

海草附生藻类生物量的主要影响因素

张景平^{1,2}, 黄小平^{1,*}

(1. 中国科学院南海海洋研究所 LED 重点实验室, 广州 510301; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 海草叶片上的附生藻类负荷量很大程度上决定了其对海草影响的强度及利弊的方向, 它是各种非生物因子及生物因子相互作用的结果。总结了近 20a 来海草附生藻类生物量控制因子的研究进展, 归纳得出影响海草附生藻类生物量的因子主要有生物因子中海草自身的生理特性和食草动物的摄食作用、化学因子中的营养盐浓度、物理因子中的可利用光强度和水流等。其中, 作为主要上行效应的营养盐浓度以及作为主要下行效应的摄食作用对海草附生藻类生物量起十分重要的调节作用。最后, 对未来的研究提出了展望: ①上行效应及下行效应对于调节海草-附生藻类群落结构的相对重要性及其定量分析; ②在各种因子单独作用以及联合作用下附生藻类生物量的变化规律; ③海草释放化感物质调节附生藻类生长的机制; ④附生藻类对海草生长的综合作用机制。

关键词: 海草; 附生藻类; 摄食作用; 营养盐; 光; 水流

文章编号: 1000-0933(2009)10-5611-07 中图分类号: Q143, Q178.1, Q948.8 文献标识码: A

Effect factors on the abundance of epiphytic algae on seagrasses

ZHANG Jing-Ping^{1,2}, HUANG Xiao-Ping¹

1 Key Laboratory of Tropical Marine Environmental Dynamics, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China

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

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5611 ~ 5617.

Abstract: The abundance of epiphytic algae on seagrasses, the result of interactions among many biotic and/or abiotic factors, can largely determine the impact intensity and the direction of the pros and cons. This paper systematically reviews the information on the effect factors on the abundance of epiphytic algae in the past two decades, the results show three main regulatory factors: physiological characteristics of seagrasses, biological factors (grazing by herbivores), chemical factors (nutrients concentration), and physical factors (irradiance and water motion). Among them, grazing (the main form of top-down) and nutrient concentration (the main form of bottom-up) are relatively important. Finally, the important aspects for the further study are pointed out: ① Relative roles of top-down and bottom-up factors in seagrass ecosystem and their quantification; ② Reaction of epiphytic algae to separate and combined factors; ③ Mechanism of the chemical defenses released by seagrass to regulate the epiphytic algae; and ④ the influence mechanism of epiphytic algae on seagrass.

Key Words: seagrass; epiphytic algae; grazing; nutrients; irradiance; water motion

海草(seagrass)作为一种在水下完成生命史的被子植物,其地上部分具有完善的叶、茎和根茎结构的分化,其中尤其是叶片,为细菌、真菌、藻类乃至中小型无脊椎动物提供了良好的附着和生长繁殖的基质。而附生藻类(epiphytic algae)是海草附着生物中最主要的组成群落,在海草生态系统中有其自身重要的积极作用,

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40776086); 联合国环境规划署/全球环境基金(UNEP/GEF)资助项目(UNEP/GEF/SCS/Chi/MoU2c); 中国科学院南海海洋研究所知识创新工程领域前沿项目资助项目(LYQY200706)

收稿日期: 2008-06-03; 修订日期: 2009-04-08

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

主要包括:①附生藻类可减缓水流速度、防止干燥,有利于分布在浅水地区海草的生长;②附生藻类死亡后腐化分解可为海草的生长提供营养物质^[1];③一定覆盖密度的附生藻类能够有效地防止由于紫光线过强而引起海草叶片的叶绿体损伤^[2];④附生藻类是海草床中初级生产力的重要贡献者;⑤附生藻类由于自身组织中结构性碳水化合物成分较少,作为很多食草动物的直接食物来源,从而避免了海草叶片直接被食用^[3];⑥附生藻类在海草床营养盐循环中扮演重要角色^[4]。然而,过多的附生藻类会通过减少海草的可利用光能,同时与海草形成营养物质竞争^[5]。因此,水体富营养状态下附生藻类的大量繁殖已经被认为是海草床退化的一个主要原因^[6,7]。

海草叶片上的附生藻类负荷量很大程度上决定了其影响海草生长的强度及利弊的方向^[8]。近年来,不少研究尝试描述附生藻类的时空变化规律,特别是讨论上行效应(button-up effect)与下行效应(top-down effect)对于控制海草群落结构组成和生物量的相对重要性^[9]。事实上,附生藻类的生物量是各种生物因子及非生物因子相互作用的结果。研究海草附生藻类生物量的控制因素,对于保护海草床有着重要意义。

1 影响附生藻类的生物因素

1.1 海草的影响

1.1.1 海草叶片更新速率的影响

由于附生藻类直接利用海草叶片作为其生长繁殖的基质,因此其种类组成及生物量首先与基质的稳定性,即叶片的更新速率密切相关。一般认为,海草叶片的生长周期较长、更新速率慢,有利于叶片尺度上的藻类繁殖,而形成独有的群落同时积攒更多的生物量;而叶片更新速率较快,则不利于群落的形成和生物量的积攒^[10]。

1.1.2 海草叶片形态的影响

海草自身叶片的形态特征能够直接影响附生藻类的组成和生物量,导致附生藻类对海草的影响方式和程度也有所不同。从藻类的群落结构看,叶片的不同部位可能分布着不同的优势种^[11]。茎生波喜荡草(*Posidonia oceanica*)叶片新老程度不同(体现在叶片的部位),其附生藻类主要种类以及各自的增长速率不同^[12]。从藻类的生物量分布上看,带状型叶片如泰来藻(*Thalassia hemperichii*)和大叶藻(*Zostera marina*)叶片基部新生部位的上附生藻类生物量显著比末端的少^[13,14]。另一方面,海草叶片形态即使差别不大,也可能对附生藻类的分布有显著影响。如 *Posidonia sinuosa* 和波喜荡草(*Posidonia australis*)两种在形态上相似的带状海草,前者略窄且其横断面向外成凸面,后者宽且平滑,*P. sinuosa* 叶片凹凸两个表面的附生藻类组成显著不同,凸面有更高的生物量和种类多样性,而波喜荡草叶片两表面则无明显差别^[15]。

1.1.3 海草叶片释放物的影响

实验室研究以及现场试验都表明,化感作用(Allelopathy)普遍存在于水体中,并且水体中几乎所有的初级生产者(蓝藻、微藻、大型藻类以及高等水生植物)都能产生并释放具有一定化感作用活性的化合物^[16]。茎生波喜荡草在面对大型藻类(葡萄藻 *Caulerpa*)入侵产生竞争时,会加速产生次生代谢产物——酚类化合物(其产生化感作用而被认为是自我防御性的化学物质)。在出现高强度的竞争时,茎生波喜荡草叶片体内丹宁酸细胞(酚类化合物的主要产生细胞)出现大幅度增加^[17,18]。海草在面临附生藻类过度繁殖造成的生长抑制,可能采取类似的防御策略,选择附生藻类的优势种或抑制其繁殖速度,不过目前该方面研究未见报道。

1.2 摄食作用的影响

由于附生藻类作为许多食草动物的直接食物来源,因此摄食作用强弱影响着其生物量的大小。食草动物主要通过两种途径控制藻类生物量:一为直接摄食,该类食草动物为中小型摄食者如桡足类、等足类和片脚类动物^[19~21];二为间接摄食其栖息基质——海草叶片,此类动物为大型摄食者如海胆、海牛和海龟等^[22]。已有的研究表明:摄食作用对附生藻类生物量控制的程度较大,据估计有 40% 的附生藻类生产力流向摄食者^[23]。

事实上,大部分海草床中,直接摄食海草的食草动物如海胆、绿海龟等远不如直接摄食附生藻类的小型食草动物普遍(如小型的腹足纲软体动物、甲壳类动物等)^[24,25],而且海胆大规模摄食海草的行为往往具有高度

的季节性^[26]。因此,桡足类、等足类和片脚类动物是海草床中附生藻类的主要摄食者。有研究者用“富营养化效应缓冲器”来描述该类食草动物的作用^[27]。许多研究表明,海草床中的小型食草动物是普遍存在的并对海草生长有积极的作用,这可能是通过摄食移除海草的附生藻类实现的^[28,29]。Neckles 等发现,片脚类动物可阻止富营养化状态下大叶藻海草床中附生藻类的过度繁殖^[30]。与此类似,等足类动物通过摄食直接减少海草叶片上的附生藻类的生物量达总量的 1/3 之多,且只有当摄食者缺失时,营养盐浓度的增加才会引起藻类生物量的上升^[31]。Hays 通过实验模拟亦表明,在摄食者存在的情况下,营养盐的添加可促进龟裂泰来藻 (*Thalassia testudinum*) 的生长,而摄食者一旦缺失,营养盐的添加出现的是附生藻类的繁殖,反而对龟裂泰来藻的生长不利。因此当水体营养盐浓度增加时,附生藻类的迅速增殖由于摄食压力而得到抑制^[32]。

另一方面,由于摄食作用调控能力的强弱与食草动物的组成、营养盐浓度、海草种类和附生藻类优势种有关,有学者认为以摄食作用形式存在的下行效应对于附生藻类生物量的调节作用在某些情况下十分有限。Gacia 等在一个富营养的龟裂泰来藻海草床中发现,食草动物菱体兔牙鲷 (*Lagodon rhomboides*) 和鲷鱼 (*Mugil cephalus*) 只是优先利用绿藻而不是质地粗糙、分支生长的红藻种类,而后者在该区域的附生藻类中占据主导地位,因此其认为在富营养化的海草床中,摄食作用对于附生藻类生物量的控制十分微弱^[33]。澳大利亚南部一个贫营养的 *P. sinuosa* 海草床中,在长达 3 个月的食草动物缺失的样方中,附生藻类生物量与对照区的差异不大,说明摄食者在该贫营养的海草床中对附生藻类生物量的控制作用很小^[34]。另外,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^[34]。

海草生态系统中食物链以及营养级之间的微妙变化,可间接影响附生藻类的生物量^[32]。目前人类过度捕捞引起大型肉食动物 (large predator) 的密度减少,导致其下一个营养级——小型肉食动物 (small predator) 数量增加,同时,作为小型肉食动物的主要食物来源——中小型食草动物数量也随之减少,可以预料,附生藻类在缺乏其摄食者的情况下会疯长而限制海草的生长^[35]。

总体上讲,摄食作用以及海草生态系统中不同营养级的种群变化作为下行效应对附生藻类生物量起重要的调控作用。

2 影响附生藻类的化学因素

在影响海草床附生藻类生长繁殖的众多化学因子中,营养盐浓度的作用显得尤为突出,许多研究者认为人类活动引起海草床水体中营养盐浓度的增加导致附生藻类的大量繁殖,从而使海草可利用光能减少而出现生长受限,进而引发海草床的衰退^[36~39]。

目前,关于附生藻类生物量对营养盐增量的灵敏性问题中,存在两种不同的观点。一部分研究者通过其实验认为,可利用营养盐浓度的增加会直接引起附生藻类生物量的显著上升^[30,38,40,41],而且其灵敏性较好;在贫营养状态下的海草床,附生藻类生物量甚至可作为水体营养盐浓度的指示标^[42]。而另一部分研究者认为营养盐浓度对于促进附生藻类生长繁殖的作用不明显^[32,43~47]。以其中一个典型的营养盐加富实验为例, NO_3^- 、 NH_4^+ 、 PO_4^- 的独立与结合使用,均没有引起大叶藻附生藻类生物量的大幅度增加^[43];Armitage 等认为营养盐加富带来的附生藻类生物量增加的效果被藻类自身的季节变化以及摄食作用所掩盖^[47];Prado 等人最新研究发现,在一个温带贫营养海草床中,营养盐增加对附生藻类的影响程度随季节而变化,夏季附生藻类生物量随营养盐增加而上升,其它季节特别是冬季则不明显^[48]。另外,在这种营养盐加富实验中,附生藻类的种类组成反而发生了显著变化^[32,43,48];而且在不少现场调查中,营养状态的差异往往出现附生藻类群落结构和种类组成的显著区别,其灵敏度远大于生物量的变化^[48,50]。事实上,这可能与其实验条件或现场环境条件有关。上述室内模拟实验或者在原位以中型围隔进行的微型生态系统实验中,除了海草及其附生藻类外,同时包括各种食草动物、大型藻类、浮游植物等,而这些成分可能在光、营养盐和无机碳利用上与附生藻类形成竞争,以致于影响实验和观察结果,并且食草动物的摄食作用在其中起举足轻重的作用。因此,上述实验及调查结果从另一个角度反映了以摄食作用为主的下行效应在于调节海草-附生藻类群落结构及其生物量的重要性。

3 影响附生藻类的物理因素

3.1 光和温度的影响

光是影响附生藻类分布和数量的一个重要因子。从纵向分布上看,海草叶片上的附生藻类普遍为由顶向底减少的分布模式与可利用光能有着密切关系,由于海草篷盖(canopy)的遮挡和水深的增加,叶片底端的可利用光强度小于叶尖处,因此叶片顶端往往有更密集的藻类分布。从叶片两面的光强分析,*P. sinuosa* 向光的一面附生藻类比背光的一面密集^[15]。从较大尺度层面分析,海草植株的海草床中的位置差异,其表面可利用光数量不同,从而附生藻类的数量亦显示出向光性^[51]。Carruthers 发现根枝草属(*Amphibolis*)海草床中附生藻类生物量在海草篷盖较稀疏处明显大于海草篷盖密集处。上述研究结果表明可利用光的数量对附生藻类生物量有很大的制约性^[52]。

温度特别是与可利用光能的相互结合很大程度上影响着附生藻类的生长。目前并未发现有专门针对温度如何影响海草附生藻类的报道,但根据已有的研究(主要是季节性调查),间接表明,随着可利用光和温度上升,附生藻类生物量有所增加^[53,54]。

3.2 水流的影响

附生藻类及其繁殖体由于自身不具备运动能力,因此其附着很大程度上由水流所支配。而目前水流运动对附生藻类的影响,其研究仅处于起步阶段。从流速上讲,一般认为低流速下有利于海草捕获藻类的繁殖体;而从小尺度的湍流看,更强烈的水体湍流,藻类的繁殖体有更多的机会接触叶片表面,从而实现成功附着,这可能是海草叶片边缘往往有更多的数量分布的原因之一^[15]。

另一方面,水流速度可能与其它生物或化学因子结合起来,形成连锁效应。水流速度可能直接影响附生藻类对营养盐的吸收率,Cornelisen 和 Thomas 在原位观测中发现龟裂泰来藻的附生藻类对氮氮的摄取效率随着流速的增加而上升,这可能是水流增加加快了沉积物中营养物质的释放,从而使水体中可利用营养物质的量有所增加。流速增加可能加速水体中气体的交换,CO₂的供给受限的情况有所缓和。水流速度直接影响食草动物的分布,在水流冲刷下,海草叶片的食草动物难以附着^[55]。Schanz 等原位观测到附生藻类的生物量与水流速度有显著的相关关系,他发现暴露在水流下,附生藻类的主要摄食者 *Hydrobia ulvae* (钉螺科的一种)数量明显下降,附生藻类生物量达到最高,海草 *Zostera noltii* 的茎枝密度和地上生物量出现较小值;而位于水流隐蔽处的情况则相反。说明水动力条件作为一种物理因子能够对海草-附生藻类-草食动物系统起到串联效应^[56]。

4 研究展望

(1)非生物因子(上行效应)与生物因子(下行效应)对于控制群落结构组成的相对重要性仍是目前生态学家热烈讨论的议题。对于一个生态系统的分析,这两种效应不能独立分开来考虑^[57]。两种效应对于调节海草-附生藻类群落结构的定量分析研究仍需要进一步开展。而目前,对于近岸海域来说,富营养化(上行效应)和过度捕捞(下行效应)是同时存在且普遍的,滨海湿地中海草床的退化很可能与上述两种效应均有着直接的关系,不过这还需要更多的研究来证明。

(2)可利用光强度、温度、水流运动、营养盐浓度以及摄食作用均可对附生藻类的分布、种类组成和生物量产生影响,但其影响程度及机制并未得到深入的了解。因此,在各种因子单独作用以及联合作用下附生藻类的分布、种类组成和生物量的反应变化规律将是未来的研究热点。

(3)大量繁殖的附生藻类在海草叶片表面形成厚密的覆盖层,这对海草形成巨大的竞争。陆地植物与海洋中几乎所有的初级生产者均能释放化感物质,而海草在自身生存受到威胁时是否会释放化感物质抑制附生藻类的生长,该机制是否存在,还需进一步研究。未来可通过对海草叶片次生代谢产物种类及其含量的研究,深入了解海草应对附生藻类竞争时采取的生理反应策略。

(4)在不同的营养盐浓度下,在由种类各异的食草动物组成的复杂的生态系统中,附生藻类对海草的综合作用机制还需进一步深入研究。另外,由于海草叶片自身生长速率以及新老程度使得上述探讨更加复杂

化,利用人造模拟海草进行实验是一种有效的减少干扰变量影响的方法,加以科学的实验设计,将对人们更好地认识上述关系提供有效的帮助。

References:

- [1] 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.
- [2] 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 PAR ranges. *Aquatic Botany*, 2000, 67:251—261.
- [3] Harrison P G. Detrital processing in seagrass systems: a review of factors affecting decay rates, remineralization and detritivory. *Aquatic Botany*, 1989, 35:263—288.
- [4] Iizumi H, Yamamuro M. Nitrogen fixation by periphytic blue-green algae in a seagrass bed on the Great Barrier Reef. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 2000, 34:69—73.
- [5] Zhang J P, Huang X P. Interactions between seagrass and its epiphytic algae: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(10):1785—1790.
- [6] Hauxwell J, Cebrián J, Valiela I. Eelgrass *Zostera marina* loss in temperate estuaries: relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitation imposed by algae. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 247:59—73.
- [7] Cambridge M L, Chiffuigs A W, Brittan C, *et al.* The loss of seagrass in Cockburn Sound, Western Australia II. Possible causes of seagrass decline. *Aquatic Botany*, 1986, 24:269—285.
- [8] Borowitzka M A, Lavery P, van Keulen M. Epiphytes of seagrasses. In: Larkum A W D, Orth R J, Duarte C M eds. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, The Netherlands; 2006. 441—461.
- [9] Peterson B J, Frankovich T A, Zieman J C. Response of seagrass epiphyte loading to field manipulations of fertilization, gastropod grazing and leaf turnover rates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 349:61—72.
- [10] Lavery P S, Vanderklift M A. A comparison of spatial and temporal patterns in epiphytic macroalgal assemblages of the seagrass *Amphibolis griffithii* and *Posidonia coriacea*. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 236:99—112.
- [11] Borowitzka M A, Lethbridge R C, Charlton L. Species richness, spatial distribution and colonisation pattern of algal and invertebrate epiphytes on the seagrass *Amphibolis griffithii*. *Marine Ecology Progress Series*, 1990, 64:281—291.
- [12] Cebrián J, Enrquez S, Fortes M, *et al.* Epiphyte accrual on *Posidonia oceanica* (L.) Delile leaves: Implications for light absorption. *Botanica Marina*, 1999, 42:123—128.
- [13] Heijs F M L. The seasonal distribution and community structure of the epiphytic algae on *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers. from Papua New Guinea. *Aquatic Botany*, 1985, 21:295—324.
- [14] Drake L A, Dobbs F C, Zimmerman R C. Effects of epiphyte load on optical properties and photosynthetic potential of the seagrasses *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Zostera marina* L. *American Society of Limnology and Oceanography*, 2003, 48(2): 456—463.
- [15] Trautman D A, Borowitzka M A. The distribution of the epiphytic organisms on *Posidonia australis* and *P. sinuosa*, two seagrasses with differing leaf morphology. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 179:215—229.
- [16] Grosse M. Allelopathy of aquatic autotrophs. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, 22:313—339.
- [17] Dumay O, Costa J, Desjobert J M, *et al.* Variations in the concentration of phenolic compounds in the seagrass *Posidonia oceanica* under conditions of competition. *Phytochemistry*, 2004, 65:3211—3220.
- [18] Cuny P, Serve L, Jupin H, *et al.* Water soluble phenolic compounds of the marine phanerogam *Posidonia oceanica* in a Mediterranean area colonised by the introduced chlorophyte *Caulerpa taxifolia*. *Aquatic Botany*, 1995, 52:237—242.
- [19] Boström C, Mattila J. The relative importance of food and shelter for seagrass-associated invertebrates: A latitudinal comparison of habitat choice by isopod grazers. *Oecologia (Berlin)*, 1999, 120:162—170.
- [20] Duffy J E, Harvilicz A M. Species-specific impacts of grazing amphipods in an eelgrass-bed community. *Marine Ecology Progress Series*, 2001, 223:201—211.
- [21] Duffy J E, Macdonald K S, Rhode J M, *et al.* Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: An experimental test. *Ecology*, 2001, 82:2417—2434.
- [22] Heck K L Jr, Valentine J F. Plant-herbivore interactions in seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, 330: 420—436.
- [23] Peduzzi P. Dietary preferences and carbon absorption by two grazing gastropods. *PSZN I: Marine Ecology*, 1987, 8:359—370.

- [24] 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.
- [25] Jernakoff P, Nielsen J. The relative importance of amphipod and gastropod grazers in *Posidonia sinuosa* meadows. *Aquatic Botany*, 1997, 56:183–202.
- [26] Valentine J F, Heck 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.
- [27] Worm B, Lotze H K, Sommer U. Coastal food web structure, carbon storage, and nitrogen retention regulated by consumer pressure and nutrient loading. *Limnology and Oceanography*, 2000, 45:339–349.
- [28] Philippart C J M. Effect of periphyton grazing by *Hydrobia ulvae* on the growth of *Zostera noltii* on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Marine Biology*, 1995, 122:431–437.
- [29] Prado P, Alcoverro T, Martínez-Crego B, *et al.* Macrograzers strongly influence patterns of epiphytic assemblages in seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 350:130–143.
- [30] Neckles H A, Wetzel R L, Orth R J. Relative effects of nutrient enrichment and grazing on epiphyte-macrophyte (*Zostera marina* L.) dynamics. *Oecologia*, 1993, 93:285–295.
- [31] Williams S L, Ruckelshaus M H. Effects of nitrogen availability and herbivory on eelgrass (*Zostera marina*) and epiphytes. *Ecology*, 1993, 74:904–918.
- [32] Hays C G. Effect of nutrient availability, grazer assemblage and seagrass source population on the interaction between *Thalassia testudinum* (turtle grass) and its algal epiphytes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2005, 314:53–68.
- [33] Gacia E, Littler M M, Littler D S. An experimental test of the capacity of food web interactions (fish-epiphytes-seagrasses) to offset the negative consequences of eutrophication on seagrass community. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1999, 48:757–766.
- [34] Keuskamp D. Limited effects of grazers exclusion on the epiphytes of *Posidonia sinuosa* in South Australia. *Aquatic Botany*, 2004, 78:3–14.
- [35] Heck K L Jr, Orth R J. Predation in seagrass meadows. In: Larkum A W D, Orth R J, Duarte C M eds. *Seagrass Biology: A treatise*. Kluwer, The Netherlands, 2006. 1–13.
- [36] Tomasko D A, Lapointe B E. Productivity and biomass of *Thalassia testudinum* as related to water column nutrient availability: field observations and experimental studies. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, 75:9–17.
- [37] Short F T, Burdick D M, Kaldy J E. Mesocosm experiments quantify the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina*. *Limnology and Oceanography*, 1995, 40:740–769.
- [38] Tomasko D A, Dawes C J, Hall M O. The effects of anthropogenic nutrient enrichment on turtlegrass (*Thalassia testudinum*) in Sarasota Bay, Florida. *Estuaries*, 1996, 19:448–456.
- [39] Irlandi E A, Orlando B A, Biber P D. Drift-algae-epiphyte-seagrass interactions in a subtropical *Thalassia testudinum* meadow. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, 279:81–91.
- [40] Twilley R R, Kemp W M, Staver K W, *et al.* Nutrient enrichment of estuarine submersed vascular plant-communities. 1. Algal growth and effects on production of plants and associated communities. *Marine Ecology Progress Series*, 1985, 23 (2):179–191.
- [41] Wear D J, Sullivan M J, Moore A D, *et al.* Effects of water-column enrichment on the production dynamics of three seagrass species and their epiphytic algae. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 179:201–213.
- [42] Russell B D, Elsdon T S, Gillanders B M, *et al.* Nutrients increase epiphyte loads: broad-scale observations and an experimental assessment. *Marine Biology*, 2005, 147:551–558.
- [43] Lin H L, Nixon S W, Taylor D I, *et al.* Responses of epiphytes on eelgrass, *Zostera marina* L. to separate and combined nitrogen and phosphorus enrichment. *Aquatic Botany*, 1996, 52:243–258.
- [44] Frankovich T A, Fourqurean J W. Seagrass epiphyte loads along a nutrient availability gradient, Florida Bay, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 159:37–50.
- [45] Heck K L Jr, Pennock J R, Valentine J F, *et al.* Effects of nutrient enrichment and large predator removal on seagrass nursery habitats: an experimental assessment. *Limnology and Oceanography*, 2000, 45 (5):1041–1057.
- [46] Moore K A, Wetzel R L. Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, 244(1):1–28.
- [47] Armitage A R, Frankovich T A, Heck Jr K L, *et al.* Experimental nutrient enrichment causes complex changes in seagrass, microalgae, and macroalgae community structure in Florida Bay. *Estuaries*, 2005, 28(3):422–434.
- [48] Prado P, Alcoverro T, Romero J. Seasonal response of *Posidonia oceanica* epiphyte assemblages to nutrient increase. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 359:89–98.

- [49] Cambridge M L, How J R, Lavery P S, *et al.* Retrospective analysis of epiphyte assemblages in relation to seagrass loss in a eutrophic coastal embayment. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 346:97 — 107.
- [50] Balata D, Bertocci I, Piazzì L, *et al.* Comparison between epiphyte assemblages of leaves and rhizomes of the seagrass *Posidonia oceanica* subjected to different levels of anthropogenic eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, 79:533 — 540.
- [51] Johnson M P, Edwards M, Bunker F, *et al.* Algal epiphytes of *Zostera marina*: variation in assemblage structure from individual leaves to regional scale. *Aquatic Botany*, 2005, 82:12 — 26.
- [52] Carruthers T J B, Walker, D I. Light climate and energy flow in the seagrass canopy of *Amphibolis griffithii* (J. M. Black) den Hartog. *Oecologia*, 1997, 109(3):335 — 341.
- [53] Alcoverro T, Duarte C M, Romero J. The influence of herbivores on *Posidonia oceanica* epiphytes. *Aquatic Botany*, 1997, 56:93 — 104.
- [54] Lepoint G, Havelange S, Gobert S, *et al.* Fauna vs flora contribution to the leaf epiphytes biomass in a *Posidonia oceanica* seagrass bed (Revellata Bay, Corsica). *Hydrobiologia*, 1999, 394:63 — 67.
- [55] Cornelisen C D, Thomas F I M. Ammonium and nitrate uptake by leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*: impact of hydrodynamic regime and epiphyte cover on uptake rates. *Journal of Marine Systems*, 2004, 49:177 — 194.
- [56] Schanz P A, Polte P, Asmus H. Cascading effects of hydrodynamics on an epiphyte-grazer system in intertidal seagrass beds of the Wadden Sea. *Marine Biology*, 2002, 141:287 — 297.
- [57] Hughes A R, Bando K J, Rodriguez L F, *et al.* Relative effects of grazers and nutrients on seagrasses, a meta-analysis approach. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, 282:87 — 99.

参考文献:

- [5] 张景平, 黄小平. 海草与其附生藻类之间的相互作用. *生态学杂志*, 2008, 27(10):1785 ~ 1790.