

海草生物量和初级生产力研究进展

许战洲^{1, 2}, 黄良民^{1, *}, 黄小平¹, 朱艾嘉^{1, 2}

(¹. 中国科学院南海海洋研究所 LED 实验室, 广州市新港西路 164 号 510301 ². 中国科学院研究生院, 北京市玉泉路 19 号甲 100049)

摘要 海草床是近岸重要的湿地生态系统, 具有较高生物量和生产力。海草的生物量和生产力变化除了受到光照、无机碳源、营养盐、温度、盐度、水动力条件、铁限制和污染物等非生物因素制约外, 还受到附生藻类和动物摄食等生物因素影响。非生物因素一般有最适合海草生长的范围, 生物因素的影响具有两面性。海草生物量和生产力研究基本处于由定性向定量过渡阶段, 准确便捷的方法、现场多因子围隔实验、更大时空尺度上的对比研究是今后研究的重点。

关键词 海草; 生物量和生产力; 影响因素; 存在问题和展望

文章编号 1000-0933 (2007)06-2594-09 中图分类号 Q178 文献标识码 A

Review of seagrass biomass and primary production research

XU Zhan-Zhou^{1, 2}, HUANG Liang-Min^{1, *}, HUANG Xiao-Ping¹, ZHU Ai-Jia^{1, 2}

¹ LED Lab of South China Sea Institute of Oceanology, CAS, Guangzhou 510301, China

² Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (6) 2594 ~ 2602.

Abstract : Seagrass beds are important coastal ecosystems characterized by high biomass and primary production. The variation of seagrass primary production and biomass are determined by abiotic factors such as irradiance level, inorganic carbon supply, nutrient availability, water temperature, salinity, water velocity, iron deficiency and pollutants. Herbivory and the interaction with epiphytes are the most important biotic factors affecting the biomass and production of seagrasses. In general, the abiotic factors display optimal ranges for seagrass growth while the biotic factors exist double faced effects on it. Further research will be focused on development of research methods and comparative analysis based on larger spatial and temporal scales.

Key Words : seagrass ; primary production and biomass ; influencing factors ; prospects

海草 (seagrass) 属于大型沉水被子植物, 它们具有高等植物的一般特征, 在水中完成生活史。全球海草共有 12 属 51 种, 其中 9 属为眼子菜科 (Potamogetonaceae), 3 属为水鳖科 (Hydrocharitaceae), 迄今已发现大叶藻 (*Zostera*)、虾形藻 (*Phyllospadix*)、二药藻 (*Halodule*)、海神草 (*Cymodocea*)、针叶藻 (*Syringodium*)、海菖蒲

基金项目 联合国环境规划署/全球环境基金 (UNEP/GEF) 资助项目 (UNEP/GEF/SCS/Chi/MoU2) ——扭转南中国海和泰国湾环境退化趋势项目-中国海草专题 国家自然科学基金资助项目 (40576052, U0633007)

收稿日期 2006-05-24 ; 修订日期 2007-02-01

作者简介 许战洲 (1977 ~), 男, 广西百色人, 壮族, 博士, 主要从事海草生态系统研究. E-mail : xuzhanzhou@ hotmail. com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : hlm@ scsio. ac. cn

致谢 感谢陈国华同学给予的帮助

Foundation item The project was financially supported by UNEP/GEF Project Entitled Reversing Environmental Degradation Trends in The South China Sea and Gulf of Thailand (No. UNEP/GEF/SCS/Chi/MoU2), The National Natural Science Foundation of China (No. 40576052, U0633007)

Received date 2006-05-24 ; Accepted date 2007-02-01

Biography XU Zhan-Zhou, Ph. D., mainly engaged in seagrass ecosystem research. E-mail : xuzhanzhou@ hotmail. com

Enhalus)、泰来藻 (*Thalassia*) 和喜盐草 (*Halophia*) 这 8 个属在我国有分布^[1]。海草植株由叶片、地下茎 (水平茎和垂直茎) 和根构成,有时把叶片和垂直茎合称茎枝 (shoot),有些海草 (如海菖蒲和喜盐草) 的垂直茎退化。通常也把海草分为地上 (aboveground) 和地下 (belowground) 两部分。海草床是一种重要的湿地生态系统,其生产力和物种多样性可以和上升流生态系统、珊瑚礁生态系统和盐沼生态系统相比。海草具有许多重要的生态功能,如固着底质、稳固潮滩、固碳作用 (约占整个海洋生态系统每年固碳量的 15%)、为一些珍稀动物 (儒艮、海龟等) 提供食物、加速悬浮颗粒物沉降以净化水体,其中最为重要的是为众多生物提供多样的生境。

全球海草分布分为九大区系:温带北大西洋区系 (temperate North Atlantic flora)、温带南大西洋区系 (temperate South Atlantic flora)、温带东太平洋区系 (temperate East Pacific flora)、温带西太平洋区系 (temperate West Pacific flora)、地中海区系 (Mediterranean flora)、加勒比区系 (Caribbean flora)、印度-太平洋区系 (Indo-Pacific flora)、南澳大利亚区系 (South Australia flora) 和新西兰区系 (New Zealand flora)^[1]。我国海草分布基本位于温带西太平洋区系,南中国海的海草分布则处于温带西太平洋区系和印度-太平洋区系的重迭区。

海草生物量以单位面积内植株的干重来表示,其平均值达到 460 g DWm⁻²,约占海洋植物总生物量的 1%^[1]。海草初级生产力种间差异很大,据估算,平均值为 2.7 g DWm⁻²d⁻¹^[1],和陆地上热带草原的生产力相当,比浮游植物的平均初级生产力 (0.35 g DWm⁻²d⁻¹) 高一个数量级^[1]。海草生物量和初级生产力的变化及其影响因素,是海草生态学的重要研究内容。海草生物量和初级生产力的时空变化存在一定规律,但是不能解释所有的差异。从平均值来看,生长在高纬度地区的海草比低纬度地区的具有更高的初级生产力和地上部分生物量,地上和地下部分生物量的比值更高^[1]。温带地区海草生物量典型的季节变化是:在春季增长,夏季达到峰值,进入秋、冬后持续下降,这与温带地区光照和温度的季节变化基本一致^[4,5]。热带地区海草生物量的季节变化幅度虽然没有温带的大,但是变化更复杂、影响因素更多^[1]。

1 影响海草生产力和生物量的环境因素

1.1 非生物因素

1.1.1 光照

光照强度是影响海草光合作用的最主要因素。和陆生植物相比,海草的光合能力较低。陆生 C₃ 和 C₄ 植物的最大光合作用速率 (P_{max}) 分别是 10 ~ 75 mg O₂ g DW⁻¹h⁻¹ 和 75 ~ 175 mg O₂ g DW⁻¹h⁻¹,海草的 P_{max} 是 3 ~ 13 mg O₂ g DW⁻¹h⁻¹,比陆地阴生植物的 P_{max} (2.5 ~ 37.5 mg O₂ g DW⁻¹h⁻¹) 还要低^[1]。海草的光合能力在种间差异明显,例如经常伴生的两种大叶藻 *Z. noltii* 和 *Z. marina* 的 P_{max} 分别是 14 mg O₂ g AFDW⁻¹h⁻¹ 和 6 mg O₂ g AFDW⁻¹h⁻¹,饱和光强 (I_k) 分别是 236 μE m⁻²s⁻¹ 和 78 μE m⁻²s⁻¹,这种差异导致 *Z. noltii* 主要生长在潮间带而 *Z. marina* 主要生长在潮下带^[1]。对光照强度的需求量决定海草的分布深度,据统计,海草正常生长所需要的光照强度是水表面光照强度的 4% ~ 29%^[1],平均为 11%^[10]。值得注意的是,这个需求高于藻类^[11]。

光照强度过高或过低都会影响海草的净光合效率。当光照强度超过 I_k ,有可能发生光抑制。通常当光照强度大于 1000 μE m⁻²s⁻¹ 时,多数海草都发生光抑制,最强的光抑制发生在 1200 ~ 1600 μE m⁻²s⁻¹ 这个范围^[2~14]。光抑制通过降低电子传递速率和光合磷酸化的效率来降低光合中心 PS II 的效率,让过多的光能以热的形式消散掉,从而保护了光合系统^[4,15]。

光照强度下降至维持 P_{max} 所需的最小光照强度 (I_{min}) 以下会给海草带来多层次的影响,包括光合生理活动、个体生长和群落净生产力等。作为补偿适应,在低光照强度下生长的海草通常会提高光量子产额、光合效率和光合色素含量^[6~18],但是 Campbell 等^[10] 发现在低光照条件下大叶藻 (*Z. tasmanica*) 和 *Z. capricorni* 的电子传递速率和光合效率都降低,同时 *Z. tasmanica* 的最大量子产额 (F_v/F_m) 也降低,这可能是光照下降程度超出了这两种海草的补偿适应机制作用范围。光照强度下降还导致海草地上部分生物量减少和茎枝密度下降^[1~23],茎枝越疏,彼此的遮光影响越小。光照强度持续低于补偿光照强度 (I_c) 会造成海草的死亡。实验

证实 光照强度减弱后 ($\sim 0.175 \text{ E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), 喜盐草 (*H. ovalis*) 存活了 38d 后出现死亡, 同样条件下的二药藻 (*H. pinifolia*) 存活了 100d 后也出现死亡^[4]。海草群落更加脆弱, 群落净生产力 (net community production) 的光补偿点接近现场光照强度的 80% ($162 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), 如果光照强度低于光补偿点, 海草群落就会从净生产转向净消耗^[5]。紫外线辐射是一大环境胁迫, 在海草生长的浅水区, 这个问题更加突出。Dawson 研究发现二药藻 (*H. uninervis*)、*H. ovalis* 对 UV-B 比较敏感, 表现在光合效率和叶绿体密度下降, 而海神草 (*C. serrulata*)、针叶藻 (*S. isoetifolium*) 和 *Z. capricorni* 对 UV-B 的耐受程度较高^[6]。

近岸水体透明度下降一方面导致海草受到低光照强度的胁迫, 另一方面海草分布深度变浅, 潮汐变化使它们遭受强光照强度和紫外线的胁迫增强, 所以说, 水质下降给海草生长造成的负面影响是多重的。

1.1.2 无机碳源

一般认为除了海神草 (*C. nodosa*), 其他海草都是 C_3 植物^[1], 但是有些海草种类介于 C_3 和 C_4 植物之间, 如喜盐草 (*H. stipulacea*)^[7] 而且贝克喜盐草 (*H. beccaeii*) 在一定条件下也可以通过 C_4 途径固定碳^[8]。 HCO_3^- 是无机碳在海水中主要的存在形式, 海洋中可被海草利用的无机碳源主要是 HCO_3^- , 其次是 CO_2 ^[1]。能直接利用 HCO_3^- 的海草有 *Z. marina*、*H. ovalis* 和 *C. rotundata*, 它们通过耗能过程主动运输 HCO_3^- 到光合部位^[9,30]。其他一些海草 (如 *Z. muelleri* 和 *P. australis*) 利用碳酸酐酶 (extracellular/surface bound carbonic anhydrase) 催化 HCO_3^- 转变成 CO_2 , 经被动扩散进入叶肉细胞^[1,32], 这也是一条重要的途径, *Z. marina* 兼有这条途径^[9]。全楔草 (*P. ciliatum*) 和泰来藻 (*P. hemprichii*) 缺乏碳酸酐酶, 它们直接利用 CO_2 ^[0,33]。由于海水中无机碳浓度和扩散速率远低于空气中的, 所以海草的光合作用受到无机碳源的限制。实验证实, 当海水中的无机碳浓度超过自然水平时, 海草的光合作用速率都有不同程度的增加^[0,34~37]。在目前自然海水的无机碳浓度下, 大型海藻的光合作用通常能达到或接近饱和, 而海草的光合作用往往未饱和^[8], 这也说明大型海藻比海草更能有效利用无机碳。

1.1.3 营养盐

不论是在水体还是沉积物间隙水中, NH_4^+ 是海草床中氮元素的主要存在形态, 其次是 NO_3^- 和 NO_2^- , PO_4^{3-} 是海草可利用磷元素的主要形态^[1]。尽管海草床底质沉积物间隙水中含有丰富的氮和磷, 但是海草的生长受到营养盐限制的情况并不少见。营养盐加富使温带海草异叶藻 (*H. tasmanica*)、聚伞藻 (*P. oceanica*)、*Z. capricorni*、*Z. marina* 以及热带和亚热带海草 *C. nodosa*、*E. acoroides*、*H. uninervis*、*H. wightii*、*S. filiforme*、*T. hemprichii*、*T. testudinum* 的生长得到促进^[9]。并不是所有海草都是这样, 海草对营养盐加富的响应分为四种情况: (1) 生境处于贫营养状态, 营养盐成为生长限制因子, 加富营养盐促进海草生长; (2) 贫营养生境中其他因子而非营养盐限制了海草生长, 加富营养盐对海草生理活动有益无害, 但没有促进海草生长; (3) 生境处于富营养状态, 海草的生理活动和生长对营养盐加富都没有响应; (4) 加富营养盐使海草产生不良生理反应, 生长受到抑制^[9,40]。由此, 可以认为近岸海域富营养化对海草的消极影响主要是间接的 (促进浮游藻类和附生藻类增殖, 导致水体透明度下降, 减少到达海草冠层的光照强度)。

1.1.4 温度

水体温度变化超出海草生长的最适温度范围就会对它的生理生化过程产生消极影响。实验室条件下, 在适宜范围内温度升高使海草的光合速率和呼吸速率都增大^[1,42], 温度高于某个阈值, 呼吸速率就大于光合速率, 造成了净光合速率出现负值^[3,44]。现场调查结果表明 *T. testudinum* 的叶片生产力和水体温度明显正相关, 所以生产力和生物量的最大值出现在夏季, 最低值出现在冬季^[5]。极端高温出现在白天低潮时, 生长在浅水区的海草露出水面后直接被阳光照射, 常导致叶片被灼伤甚至枯死^[6,47], 生物量损失可高达 61%^[1]。温度升高导致海草的 I_c 升高^[8], 如果光照强度同时降低, 海草受到的胁迫就会加剧。

1.1.5 盐度

尽管很多海草是广盐性, 但是长时间地暴露在不适宜盐度下会使海草的生产力和生物量降低。盐度变化最直接的影响是改变了海草细胞的渗透压, 降低海草的光合效率^[4,49~51], 进而影响其生长和存活^[2~55]。

P. oceanica 的叶片生长速率在 29 ~ 39 的盐度范围内达到最大 (它的原生境盐度范围是 36.8 ~ 38), 盐度低于 25 或高于 42 时, 该海草出现不同程度的死亡 (在 50 盐度下死亡率为 100%)。生长在河口的 *H. ovalis* (原生境盐度为 25), 在 20 的咸水中生长超过 4 周后, 叶绿体数量明显减少, 叶片在 1 周后死亡加速, 海草个体变小^[61]。以上都是室内培养实验结果, 和现场调查结果有差异。Irlandi 等人^[67]发现由于周边地区储蓄水源导致流入 Biscayne 湾的淡水量减少, 结果使湾内 *T. testudinum* 的生长得到促进, 他们认为在没有达到有害程度时, 盐度升高促进了 *T. testudinum* 生长。

1.1.6 水力条件

在水生植物表面存在一个不流动的扩散边界层 (diffusion boundary layer), CO_2 只能以分子扩散的方式通过该层到达吸收部位^[6], 因此其扩散速率很慢, 扩散边界层往往成为水生植物吸收 CO_2 的屏障。植物在流动水环境中的生产力通常比静水中的高, 这是由于水流削减了扩散边界层厚度, 促进植物对营养盐、无机碳和氧的吸收^[58~60]。水流速度超过一定值就不利于植物的光合作用和生长^[61,62]。当水流速率过大时, 海草密度降低、叶片变短^[63], 这样可以使海草减小受力面积。

1.1.7 铁限制

铁离子是植物合成叶绿素所必需的, 铁元素是铁氧还蛋白 (Fd , 光合链上的电子传递体之一) 的重要组成部分。海草生长受到铁限制的证据主要来自两方面: 对比 Epstein 的标准和现场铁离子加富实验。Epstein^[64]认为 $100\mu\text{g} (\text{g DW})^{-1}$ 的 Fe 含量是维持陆地被子植物正常生长的最低要求, 低于此含量就会导致萎黄病等缺铁性病害。相当一部分海草叶片的铁离子含量和生长受到铁限制的陆地植物相当, 甚至一些海草叶片的铁离子含量下限低于 Epstein 标准, 由此推断部分海草的生长受到铁限制^[65]。在热带海草床, 大多数铁离子被碳酸钙底质束缚而不能被海草利用, 加上缺少陆源铁离子的输入, 海草生长很容易受到铁限制。现场铁离子加富实验不多, 两项比较有说服力的结果表明铁离子加富明显提高了 *T. testudinum* 叶片生长速率和叶绿素 a 含量, 并且促进叶片吸收磷^[65,66]。铁离子对海草种群和群落增长的促进作用还需要进一步开展定量实验去评估。

1.1.8 污染物

随着沿海工业和城镇的发展, 海草床内检出的污染物种类和含量均呈上升趋势, 主要的污染物有重金属 (如汞、铅、铬、镉、铜、锌、砷等)、有机污染物 (如除草剂、杀虫剂、多环芳烃、多氯联苯等) 和石油烃。

重金属对海草的毒性主要是抑制酶活性和光合作用, 表现在光合作用中心 PS II 的有效光量子产额 ($\Delta F/Fm'$)、光合色素和氨基酸含量明显下降^[67~69]。研究还发现 *Z. capricorni* 经 Zn 暴露 10h 后恢复 4d, $\Delta F/Fm'$ 可以达到正常水平, 但是经 Cu 同样处理后, $\Delta F/Fm'$ 的下降无法恢复^[68], 因此, Cu 的污染尤其需要关注。近一半的除草剂的标靶也是光合作用中心 PS II, 它们能竞争性地结合到电子传递受体上, 降低能量传递效率, 甚至阻断能量传递过程^[60,71]。铜离子和防污损涂料 (Irgarol 1051) 的联合毒性要比铜离子的毒性强很多^[68]。光合器官是多种环境因子的作用标靶, 在水体透明度下降和温度升高的背景下, 污染物的毒性可能会被放大。

1.2 生物因素

1.2.1 附生藻类

附生藻类 (epiphyte) 主要着生在海草叶片, 随着叶龄的增长, 附生藻类的种类和数量增加, 它们对海草生长的既有弊也有利, 有关研究的结果以影响不利为多数。

不利的一面 附生藻类最主要的危害是遮光, 其次是和海草竞争营养盐。附生藻类能使海草叶片吸收的光能减少 15% ~ 63%^[72], 导致海草光合速率下降, 可达 31%^[73]。附生藻类减少了海草吸收营养盐的有效面积^[73,74], 降低了叶片吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 的速率^[75], 致密的附生藻类还可以增加扩散边界层厚度^[61]。

有利的一面 有附生藻类的海草叶片比光滑的叶片能更有效地保持水分, 叶片露出水面后不会很快被晒干^[71]。附生藻类在海草叶片表面形成一层阻挡 UV-B 的屏障, 这对海草耐受紫外线辐射极为有利^[78]。附生藻类死亡后藻体分解释放出的无机物可以被海草吸收利用^[79]。

1.2.2 动物摄食

海草和藻类是海草床主要的生产者,消费者对它们的下行调控有时会超过非生物环境因子的影响。摄食海草叶片和地下茎的动物有哺乳类(如儒艮)、水鸟、鱼(主要是蓝子鱼、鹦嘴鱼等)、海龟、海胆和腹足类,适度的摄食可以促进海草生长,过度的摄食则往往造成海草生产力和生物量明显下降^[1, 80]。紫海胆(*C. variegatus*)的密度达到 20~40 ind m⁻²时能吃掉 *T. testudinum* 地上部分生物量的 50%~100%^[1]。鱼类的摄食压力比海胆的要低,最高只达到 15%^[2, 83],但在特别情况下,鹦嘴鱼(*S. radians*)能吃掉 *T. testudinum* 叶片所有的生产量^[4]。帽贝(*T. depicta*)喜欢吃 *Z. marina* 的表皮(集中着叶片大部分叶绿体),使光合能力丧失^[5]。动物的选择性摄食能改变海草群落的结构,从而影响群落生产力和生物量^[6]。

动物不仅摄食海草,更多的是摄食附生藻类,这对海草生长是有利的,这些动物主要是等脚类(sopods),片脚类(amphipods)和腹足类(gastropods)^[7~89]。当水体营养盐浓度增加时,附生藻类的迅速增殖由于这些动物摄食作用而得到抑制^[6],但是,如果附生藻类以含钙质较多的珊瑚藻为主,它们不易被动物的食道消化,那么这些动物摄食的‘除藻’效果就很有限^[1]。

2 存在问题和研究展望

总的来说,海草生态学是一门未成熟的学科,还处于从描述性研究阶段向定量研究生态过程阶段过渡的时期^[2],表现在生物量和生产力研究就是研究方法和内容上的不足。

目前,海草生物量的测定方基本上是收割法,操作起来耗时费力,而且对现存量较少的海草颇具破坏性。标记法普遍用于叶片和地下茎的生长速率的测定,该方法经过改进,对被标记部位的伤害已经很小,使海草更接近自然生长状态,但是对操作技巧要求较高、同样费时。为提高工作效率和数据的可靠性,满足野外现场工作的需要,研究便捷、准确的测定方法受到重视,如:增强型调制荧光计(Pulse Amplified Modulated Fluorometry, PAM)可以用于无损检测叶片在自然光照条件下进行正常的光合作用时所激发的叶绿素荧光信号,得出 F_0 (初始荧光)、 F_m (最大荧光)、 F_v/F_m 、光化学淬灭、非光化学淬灭及电子传输速率(需要 PAR 协同测量)等参数,从而判断光合作用中心 PS II 效率^[90, 93~96]。测定 $\delta^{13}C$ 估算生产力的方法已经出现,但是其广适性和有效性有待进一步验证^[2, 97]。

地下茎和根对海草生物量的贡献与叶片相当,特殊情况下还超过叶片,因此对它的研究不应被忽视。目前,对地下茎和根的生物量和生长研究相对偏少。Duarte 等^[8]总结的生长再现方法(reconstruction methods)可以用于估算多种海草地下茎和根的生长速率,今后应把估算结果和海草的实测生长速率多做比较,增加其可信度。

实验生理生态学一直是海草生物量和生产力研究的重点,非生物影响因素研究得较充分,而生物因素研究得较少,这主要是因为生物因素影响更复杂、更难定量。目前的研究方法也有不足:出于方便,多在室内模拟研究一个或两个因素的作用,所得结果和现场实测数据有相当大的出入。多环境因子联合实验能在现场以中型围隔的方式开展,更接近自然条件。实际上,对自然条件的完全模拟是很困难的,在现场数据积累的基础上,建立海草生长模型是必要且可行的。目前海草生物量和生产力数据基本来自在某个海域短期(~2a)的跟踪监测,对更大时空尺度上的变化规律了解还比较少。海草生物量和生产力数据主要采集自地中海、澳大利亚、北美洲的大西洋和太平洋沿岸、加勒比海和东南亚的海草床,有关非洲、南美洲、东亚和南亚地区海草生物量和生产力的报道较少,这些地方都是重要的海草床分布地;多数研究都在中、低纬度的海草床开展,对高纬度海草床涉足较少^[2]。这样就造成了目前对全球海草资源了解不足,对其总生物量和生产力只能做粗略的估算。因此,开展全球海草研究和监测合作计划、实现研究数据共享显得尤为重要。

20 世纪 70 年代末 80 年代初,杨宗岱在我国海草生态学和植物地理学研究领域作了开拓性的工作^[99, 100],但是此后海草研究在我国处于停滞状态,使人们对全国海草床资源的家底不清楚。直到 2002 年,“中国海草专题”下的华南沿海海草床普查开展,掌握了海草床现状的基本资料。总之,目前我国,海草生态系统研究和保护的力度和它重要的生态功能还不很相称,使得这项工作任重而道远。

References :

[1] Yang Z D. Seagrass ecological research in China. Marine Science,1982, 2 34—37.

[2] Hemminga M A, Duarte C M. Seagrass Ecology. Cambridge :Cambridge University Press,2000. 20—22.

[3] Duarte C M, Chiscano C L. Seagrass biomass and production :a reassessment. Aquatic Botany, 1999, 65 159—174.

[4] Orth R J, Moore K A. Seasonal and year-to-year variations in the growth of *Zoster marina* L. (eelgrass) in the lower Chesapeake Bay. Aquatic Botany,1984,4 335—341.

[5] Van Lent F, Verschuure J M. Intraspecific variatbility of *Zoster marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. I. Population dynamics. Aquatic Botany, 1994,48 31—58.

[6] Stapel J, Manuntun R, Hemminga M A. Biomass loss and nutrient redistribution in an Indonesian *Thalassia hemprichii* seagrass bed following seasonal low tide exposure during daylight. Marine Ecology Progress Series,1997, 148 251—262.

[7] Vermaat J E, Agawin N S R, Fortes M D, et al. The capacity of seagrass to survive increased turbidity and siltation :the significance of growth form and light use. Ambio. ,1997,26 499—504.

[8] Vermaat J E, Verhagen J M. Seasonal variation in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. :coupling demographic and physiological patterns. Aquatic Botany,1996,52 259—281.

[9] Dennison W C, Orth R J, Moore K A, et al. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. BioScience, 1993,43 86—94.

[10] Duarte C M. Seagrass depth limits. Aquatic Botany,1991,40 363—377.

[11] Duarte C M. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. Ophelia,1995,41 87—112.

[12] Touchette B W, Burholder J M. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrass. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,2000, 250 169—205.

[13] Dawes C, Chan M, Chinn R, et al. Proximate composition, photosynthetic and respiratory responses of the seagrass *Halophila engelmannii* from Florida. Aquatic Botany,1987, 27 195—201.

[14] Hanelt D, Li J, Nultsch W. Tidal dependence of photoinhibition of photosynthesis in marine macrophytes of the South China Sea. Bot. Acta, 1994,107 66—72.

[15] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis :the basics. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1991,42 13—49.

[16] Major K M, Dunton K H. Photosynthetic performance in *Syringodium filiforme* :seasonal variation in light-harvesting characteristics. Aquatic Botany, 2000, 68 :249—264.

[17] Baker N R, McKiernan M. Modifications to the photosynthetic apparatus of higher plants in response to changes in the light environment. Biol. J. Linn. Soc. , 1988, 34 193—203.

[18] Falkowski P G, LaRoche J. Acclimation to spectral irradiance in algae. J. Phycol. , 1991, 27 :8—14.

[19] Campbell S, Miller C, Steven A, et al. Photosynthetic responses of two temperate seagrasses across a water quality gradient using chlorophyll fluorescence. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2003,291 57—78.

[20] Czerny A B, Dunton K H. The effects of in situ light reduction on the growth of two subtropical seagrasses *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii*. Estuaries, 1995,18 418—427.

[21] Van Lent F, Verchuure, J M, Van Veghel LJ. Comparative study on populations of *Zostera marina* L. (eelgrass) :in situ nitrogen enrichment and light manipulation. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1995,185 55—76.

[22] Lee K S, Dunton K H. Effects of in situ light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* Banks ex Ko ning. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,1997, 210 53—73.

[23] Longstaff B J, Dennison W C. Seagrass survival during pulsed turbidity events :the effects of light deprivation on the seagrasses *Halodule pinifolia* and *Halophila ovalis*. Aquatic Botany,1999, 65 105—121.

[24] Gacia E, Kennedy H, Duarte C M, et al. Light-dependence of the metabolic balance of a highly productive Philippine seagrass community. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,2005,316 55—67.

[25] Dawson S P, Dennison W C. Effects of ultraviolet and photosynthetically active radiation on five seagrass species. Mar. Biol. 1996,125 629—638.

[26] Beer S, Shomer-Ilan A, Waisel Y. Carbon metabolism in seagrasses II. Patterns of photosynthetic CO₂ incorporation. J. Exp. Bot. , 1980,31 : 1019—1026.

[27] Waghmode A P, Joshi G V. Significance of phosphoglycollate phosphatase and 3-phosphoglycerate phosphatase in photosynthetic carbon assimilation in some marine plants. Photosynthetica ,1983,17 193—197.

[9] Beer S, Rehnberg J. The acquisition of inorganic carbon by the seagrass *Zoster marina*. Aquatic Botany, 1997, 56 : 277 — 283.

[10] Bj rk M, Weil A, Semesi S, et al. Photosynthetic utilization of inorganic carbon by seagrass from Zanzibar, East Africa. Marine Biology, 1997, 129 : 363 — 366.

[11] Millhouse J, Strother S. Salt-stimulated bicarbonate-dependent photosynthesis in the marine angiosperm *Zostera muelleri*. J. Exp. Bot. 1986, 37 : 965 — 976.

[12] James P L, Larkum A W D. Photosynthetic inorganic carbon acquisition of *Posidonia australis*. Aquatic Botany, 1996, 55 : 149 — 157.

[13] Abel K. Inorganic carbon source for photosynthesis in the seagrass *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers. Plant Physiology, 1984, 76 : 776 — 781.

[14] Beer S, Waisel Y. Some photosynthetic carbon fixation properties of seagrasses. Aquatic Botany, 1979, 7 : 129 — 138.

[15] Durako M J. Photosynthetic utilization of CO₂ (aq) and HCO₃⁻ in *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). Marine Biology, 1993, 115 : 373 — 380.

[16] Beer S, Koch E. Photosynthesis of seagrasses vs. marine macroalgae in globally changing CO₂ environments. Marine Ecology Progress Series, 1996, 141 : 199 — 204.

[17] Zimmerman R C, Kohrs D G, Steller D L, et al. Impact of CO₂ enrichment on productivity and light requirement of eelgrass. Plant Physiology, 1997, 115 : 599 — 607.

[18] Beer S, Koch E. Photosynthesis of seagrasses vs. marine macroalgae in globally changing CO₂ environments. Marine Ecology Progress Series, 1996, 141 : 199 — 204.

[19] Touchette B W, Burkholder J M. Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2000, 250 : 133 — 167.

[20] Udy J W, Dennison W C. Growth and physiological responses of three seagrasses species to elevated sediment nutrients in Moreton Bay, Australia. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1997, 217 : 253 — 277.

[21] Perez M, Romero J. Photosynthetic response to light and temperature of the seagrass *Cymodocea nodosa* and the prediction of its seasonality. Aquatic Botany, 1992, 43 : 51 — 62.

[22] Terrados J, Ros J D. Temperature effects on photosynthesis and depth distribution of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in a Mediterranean coastal lagoon : the Mar Menor (E Spain). Mar. Ecol., 1995, 16 : 133 — 144.

[23] Bulthuis D A. Effects of temperature on the photosynthesis irradiance curve of the Australian seagrass, *Heterozostera tasmanica*. Mar. Biol. Lett. 1983, 4 : 47 — 57.

[24] Ralph P J. Photosynthetic response of laboratory-cultured *Halophila ovalis* to thermal stress. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1998, 171 : 123 — 130.

[25] Tussenbroek B I van. *Thalassia testudinum* leaf dynamics in a Mexican Caribbean coral reef lagoon. Marine Biology, 1995, 122 : 33 — 40.

[26] Erftemeijer P L A, Herman Peter M J. Seasonal changes in environmental variables, biomass, production and nutrient contents in two contrasting tropical intertidal seagrass beds in South Sulawesi, Indonesia. Oecologia, 1994, 99 : 45 — 59.

[27] Boese B L, Robbins B D, Thursby G. Desiccation is a limiting factor for eelgrass (*Zostera marina* L.) distribution in the intertidal zone of a northeastern Pacific (USA) estuary. Botanica Marina, 2005, 48 : 274 — 283.

[28] Bulthuis D A. Effects of temperature on the photosynthesis and growth of seagrass. Aquat. Bot. 1987, 27 : 27 — 40.

[29] Biebl R, McRoy C P. Plasmatic resistance of respiration and photosynthesis of *Zostera marina* at different salinities and temperatures. Marine Biology, 1971, 8 : 48 — 56.

[30] Kerr E A, Strother S. Effects of irradiance, temperature and salinity on photosynthesis of *Zostera muelleri*. Aquatic Botany, 1985, 23 : 177 — 183.

[31] Dawes C J, Lobban C S, Tomasko D A. Comparison of the physiological ecology of the seagrasses *Halophila decipiens* Ostenfeld and *H. johnsonii* Eiseman from Florida. Aquatic Botany, 1989, 33 : 149 — 154.

[32] McMillan C, Moseley F N. Salinity tolerances of five marine spermatophytes of Redfish Bay, Texas. Ecology, 1967, 48 : 503 — 506.

[33] Walker D I. Correlations between salinity and growth of the seagrass *Amphibolis antarctica* (Labill.) Sonder and Aschers., in Shark Bay, Western Australia, using a new method for measuring production rate. Aquatic Botany, 1985, 23 : 13 — 26.

[34] Walker D I, McComb A J. Salinity response of the seagrass *Amphibolis antarctica* (Labill.) Sonder et Aschers. : an experimental validation of field results. Aquatic Botany, 1990, 36 : 359 — 366.

[35] Vermaat J E, Verhagen F C A, Lindenburg D. Contrasting responses in two populations of *Zostera noltii* Hornem. to experimental photoperiod manipulation at two salinities. Aquatic Botany, 2000, 67 : 179 — 189.

[36] Benamina K J, Walker D I, McComba A J, et al. Structural response of marine and estuarine plants of *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook. f. to long-term hyposalinity. Aquatic Botany, 1999, 64 : 1 — 17.

[37] Irlandi E, Orlando B, Maci S, et al. The influence of freshwater runoff on biomass, morphometrics, and production of *Thalassia testudinum*.

Aquatic Botany, 2002, 72 : 67-78.

[58] Carr G M, Duthie H C, Taylor W D. Models of aquatic plant productivity : a review of the factors that influence growth. Aquatic Botany, 1997, 59 : 195-215.

[59] Odum H T. Primary production in flowing waters. Limnology and Oceanography, 1956, 1 : 102-117.

[60] Madsen J D, Adams M S. The seasonal biomass and production of the submerged macrophytes in a polluted Wisconsin stream. Freshwater Biology, 1988, 20 : 41-50.

[61] Madsen T V, S ndergaard M. The effects of current velocity on the photosynthesis of *Callitriche stagnalis* Scop. Aquatic Botany, 1983, 15 : 187-193.

[62] Chambers P A, Prepas E E, Hamilton H R, et al. Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. Ecol. Appl., 1991, 1 : 249-257.

[63] Schanz A, Asmus H. Impact of hydrodynamics on development and morphology of intertidal seagrasses in the Wadden Sea. Marine Ecology Progress Series, 2003, 261 : 123-134.

[64] Epstein E. Mineral metabolism. In : Bonner J and Varner J E eds. Plant biochemistry. Academic, 1965. 438-466.

[65] Duarte C M, Merino M, Gallegos M. Evidence of iron deficiency in seagrasses growing above carbonate sediments. Limnology and Oceanography, 1995, 40 (6) : 1153-1158.

[66] Chambers, Randolph M, Fourqurean J W, et al. Biogeochemical effects of iron availability on primary producers in a shallow marine carbonate environment. Limnology and Oceanography, 2001, 46 (6) : 1278-1286.

[67] Macinnis-Ng Catriona M O, Ralph P J. Towards a more ecologically relevant assessment of the impact of heavy metals on the photosynthesis of the seagrass *Zostera capricorni*. Marine Pollution Bulletin, 2002, 45 : 100-106.

[68] Macinnis-Ng Catriona M O, Ralph P J. In situ impact of multiple pulses of metal and herbicide on the seagrass *Zostera capricorni*. Aquatic Toxicology, 2004, 67 : 227-237.

[69] Prange J A, Dennison W C. Physiological responses of five seagrass species to trace metals. Marine Pollution Bulletin, 2000, 41 : 327-336.

[70] Ralph P J. Herbicide toxicity of *Halophila ovalis* assessed by chlorophyll a fluorescence. Aquatic Botany, 2000, 66 : 141-152.

[71] Nash S M B, McMahon K, Eaglesham G, et al. Application of a novel phytotoxicity assay for the detection of herbicides in Hervey Bay and the Great Sandy Straits. Marine Pollution Bulletin, 2005, 51 : 351-360.

[72] Silberstein K, Chiffings A W, McComb A J. The loss of seagrass in Cockburn Sound, Western Australia III. The effect of epiphytes on productivity of *Posidonia australis* Hook. f. Aquatic Botany, 1986, 24 : 355-371.

[73] Sand-Jensen K. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. Aquatic Botany, 1977, 3 : 55-63.

[74] Johnstone I M. Papua New Guinea seagrasses and aspects of the biology and growth of *Enhalus acoroides* (L. F.) Royle. Aquatic Botany, 1979, 7 : 197-208.

[75] Cornelisen C D, Thomas F I M. Ammonium and nitrate uptake by leaves of the seagrass *Thalassia testudinum* : impact of hydrodynamics regime and epiphyte cover on uptake rates. Journal of Marine Systems, 2004, 49 : 177-194.

[76] Sand-Jensen K, Revsback N P, Jorgensen B B. Microprofiles of oxygen in epiphyte communities on submerged macrophytes. Marine Biology, 1985, 89 : 55-62.

[77] Penhale P A, Smith Jr W O. Excretion of dissolved organic carbon by eelgrass (*Zostera marina*) and its epiphytes. Limnology and Oceanography, 1977, 22 : 400-407.

[78] Brandt L A, Koch E W. Periphyton as a UV-B filter on seagrass leaves : a result of different transmittance in the UV-B and P A R ranges. Aquatic Botany, 2003, 76 : 317-327.

[79] Mazzella L and Alberte R S. Light adaptation and the role of autotrophic epiphytes in primary production of the temperate seagrass *Zostera marina* L. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1986, 100 : 165-180.

[80] Heck Jr K L and Valentine J F. Plant-herbivore interaction in seagrass meadows. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2006, 330 : 420-436.

[81] Valentine J F, Heck Jr K L. The role of sea urchin grazing in regulating subtropical seagrass meadows : evidence from field manipulations in the northern Gulf of Mexico. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1991, 154 : 215-230.

[82] Cebri N J, Duarte C M, Marb N, et al. Herbivory on *Posidonia oceanica* : magnitude and variability in the Spanish Mediterranean. Marine Ecology Progress Series, 1996, 130 : 147-155.

[83] Havelange S, Lepoint G, Dauby P, et al. Feeding of the Sparid fish *Sarpa salpa* in a seagrass ecosystem : diet and carbon flux. P. S. Z. N. I : Marine Ecology, 1997, 18 : 289-297.

[84] McGlathery K J. Nutrient and grazing influences on a subtropical seagrass community. Marine Ecology Progress Series, 1995, 122 : 239-252.

[5] Zimmerman R C,Kohrs DG, Alberte RS. Top-down impact through a bottom-up mechanism :the effect of limpet grazing on growth , productivity and carbon allocation of *Zostera marina* L. (eelgrass). *Oecologia*,1996,107 :560 — 567.

[6] Aragones L, Marsh H. Impact of dugong grazing and turtle cropping on tropical seagrass communities. *Pac. Conserv. Biol.* , 2000, 5 :277 — 288.

[7] Van Montfrans J, Wetzel R L, Orth R J. Epiphyte-grazer relationships in seagrass meadows :consequences for seagrass growth and production. *Estuaries*,1984,7 :289 — 309.

[8] Jernakoff P, Brearly A, Nielsen J. Factors affecting grazer-epiphyte interactions in temperate seagrass meadows. *Oceanography and Marine Biology : an Annual Review* , 1996, 34 :109 — 162.

[9] Fong C W, Lee S Y, Wu R S S. The effects of epiphytic algae and their grazers on the intertidal seagrass *Zostera japonica*. *Aquatic Botany* , 2000, 67 :251 — 261.

[10] Williams S L, Ruckelshaus MH. Effects of nitrogen availability and herbivory on eelgrass (*Zostera marina*) and epiphytes. *Ecology*,1993, 74 :904 — 918.

[11] Keuskamp D. Limited effects of grazers exclusion on the epiphytes of *Posidonia sinuosa* in South Australia. *Aquatic Botany* , 2004,78 :3 — 14.

[12] Duarte C M. Seagrass ecology at the turn of the millennium :challenges for the new century. *Aquatic Botany*,1999,65 :7 — 20.

[13] Beer S, Björk M. Measuring rates of photosynthesis of two tropical seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *Aquatic Botany* , 2000, 66 :69 — 76.

[14] Durako M J, Kunzelman J I. Photosynthetic characteristics of *Thalassia testudinum* measured in situ by pulse-amplitude modulated (PAM) fluorometry :methodological and scale-based considerations. *Aquatic Botany* , 2002, 73 :173 — 185.

[15] Silva J, Santos R. Can chlorophyll fluorescence be used to estimate photosynthetic production in the seagrass *Zostera nolii* ?*Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* , 2004,307 :207 — 216.

[16] Strain E, Beardall J, Thomson R, *et al.* Spatio-temporal variability in the photosynthetic characteristics of *Zostera tasmarina* measured by PAM. *Aquatic Botany* , 2006,85 :21 — 28.

[17] Grice A M, Loneragan N R, Dennison W C. Light intensity and the interaction between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* , 1996,195 :91 — 110.

[18] Duarte C M, Marb N, Agawin N, *et al.* Reconstruction of seagrass dynamics :age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Marine Ecology Progress Series* , 1994, 107 :195 — 209.

[19] Yang Z D. Biogeography of seagrasses in China. *Bulletin of Limnology and Oceanography*,1979, 2 :41 — 46.

[100] Yang Z D, Wu B L. Primary study on distribution, production, structure and ecological function of seagrass beds in China. *Acta Ecologica Sinica*, 1981, 1 (1) :84 — 89.

参考文献：

[1] 杨宗岱. 中国海草的生态学研究. *海洋科学*,1982,2 :34 ~ 37.

[99] 杨宗岱. 中国海草植物地理学研究. *海洋湖沼通报*,1979, 2 :41 ~ 46.

[100] 杨宗岱,吴宝玲. 中国海草床的分布、生产力及其结构与功能的初步探讨. *生态学报*,1981,1 (1) :84 ~ 89.