

## 海草光合作用研究进展\*

# Review on Research of Seagrass Photosynthesis

范航清<sup>1,2</sup>, 郑杏雯<sup>1,2</sup>

FAN Hang-qing<sup>1,2</sup>, ZHENG Xing-wen<sup>1,2</sup>

(1. 广西红树林研究中心, 广西北海 536000; 2. 广西大学林学院, 广西南宁 530005)

(1. Mangrove Research Center, Beihai, Guangxi, 536000, China; 2. College of Forest, Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530005, China)

**摘要:**生活在潮间带和潮下带海水中的单子叶植物海草,在生理生态方面对海洋沉水环境形成了一系列的适应,其光合作用受到光照、温度、无机碳和盐度等环境因子的影响,其中光照和无机碳常常成为限制因子。为了适应低无机碳的海洋环境,海草具有利用  $\text{HCO}_3^-$  能力,并在光合代谢上形成一定的适应性。全球气候变化与人类活动可以通过改变光照、温度等环境因子进而影响到海草床的演化。

**关键词:**海草 光合作用 环境因子

**中图法分类号:**Q94 **文献标识码:**A **文章编号:**1005-9164(2007)02-0180-06

**Abstract:** Seagrass are endogen plants living in intertidal and subtidal zones develop a series of eco-physiological changes adaptive to submersed sea water environments. This paper reviewed seagrass photosynthesis that is impacted by factors such as light, temperature, inorganic carbon and salinity, of which light and inorganic carbon are the common restriction factors. Seagrass are capable of acquiring  $\text{HCO}_3^-$  as a source of inorganic carbon because of the shortage of inorganic carbon in the seawater. Less available light radiation also restricts the rate of their photosynthesis. Global climate change and human activities would influence the succession of the seagrass beds through variation of environmental elements such as temperature and light etc.

**Key words:** seagrass, photosynthesis, environmental factors

海草是指那些生活在热带到温带海域沿岸浅水中的单子叶植物,是一种开花的草本高等植物,由叶、根茎和根系组成,生长在淤泥质和沙质沉积物上,是唯一在浅海中生长的被子植物。海草常在沿岸潮间带和潮下带浅水中形成海草床,与红树林,珊瑚礁同为典型的海洋生态系统,是全球海洋生物多样性保护的一个焦点问题。

全世界海草约有 50 种,隶属于沼生目(Helobiae)的眼子菜科(Potamogetonaceae)和水鳖科(Hydrocharitaceae),共 12 个属<sup>[1]</sup>。我国分布有 8 属,包括大叶藻属(*Zostera*)、虾形藻属(*Phyllospadix*)、二药藻属(*Halodule*)、海神草属(*Cymodocea*)、针叶藻属(*Syringodium*)、海菖蒲属(*Enhalus*)、海鬘草属

(*Thalassia*)、喜盐草属(*Halophila*)<sup>[2]</sup>。

海草床在海洋生态环境中的作用非常重要,它不仅具有很高的生产力,而且具有重要的生态功能。首先,它提高了浅海生物多样性,为大量海洋生物提供了重要的栖息地和隐蔽保护场所。其次,它是海洋生态系统食物链的重要一环,少数大型动物可以直接啃食海草,而海草更大的贡献是其碎屑可以为微生物利用,从而进入碎屑食物链,为一些小型浮游动物提供食物来源。再次,它可以改善水的透明度,减少富营养质,控制浅水水质;它茂密的叶子和发达的根系可以降低水的流速,加快有机物质和营养物质的沉积,营造了一个相对富营养的底质环境。最近研究表明,海草床在维持全球碳平衡和氮平衡方面也起到重要作用<sup>[3]</sup>。另外,海草也具有一定的经济价值。海草床资源保护区是开发海洋生态旅游的理想场所,成片的海草床是海洋生态养殖业的重要基地。海草还是编织工艺品的重要原料,一些海草的干草还是良好的保温材料 and 隔音材料。

收稿日期:2007-03-08

作者简介:范航清(1964-),男,博士,研究员,主要从事海洋高等植物生态学研究。

\* UNDP/GEF-SOA“中国南部沿海生物多样性管理”,广西 908 专项和广西大学学术带头人基金资助。

国外对海草的研究始于上个世纪初,而我国对海草的研究起步较晚,对海草的调查与研究很少,导致人们对海草在海洋生态系统中的重要性认识不足,缺乏保护海草及其生态环境的意识,更缺乏对海草的保护和管理。近几年,各地的海草床生态环境受到明显的威胁,主要包括围海养虾、海水养殖,拖网挖螺等,使海草呈现衰退的趋势。我国最大的海草床分布在合浦沙田附近海域。2000年我们在防城港市珍珠港的黄鱼万发现约1hm<sup>2</sup>的矮大叶藻(*Zostera japonica*),2003年在珍珠港近岸发现约100hm<sup>2</sup>的二药藻(*Halodule uninervis*)海草床,在北海市的大冠沙养殖排水口发现零星生长的矮大叶藻海草丛。为了保护 and 恢复海草床,必须对海草的光合生理生态特征进行系统的研究。本文将环境因素,如光照、温度、盐度以及水中无机碳浓度与海草光合作用相结合进行论述,重点讨论海草对光照变化和无机碳的利用所呈现的光合生理特性。由于海草生长于海水中,海水中的各种环境因素对其光合作用和生长发育等有重要影响,这些是研究海草光合作用以及光合生理的重要内容,同时也是开展海草研究的基础和热点,这将为海草床生态系统的保护和持续利用提供基础资料。

## 1 光对海草光合作用的影响

### 1.1 海水中光能的可利用性

光是光合作用的发动机,太阳光的获得对于海草光合作用至关重要。光能透过水域,但是光在水中的穿透力比在空气中的小很多。光强随水深显著降低,甚至在十分清澈的海水中,海草在200m以下就已经不能进行光合作用了。除了水的吸收之外,水中的可溶性物质和微粒对光的吸收也使得光在水中减弱更快。不同波长的光在水中被吸收的强度不一样,例如,在纯净的水中,波长在550nm以上的光很容易被吸收<sup>[4]</sup>。由于浅海含有较多的微粒和不溶性有机物,光在浅海海水中的传播比在纯净的深海中要弱。在浅海海水中,光合有效辐射(波长在350nm至700nm)能达到的深度可在几米到几十米之间变化。海草的分布被限制在比较浅的海水中,最大海草分布深度据报道是在水下90m处<sup>[5]</sup>。大多数的海草种类分布在水下20m以上<sup>[6]</sup>。海草定居的最大深度是在能收到4%~29%水表面光的地方<sup>[6]</sup>,平均最大深度是在能收到11%水表面光的地方<sup>[7]</sup>。

### 2.2 海草的光合特征

与陆地植物相比,海草的光合速率是相对低的,海草的光合速率为3~13mgO<sub>2</sub>g/DW/h,陆地C<sub>3</sub>型和C<sub>4</sub>型植物的光合速率则分别为10~75 mgO<sub>2</sub>g/

DW/h和75~175 mgO<sub>2</sub>g/DW/h,海草的这种低光合速率与它完全沉水生活的特征是一致的,是对水下弱光环境的一种适应<sup>[8]</sup>。所以从生理上说,海草属于阴生植物,但是海草的最大光合速率和陆地C<sub>3</sub>型阴生植物(12.5~37.5mgO<sub>2</sub>g/DW/h)相比也是低的,这与其水下光照环境较陆地上的更不稳定有关<sup>[8]</sup>。为了适应这种弱光环境,海草具有较低的光补偿点和光饱和点,如喜盐草属和二药藻属普遍具有较低的光补偿点<sup>[9]</sup>。Drew<sup>[9]</sup>测定*Halophila stipulacea*的光补偿点为9 μE/m<sup>2</sup>/s,而Kenworthy等<sup>[10]</sup>测定*Halodule wrightii*的光补偿点为22 μE/m<sup>2</sup>/s。入射光强在光补偿点以上,植物才能生长,低的光补偿点对海草在低光环境下实现碳的净获有十分重要的意义,较低的光补偿点保证了海草一天中有较长的时间达到净光合作用,来保证其正常生长。

海草的光合特征受到各种因素的影响。例如,光补偿点就会随海草植株地上部分和地下部分生物量的比例的不同而不同,地下部分的生物量比例大,呼吸消耗就多,叶子就需要固定更多的碳来满足整株植物的呼吸消耗,光补偿点就比较高<sup>[11]</sup>。经测定,泰来藻(*Thalassia testudinum*)叶片的生物量占整株生物量的15%,而根、茎等地下部分却占到85%,地下部分的呼吸消耗占到整株呼吸消耗的一半以上;而生长在低潮带的大叶藻(*Zostera marina*),地下部分生物量仅占到整株的20%~26%,其呼吸消耗也仅占到整株的15%以下,所以泰来藻的光补偿点比大叶藻的要高出2倍<sup>[12]</sup>。此外,叶片的厚度也是一个重要因素。Bronn<sup>[13]</sup>对地中海海草的研究表明,光补偿点随叶片组织的厚度增加而增高,因为叶片越厚,叶片呼吸消耗越大,而且叶片越厚,叶片单位组织叶绿素a的含量越低。

生境的不同也会使海草的光合特征有所变化。如*Zostera noltii*和*Zostera marina*,前者分布在高潮线和低潮线之间,低潮时暴露在空气中,而后者却始终会被淹没在水中,*Z. noltii*和*Z. marina*的最大光合速率分别为14mgO<sub>2</sub>g/DW/h和6mgO<sub>2</sub>g/DW/h,光饱和点分别为236μE/m<sup>2</sup>/s和78 μE/m<sup>2</sup>/s<sup>[14]</sup>。可见高光合速率和高光饱和点是*Z. noltii*对强光环境的一种适应。而*Z. marina*随水深最大光合速率逐渐降低的现象也曾经被观察过<sup>[15]</sup>。

底质对海草光合特征也有影响。例如,泰来藻从泥质底质到沙质底质,其叶和根、茎的比例下降,在泥质中,其比例为1:3,在沙泥混合的底质中,其比例为1:5,在沙质中,为1:7;在泥质中,有机质含量高,在沙质中,营养贫乏,需要较为庞大和生长良好的

根系来吸收营养;所以生长在沙质底质中的泰来藻较生长在泥质中的具有更高的光补偿点满足地下部分的呼吸消耗<sup>[16]</sup>。

虽然海草有大部分时间是处在低光环境下,但是由于潮汐的作用,低潮时海草也会暴露在空气中或者是接近水表面,这时海草可以获得充足的光照,甚至达到光饱和。在保持叶片湿润不会失水的情况下,充足的光照可以提高海草的光合速率,但是当阳光过于强烈时,会灼伤海草,甚至是导致死亡。

## 2 温度对光合作用的影响

除了北冰洋沿岸,全世界几乎所有的海岸都有海草分布,因为那里常年冰层覆盖<sup>[17]</sup>。可见海草对温度的适应范围是很大的。海草分为温带性的和热带性的,即温带性的海草能忍受较低的温度,热带性的海草能忍受较高的温度,前者包括大叶藻属、虾形藻属等5个属,后者则包括二药藻属、海菖蒲属、海龟草属、喜盐草属等7个属。总的来说,海草在25~30℃时显示出最大饱和光强的光合作用<sup>[18]</sup>,所能忍受的极端高温在35℃左右,如大叶藻,在低于30℃时,光合作用随温度升高而加快,而在超过35℃的高温时,光合速率骤降<sup>[19]</sup>;泰来藻的最适温度是29℃,在29~32℃,其光合速率明显下降,在33~34℃时,光合速率十分缓慢<sup>[20]</sup>。而在低于25℃时,大多数海草的光合速率开始下降,如二药藻(*Halodule uninervis*),在16~19℃时光合速率明显下降<sup>[21]</sup>。温度对光合作用的影响除了与海草本身有关外,与生长环境也有很大关系。同一个种,由于生境不同,其最适温度及所能忍受的极端温度也有所不同。同样是大叶藻,生活在潮间带的最适温度就比生活在潮下带的要高5℃左右;生长在美国阿拉斯加的大叶藻在-1.8℃时仍然生长良好,生长在地中海沿岸的大叶藻则不能忍受0℃以下的低温<sup>[22]</sup>。

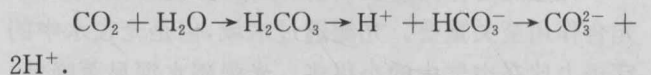
海草光合特征随季节的变化也是一个对温度响应的很好的说明。如生长在墨西哥的泰来藻在夏季最大光合速率能达到350 $\mu\text{molO}_2\text{g/DW/h}$ ,这时的温度为30℃,而在冬季最大光合速率最低仅为50 $\mu\text{molO}_2\text{g/DW/h}$ ,此时的温度为16℃<sup>[23]</sup>。这种季节变化在其它海草中(如分布在气候温和的地中海的种类)也同样观察到<sup>[14]</sup>。但是,在热带海域这种变化则不明显,因为那里温度的年变化并不明显。由此可见,光合作用的季节变化和当地的气温是紧密相连的,说明季节温度的变化是引起这种变化的重要因素之一。

## 3 无机碳对海草光合作用的影响

### 3.1 海水中可利用的无机碳源

在光合作用中,和光一样重要的还有无机碳源。植物体干重中碳占到30%~40%,它包含在对植物体结构和功能十分重要的有机化合物中。充足的 $\text{CO}_2$ 是陆地植物进行光合作用的主要底物,但是在海洋环境中则有所不同。首先,海水中 $\text{CO}_2$ 的浓度比较低。温度是10~20℃时,淡水中 $\text{CO}_2$ 浓度和空气中 $\text{CO}_2$ 浓度几乎相同,但是由于盐度的关系, $\text{CO}_2$ 在海水中的溶解度比在淡水中要低10%~15%,在20℃时,海水中溶解的 $\text{CO}_2$ 是12 $\mu\text{mol/L}$ <sup>[24]</sup>。其次, $\text{CO}_2$ 在海水中的扩散速度比空气中要慢 $10^4$ 倍<sup>[24]</sup>。再次,海草叶子表面的细胞外扩散层又阻碍了 $\text{CO}_2$ 的扩散。这个细胞外扩散层的厚度随水动力和叶子表面的粗糙程度而变化,在水环境较好的时候这个层达到50 $\mu\text{m}$ 厚,但是在自然状态下,水动力不是很好的情况下这个层达到1000 $\mu\text{m}$ <sup>[25]</sup>。另外,附生藻类、淤泥微粒、丝状物等的存在,也会影响这个层的厚度。一个连续的厚的附生生物层会促进这个细胞外扩散层的扩张<sup>[26]</sup>。所以,综上所述, $\text{CO}_2$ 在海洋中很容易成为海草的一种限制因子。

水中 $\text{CO}_2$ 对海草的限制使海草研究者们注意到另外一种在水中比较充足的碳源:重碳酸盐。在水中 $\text{CO}_2$ 不仅可以溶解,还存在以下反应:



但是,在海水中各种形式的无机碳所占的比例并不象上面的方程式所表示的那么均衡<sup>[27]</sup>。当海水pH值为8.2,盐度为35,温度为15℃时,海水中无机碳的主要存在形式为 $\text{HCO}_3^-$ ,占到90%,而溶解的 $\text{CO}_2$ 仅占到0.6%,大约9%是 $\text{CO}_3^{2-}$ ,还有微小的部分是未分解的 $\text{H}_2\text{CO}_3$ <sup>[24]</sup>。 $\text{CO}_2$ 和 $\text{HCO}_3^-$ 的扩散系数是差不多的,但是由于 $\text{HCO}_3^-$ 占的比例大,当海草叶子表面的化合物被叶子表皮细胞耗尽后, $\text{HCO}_3^-$ 比 $\text{CO}_2$ 扩散快得多<sup>[25]</sup>。

### 3.2 海草对 $\text{HCO}_3^-$ 的利用

James等<sup>[28~31]</sup>在对15个海草种类的调查中,发现有9个是将 $\text{HCO}_3^-$ 作为主要碳源的,他们将叶子放在不同pH值的海水中,pH值从6升到9时, $\text{CO}_2$ 含量快速下降,在pH值为9时 $\text{CO}_2$ 几乎为0。在高pH值下,几乎所有的无机碳都转化成 $\text{HCO}_3^-$ 或 $\text{CO}_3^{2-}$ ,随pH值升高, $\text{CO}_2$ 浓度降低,而光合速率却升高。这可以作为海草主要利用 $\text{HCO}_3^-$ 作为碳源的证据。



海草对  $\text{HCO}_3^-$  的利用有着特别的方式。 $\text{HCO}_3^-$  不能象  $\text{CO}_2$  那样以自由扩散的方式容易地通过原生质膜进入细胞,  $\text{HCO}_3^-$  仅可以通过细胞壁却不能通过原生质膜, 因此  $\text{HCO}_3^-$  必须通过特殊载体穿过质膜后被才能被吸收<sup>[32]</sup>。文献[33]对大叶藻光合作用的研究发现, 加入 ATP 酶(ATP-ase)抑制剂使得其光合速率降低, 因为通过特殊的离子泵可使  $\text{HCO}_3^-$  直接进入细胞内, 当 ATP 酶受抑制后,  $\text{HCO}_3^-$  无法进入细胞使得光合速率降低。从文献[33]的实验也可看出, 通过载体主动运输  $\text{HCO}_3^-$  进入细胞的系统也可出现在海草中。但是, 由胞外具活性的碳酸酐酶(carbonic anhydrase, CA)催化  $\text{HCO}_3^-$  转化为  $\text{CO}_2$  扩散进入细胞的机制在海草中则更为普遍, CA 存在于细胞内即叶绿体和细胞质内, 也存在于细胞外, 主要是附在细胞膜的附近。胞外碳酸酐酶的介入加速了  $\text{HCO}_3^-$  向  $\text{CO}_2$  的转化, 可维持  $\text{CO}_2$  恒定不断地向细胞供应以进行光合作用<sup>[34~37]</sup>。文献[38, 39]的实验证明, 在向海草中添加 AZ(一种胞外碳酸酐酶抑制剂)后光合作用降低 50% 以上, 胞外碳酸酐酶对维持较高的光合速率起着十分重要的作用。但是, 这种方式不如通过载体主动运输的效率高, 因为  $\text{HCO}_3^-$  转化为  $\text{CO}_2$  是一个比较缓慢的过程, 并且受到胞外碳酸酐酶数量和活性的影响。然而, 利用  $\text{HCO}_3^-$  的所有这些方式并不是独立进行的, 而是同时进行。文献[40]曾报道并证实大叶藻对  $\text{HCO}_3^-$  的利用同时存在以上两种利用系统。

利用  $\text{HCO}_3^-$  作为碳源的潜力已经在丝粉藻、海菖蒲、二药藻、喜盐草、波喜荡 (*Posidonia*)、针叶藻、大叶藻这 7 个属中证实<sup>[41]</sup>。在泰来藻属和全楔草属 (*Thalassodendron*) 中, 除了泰来藻已经被证实外, 其它种中还需要进一步证实<sup>[41]</sup>。而 *Thalassia hemprichii* 和 *Thalassodendron ciliatum* 则被证实缺乏利用  $\text{HCO}_3^-$  作为碳源的能力<sup>[42]</sup>。

### 3.3 海草的光合代谢途径

大多数海草的光合代谢途径遵循  $\text{C}_3$  型光合代谢途径, 即通过 Rubisco 来催化实现  $\text{CO}_2$  的固定。Rubisco 既能催化 RuBP 与  $\text{CO}_2$  的羧化反应, 又能催化 RuBP 与  $\text{O}_2$  的加氧反应, 所以酶催化反应的方向决定于  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  比值。由于环境常常限制无机碳的利用, 而海草的光合作用又使得水中的  $\text{O}_2$  浓度上升, 使得加氧反应加剧, 羧化反应减弱, 光呼吸增加,  $\text{CO}_2$  固定的效率下降。海草为适应水中低  $\text{CO}_2$  环境并保持较高的光合速率, 最大获得水中的无机碳, 部分海草出现了拟  $\text{C}_4$  型光合代谢途径。在  $\text{C}_4$  型海草的光合代谢途径中, 进入叶肉细胞的  $\text{CO}_2$  在 CA 催化下形成

$\text{HCO}_3^-$ , 在 PEPC 催化下与 PEP 结合, 而 PEPC 与  $\text{HCO}_3^-$  的亲合力极高, 能固定较低浓度的  $\text{CO}_2$ , 而且没有与  $\text{O}_2$  的竞争反应, 因此固定  $\text{CO}_2$  的效率高; 最后, 其羧化产物转移到维管束鞘细胞时, 发生脱羧反应, 释放  $\text{CO}_2$ , 使维管束鞘细胞有相对较高的  $\text{CO}_2$  浓度, 然后在叶绿体中进入卡尔文循环, 促进 Rubisco 催化的羧化反应, 而抑制加氧反应, 降低了光呼吸。 $\text{C}_4$  型海草的光合代谢途径能更有效地固定进入细胞的  $\text{CO}_2$ , 而直接利用  $\text{HCO}_3^-$  作为碳源的种类则具有更高的羧化效率, 因为它进入细胞后可以直接与 PEP 结合, 而不用经过 CA 催化。在有光的条件下,  $\text{C}_4$  型海草的光合代谢过程几乎没有  $\text{CO}_2$  的损失, 所以,  $\text{C}_4$  型海草在高光强和高温下有较高的光合效率, 它具有高的最适温度 ( $30\sim 40^\circ\text{C}$ ), 正常情况下很难达到光饱和, 以及低的二氧化碳补偿点 ( $0\sim 10$ ), 但是,  $\text{C}_4$  型海草的这种“ $\text{CO}_2$  泵”的运转是消耗 ATP 的, 在光强较弱以及温度较低的情况下就体现不出优势。所以, 大多数海草主要还是遵循  $\text{C}_3$  型光合代谢途径, 只是在环境胁迫时一些海草种类能够激活  $\text{C}_4$  型光合代谢途径, 使其  $\text{CO}_2$  光合补偿点降低而克服光呼吸并增加对无机碳获取的能力。通常这种  $\text{C}_4$  型光合代谢途径是伴随着  $\text{C}_3$  型光合代谢途径发生的, 当然也有以  $\text{C}_4$  型光合代谢途径为主的种类, 如 *Cymodocea nodosa*<sup>[43]</sup>。

## 4 盐度对海草光合作用的影响

海草长期生活在海水中, 能够适应一定盐度的海水, 这是对盐生生境形成的一种适应。由于种类和生境不同, 海草对盐度的忍耐程度也不一样。文献[44]对大叶藻的研究发现, 在淡水和 2 倍正常海水盐度的海水中几乎不能进行光合作用, 而在正常盐度海水中光合速率达到最大, 在 4 倍海水盐度的海水中, 其叶子在 24h 内死亡。文献[45]对美国佛罗里达泰来藻的研究表明, 在盐度为 6 时, 泰来藻的生产力极低, 随盐度升高, 其生产力增加, 叶长及生物量也增加, 并认为盐度的降低是造成当地海草床衰退的主要原因之一。而文献[46]对美国得克萨斯州的海草床的研究发现, 二药藻是最能耐盐的一种海草, 因为它经常处于较浅的河口区, 而那里的盐度变化比较大, 其耐盐性体现了对生境的适应。喜盐草 (*Halophila ovalis*) 经常与其他海草混生, 对盐度的适应范围最窄, 而针叶藻 (*Syringodium isoetifolium*) 和泰来藻则表现出对盐度的中度适应, 介于二药藻和喜盐草之间<sup>[47, 48]</sup>。

从生理方面对海草的耐盐性进行研究的报道的并不多, 在最近对大叶藻耐盐生理的研究中, 有一些

比较有意义的发现,比如,其质膜  $H^+$ -ATPase 远比其液泡膜  $H^+$ -ATPase 重要,即主要通过质膜  $H^+$ -ATPase 及  $Na^+/H^+$  反转酶的共同作用拒盐<sup>[49]</sup>。另外,大叶藻中离子区域化是发生与不同类型细胞之间的,即由光合细胞向薄壁细胞转运<sup>[49]</sup>。再者,由于海水盐度的长期适应,其胞内酶可能具有了一定的耐盐能力<sup>[50]</sup>。但是,上述情况是否在其他海草中也存在,这有待于进一步研究证实。

## 5 问题和展望

海草床是典型的滨海湿地生态系统,它是浅海海域中一个很重要的生产者,它的成败对整个浅海生态系统的影响至关重要。上个世纪,世界范围的海草床经历了几次大的衰败,对当地的生态环境以及人类的生活都带来很多不利影响,引起了不少学者的关注。如广西合浦的海草床的分布面积在 1987 年到 2001 年这 14 年间,海草面积逐年下降,8 个重要海草床的平均面积已经从 1987 年的  $104.5 \text{ hm}^2$  下降到 2001 年的  $28.7 \text{ hm}^2$ <sup>[51]</sup>。所以目前海草的保护和恢复是海草研究工作的重心,而光合生理生态的研究作为海草的基础研究更是重中之重。

目前普遍的一个观点认为,海草的衰退很大程度是因为水中光的减弱。光减弱很大程度上和人类活动有关。海岸带城市化,大规模的开垦和缺乏保护,各种养殖和捕捞活动的开展使得大量的污水排放进入海里,一方面水中悬浮颗粒增加,另一方面是导致了水体的富营养化,营养物的增加刺激了浮游植物的生长,使海水透明度降低,而由此产生的光照不足导致了海草的衰败。此外,还应引起我们注意的是:藻类和海草在光能方面的竞争。藻类因其结构简单,呼吸消耗低而具有很低的光补偿点,所以在弱光环境下它比海草具有更强的竞争力。而由富营养化所引起的海草叶子上附生藻类的增加也使得海草的光合面积减少。目前附生藻类生物量原位测定技术还不成熟,关于藻类对海草在光利用方面的影响机制和模型研究较少,以后应给予更多的关注。

全球气候变化对于海草也颇有影响。全球变暖使得海水的温度也随之升高。虽然海草对于温度有一定的耐受范围,但是对于温度变化却是十分敏感的。短期内的温度升高也许海草还可以适应,但是长期的高温会使它们的光合作用、呼吸作用等一些生理活动发生变化,而这些变化则很有可能改变它们的分布和丰度等。海草对极端温度的耐受程度已经做过比较多的研究,而长期的温度升高对海草的光合生理方面的影响还没有做过研究,今后应建立一些模型来对这方面

进行预测。

海洋在全球碳循环中起着十分重要的作用。海草的光合作用不仅使海洋中的  $CO_2$  分压下降,还可以利用海水的重碳酸盐,使海水的 pH 值上升,促进大气中的  $CO_2$  向海水扩散。而今,大气中的  $CO_2$  增加,使得水中溶解的  $CO_2$  增加,pH 值上升,引起不同无机碳形态间比例的变化,作为浅海生态系统重要的生产者的海草不可避免地要经受这些物理化学因素变化的影响。文献<sup>[52]</sup>对大型海藻研究发现,长期的高浓度  $CO_2$  使大多数的海藻光合能力降低。但是对于海草可能会有所不同,因为通常认为对于海草来说,海水中存在碳源不足的情况。无机碳含量的增加理论上说应该可以加快海草的光合作用,但是也可能存在对其他生理活动产生影响而降低光合作用的现象。所以,海草对不断升高的  $CO_2$  浓度的响应也是今后我们光合生理研究工作的重点。

## 参考文献:

- [1] PHILLIPS R C, MENEZ E G. Seagrass[M]. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1988: 32-33.
- [2] 杨宗岱. 中国海草的生态学研究[J]. 海洋科学, 1982, 2: 34-37.
- [3] DUARTE C M, CEBRIAN J. The fate of marine autotrophic production [J]. Limnology and oceanography, 1996, 41: 1758-1766.
- [4] KIRK J T O. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1983: 540-545.
- [5] DEN HARTOG C. The seagrass of the world[M]. Amsterdam: North Holland Publishing Company, 1970: 234-240.
- [6] DENNISON W C, ORTH R J, MOORE K A, et al. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation[J]. BioScience, 1993, 43: 86-94.
- [7] DUARTE C M. Seagrass depth limits[J]. Aquatic Botany, 1991, 40: 363-377.
- [8] ERFTEMEIJER P L A, OSING R, MARS A E. Primary production of seagrass beds in South Sulawesi: a comparison of habitats, methods and species[J]. Aquatic Botany, 1993, 40: 67-90.
- [9] DREW E A. Physiological aspects of primary production in seagrass[J]. Bol, 1979, 7: 139-150.
- [10] KENWORTHY W J, FONSECA M S. Light requirement of seagrass *Halodule wrightii* and *Syngodium filiforme* derived from the relationship between diffuse light attenuation and maximum depth distribution[J]. Estuaries, 1996, 19: 47-54.
- [11] ZIEMAN J C. Quantitative and dynamic aspects of the ecology of turtle grass *Thalassia testudinum* [J].

- Estuaries, 1975, 1: 541-562.
- [12] DENNISON W C, ALBERTE R C. Role of daily light period in the depth distribution of *Zoster marina* (eelgrass)[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1985, 25: 51-61.
- [13] BRONN J J W M. Growth patterns of some tropical Indo West-Pacific seagrasses[J]. Aquatic Botany, 1987, 28: 39-61.
- [14] VERMAAT J E, VERHAGEN F C A. Seasonal variation in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem; coupling demographic and physiological patterns[J]. Aquatic Botany, 1996, 52: 259-281.
- [15] DENNISON W C, ALBERTE R S. Photoadaptation and growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) transplants along a depth gradient [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1986, 98: 265-282.
- [16] WARD L G, KEMP W M, BOYTON W R. The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embayment [J]. Marine Geology, 1984, 59: 85-103.
- [17] ROBERTSON J I, MANN K H. Disturbance by ice and life-history adaptations of the seagrass *Zostera marina* [J]. Marine Biology, 1984, 80: 131-141.
- [18] LENSCHNER C, REES U. CO<sub>2</sub> gas exchange of two intertidal seagrass species *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem during emersion [J]. Aquatic Botany, 1993, 45: 53-62.
- [19] BIBEL R, MCROY C P. Plasmatic resistance and rate of respiration and photosynthesis of *Zostera marina* at different salinities and temperatures [J]. Mar Biol, 1971, 8: 48-56.
- [20] ZIEMAN J C. The effects of a thermal effluent stress on the seagrasses and macro-algae in the vicinity of Turkey Point, Biscayne Bay, Florida [M]. Ph D Dissertation, Univ Miami, Coral Gables, Fla: 1970: 129.
- [21] KENWORTHY W J, DURAKO M J, FATEMY S M R, et al. Ecology of seagrasses in northeastern Saudi Arabia 1 year after the Gulf War oil spill [J]. Mar Poll Bull, 1994, 27: 213-222.
- [22] MCROY C P. Eelgrass under arctic winter ice [J]. Nature, 1969, 224: 818-819.
- [23] HERZKA S Z, DUNTON K H. Seasonal photosynthetic patterns of the seagrass *Thalassia testudinum* in the western Gulf of Mexico [J]. Marine Ecology Progress Series, 1997, 152: 103-117.
- [24] DRING M J. The Biology of Marine Plants [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1982: 346-372.
- [25] LAKKUM A W D, MCCOMB, S A SHEPHERD. Biology of Seagrasses [M]//LAKKUM A W D, ROBERTS G, KUO J, et al. Gaseous movement in seagrasses. Amsterdam: Elsevier, 1989: 686-722.
- [26] SAND-JENSEN K, REVSBECH N P, JØRGENSEN B B. Microprofiles of O<sub>2</sub> in epiphyte communities on submerged macrophytes [J]. Marine Biology, 1985, 89: 55-62.
- [27] STUMM W, MORGAN J J. An introduction emphasizing chemical equilibria in natural waters [J]. Aquatic Chemistry, 1981, 2: 178-184.
- [28] JAMES P L, LARKUM A W D. Photosynthetic inorganic carbon acquisition of *Posidonia australis* [J]. Aquatic Botany, 1996, 55: 149-157.
- [29] BEER S, REHNBERG J. The acquisition of inorganic carbon by the seagrass *Zostera marina* [J]. Aquatic Botany, 1997, 56: 277-283.
- [30] BJORK M, WEIL A, SEMESI S, et al. Photosynthetic utilization of inorganic carbon by seagrasses from Zanzibar, East Africa [J]. Marine Biology, 1997, 129: 363-366.
- [31] INVERS O, PEREZ M, ROMERO J. Bicarbonate utilization in seagrass photosynthesis; role of carbonic anhydrase in *Posidonia oceanica* (L.) and *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1999, 235: 125-133.
- [32] RASCIO. The underwater life of secondarily aquatic-plants; some problems and solution critical Review in Plant Science [J]. Aquatic Botany, 2002, 21: 401-427.
- [33] BEER S, REHNBERG J. The acquisition of inorganic carbon by the seagrass *Zostera marina* [J]. Aquatic Botany, 1997, 56: 277-283.
- [34] NEWMAN J R, RAVEN J A. Carbonic anhydrase in *Ranunculus penicillatus* spp. Pseudofluitans; activity, location and implication for carbon assimilation Plant Cell and Environment [J]. Plant Physiology, 1993, 16: 491-500.
- [35] SILTEMEYER D, SCHMIDT C, FOCK H P. Carbonic anhydrase in higher plants and aquatic microorganisms [J]. Plant Physiology, 1993, 88: 179-190.
- [36] RAVEN J A. Photosynthesis in aquatic plants [M]//SCHULZE ED, CALDWELL M, eds. Ecophysiology of photosynthesis, part c: plant performance in the field. Berlin, Springer-Verlag Press 1995: 299-318.
- [37] RASCIO N, CUCATO F, DALLA V F, LARCHER W. Structural and functional features of the leaves of *Ranunculus trichophyllus* Chaix, a fresh-water submerged macrophyte [J]. Plant Cell and Environment, 1999, 22: 205-212.

(下转第 192 页 Continue on page 192)



- POLZ, et al. Triploblastic relationship with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cyclophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: a combined approach of 18S rDNA sequences and morphology[J]. Syst Biol, 2000, 49(3): 539-562.
- [46] RONALD A JENNER, FREDERICK R SCHRAM. The grand game of metazoan phylogeny: rules and strategies[J]. Biol Rev, 1999, 74: 121-142.
- [47] KEVIN J PETERSON, DOUGLAS J EERNISSE. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences[J]. Evolution & Development, 2001(3): 170-205.
- [48] SCHELTEMA A H. Aplacophora as progenetic aculiferans and the coelomate origin of mollusks as the sister taxon of sipuncula[J]. Biol Bull, 1993, 184: 57-78.
- [49] BOORE JEFFER L, STATON JOSEPH L. The mitochondrial genome of the sipunculid *Phascolopsis gouldii* supports its association with Annelida rather than Mollusca[J]. Mol Biol Evol, 2002, 19: 127-137.
- [50] BABA K. General sketch of the development of a Solenogastre, *Epimenia verrucosa* (Nierstrasz)[J]. Misc Repts Res Inst Nat Res, 1951, 19-21: 38-46.
- [51] VAN DONGEN C A M, GEILENKIRCHEN W L M. The development of *Dentalium* with special reference to the significance of the polar lobe I, II and III. Division chronology and development of the cell pattern in *Dentalium dentale* (Scaphopoda) [J]. Proc K Nederl Akad Wetens Ser C, 1974, 77: 57-100.
- [52] STATON JOSEPH L. Phylogenetic analysis of the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 gene from 13 sipunculan genera: intra- and interphylum relationships [J]. Invertebrate Biology, 2003, 122(3): 252-264.

(责任编辑: 韦廷宗)

(上接第 185 页 Continue from page 185)

- [38] MILLHOUSE J, STROTHER S. The effect of pH on the inorganic carbon source for photosynthesis in the seagrass *Zoster mulleri* Imisch ex Aschers [J]. Aquatic Botany, 1986, 24: 199-209.
- [39] BEER S, BJORK M, HELLBLOM F, et al. Inorganic carbon utilization in marine angiosperms (seagrass) [J]. Function Plant Biology, 2002, 29: 349-354.
- [40] HELLBLOM F, BEER S, BJORK M, et al. A buffer sensitive inorganic utilization system in *Zostera marina* [J]. Aquatic Botany, 2002, 69: 55-62.
- [41] DURAKO M J. Photosynthetic utilization of CO<sub>2</sub> and HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> in *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) [J]. Marine Biology, 1993, 115: 378-380.
- [42] ABEL K. Inorganic carbon source for photosynthesis in seagrass *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers [J]. Plant Physiology, 1984, 76: 776-781.
- [43] REISKIND J B, MADAEN T V, VAN GINKEL L C, et al. Evidence that inducible C<sub>4</sub>-type photosynthesis is a chloroplastic CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism in *Hydrilla*, a submersed monocot [J]. Plant Cell and Environment, 1997, 20: 211-220.
- [44] BIEBEL R, MCROY C P. Plasmatic resitance and rate of respiration and photosynthesis of *Zostera marina* at different salinities and temperatures [J]. Mar Biol, 1971, 8: 48-56.
- [45] PETER H DOERING, ROBERT H. Experimental Studies on the Salinity Tolerance of Turtle Grass, *Thalassia testudinum* [J]. Chamberlain, 2000, 5: 68-75.
- [46] SIMMONS E G. An ecological survey of the upper Laguna Madre of Texas [J]. Publ Inst Mar Sci Univ, 1957, Texas 4: 156-200.
- [47] MCMAHAN C A. Biomass and salinity tolerance of shoalgrass and manatee grass in Lower Laguna Madre, Texas [J]. Wildlife Manag, 1968, 32: 501-506.
- [48] R J REINOLD AND W H QUEEN. Ecology of Halophytes [M]. MCMILLAN C. Salt tolerance of mangroves and submerged aquatic plants. New York: Academic Press, 1974: 379-390.
- [49] FUKUHARA T, PAK J Y, OHWAKI Y, et al. Tissue-specific expression of gene for a putative plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in a seagrass [J]. Plant physiol, 1996, 110: 35-42.
- [50] 叶春江, 赵可夫. 高等植物大叶藻研究进展及其对海洋沉水生活的适应 [J]. 植物学通报, 2002, 19(2): 184-193.
- [51] 邓超冰. 北部湾儒艮及海洋多样性 [M]. 南宁: 广西科学技术出版社, 2002: 45-52.
- [52] 邹定辉, 高坤山. 高 CO<sub>2</sub> 浓度对大型海藻光合作用及有关过程的影响 [J]. 生态学报, 2002, 22(10): 1750-1757.

(责任编辑: 邓大玉)