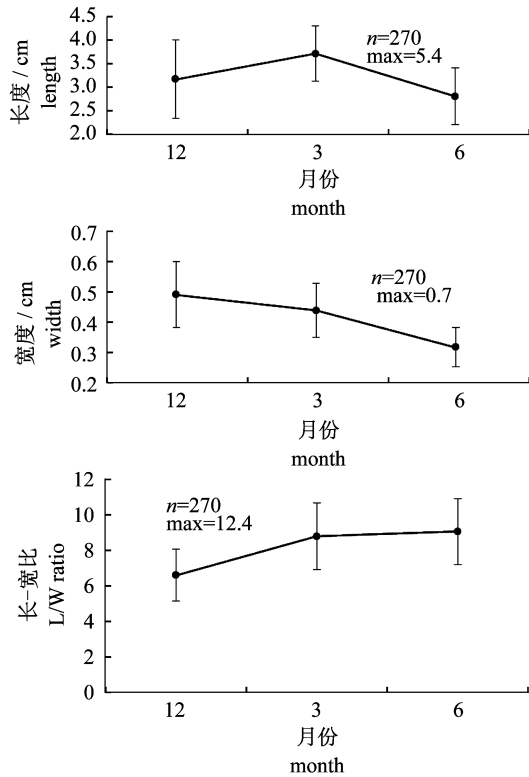


图5 次侧枝叶片长度、宽度以及长-宽比的变化
Fig. 5 Variation in blade length, blade width and L/W ratio of secondary branches



图6 铜藻叶片形态的季节变动
(a) 夏季样本; (b) 秋季样本; (c) 冬季样本; (d) 春季样本
Fig. 6 Seasonal variations of blades morphology of *Sargassum horneri*
(a) Summer - specimen; (b) Autumn - specimen; (c) Winter - specimen; (d) Spring - specimen

气囊 9月铜藻气囊开始出现,经过3—5月的快速生长后,主侧枝气囊的数目在翌年5月达到生命周期内的最大值,平均每个主侧枝为 (12.63 ± 4.88) 个,铜藻气囊个数在6月的凋亡期逐渐降低(图7)。

气囊长度的均值在 $(5.91 \pm 0.84) \sim (12.29 \pm 2.97)$ mm 之间波动,个体最大检测值出现在4月,可达19.50 mm;随时间呈现先增加后降低,然

后再增加的趋势。气囊直径的均值在 $(1.67 \pm 0.10) \sim (2.46 \pm 0.47)$ mm 之间波动,个体最大检测值出现在11月,可达3.48 mm(表2),气囊直径在生长初期呈现增加趋势,11月后呈现不同程度的上下波动。气囊的长度和直径均呈现明显的季节变动规律(表1)。

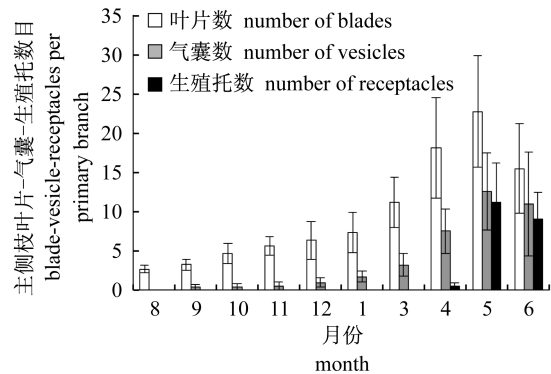


图7 主侧枝叶片-气囊-生殖托数目的月份变动
Fig. 7 Monthly variation in number of blade-vesicle-receptacles of primary branch of *Sargassum horneri*

检测中共发现3种不同形态的气囊类型(图8)。形态a为叶冠型,顶端有一片叶状结构与之相连,不同时期叶状结构表现出不同形态(图8-a);形态b为无芒型,顶端圆滑(图8-b);形态c为锥型,顶端呈锥体状(图8-c);其中以形态a最为常见,形态b和c出现的频率较低。

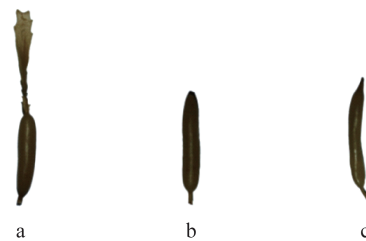


图8 铜藻气囊的形态类型
(a) 叶冠型; (b) 无芒型; (c) 锥型
Fig. 8 Morphological types of vesicles of *Sargassum horneri*
(a) With coronal blade; (b) Mucous; (c) Mucronate

生殖托 铜藻生殖托在8月到翌年3月之间均未发生,从翌年4月开始出现。4月铜藻生殖托并未成熟,经过4月的快速生长后,铜藻生殖托在5月普遍变成熟,并在5月底到6月初释放卵子,6月生殖托随植株凋亡解体(表3)。

表 2 铜藻生物学参数统计表
Tab. 2 Statistical table on selected traits of *Sargassum horneri*

月份 month	枝干长度/cm stalk length	枝干直径/mm stalk diameter	主侧枝长度/cm primary branch length	气囊长度/mm vesicle length	气囊直径/mm vesicle diameter	生殖托长度/mm receptacle length	生殖托直径/mm receptacle diameter
8	2.95 ± 1.40	1.69 ± 0.47	0.33 ± 0.20	—	—	—	—
9	12.22 ± 3.89	2.39 ± 1.28	0.60 ± 0.37	5.91 ± 0.84	1.67 ± 0.10	—	—
10	22.17 ± 7.05	1.96 ± 0.75	0.92 ± 0.49	7.82 ± 2.25	1.97 ± 0.41	—	—
11	27.34 ± 10.30	2.13 ± 0.65	1.17 ± 0.66	10.01 ± 2.20	2.46 ± 0.47	—	—
12	33.74 ± 11.94	2.40 ± 0.69	1.79 ± 0.89	11.51 ± 3.23	2.18 ± 0.41	—	—
1	35.45 ± 10.59	2.17 ± 0.73	2.35 ± 1.47	10.23 ± 3.12	1.99 ± 0.59	—	—
3	37.67 ± 12.87	2.15 ± 0.72	3.56 ± 2.06	10.28 ± 2.29	2.04 ± 0.07	—	—
4	41.05 ± 17.52	2.53 ± 0.75	5.37 ± 2.44	12.14 ± 2.93	1.85 ± 0.57	5.83 ± 3.70	0.83 ± 0.33
5	48.75 ± 15.51	2.45 ± 0.58	8.37 ± 3.84	12.12 ± 2.74	1.90 ± 0.45	17.54 ± 7.91	1.81 ± 0.51
6	60.99 ± 19.97	2.80 ± 0.65	8.06 ± 3.49	12.29 ± 2.97	1.97 ± 0.42	19.31 ± 8.45	1.83 ± 0.49

注：“—”表征相应月份特征未出现

Notes: “—” indicates the lack of occurrence of traits in relevant months

表 3 铜藻生殖托的发生及出现期间的物候学特征
Tab. 3 Occurrence and phenology of receptacle of
Sargassum horneri through the lifecycle

时间 time	发生情况 occurrence	成熟情况 maturation	最大测量值 /mm maximum
8 月至翌年 3 月	未出现	—	—
4 月	出现	未成熟	15.44
5 月	出现	成熟	46.22
6 月	出现	衰老、凋亡	41.99

注：“—”表征相应时间特征未出现

Notes: “—” indicates the lack of occurrence of traits in relevant time

在 4—6 月生殖托出现的期间,主侧枝上生殖托数目呈现先增加后降低的趋势,5 月是铜藻的成熟期,主侧枝上生殖托的平均个数达到最大值,为(11.2 ± 5.05) 个;6 月是铜藻的凋亡期,主侧枝上生殖托数目均略有降低(图 7)。生殖托的平均长度介于(5.83 ± 3.70)~(19.31 ± 8.45) mm 之间;最大检测长度为 5 月的 46.22 mm(表 3);生殖托直径均值介于(0.83 ± 0.33)~(1.83 ± 0.49) mm 之间(表 2)。生殖托的长度和直径具有明显的季节变动规律(表 1)。

检测中共发现 6 种不同形态的生殖托类型(图 9)。形态 a 为单个棒状生殖托(图 9-a);形态 b 为椭球粒状已成熟的生殖托(图 9-b);形态 c 为棒状,并次生一片叶片及一个生殖托(图 9-c);形态 d 为棒状,并次生两片叶片(图 9-d);形态 e 为棒状,并次生一片叶片(图 9-e);形态 f 为棒状,并次生一个生殖托(图 9-f)。在繁殖初

期,以形态 a 最为常见,在繁殖后期,以形态 a 和 b 最为常见;其他 4 种类型所占比率较低。在 4 月繁殖初期,生殖托的成熟度与生殖托的形态和大小相关,越大的生殖托相对更加成熟(图 9-a);而在 5 月繁殖盛期,水温快速升高使得生殖托迅速成熟,这时部分生殖托尚小,但已经成熟并释放卵子(图 9-b)。铜藻生殖托还有雄托和雌托之分,雄托通常较为细长(图 9-c),雌托通常较为粗短(图 9-d)。

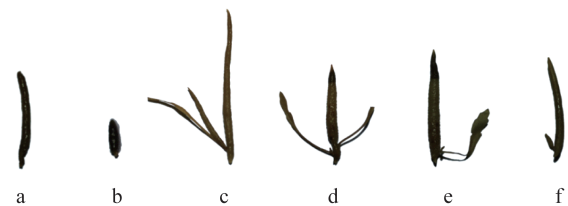


图 9 铜藻生殖托的形态类型

(a) 棒状型; (b) 椭球粒状型; (c) 棒状并有一个叶片及一个生殖托; (d) 棒状并有 2 个叶片; (e) 棒状并有一个叶片; (f) 棒状并有一个生殖托

Fig. 9 Morphological types of receptacles of *Sargassum horneri*

(a) clubbed; (b) axiolitic; (c) clubbed with a blade and a receptacle; (d) clubbed with two blades; (e) clubbed with a blade; (f) clubbed with a receptacle

2.3 生物量

铜藻的个体生物量随时间呈现增加趋势。在 8 月幼苗期的个体平均生物量最低,为(0.15 ± 0.06) g/个,翌年 6 月成熟期铜藻个体平

均生物量达到最大值,为 (6.76 ± 4.35) g/个(表4)。铜藻的个体生物量具有明显的季节变动规律(表1)。枝干的生物量亦呈现随时间而增大的趋势,均值介于 $(1.70 \pm 0.30) \times 10^{-2} \sim (7.43 \pm 1.54) \times 10^{-1}$ g/个。铜藻个体及枝干生物量的变化趋势与株高的变化有明显的一致性(表4,图3)。

铜藻叶片的个体生物量的均值介于 $(1.44 \pm 0.88) \times 10^{-3} \sim (1.44 \pm 0.68) \times 10^{-2}$ g/个,其变化趋势与叶片长度和宽度的变化趋势相一致,总体呈现先增大后减小的趋势(表4,图4);其中在9月和11月出现2个极大值,分别为 $(1.44 \pm 0.68) \times 10^{-2}$ g/个和 $(8.65 \pm 5.90) \times 10^{-3}$ g/个。11月

后叶片个体生物量随时间而逐渐递减,最小值出现在6月份(表4)。叶片的个体生物量具有明显的季节变动规律(表1)。

气囊个体生物量的均值在 $[(1.11 \pm 0.69) \sim (4.39 \pm 4.02)] \times 10^{-3}$ g/个之间波动。在12月和翌年3月达到2个极大值,分别为 $(4.39 \pm 4.02) \times 10^{-3}$ g/个和 $(4.06 \pm 2.30) \times 10^{-3}$ g/个(表4)。气囊的个体生物量呈现明显的季节变动规律(表1)。在4—5月铜藻快速生长时期,生殖托的个体生物量呈现快速增加趋势,6月初达到整个生命周期内的最大值,为 $(5.07 \pm 3.55) \times 10^{-3}$ g/个(表4)。生殖托个体生物量的季节变动不明显(表1)。

表4 铜藻生物学参数的生物量统计表

Tab.4 Statistical table of biomass on selected traits of *Sargassum horneri*

月份 month	个体生物量/(g/个) individual biomass	枝干生物量 /($\times 10^{-1}$ g/个) stalk biomass	叶片生物量 /($\times 10^{-3}$ g/个) blade biomass	气囊生物量 /($\times 10^{-3}$ g/个) vesicle biomass	生殖托生物量 /($\times 10^{-3}$ g/个) receptacle biomass
8	0.15 ± 0.06 ^a	0.17 ± 0.03 ^a	10.93 ± 6.30 ^d	—	—
9	0.45 ± 0.17 ^a	1.28 ± 0.31 ^b	14.42 ± 6.76 ^e	1.11 ± 0.69 ^a	—
10	0.55 ± 0.24 ^a	1.46 ± 0.82 ^c	7.01 ± 5.47 ^e	2.21 ± 1.01 ^b	—
11	0.75 ± 0.24 ^a	2.29 ± 0.82 ^d	8.65 ± 5.90 ^e	4.34 ± 2.43 ^e	—
12	1.02 ± 0.31 ^a	2.86 ± 0.84 ^e	7.05 ± 3.86 ^e	4.39 ± 4.02 ^e	—
1	1.22 ± 0.45 ^a	3.16 ± 0.91 ^f	4.44 ± 3.03 ^b	3.08 ± 1.99 ^e	—
3	1.64 ± 1.25 ^a	4.08 ± 1.29 ^g	3.68 ± 2.63 ^b	4.06 ± 2.30 ^e	—
4	2.95 ± 1.79 ^a	5.01 ± 1.33 ^h	2.22 ± 1.50 ^a	3.72 ± 2.71 ^d	0.69 ± 0.66 ^a
5	5.79 ± 3.59 ^b	6.45 ± 1.45 ⁱ	1.56 ± 1.00 ^a	3.10 ± 1.90 ^e	4.49 ± 2.98 ^b
6	6.76 ± 4.35 ^b	7.43 ± 1.54 ^j	1.44 ± 0.88 ^a	3.12 ± 1.89 ^e	5.07 ± 3.55 ^b

注:“—”表征相应月份特征未出现;表格中同列肩标相同小写字母表示差异不显著($P > 0.05$),不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)
Notes:“—”indicates the lack of occurrence of traits in relevant months; In the same column, values with same small letter superscripts mean no significant differences ($P > 0.05$), different small letter superscripts mean significant differences ($P < 0.05$)

2.4 形态学特征在时间及空间上的稳定性

采用时间上的变异性(CV)和空间上的变异性(V)得出铜藻连续特征的稳定性的差异(图10)。除叶片宽度欧氏距离较大外($Ed = 69$),其他两个与叶片相关的特征参量的欧氏距离较低,分别为叶片长-宽比($Ed = 33$),叶片长($Ed = 36$),说明其具有较高的稳定性。与气囊相关的特征的稳定性介于叶片和枝干之间,按稳定性从高到低的顺序依次为气囊长($Ed = 35$) > 气囊直径($Ed = 51$) > 枝干直径($Ed = 57$) > 枝干长度($Ed = 58$),稳定性进一步降低。相对于枝干来说与生殖托相关的参数不是太稳定,参量分别为生殖托长度($Ed = 74$),生殖托直径($Ed = 93$)。而主侧枝长度($Ed = 95$),在这10个参数中其稳定

性最差。

3 讨论

3.1 铜藻的生命史征

已被研究的许多铜藻的生物学参数表现出明显的季节性。如同许多马尾藻属的其他种类,铜藻在其整个生命周期内出现4个连续阶段的物候学行为特征:再生、生长、繁殖、衰老和解体^[10]。铜藻是单年生藻类,其再生过程即为5月底6月初孢子散放及孢子着床生长的过程。不像同属马尾藻属的其他多年生藻类,如瓦氏马尾藻^[29],它们的再生过程不仅包括孢子散放及孢子着床生长过程,也包括其在残枝上重新发生的过程。在铜藻孢子着床后的生长过程中,铜藻的个体生物

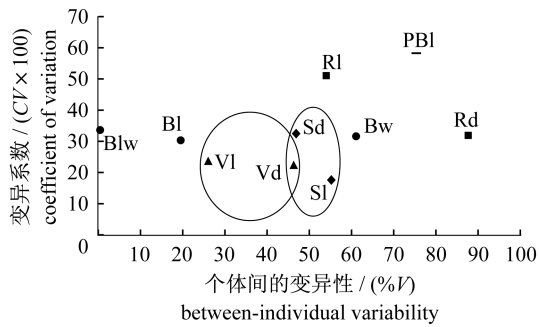


图 10 所选参数的变异系数 ($CV \times 100$)
对个体间差异百分比 ($\%V$)

Bl: 叶片长; Bw: 叶片宽; Blw: 叶片长 - 宽比; VI: 气囊长; Vd: 叶片直径; Sl: 枝干长; Sd: 枝干直径; RI: 生殖托长; Rd: 生殖托直径; PBI: 主侧枝长

Fig. 10 Coefficient of variation ($CV \times 100$) vs.
percentage between-individual variability ($\%V$)
for selected traits.

Bl: Blade length; Bw: Blade width; Blw: Blade LW ratio; VI: Vesicle length; Vd: Vesicle diameter; Sl: Stalk length; Sd: Stalk diameter; RI: Receptacle length; Rd: Receptacle diameter; PBI: Primary Branch length

量随时间推移快速增加,侧枝、叶片和气囊等生物结构都得到全面的发展。生殖托在 4 月出现,标志着铜藻逐步进入成熟及繁盛期;5 月是铜藻的繁殖期,大多数铜藻个体均有生长得非常完善的生殖托并开始释放卵子,这被视为繁殖期的“顶点”。Taylor 等^[30]曾建议利用处于“顶点”的海藻样本来做种类特征的描述,但 Díaz-Villa 等^[28]不支持这种说法,他们认为藻类的许多特征都有明显的季节变动,处于“顶点”阶段的藻体在分类学上仅能代表海藻在一个生长阶段的特征而不能代表海藻的整个生命史特征。铜藻衰老和解体阶段发生在 6 月,叶片、气囊和生殖托等首先腐烂分解,随后主侧枝和次侧枝也解体,直至整棵植株在 6 月中旬完全凋亡解体。许多关于马尾藻属种类的研究表明,衰老和凋亡阶段可能发生在一年中的不同时期,这取决于物种的地理分布状况^[4,6,10,13,31]。

许多研究表明马尾藻属种类的季节变动特征与海水温度相关^[4,9-12,21,31-32]。海水温度决定了海藻生长处于幼体发育期、缓慢生长期、快速生长期和繁殖期以及衰退期处于哪一个阶段^[33],在生长繁殖季节,处于海水温度较高的海藻种群繁殖期明显提前^[21]。海水温度变化与不同地域海藻种群的生长节律相一致,不同地理海区的同种海

藻的生长和繁殖过程则会因为海水温度的不同而产生差异^[25,34],从而导致不同地域海藻种群时空分布格局发生改变。对于分布在热带海域的马尾藻属的其他种类,它们繁殖期以及生物量的最大值均出现在冬季^[9-10,31];相反,分布在大不列颠岛及丹麦沿岸的冷温性物种海黍子马尾藻的繁殖期是在夏季^[12,15]。而来自枸杞岛的铜藻最大生物量以及繁殖期是出现在春季,这说明这类广泛分布于西北太平洋的暖温性物种表现出介于热带物种和冷温性物种之间的物候学行为。

3.2 铜藻生物学参数的季节变动

在铜藻的整个生命周期内,叶片的长度、宽度及生物量,气囊的长度、直径等特征参数的季节变化趋势并不是简单增加或者降低,而是在大趋势不变的情况下呈现一定的上、下波动。这可能由以下 2 个原因所致:①在铜藻生长的过程中伴随着不同结构的凋亡与脱落,而不仅仅是在植株成熟后才会发生凋亡与脱落现象;②铜藻在生长过程中大量新生结构的补充使得结果出现了波动。以铜藻叶片为例,其长度和宽度的均值在 9 月达到第一个极大值,而在 10 月却出现一个明显的极小值,但长大的叶片不可能再变小,这样的变化说明新老叶片的“年龄”组成发生了变化,从而导致了叶片长度和宽度的波动。从 7 月到 10 月叶片长度和宽度从增加趋势到降低趋势的变化表明,叶片在这段时间“年龄”组成的变更期不超过 3 个月。而叶片长度和宽度从 9 月的第一个极大值变成 10 月的极小值而在 11 月又变成极大值的现象表明,叶片的“年龄”组成再一次发生变化,而这期间叶片“年龄”组成的变更期不超过 2 个月。我们就此提出一个猜想:铜藻的叶片有一定的“年龄”,且各个生长阶段“年龄”不同;特征值上升时期主要表现在“年龄”较大的叶片的作用,而特征值下降时期主要表现在新生叶片补充的作用。正是由于这些“年龄”组成的变化导致了它们在生长大趋势不变的情况下发生了不同程度的上、下波动。

海藻场大型海藻尽管分布面积很小,但具有较高的初级生产力,可达整个海洋初级生产力的 10%^[35]。我们前期研究发现枸杞岛马尾藻场碎屑沉积物主要是海源性的,且大型海藻的贡献度高达 70% 以上。Smith^[36]曾研究 10 种底栖海藻的腐烂分解,发现在 15 °C 时异养微生物将藻体碎屑腐烂分解至消失的时间跨度可长达 6 ~ 70 d,

这意味着从藻体成熟开始,大量的底栖海藻碎屑就成为浮游动物和植食性水生动物丰富的饵料来源,使海藻场成为近海生物资源良好的索饵场。铜藻是枸杞岛马尾藻场的绝对优势种,其生物量高达同期马尾藻场总生物量的 90% 以上,铜藻在整个生命史中生物结构发生的凋亡和脱落对于岛礁海域碎屑及有机质补充巨大,并不断进入到相应的食物链中,成为枸杞岛马尾藻场对生物资源养护功能的物质基础。

3.3 参数稳定性在分类学领域的意义

通常许多马尾藻属的种类在形态学特征上表现出明显的季节变动规律,所检测的许多参数特征都有明显的时空变化,这也是为什么在大型海藻的分类鉴定工作中难以选择用何种参数的原因。为分析铜藻连续特征的变动情况,采用变异系数(CV)来衡量参数在时间上的变化,采用个体间的变异性(V)来衡量参数在空间上的变化情况^[6],低 CV 和 V 值的参量通常比较稳定,而高 CV 和 V 值得参量比较不稳定;根据它们的位置 P (% V, CV × 100) 到原点的欧几里得距离(Ed)的大小,可判断哪些参数最宜用作种类的分类鉴定^[7]。对马尾藻属不同种类连续特征的时空变化的探究有助于简化分类方法,使藻类的时空变动模式成为有用的分类学指标^[8]。

在铜藻这 10 个连续的特征中,叶片长和叶片长-宽比的 CV 值显著大于 V 值,说明影响参数变动的因素更多地体现在时间的变化上,参数达到空间上的相对稳定性;相反,对于与枝干相关参数的 V 值显著大于 CV 值,说明影响参数变动的因素更多地体现在空间的差异上,参数达到了时间上的相对稳定性。除叶片宽度以外,与叶片及气囊相关的参数的欧氏距离(Ed)较小,参数特征稳定性较高,说明其不是最适宜的分类学参数选择;而主侧枝长度的欧几里得距离(Ed)最大,其连续参数特征的稳定性最低,说明其最适宜作种类的分类鉴定工作。

本研究得到了上海海洋大学海洋科学学院曾旭、邹敏、刘雨蒙、王铁东及刘攀等同学的大量帮助,在此特表谢忱。

参考文献:

[1] Airoldi L, Rindi F, Cinelli F. Structure, seasonal dynamics and reproductive phenology of a

filamentous turf assemblage on a sediment influenced, rocky subtidal shore [J]. *Botanica Marina*, 1995, 38(3): 227 - 237.

- [2] Terawaki T, Hasegawa H, Arai S, et al. Management - free techniques for restoration of *Eisenia* and *Ecklonia* beds along the central Pacific coast of Japan [J]. *Journal of Applied Phycology*, 2001, 13(1): 13 - 17.
- [3] Yoshida T. Japanese species of *Sargassum* subgenus *Bactrophyucus* (Phaeophyta, Fucales) [J]. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University: Series 5, Botany*, 1983, 13(2): 99 - 246.
- [4] De Wreede R E. The phenology of three species of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta) in Hawaii [J]. *Phycologia*, 1976, 15(2): 175 - 183.
- [5] Ang P O, Trono G C. The genus *Sargassum* (Phaeophyta, Sargassaceae) from Balibago, Calatagan, Philippines [J]. *Botanica Marina*, 1987, 30(5): 387 - 398.
- [6] Kilar J A, Hanisak M D, Yoshida T. On the expression of phenotypic variability: Why is *Sargassum* so taxonomically difficult [M]. California: University of California Press, 1992.
- [7] Kilar J A. Seasonal and between - plant variability in the morphology of *Sargassum mathiesonii* sp. nov. (Phaeophyta) from the Gulf of Mexico [J]. *Journal of Phycology*, 1992, 28(1): 114 - 126.
- [8] Kilar J A, Hanisak M D. Seasonal patterns of morphological variability in *Sargassum polyceratum* (Phaeophyta) [J]. *Journal of Phycology*, 1988, 24(4): 467 - 473.
- [9] McCourt R M. Seasonal patterns of abundance, distributions, and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1984, 74(2): 141 - 156.
- [10] 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) [J]. *Botanica Marina*, 1999, 42(4): 321 - 325.
- [11] Van Steveninck E D D R, Breeman A M. Population dynamics of a tropical intertidal and deep - water population of *Sargassum polyceratum* (Phaeophyceae) [J]. *Aquatic Botany*, 1987, 29(2): 139 - 156.

- [12] Paul C. Silva P C. Flora Phycologica Iberica Vol. 1. Fucales[J]. European Journal of Phycology, 2002, 37(1):147 - 148.
- [13] Fletcher R L, Fletcher S M. Studies on the recently introduced brown alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt I. Ecology and reproduction [J]. Botánica Marina, 1975, 18(3):149 - 156.
- [14] Paula E J, Eston V R. Are there other *Sargassum* species potentially as invasive as *S. muticum* [J]. Botanica Marina, 1987, 30(5):405 - 410.
- [15] Arenas F, Fernández C. Ecology of *Sargassum muticum* (Phaeophyta) on the north coast of Spain. III. Reproductive ecology [J]. Botanica Marina, 1998, 41(1-6):209 - 216.
- [16] Wernberg T, Thomsen M S, Staehr P A, et al. Comparative phenology of *Sargassum muticum* and *Halidrys siliquosa* (Phaeophyceae: Fucales) in Limfjorden, Denmark [J]. Botanica Marina, 2001, 44(1):31 - 39.
- [17] Zeng C K, Lu B R. Chinese algae volume [M]. Beijing: Science Press, 2000. [曾呈奎, 陆保仁. 中国海藻志. 北京: 科学出版社, 2000.]
- [18] Sun J Z, Zhuang D G, Sun Q H, et al. Artificial cultivation trials of *Sargassum horneri* at Nanji islands of China [J]. South China Fisheries Science, 2009, 5(6):41 - 46. [孙建璋, 庄定根, 孙庆海, 等. 铜藻人工栽培的初步研究. 南方水产科学, 2009, 5(6):41 - 46.]
- [19] Umezaki I. Ecological studies of *Sargassum horneri* (Turner) C. Agardh in Obama Bay, Japan Sea [J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1984, 50(7):1193 - 1200.
- [20] Marui M, Inai S, Yoshida T. Growth and maturation of six species of *Sargassum* and *Cystoseira* (Phaeophyta, Fucales) in Oshoro Bay, Hokkaido, Japan [J]. Sorui, 1981, 29(4):277 - 281.
- [21] Deysher L E. Reproductive phenology of newly introduced populations of the brown alga, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt [J]. Hydrobiologia, 1984, 116 - 117(1):403 - 407.
- [22] Lüning K. Seaweeds. Their environment, biogeography, and ecophysiology [M]. New York: Wiley, 1990:278.
- [23] 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 [J]. Marine Biology, 1990, 105(2):323 - 328.
- [24] Rivera M, Scrosati R. Population dynamics of *Sargassum lapazeanum* (Fucales, Phaeophyta) from the Gulf of California, Mexico [J]. Phycologia, 2006, 45(2):178 - 189.
- [25] Ang Jr P O. Phenology of *Sargassum* spp. in Tung Ping Chau Marine Park, Hong Kong SAR, China [J]. Journal of Applied Phycology, 2006, 18(3-5):629 - 636.
- [26] Tang X H, Wang F. Analyses on hydrographic structure in the Changjiang River estuary adjacent waters in summer and winter [J]. Studia Marina Sinica, 2004, 46:42 - 66. [唐晓晖, 王凡. 长江口邻近海域夏、冬季水文特征分析. 海洋科学集刊, 2004, 46:42 - 66.]
- [27] Bi Y X, Zhang S Y, Wu Z L. Seasonal variations of *Sargassum horneri* distribution around Gouqi Island of East China [J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(5):1255 - 1259. [毕远新, 章守宇, 吴祖立. 枸杞岛铜藻种群分布的季节变化. 生态学杂志, 2013, 32(5):1255 - 1259.]
- [28] Díaz-Villa T, Sansón M, Afonso-Carrillo J. Seasonal variations in growth and reproduction of *Sargassum orotavicum* (Fucales, Phaeophyceae) from the Canary Islands [J]. Botanica Marina, 2005, 48(1):18 - 29.
- [29] Chai Z Y, Huo Y Z, He Q, et al. Studies on breeding of *Sargassum vachellianum* on artificial reefs in Gouqi Island, China [J]. Aquaculture, 2014, 424:189 - 193.
- [30] Taylor W. R. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas [M]. Michigan: University of Michigan Press, 1960.
- [31] Prince J S, O'Neal S W. The ecology of *Sargassum pteropleuron* Grunow (Phaeophyceae, Fucales) in the waters off South Florida. I. Growth, reproduction and population structure [J]. Phycologia, 1979, 18(2):106 - 114.
- [32] Martin-Smith K M. The phenology of four species of *Sargassum* at Magnetic Island, Australia [J]. Botanica Marina, 1993, 36(4):327 - 334.
- [33] Rivera M, Scrosati R. Population dynamics of *Sargassum lapazeanum* (Fucales, Phaeophyta) from the Gulf of California, Mexico [J]. Phycologia, 2006, 45(2):178 - 189.
- [34] Taniguchi K, Yamada Y. Ecological study on *Sargassum patens* C. Agardh and *S. serratifolium* C. Agardh in the sublittoral zone at Iida Bay of Noto Peninsula in the Japan Sea [J]. Bulletin of Japan Sea Regional Fisheries Research Laboratory, 1978, 29

- (4):239 – 253.
- [35] Smith S V. Marine macrophytes as a global carbon sink[J]. Science,1981,211(4484):838 – 840.
- [36] Smith B D,Foreman R E. An assessment of seaweed decomposition within a southern Strait of Georgia seaweed community [J]. Marine Biology, 1984, 84 (2):197 – 205.

Life history and morphology of *Sargassum horneri* from the *Sargassum* seaweed bed of Gouqi Island

CHEN Liangran, ZHANG Shouyu*, CHEN Yan, ZHAO Xu, ZHOU Xijie, CHEN Yingzhou

(College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: To study the life history processes and morphological traits of *Sargassum horneri* from the *Sargassum* seaweed bed of Gouqi Island, this study first conducted the investigation of the growth and reproduction during an annual cycle of *Sargassum horneri*, and 16 related biological parameters including individual length, blade, vesicle and receptacle were analyzed. Experimental results showed that growth of *Sargassum horneri* can be divided into 4 phases within the year according to the occurrence of different biological structures in its life history: (1) seedling period during July to August, during which plants consist of stalk, branch and blade briefly, plants grow with an average rate of 1.52 mm/d; (2) adult period during August to April of next year, all biological structures were consummated and successively recorded the occurrence of vesicle, secondary branch and receptacle in September, November and April of next year respectively, and plants grow with an average rate of 2.01 mm/d; (3) reproduction period during April to May, the occurrence of receptacles indicated the arrival of reproduction period, while the concentrated dispersion of ovums indicates the arrival of “climax” of reproduction period, and plants grow with an average rate of 3.80 mm/d; (4) senescence and degeneration period during May to June, the majority of plants begin ageing with detachment of biological structures, while the average growth rate of plants reaches 0.99 mm/d due to the supplement of immature individual. In the 16 biological parameters detected, 10 parameters including length, individual biomass and primary branch length showed a significant seasonal variation ($P < 0.05$). This warm-temperate species exhibited a phenological behavior intermediate between tropical and cold-temperate species of *Sargassum*. Analysis of within- and between-individual stability of 10 morphological parameters indicated the lowest stability of primary branch length ($Ed = 95$), which belongs to the best parameters for distinguishing species and may provide us with the basis for morphology research and species identification of *Sargassum*.

Key words: *Sargassum* seaweed bed; *Sargassum horneri*; morphology; seasonal variation

Corresponding author: ZHANG Shouyu. E-mail: syzhang@shou.edu.cn