DOI: 10.5846/stxb202108262396
王新艳,吕梦雪,崔保山,邵冬冬.海草床种子扩散过程及种子库形成机制研究进展.生态学报,2023,43(6):2171-2179.
Wang X Y, Lü M X, Cui B S, Shao D D.A review on seed dispersal process and mechanism of seed bank formation of seagrass meadows.Acta Ecologica Sinica,2023,43(6):2171-2179.

海草床种子扩散过程及种子库形成机制研究进展

王新艳[1,2],吕梦雪[3],崔保山[1,2],邵冬冬[1,2,*]
1 北京师范大学环境学院,水环境模拟国家重点实验室,北京 100875
2 黄河口湿地生态系统教育部野外科学观测研究站, 东营 257500
3 烟台市龙口市东江街道,烟台 265718

摘要:海草是唯一一类可以完全生活在海水中的高等被子植物,具有重要的生态服务功能和巨大的经济价值。但受气候变化和人类活动的双重影响,海草床退化趋势日益严峻。海草床生态系统受到外界胁迫后的稳定性和恢复能力很大程度上依赖于有性繁殖即种子繁殖,当胁迫造成海草死亡等不可逆转的伤害时,通过沉积物种子库能够进行种群维持和自我更新,因此研究海草种子扩散过程及种子库形成机制对海草生态系统稳定性的维持具有重要意义。综述了海草生活史类型、种子繁殖特征、种子扩散过程及影响因素、种子库形成机制等。在此基础上总结了目前研究存在的几方面不足和未来展望:1)不同环境胁迫条件对海草有性繁殖努力的影响研究;2)海草种子二次扩散的影响因素和扩散机制研究;3)沉积物沉降和再悬浮对种子扩散和截留的影响研究;4)环境因素变化下种子库的潜在分布和海草适宜生境预测与模拟。本研究以期为海草床生态系统的保护恢复研究提供理论参考。

关键词:海草运动生态学;有性繁殖;生活史;水动力;沉积动态

A review on seed dispersal process and mechanism of seed bank formation of seagrass meadows

WANG Xinyan[1,2], LÜ Mengxue[3], CUI Baoshan[1,2], SHAO Dongdong[1,2,*]
1 *State Key Laboratory of Water Environment Simulation, School of Environment, Beijing Normal University, Beijing* 100875, *China*
2 *Yellow River Estuary Wetland Ecosystem Observation and Research Station, Ministry of Education, Dongying* 257500, *China*
3 *Dongjiang Street, Longkou City, Yantai* 265718, *China*

Abstract: Seagrasses are the only higher angiosperms fully living in marine environments, which have important ecosystem service functions and enormous economic value. However, in recent years, the structure and function of seagrass ecosystems have been threatened by multiple global stressors caused by human activities and climate change, resulting in the continuous degradation of seagrasses. The stability and resilience of the seagrass ecosystem under external stress depend highly on its sexual reproduction, i. e., seed reproduction. When stressors cause irreversible damage to seagrasses, population maintenance and self-renewal could occur through sediment seed banks. Therefore, it is crucial to study the dispersal processes of seeds and the mechanism of seed bank formation, which play a key role in maintaining seagrass ecosystem stability. This paper reviews the life-history types, seed reproductive characteristics, seed dispersal processes and their influencing factors and seed bank formation of seagrass. On the basis of these understandings, we further proposed that future studies should focus on: 1) sexual reproductive efforts of seagrass under different environmental stress conditions; 2) the influencing factors and mechanism of secondary dispersal of seagrass seeds; 3) the influence of sediment deposition and

基金项目:国家重点研发计划(2019YFE0121500);国家自然科学基金委-山东联合基金(U2006215);唐仲英基金会
收稿日期:2021-08-26; **网络出版日期**:2022-11-03
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: ddshao@ bnu.edu.cn

resuspension on seed dispersal and retention processes; 4) prediction and simulation of the potential distribution of seagrasses and suitable habitat of seed bank under changing environments. This study is expected to provide theoretical references for the protection and restoration of seagrass meadow ecosystems.

Key Words: Movement ecology of seagrasses; sexual reproduction; life-history; hydrodynamics; sediment dynamics

海草是唯一一类可以完全生活在海水中的高等被子植物,主要分布在热带、亚热带和温带水域[1—2],全球海草种类有 74 种,隶属于 6 科 13 属[3]。尽管全球海草床的面积不到海洋总面积的 0.2%[4—5],但海草床每年能够提供近 1 亿美元的蓝碳经济价值[6],因此海草床的保护和恢复对于滨海生态系统服务功能提升具有不可替代的作用[7—8]。受全球气候变化和人类活动的双重影响,海草床退化趋势日益严峻[9],近 20 年来有 18% 的海草床从地球上消失,并且下降速度在不断加快,约有 14%(10 种)的海草物种濒临灭绝[10]。

海草床生态系统受到外界胁迫后的稳定性和恢复能力很大程度上取决于有性繁殖即种子繁殖,当胁迫造成海草死亡等不可逆转的伤害时,生态系统需要依赖于沉积物种子库进行种群维持和自我更新[11—13]。而沉积物种子库的形成需经过种子产生、扩散、截留等一系列复杂的过程,因此研究海草种子扩散过程的影响因素和种子库形成机制对海草生态系统稳定性的维持具有重要意义。邱广龙等人[14]综述了海草种子库的特征、影响因素和研究方法等,本文进一步关注海草运动生态学相关的种子扩散、截留和种子库形成等过程,综述了海草生活史类型以及种子繁殖特征、种子扩散过程及影响因素、种子库形成机制以及目前研究存在的不足和未来展望,以期为海草床生态系统的保护恢复研究提供理论参考。

1 海草生活史类型和种子繁殖特征

海草和其它陆地高等被子植物相似,多年生和一年生的生活史类型同时存在。一些海草种类如波喜荡草属(*Posidonia*)很少开花,常为多年生植物,还有一些种类如毛叶喜盐草(*Halophila decipiens*)开花频率高,多为一年生植物[15]。大多数海草如常见的鳗草属(*Zostera*)和泰来藻属(*Thalassia*)等多为多年生的生活史类型,例如日本鳗草(*Zostera japonica*)通常为短寿命的多年生植物或者一年生植物[16],但是在面临环境扰动时(如低光照条件、飓风)会转变为一年生的植物来进行种群更新[17—19]。有性繁殖和无性繁殖的比例在种群间以及不同环境条件下的种群内部呈现很大的差异,在不适宜环境下种群更倾向于有性繁殖。例如有研究表明鳗草(*Zostera marina*)在山东天鹅湖有性繁殖比例达到 50% 以上,而在辽宁省东部海域有性繁殖比例仅为 2%[20—21]。多年生的植物主要依赖根状茎无性繁殖来进行种群更新和斑块扩展,存活时间为几年[22]。而一年生的植物严重依赖于有性繁殖,由种子萌发产生,存活时间为几个月到一年。还存在假性一年生的情况,在冬季植株地上部分消失,地下茎存活并于第二年通过无性繁殖完成种群的恢复[23]。有性繁殖是海草种群自然更新的基础,在很大程度上促进了种群遗传多样性[24]。种子有性繁殖的基本过程大致为(以常见的鳗草属为例):在每年三四月份种子进行萌发长成幼苗,幼苗生长到七八月份进入成熟期,生物量和植株密度达到高峰,夏末生殖枝开花、种子成熟释放,经过一系列的扩散过程,最终在沉积物中截留形成种子库。海草植株逐渐死亡,叶片变细变短,植株密度和生物量降低,到冬季全部消失,第二年种子萌发再形成新的植株[25—27]。

不同种类的海草具有不同的种子繁殖特征,种子的形态、生殖结构以及繁殖特性有很大的差异(表 1)。种子的大小从 0.2mm(喜盐草属 *Halophila*)到 20mm(波喜荡草属 *Posidonia*)不等。大多数海草的果实只产生一粒种子,有些种类如喜盐草属(*Halophila*)可产生 60 多粒。种子释放部位也有所差异,有些位于植株的上部,有些位于底部,还有少数直接释放到沉积物表面。种子的大小、浮力性质、释放部位等繁殖特征也决定了种子扩散、沉降以及埋藏等过程,最终影响种子库密度以及种子成活率(详见第 2 节)。种子库是指沉积物表面或者内部全部具有活性的种子,种子库根据在沉积物中的存活时间分为两种类型,其中种子存活时间不超过 1 年的为短暂种子库(transient seed bank),而种子存活 1 年以上时间的为持久种子库(persistent seed

bank)[28]。有些海草种类如海菖蒲属(*Enhalus*)、泰来草属(*Thalassia*)和波喜荡草属(*Posidonia*)的种子没有休眠期能够立即萌发,因此不形成种子库[29]。

种子库的规模与持久性与植物的生活史类型、种子大小以及种子休眠等有关。一般来说,一年生的生活史类型植物更依赖于有性繁殖,通常种子库密度大且更持久,而生长缓慢、寿命长的多年生植物例如大洋波喜荡草(*Posidonia oceanica*)一般种子产量较低[30];一些种群例如丝粉草属(*Cymodocea*)和针叶草属(*Syringodium*)的种子个体较大,由于重力作用易深埋入沉积物中而避免植食,从而形成较持久的种子库[31];产生非休眠种子的种群,种子发芽发生在释放之前或释放期间,一般来说种子产量要低于产生休眠种子的种群[30]。

表 1　不同属海草种子繁殖特征[28, 32—36]

Table 1　Reproductive characteristics of seed from different seagrass genera

属名 Genus	种子数/果实 Seeds per fruit	果实或种子大小 Fruit/Seed size/mm	释放部位 Position of release	有性繁殖体浮力性质 Sexual propagule buoyancy potential	最大种子库密度 Maximum seed density/(粒/m^2)	种子库类型 Seed bank
二药草属 *Halodule*	1	2—3	底部	负浮力	20000	持久
丝粉草属 *Cymodocea*	1	7—10	底部	负浮力	1300	持久
针叶草属 *Syringodium*	1	4—8	上部	负浮力	9500	持久
根枝草属 *Amphibolis*[a]	/	/	/	/	/	/
全楔草属 *Thalassodendron*[a]	/	/	/	/	/	/
虾形草属 *Phyllospadix*	1	9—11	上部	中性浮力	11700	短暂
鳗草属 *Zostera*	1	2—4	上部	负浮力/中性浮力	9000	短暂
鳞毛草属 *Lepilaena*	1	3—4	上部	正浮力/中性浮力	N/A	短暂
海菖蒲属 *Enhalus*[b]	8—14	10—15	上部	正浮力	N/A	/
泰来草属 *Thalassia*[b]	3—9	8—10	沉积物表面	正浮力	230	/
喜盐草属 *Halophila*	7—60	0.2—1	底部/上部	负浮力/中性浮力	70000	持久
波喜荡草属 *Posidonia*[b]	1	8—20	上部	正浮力	450	/
川蔓草属 *Ruppia*	1	1	上部	负浮力	135440	持久

N/A: 表示数据没有找到 Not Available; a 代表的两个属为胎生,没有释放的种子; b 代表的三个属种子不休眠直接发芽

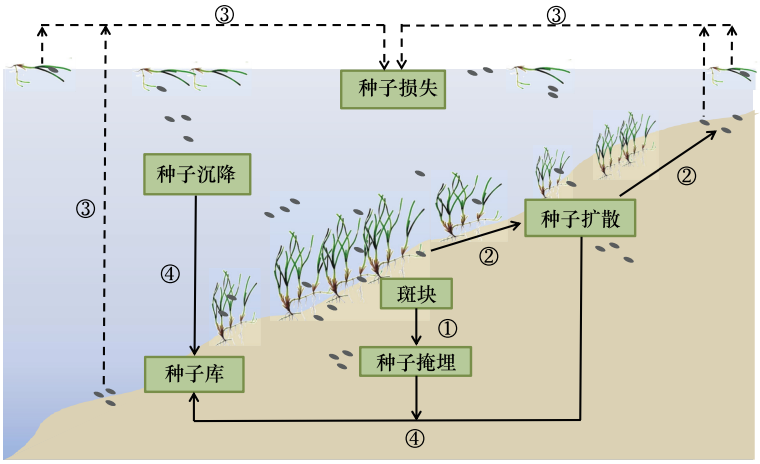
2　海草种子扩散和种子库形成过程

种子从母体植株释放后,以成熟的种子或者生殖枝、果实携带的方式进行扩散,扩散方式包括非生物扩散如潮汐和波浪、风力作用等,以及生物扩散如动物植食、埋藏等。扩散阶段包括从脱离母株开始到第一次沉降至底床的初始扩散以及在底床上发生的二次扩散两个阶段[37]。

种子根据在水体中的浮力性质可分为负浮力、中性浮力和正浮力[38],海草种子一般为中性浮力或负浮力(表 1),而携带种子的生殖枝或果实一般为正浮力[38]。不同种类海草种子的漂浮时间、沉降速率以及扩散距离有很大的差异(表 2),与种子自身的繁殖特性和外界环境影响有关。漂浮时间和扩散距离主要受种子自身的物理特性如浮力性质限制,例如中性浮力和正浮力的种子悬浮或者漂浮在水体中,只有当种皮枯萎或种子从生殖枝以及果实释放后才会沉降在底床上,在水动力作用下能扩散很远的距离,扩散距离能达到 150km 以上[21];而负浮力的种子从母体脱落后在水体中扩散短暂的时间后,随即沉降到底床上,初始扩散距离一般很短,约 1—5m 左右[39]。种子的沉降速率与种子大小、形状和重量等特性有关,例如研究发现鳗草种子的沉降速率与重量呈正相关[40],川蔓草种子的沉降速率与密度呈正相关,并且泪珠状的低阻力形状也有利于加快沉降[41]。

种子从母株脱落后经过初始扩散过程沉降在底床上,当底床剪切应力超过种子的启动应力时,沉降的种子会在底床表面发生二次扩散过程[42](图 1)。种子经过多次扩散,最终截留在底床沉积物中,逐渐掩埋形成

种子库。种子损失主要来源于几个方面,一方面种子由于掩埋过深无法萌发而造成种子库的损失,植食动物对种子的取食也是种子库损失的重要原因,还有一部分浮力比较强的种子在自身漂浮或随生殖枝或果实漂浮过程中,扩散距离过远超出海草床也会造成种子库损失。例如研究发现鳗草海草床产生的种子中,54%的种子因动物植食或没有成熟而损失,<6%的种子因生殖枝携带进行远距离漂浮扩散而从海草床损失,31%的种子随生殖枝腐烂在海草床内,8%—14%的种子包含在佛焰苞中并沉降到海草床沉积物表面,最终只有<5%的种子扩散后在海草床内形成稳定的种子库并萌发[43]。



① 种子产生 ②种子扩散 ③ 种子损失 ④ 种子库形成

图 1 种子扩散及种子库形成过程示意图

Fig.1 The schematic of seed dispersal and seed bank formation process

表 2 种子的漂浮时间、沉降速率以及扩散距离

Table 2 Buoyancy time, fall velocity and dispersal distance of seed

种类 Species	繁殖体类型 Propagule	浮力性质 Buoyancy potential	最长漂浮时间 Maximum buoyancy time	沉降速率 Fall velocity/(cm/s)	扩散距离 Dispersal distance	参考文献 References
Halophila ovalis	种子	负浮力	立刻沉降	4.7±0.1	很短	[44—45]
Zostera marina	种子	负浮力	40min	7.4±0.2	5 m	[30, 42, 46]
Cymodocea nodosa	种子	负浮力	立刻沉降	6.8±0.1	<30m	[42, 47]
Ruppia maritima	种子	负浮力	N/A	6.5±1.6	N/A	[41]
Posidonia oceanica	种子	正浮力	几星期	9.7±0.5	200 km	[42, 45, 48]
Zostera marina	生殖枝携带种子	正浮力	26d	N/A	150 km	[49]
Zostera japonica	生殖枝携带种子	正浮力	N/A	N/A	20 km	[50]
Thalassia hemprichii	种子	正浮力	3.5h	10.0±0.2	<0.1 km	[16, 44, 51]
Thalassia hemprichii	果实携带种子	正浮力	7d	N/A	73.5km	[51]
Enhalus acoroides	种子	正浮力	14 h	10.0±0.1	3.7 km	[51]
Enhalus acoroides	果实携带种子	正浮力	10d	N/A	63.5 km	[51]

3 海草种子扩散和种子库分布的影响因素

3.1 植被斑块的影响

种子扩散过程以及种子库密度与地上植株的种子产生量密切相关。研究发现种子密度与开花植株的密度呈显著正相关[52],很多研究用开花植株占总植株的比例代表海草的有性繁殖努力(sexual reproductive effort)[53]。植被斑块大小和破碎化程度对种子的扩散和分布也具有显著的调控作用。斑块破碎化的海草床

种子库密度显著低于连续斑块的海草床,破碎化斑块的裸区种子库密度最低,并且斑块大小与种子库密度呈正相关[46]。这可能是不同植被斑块冠层和底床水动力作用的差异造成了种子分布的差异。由于海草斑块能够减缓流速,破碎斑块与连续斑块相比释放的种子会受到更强的水动力作用,从而不利于截留而容易流失到斑块外部。裸地的临界底床剪切应力也比有植被覆盖的区域小两倍,因此沉降在底床上的种子更容易在低流速下发生扩散而流失[45]。连续海草床种子库密度呈现梯度分布,斑块边缘种子密度较高,而破碎化海草床由于内部水动力条件波动比较大,距斑块边缘不同距离的种子库密度没有显著差异[46, 54]。很多种类海草种子为负浮力性质,从母体植株脱落后快速沉降在母株周围,但是很多研究发现种子库密度与地上生殖枝密度没有很强的相关性,因此最终种子库的形成可能还是取决于种子繁殖体多次扩散并截留的过程[55]。

3.2　水动力条件的影响

潮汐和波浪引起的水动力变化对于种子的扩散和种子库分布有重要影响。通过野外测量得到自然水动力状态下不同种类海草种子的水体扩散速率和在底床上的扩散距离,发现其差异很大程度上受种子自身的物理特性如浮力等制约[51]。正浮力种子的扩散受表面边界层的潮汐和波浪条件影响,局部风应力也是主要的驱动因素,风会产生拖曳力加速繁殖体扩散[49]。对于负浮力的种子,扩散过程主要受底床表面的水动力条件限制,当种子垂向再悬浮到水柱中后在潮流的作用下进一步扩散。当底床的剪切应力超过种子移动的临界阈值时,也会在底床上发生二次扩散[35]。由波浪往复运动引起的剪切应力通常比具有同等流速的单向流引起的剪切应力要大得多,因此种子在底床上的扩散距离可能取决于给定位置的局部波能[35]。

野外种子捕获实验发现种子在小范围海草床内的扩散主要沿着潮汐涨落的方向而横向扩散比较少,并且能够扩散到海草床以外的区域[56]。室内水槽实验表明在小幅波浪(较小的波高和波频)条件下繁殖体扩散速度更快[57]。随着研究的不断深入,一些学者进一步利用流体力学模型预测海草繁殖体在大范围内的扩散和分布,进而判断海草种群的连通性和受压力胁迫后的自我恢复能力。有一些研究通过微卫星 DNA 标记或者与三维海洋水动力模型相结合,模拟漂浮或者悬浮的生殖枝或果实随潮流和波浪的远距离扩散途径[58—61]。有研究通过耦合 Delft3D 水动力模块(Delft3D-FLOW)和物质扩散模块(Delft3D-WAQ),构建种子扩散模型,考虑潮汐波浪作用下种子和漂浮繁殖体片段的扩散,模拟区域种子库的时空动态变化情况[62]。还有研究通过耦合水动力(MIKE 3FM)、波浪(MIKE SW)和生态模块(MIKE ECO Lab)构建模型,进一步考虑种子的沉降、扩散、埋藏和损失等多个复杂过程,模拟区域种子库的最终空间分布情况,根据海草最适定植区判断种子库的可利用性[63]。

3.3　沉积动态的影响

海草种子的二次扩散不仅与水动力条件密切相关,还受沉积动态的影响。种子的截留与沉积生境复杂性有关,种子截留量随着生境复杂性的增加而增加[42]。室内水槽实验也证明沉积微地形的起伏形态能够降低水动力扰动而保护种子[64]。底栖双壳类能够通过增加湍流和侵蚀过程对沉积物表面进行修饰而提高种子捕获率[65]。并且海草床低洼微地形更有利于种子的截留,沉积物种子库储量远远高于凸起微地形中的种子库储量[66]。有研究进一步将种子在沉积物表面的二次扩散与微地形几何形态建立关系构建物理模型,模拟种子的截留位置,研究结果有利于预测幼苗的建立[37]。沉积物粒径对于种子在底床的截留和扩散也存在显著的影响。研究发现在沉积物粒径大的砂质粗糙区域,底床表面流速被削弱,种子更易被沉积物覆盖而深埋,而在粒径较小的泥质底床表面流速更强,表层种子易被潮汐带走输送到较远区域[42]。但也有一些研究发现泥质土容易粘附在种皮表面从而降低种子被带走的可能性[41]。波浪和潮流引起的沉积物扰动包括再悬浮和沉积过程也会掩埋和冲刷种子,影响种子的垂向分布。适度的种子掩埋有利于提高存活时间,目前很多研究探讨了不同种类海草种子存活的掩埋和侵蚀的阈值,但是关于沉积物变化引起的物理动态过程研究还涉及的比较少[67]。

3.4　其他因素的影响

一些极端的自然灾害例如台风、风暴潮和气旋等作为大规模的扰动会通过影响种子的分布而重新塑造海

草床景观。这些自然灾害会影响沉积物的分布,侵蚀或者掩埋海草,使种子随沉积物的移动而重新分布,造成一些区域潜在种子库的受损和另一些区域种子新的补给来源[68]。同时剧烈的沉积物扰动也会增加种子掩埋深度,造成种子死亡和种子库损失[69]。

分布在海草床的动物除了通过植食种子进行生物扩散,还会影响种子库动态分布变化。底栖动物如多毛类和双壳类作为生态系统工程师会通过对沉积物的挖掘修饰,使表层种子被埋藏进而在短时间内影响种子库的垂向重新分布。研究发现双壳类底栖动物密度和体积越大,对种子的埋藏作用更显著,埋藏深度可达 0—5cm[70]。多毛类底栖动物也能够影响种子库的垂向分布,产生的粪便携带种子向沉积物下层移动,掩埋效率和深度也主要取决于底栖动物的丰度[71]。种子埋藏一定的深度能够降低植食风险以及随侵蚀而流失的概率,但是埋藏过深也不利于种子的萌发和幼苗的发育。

4 目前研究的不足与展望

以往关于海草种群补充和繁殖能力的研究主要关注无性繁殖引起的斑块迅速扩张,近年来研究者逐渐认识到有性繁殖对于海草床种群自然更新以及遗传多样性的重要性,海草种子有性繁殖和种子库的研究越来越受到重视。海草运动生态学是新兴研究领域,研究海草不同生活史阶段(包括花粉、有性繁殖体、营养片段、克隆枝)扩散的原因、过程和机制[38]。海草床种子繁殖体扩散过程、影响因素以及截留机制还在不断研究与完善中。因此针对海草种子扩散过程和种子库形成机制的研究还需要加强如下几个方面。

4.1 不同环境胁迫条件对海草有性繁殖努力的影响研究

很多研究表明有性繁殖的相对贡献能够表征海草床受到外界环境胁迫的强度,胁迫越强有性繁殖能力越高[72]。目前已有一些研究对比了不同干扰强度的海草床或同一海草床在极端自然灾害发生前后海草有性繁殖贡献的差异[73—75],但是具体的影响因素、影响途径、有性繁殖贡献与胁迫强度的定量化关系还不清晰。并且缺乏连续时间尺度上的监测研究,无法准确的解析环境变化对海草繁殖策略的影响。在以后的研究中需要更多关注不同环境胁迫强度下开花频率、开花枝数量、种子产量等有性繁殖贡献的差异,开展长时间尺度的监测以及室内外模拟实验,探究环境胁迫对海草种群繁殖特征的影响。这些研究对于海草生态系统的恢复重建以及种群遗传学具有重要意义。

4.2 海草种子二次扩散的影响因素和扩散机制研究

大多数的海草种子为负浮力,初始扩散距离很短,底床上的二次扩散决定了种子在海草床内的分布情况,进而影响种子库的分布和种群的定植[76]。目前对于种子及繁殖体扩散的研究主要关注扩散的初始阶段,特别是关于漂浮种子及携带种子繁殖体在海洋中的远距离扩散和种群连通性的变化,但是对于二次扩散即种子沉降后底床上的扩散动态和种子埋藏过程涉及的比较少。已有的种子扩散的研究也主要集中在鳗草属(*Zostera*)以及泰来藻属(*Thalassia*)等常见属种。在以后的研究中需要更多关注种子在不同底质和微地形条件下的扩散和埋藏,并且需要扩大种群研究范围,以评估研究结果在全球不同种类和不同温度带的普遍适用性。

4.3 沉积物沉降和再悬浮对种子扩散和截留的影响研究

影响种子扩散和截留的因素有很多,包括植被斑块、水动力条件、沉积动态、极端天气和动物埋藏等。目前已有的研究主要集中在水动力条件的作用,特别是水动力对漂浮种子及繁殖体水中初始扩散的影响[48],还没有深入考虑种子沉降后,潮汐波浪引起的沉积物沉降、再悬浮等沉积动态变化对种子扩散和重新分布的影响,因为这涉及比较复杂的物理动态过程。已有一些研究关注沉积物扰动对种子垂向分布的影响,探讨了不同种类海草种子存活的掩埋和侵蚀的阈值,在以后的研究中需要更多关注沉积动态对种子横向扩散和截留的影响,对于定量种子的损失以及预测种子库的重新分布具有重要意义。

4.4 环境变化下种子库的潜在分布和海草适宜生境预测与模拟

受自然因素和人类活动干扰的影响,我国海草床退化严重,亟待进行退化机制和保护修复方法的探讨。

种子库的分布决定了海草种群补充和资源分布情况,对多年生植物的自然补充和一年生植物的可持续更新都具有重要意义。如果种子埋藏的区域不利于种子的萌发、海草幼苗的定植与成活,则种群不能及时补充,海草床将面临退化的威胁。目前已有一些研究利用模型等手段对海草种子在大范围的扩散和分布进行追踪与预测,模拟区域种子库的最终空间分布情况,根据海草最适定植区判断种子库的可利用性[63]。但目前国内对于种子库的研究还主要集中在现状分布调查、种子萌发条件探究等阶段,缺乏在环境扰动下种子库分布动态变化和可利用性的预测,难以有效评估海草生态系统对外界扰动的抵抗力和恢复能力。在今后的研究中需要进一步形成完整的研究框架来模拟环境变化下种子库潜在分布情况、种子萌发适宜生境条件和种群补充机制等,预测海草床长时间尺度的退化和恢复情况,从而采取相应的环境调控措施,为我国海草床的保护和恢复进行理论预测与指导。

参考文献(References):

[1] Orth R J, Carruthers T J B, Dennison W C, Duarte C M, Fourqurean J W, Heck K L Jr, Hughes A R, Kendrick G A, Kenworthy W J, Olyarnik S, Short F T, Waycott M, Williams S L. A global crisis for seagrass ecosystems. Bioscience, 2006, 56(12): 987-996.

[2] 韩秋影, 施平. 海草生态学研究进展. 生态学报, 2008, 28(11): 5561-5570.

[3] 黄小平, 江志坚, 张景平, 于硕, 刘松林, 吴云超. 全球海草的中文命名. 海洋学报, 2018, 40(4): 127-133.

[4] Fourqurean J W, Duarte C M, Kennedy H, Marbà N, Holmer M, Mateo M A, Apostolaki E T, Kendrick G A, Krause-Jensen D, McGlathery K J, Serrano O. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. Nature Geoscience, 2012, 5(7): 505-509.

[5] 王锁民, 崔彦农, 刘金祥, 夏曾润. 海草及海草场生态系统研究进展. 草业学报, 2016, 25(11): 149-159.

[6] Stockbridge J, Jones A R, Gillanders B M. A meta-analysis of multiple stressors on seagrasses in the context of marine spatial cumulative impacts assessment. Scientific Reports, 2020, 10(1): 11934.

[7] Orth R J, Lefcheck J S, McGlathery K S, Aoki L, Luckenbach M W, Moore K A, Oreska M P J, Snyder R, Wilcox D J, Lusk B. Restoration of seagrass habitat leads to rapid recovery of coastal ecosystem services. Science Advances, 2020, 6(41): eabc6434.

[8] 邱广龙, 林幸助, 李宗善, 范航清, 周浩郎, 刘国华. 海草生态系统的固碳机理及贡献. 应用生态学报, 2014, 25(6): 1825-1832.

[9] 潘金华, 江鑫, 赛珊, 周文江, 吴家奇, 李晓捷, 杨官品. 海草场生态系统及其修复研究进展. 生态学报, 2012, 32(19): 6223-6232.

[10] Waycott M, Duarte C M, Carruthers T J B, Orth R J, Dennison W C, Olyarnik S, Calladine A, Fourqurean J W, Heck K L Jr, Hughes A R, Kendrick G A, Kenworthy W J, Short F T, Williams S L. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(30): 12377-12381.

[11] Paulo D, Diekmann O, Ramos A A, Alberto F, Serrão E A. Sexual reproduction vs. clonal propagation in the recovery of a seagrass meadow after an extreme weather event. Scientia Marina, 2019, 83(4): 357-363.

[12] 邱广龙, 范航清, 李宗善, 刘国华, 石雅君, 李森. 濒危海草贝克喜盐草的种群动态及土壤种子库——以广西珍珠湾为例. 生态学报, 2013, 33(19): 6163-6172.

[13] 张沛东, 孙燕, 牛淑娜, 张秀梅. 海草种子休眠、萌发、幼苗生长及其影响因素的研究进展. 应用生态学报, 2011, 22(11): 3060-3066.

[14] 邱广龙, 权佳惠, 苏治南, 范航清, 招礼军. 海草土壤种子库: 特征、影响因素、研究方法及其在受损海草场恢复中的作用. 应用海洋学学报, 2022, 41(2): 193-200.

[15] Dos Santos V M, Matheson F E. Higher seagrass cover and biomass increases sexual reproductive effort: a rare case study of *Zostera muelleri* in New Zealand. Aquatic Botany, 2017, 138: 29-36.

[16] Jiang K, Chen X Y, Shi M M, Yu S. Small clones dominate a population of the short-lived perennial seagrass *Zostera japonica*. Aquatic Botany, 2020, 164: 103229.

[17] Kim S H, Kim J H, Park S R, Lee K S. Annual and perennial life history strategies of *Zostera marina* populations under different light regimes. Marine Ecology Progress Series, 2014, 509: 1-13.

[18] Jarvis J C, Moore K A. Effects of seed source, sediment type, and burial depth on mixed-annual and perennial *Zostera marina* L. seed germination and seedling establishment. Estuaries and Coasts, 2015, 38(3): 964-978.

[19] Suonan Z X, Kim S H, Qin L Z, Lee K S. Reproductive strategy of the intertidal seagrass *Zostera japonica* under different levels of disturbance and tidal inundation. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2017, 197: 185-193.

[20] 周毅, 徐少春, 许帅, 岳世栋, 顾瑞婷, 宋肖跃, 张玉, 乔永亮, 刘明杰, 张晓梅. 中国温带海域新发现较大面积(大于50ha)海草床: Ⅲ渤海兴城-觉华岛海域大面积海草床鳗草种群动力学及补充机制. 海洋与湖沼, 2020, 51(4): 943-951.

[21] Xu S C, Wang P M, Zhou Y, Zhang X M, Gu R T, Liu X J, Liu B J, Song X Y, Xu S, Yue S D. New insights into different reproductive effort and sexual recruitment contribution between two geographic *Zostera marina* L. populations in temperate China. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 15.

[22] 苗苑, 徐娜娜, 于硕, 耿艳, 陈小勇. 海草克隆性及其种群遗传效应. 生态学报, 2009, 29(7): 3846-3853.

[23] van Katwijk M M, Bos A R, Kennis P, de Vries R. Vulnerability to eutrophication of a semi-annual life history: a lesson learnt from an extinct eelgrass (*Zostera marina*) population. Biological Conservation, 2010, 143(1): 248-254.

[24] Lee K S, Park J I, Kim Y K, Park S R, Kim J H. Recolonization of *Zostera marina* following destruction caused by a red tide algal bloom: the role of new shoot recruitment from seed banks. Marine Ecology Progress Series, 2007, 342, 105-115.

[25] Soissons L M. Seagrasses Under Threat: Understanding the Resilience of Temperate Seagrass Meadows in A Changing Environment[D]. Nijmegen: Radboud University, 2017: 230-230.

[26] Soissons L M, Li B Q, Han QY, van Katwijk M M, Ysebaert T, Herman P M J, Bouma T J. Understanding seagrass resilience in temperate systems: the importance of timing of the disturbance. Ecological Indicators, 2016, 66: 190-198.

[27] Nakaoka M, Aioi K. Ecology of seagrasses *Zostera* spp. (Zosteraceae) in Japanese waters: a review. Otsuchi Marine Science, 2001, 26: 7-22.

[28] Orth R J, Harwell M C, Inglis G J. Ecology of seagrass seeds and seagrass dispersal processes//Larkum A W D, Orth R J, Duarte C M, eds. Dordrecht: Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Dordrecht: Springer, 2007: 111-133.

[29] 韩厚伟, 江鑫, 潘金华, 丛炜, 孙娟, 张壮志, 宋少峰, 盛宝利, 王青岩, 李晓捷. 海草种子特性与海草床修复. 植物生态学报, 2012, 36(8): 909-917.

[30] Kendrick G A, Orth R J, Statton J, Hovey R, Montoya L R, Lowe R J, Krauss S L, Sinclair E A. Demographic and genetic connectivity: the role and consequences of reproduction, dispersal and recruitment in seagrasses. Biological Reviews, 2017, 92(2): 921-938.

[31] Orth R J, Harwell M C, Bailey E M, Bartholomew A, Jawad J T, Lombana A V, Moore K A, Rhode J M, Woods H E. A review of issues in seagrass seed dormancy and germination: implications for conservation and restoration. Marine Ecology Progress Series, 2000, 200: 277-288.

[32] Rollon R N, Vermaat J E, Nacorda H M E. Sexual reproduction in SE Asian seagrasses: the absence of a seed bank in *Thalassia hemprichii*. Aquatic Botany, 2003, 75(2): 181-185.

[33] Gu R T, Song X Y, Zhou Y, Zhang X M, Xu S C, Xu S, Yue S D, Zhang Y, Zhu S Y. *In situ* investigation of the influence of desiccation on sediment seed banks and population recruitment of the seagrass *Ruppia sinensis* in the Yellow River Delta, China. Marine Pollution Bulletin, 2019, 149: 110620.

[34] Gu R T, Zhou Y, Song X Y, Xu S C, Zhang X M, Lin H Y, Xu S, Yue S D, Zhu S Y. Tolerance of *Ruppia sinensis* seeds to desiccation, low temperature, and high salinity with special reference to long-term seed storage. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 221.

[35] Kendrick G A, Waycott M, Carruthers T J B, Cambridge M L, Hovey R, Krauss S L, Lavery P S, Les D H, Lowe R J, Vidal O M i, Ooi J L S, Orth R J, Rivers D O, Ruiz-Montoya L, Sinclair E A, Statton J, van Dijk J K, Verduin J J. The central role of dispersal in the maintenance and persistence of seagrass populations. BioScience, 2012, 62(1): 56-65.

[36] 邱广龙, 苏治南, 范航清, 方超, 陈思婷. 贝克喜盐草的生物学和生态学特征及其保护对策. 海洋环境科学, 2020, 39(1): 121-126.

[37] Alvarez A. Secondary dispersal of seagrass seeds in complex microtopographies. Journal of Theoretical Biology, 2019, 473: 28-37.

[38] McMahon K, van Dijk K J, Ruiz-Montoya L, Kendrick G A, Krauss S L, Waycott M, Verduin J, Lowe R, Statton J, Brown E, Duarte C. The movement ecology of seagrasses. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2014, 281(1795): 20140878.

[39] Jahnke M, Christensen A, Micu D, Milchakova N, Sezgin M, Todorova V, Strungaru S, Procaccini G. Patterns and mechanisms of dispersal in a keystone seagrass species. Marine Environmental Research, 2016, 117: 54-62.

[40] Delefosse M, Povidisa K, Poncet D, Kristensen E, Olesen B. Variation in size and chemical composition of seeds from the seagrass *Zostera marina*—Ecological implications. Aquatic Botany, 2016, 131: 7-14.

[41] Koch E W, Ailstock M S, Booth D M, Shafer D J, Magoun A D. The role of currents and waves in the dispersal of submersed angiosperm seeds and seedlings. Restoration Ecology, 2009, 18(4): 584-595.

[42] Pereda-Briones L, Infantes E, Orfila A, Tomas F, Terrados J. Dispersal of seagrass propagules: interaction between hydrodynamics and substratum type. Marine Ecology Progress Series, 2018, 593: 47-59.

[43] Hosokawa S, Nakaoka M, Miyoshi E, Kuwae T. Seed dispersal in the seagrass *Zostera marina* is mostly within the parent bed in a protected bay. Marine Ecology Progress Series, 2015, 523: 41-56.

[44] Wu K Y, Chen C N N, Soong K. Long distance dispersal potential of two seagrasses *Thalassia hemprichii* and *Halophila ovalis*. PLoS One, 2016, 11(6): e0156585.

[45] Ruiz-Montoya L, Lowe R J, Van Niel K P, Kendrick G A. The role of hydrodynamics on seed dispersal in seagrasses. Limnology and Oceanography, 2012, 57(5): 1257-1265.

[46] Livernois M C, Grabowski J H, Poray A K, Gouhier T C, Hughes A R, O'Brien K F, Yeager L A, Fodrie F J. Effects of habitat fragmentation on *Zostera marina* seed distribution. Aquatic Botany, 2017, 142: 1-9.

[47] Alberto F, Gouveia L, Arnaud-Haond S, Perez-Llorens J L, Duarte C M, Serrao E A. Within-population spatial genetic structure, neighbourhood size and clonal subrange in the seagrass *Cymodocea nodosa*. Molecular Ecology, 2005, 14(9): 2669-2681.

[48] Darnell K M, Booth D M, Koch E W, Dunton K H. The interactive effects of water flow and reproductive strategies on seed and seedling dispersal along the substrate in two sub-tropical seagrass species. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2015, 471: 30-40.

[49] Källström B, Nyqvist A, Åberg P, Bodin M, André C. Seed rafting as a dispersal strategy for eelgrass (*Zostera marina*). Aquatic Botany, 2008, 88(2): 148-153.

[50] Shanks A L, Grantham B A, Carr M H. Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. Ecological applications, 2003, 13(sp1): 159-169.

[51] Lacap C D A, Vermaat J E, Rollon R N, Nacorda H M. Propagule dispersal of the SE Asian seagrasses *Enhalus acoroides* and *Thalassia hemprichii*. Marine Ecology Progress Series, 2002, 235: 75-80.

[52] 韦梅球, 招礼军, 邱广龙, 苏治南, 谈思泳. 潮间带贝克喜盐草土壤种子库空间分布及其生物影响因素. 广西科学院学报, 2017, 33(2):

93-101.

[53] Qin L Z, Li W T, Zhang X M, Nie M, Li Y. Sexual reproduction and seed dispersal pattern of annual and perennial *Zostera marina* in a heterogeneous habitat. Wetlands Ecology and Management, 2014, 22(6): 671-682.

[54] Stubler A D, Jackson L J, Furman B T, Peterson B J. Seed production patterns in *Zostera marina*: effects of patch size and landscape configuration. Estuaries and Coasts, 2017, 40(2): 564-572.

[55] Darnell K M, Furman B T, Heck K L Jr, Byron D, Reynolds L, Dunton K H. Seed reserve hot spots for the sub-tropical seagrass *Halodule wrightii* (Shoal Grass) in the northern Gulf of Mexico. Estuaries and Coasts, 2021, 44(2): 339-351.

[56] Li C J, Li W T, Ma R, Zhang P D, Zhang X M, Li Y. Spatial and temporal patterns of seed dispersal in eelgrass *Zostera marina*: a case study in Moon Lake, Shandong, China. Aquatic Botany, 2018, 151: 9-18.

[57] Lai S, Cheok Z Y, Bouma T J, Yaakub S M, Todd P A. The relative importance of light and hydrodynamics in the decay and transport of vegetative seagrass fragments. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2020, 232: 106430.

[58] Sinclair E A, Ruiz-Montoya L, Krauss S L, Anthony J M, Hovey R K, Lowe R J, Kendrick G A. Seeds in motion: genetic assignment and hydrodynamic models demonstrate concordant patterns of seagrass dispersal. Molecular Ecology, 2018, 27(24): 5019-5034.

[59] Ruiz-Montoya L, Lowe R J, Kendrick G A. Contemporary connectivity is sustained by wind-and current-driven seed dispersal among seagrass meadows. Movement Ecology, 2015, 3(1): 9.

[60] Jackson E L, Smith T M, York P H, Nielsen J, Irving A D, Sherman C D H. An assessment of the seascape genetic structure and hydrodynamic connectivity for subtropical seagrass restoration. Restoration Ecology, 2021, 29(1): e13269.

[61] Grech A, Wolter J, Coles R, McKenzie L, Rasheed M, Thomas C, Waycott M, Hanert E. Spatial patterns of seagrass dispersal and settlement. Diversity and Distributions, 2016, 22(11): 1150-1162.

[62] Erftemeijer P L A, van Beek J K L, Ochieng C A, Jager Z, Los H J. Eelgrass seed dispersal via floating generative shoots in the Dutch Wadden Sea: a model approach. Marine Ecology Progress Series, 2008, 358: 115-124.

[63] Kuusemäe K, von Thenen M, Lange T, Rasmussen E K, Pothoff M, Sousa A I, Flindt M R. Agent Based Modelling (ABM) of eelgrass (*Zostera marina*) seedbank dynamics in a shallow Danish estuary. Ecological Modelling, 2018, 371: 60-75.

[64] Balestri E, Vallerini F, Lardicci C. Recruitment and patch establishment by seed in the seagrass *Posidonia oceanica*: importance and conservation implications. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1067.

[65] Meysick L, Infantes E, Boström C. The influence of hydrodynamics and ecosystem engineers on eelgrass seed trapping. PLoS One, 2019, 14(9): e0222020.

[66] Inglis G J. Disturbance-related heterogeneity in the seed banks of a marine angiosperm. Journal of Ecology, 2000, 88(1): 88-99.

[67] Cabaço S, Santos R, Duarte C M. The impact of sediment burial and erosion on seagrasses: a review. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2008, 79(3): 354-366.

[68] Kendall M S, Battista T, Hillis-Starr Z. Long term expansion of a deep *Syringodium filiforme* meadow in St. Croix, US Virgin Islands: the potential role of hurricanes in the dispersal of seeds. Aquatic Botany, 2004, 78(1): 15-25.

[69] Cruz-Palacios V, van Tussenbroek B I. Simulation of hurricane-like disturbances on a Caribbean seagrass bed. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2005, 324(1): 44-60.

[70] Li C J, Li W T, Liu J Y, Zhang X M, Zhang P D. *Zostera marina* seed burial can be enhanced by manila clam *Ruditapes philippinarum*: a microcosm study. Ocean Science Journal, 2017, 52(2): 221-229.

[71] Delefosse M, Kristensen E. Burial of *Zostera marina* seeds in sediment inhabited by three polychaetes: laboratory and field studies. Journal of Sea Research, 2012, 71: 41-49.

[72] Mishra A K, Apte D. Reproductive effort of intertidal tropical seagrass as an indicator of habitat disturbance. bioRxiv, 2020, doi: 10.1101/2020.07.19.177899.

[73] Cabaço S, Santos R. Seagrass reproductive effort as an ecological indicator of disturbance. Ecological Indicators, 2012, 23: 116-122.

[74] Alexandre A, Santos R, Serrão E. Effects of clam harvesting on sexual reproduction of the seagrass *Zostera noltii*. Marine Ecology Progress Series, 2005, 298: 115-122.

[75] Peñalver M M, Durako M J, Furman B T, Hall M O. Multiple stressors result in reduced reproductive effort by *Thalassia testudinum* in Florida Bay, USA. Marine Ecology Progress Series, 2020, 647: 65-78.

[76] Bell S S, Fonseca M S, Kenworthy W J. Dynamics of a subtropical seagrass landscape: links between disturbance and mobile seed banks. Landscape Ecology, 2008, 23(S1): 67-74.