

毛伟,赵杨赫,何博浩,等.海草生态系统退化机制及修复对策综述[J].中国沙漠,2022,42(1):87-95.

海草生态系统退化机制及修复对策综述

毛伟,赵杨赫,何博浩,贾碧莹,李卫东

(海南大学 生态与环境学院,海南 海口 570228)

摘要:人类活动和全球气候变化使得海草生态系统快速退化,形成大面积“海底荒漠”,降低了海草生态系统的生态服务功能。近年来,由于各国政府对海洋资源的逐渐重视,海草生态系统的修复进入了一个新的历史阶段。然而,目前成功修复退化海草生态系统的案例很少,急需修复生态学理论对海草修复实践进行指导。基于此,本研究系统论述了海草修复的意义、难点和问题,详细阐述了人类活动和气候变化对海草生态系统影响的交互作用及其复杂性,并整合不同研究尺度的海草修复现状和相关理论,提出针对性的海草生态系统修复对策。本研究有助于形成海草生态系统修复理论体系,为海草生态系统修复提供理论指导。

关键词:退化机制;生态修复;生态安全;海草;群落构建

文章编号: 1000-694X(2022)01-087-09

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2021.00161

中图分类号: S153;P748

文献标志码: A

0 引言

工业革命以来的人类活动和全球气候变化导致海草生态系统退化,形成大面积“海底荒漠”,严重影响了海岸带生态安全和海洋生物多样性^[1-2]。因此,修复退化海草生态系统成为当前生态研究的热点。海草是能在海洋中完成开花的高等植物,属单子叶植物纲泽泻目,目前全球已知海草种类约70种,隶属6科13属。海草通过阻挡海浪、减缓水流、促使悬浮颗粒沉降,并防止沉积物再悬浮,从而提高水体的透明度,有效改善海洋水体环境^[3-5]。海草生态系统具有改善养分循环和食物网结构、保护海岸、维持滨海生态系统高生物多样性等重要的生态系统功能,且海草生态系统作为典型的蓝碳生态系统,具有极高的生产力和固碳能力^[6],单位面积固碳能力是热带雨林的35倍。因此,系统论述海草生态系统退化机制和修复对策具有重要意义。

1 海草退化现状

海草分布区域遍布全球163个国家受保护的近海岸区域,全球海草主要分布区有6个,分别为热带

印度-太平洋区、热带大西洋区、温带北太平洋区、温带北大西洋区、地中海区及温带南大洋区,总面积约31.9万km²^[5,7]。人类活动(过度养殖、挖掘和排污等)导致全球海草分布面积急剧减少。另外,海洋热浪、台风等极端气候事件也造成海草生态系统严重退化^[8-9]。海草生态系统已成为地球上受威胁最严重的生态系统之一,且大多数被破坏的区域极难恢复。根据2003年联合国环境规划署出版的《世界海草地图集》,1993—2003年,全球海草分布面积缩减率高达15%^[9-10]。这种缩减表现为海草分布面积的减少和海草盖度的降低,且海草分布面积变化也间接威胁到其他海洋生物的生存,导致海洋生物多样性降低、近海岸生态系统结构不完整及功能不健全甚至丧失。因此,需要了解不同研究尺度海草生态系统的退化现状,系统研究退化机制,并构建新的计算方法对退化海草生态系统进行风险评价^[11-12]。

2 海草生态系统退化的影响因素

2.1 人类活动

不合理的渔业活动是引起海草退化的主要因

收稿日期:2021-11-12; 改回日期:2021-12-27

资助项目:海南省重大科技计划项目(ZDKJ202008);海南大学科研启动项目(KYQD20035)

作者简介:毛伟(1983—),男,江西余江人,教授,研究方向为生态系统生态学。E-mail: maowei@hainanu.edu.cn

通信作者:李卫东(E-mail: 994362@hainanu.edu.cn)

素。退潮后在海草分布区域的捕捞活动致海草被连根拔起,对海草的生长造成毁灭性影响。挖取贝类等软体动物以及频繁的渔船往来会影响底质环境,造成海草底质的流失,悬浮颗粒增加,水体透明度降低,进而影响海草的生长发育^[13-14],最终导致海草生态系统出现大面积退化。近海岸养殖废水的随意排放导致海水富营养化,海水富营养化将导致海草分布面积减少^[2]。此外,围海造陆与疏浚工程等海洋工程对于海草的影响不容忽视。海洋工程破坏海岸的地形地貌,导致海草原生境遭受破坏,水动力和沉积物运动发生变化^[15]。海草退化生态系统的沙质等底质在退潮时裸露在空气中,更容易受到类似海岸带的风蚀^[16-19],导致海草底质的持续退化。大型海洋工程会对海草进行掩埋^[15],致使海草出现大规模突然死亡,同时改变局地径流和养分输送,影响邻近海域海草的局地环境,导致其出现退化。

2.2 全球气候变化

全球气候变化(全球变暖、海平面上升、海洋热浪和海洋酸化等)对海草的分布、生产力与群落组成都将产生影响。需要注意的是,全球变化因素对海草的影响存在耦合效应,例如CO₂增加和海平面上升、CO₂增加和全球变化等。CO₂的大量排放导致海洋pH和海水碳酸盐系统发生变化,进而影响海草生长^[20]。随着全球气候变化,极端降雨(包括干旱和洪水事件)正在增加^[21],降雨和相应的地表径流异常将导致光照强度和盐度在短期内发生明显变化^[22],对沿海环境(例如海草生境)产生重大影响,并且与海平面上升共同影响海草生长。温度对不同的海草物种影响不同,大部分海草的最适生存温度为25—30℃^[23],高温会减少其物种多度和生长状况。在过去的50年,澳大利亚东南和西南海岸的气温上升幅度超过了全球平均水平,对该区域的海草物种产生影响^[24]。例如,海洋热浪在短期内即可显著降低南极根枝草(*Amphibolis antarctica*)的叶生物量,且这种影响随着时间积累可减低海草地下生物量^[10]。

2.3 人类活动和自然因素的耦合作用

人类活动和全球气候变化对海草的影响往往存在交互作用,且交互作用对海草的影响较为复杂。近岸养殖输入的过量营养盐和全球CO₂增加均

会显著影响海草生长,但二者交互作用对海草生长的影响存在不同的解释。有人认为养殖带来的海水富营养化给海草输入充足的氮磷,一定程度上缓解了海草生长时的氮限制。养分可利用性会影响海草CO₂富集的结果^[25],这是因为碳代谢的许多过程(光合作用以及有机酸和淀粉的形成^[26-27])都依赖于养分的可用性^[28]。海洋酸化会增加海草叶的碳氮比(C:N ratio)^[29],表明海洋水体中CO₂增加将导致植物氮限制^[30]。因此,理论上养殖输入的氮可以缓解海草因海洋CO₂增加带来的氮限制,增强海草对海洋酸化的适应能力^[31-32]。另一种观点是,养殖带来的富营养化将与海洋酸化一起共同促进其他海洋植物(例如浮游植物和海草附生植物)的生长。这些海洋植物将与海草争夺资源(光、养分和可溶性无机碳等)^[33]。例如在CO₂和营养盐增加后,CO₂增加导致海草附生植物珊瑚藻减少同时草皮藻增加^[13]。海洋酸化下强而持续的海水富营养化会通过改变竞争性附生植物(competing epiphytic)和漂移藻类(drift algae)的盖度和物种组成来间接影响海草的生长^[28,34]。因此适度的富营养化可能会增强氮限制情况下海草对CO₂增加的响应,提高生产力,同时防止叶组织中的养分失衡^[35],但过量的氮磷输入将促进浮游植物和附生植物的生长,影响海草生长。气候变化和人类活动的交互作用较为复杂,例如全球变暖和填海工程等之间的交互作用,养殖引起的富营养化和极端降水之间的交互作用等都较为复杂,未来需要更多针对人类活动和全球变化对海草交互作用的系统性研究。

3 修复海草生态系统的意义

3.1 提升海洋生物多样性

海草生态系统可以由单一海草物种与周围环境组成的生态系统,也可以是由多个海草物种与周围环境构建的生态系统。在温带地区,通常一种或几种海草植物占主导地位,如北大西洋的鳎草(*Zostera marina*),而在热带地区,组成海草生态系统的物种通常更加多样化。有研究表明,在菲律宾记录的海草生态系统中海草物种的丰富度最高可达13种。

修复海草生态系统本身将提升海草生态系统的物种多样性,而且有助于增加其他海洋生物的多样性。健康的海草生态系统是生物多样性较高的

生态系统,可以容纳数百种来自几乎所有门的相关物种,例如各种鱼类、附生和自由生长的大型藻类、软体动物和线虫等^[36-37]。海草是食物链中的一个重要环节,为包括绿海龟、儒艮、海牛、鱼、海胆和螃蟹在内的数百种物种直接或间接地提供食物^[38]。修复海草生态系统需要综合考虑邻近的红树林或珊瑚生态系统,例如一些以海草为食的鱼类在邻近的红树林中抚养幼鱼,这些鱼类往返于海草和红树林生态系统。海草可为原本没有任何植被的地区提供自然栖息地。由于水体生境的立体结构,许多物种占据海草栖息地以躲避和觅食^[39]。据估计,有17种珊瑚礁鱼的整个幼年期仅在海草生态系统中度过^[40]。因此,修复海草生态系统有助于增加红树林和珊瑚生态系统的生物多样性,反之亦然。

3.2 保障海岸带的生态安全

海草为沿海居民提供重要的生态系统服务,保障了海岸带的生态安全^[41]。海草被认为是生态系统工程师^[7],这是由于海草改变了它们周围的环境。许多海草物种产生庞大的根形成根茎地下网络,可以稳定沉积物并减少海岸受到侵蚀^[42],还可为沉积物充氧,进而为沉积物中的底栖生物提供适宜的环境^[37]。海草可以富集重金属、沉淀污染物和消耗过量营养物质,最终提高海水水质^[43-44]。通常海草具有较大的叶片,可减弱海水的运动,从而减少了波浪能,降低海岸受到海水的侵蚀。此外,由于海草是水下植物,它们会产生大量的氧气,提升海水中的含氧量,促进其他海洋生物的生长^[38],提升海草生态系统的稳定性。

3.3 有助于碳中和

海草生态系统是地球上生产力最高的生态系统之一。海草、附生植物和大型藻类等通过光合作用固定碳并存储在生物体内,并通过分解作用使大量有机碳稳定存储于厌氧环境的沉积物中^[5,45]。海草产生的大量纤维和木质素类物质(根和根茎)能够形成数米甚至十几米的海草碎屑物层,固碳能力较高。只要海草生态系统的植被不被完全破坏,存储于沉积物中的碳就可能被封存数百年。全球CO₂排放9 400 Tg C·a⁻¹,海草捕获的CO₂约占0.3%,是海洋生态系统捕获的10%,大约27.4 Tg C·a⁻¹^[5];但对海草生境破坏带来的CO₂排放高达300 Tg C·a⁻¹^[46],占

全球CO₂排放的3.2%。这些研究可表明修复退化海草生态系统或保护退化中的海草生态系统均会增加海草碳汇。此外,海草生态系统碳汇主要包括海草碳汇、底栖生物碳汇和沉积物碳汇等,因此修复和保护海草生态系统还可以增加海草生态系统中的3种主要碳汇,更好地助力碳中和。

4 不同研究尺度海草修复问题与对策

海草生态系统正在以惊人的速度消失,然而目前成功修复海草生态系统的案例零星可数。近年来,随着各国政府对蓝碳等海洋资源的重视,使海草的修复进入了一个新的时代。因此,有必要从多个研究尺度深入分析海草生态系统的退化机制,整合多尺度的研究方法和理论,系统论述修复的对策,为海草生态系统的修复提供更合理的理论指导。

4.1 海草基因尺度修复问题与对策

海草在完全适应淹没于海水环境以后,其结构和生理发生改变。例如,海草失去了对应陆地单子叶植物的几个特征(气孔结构发生变化),但同时也获得了大型藻类的一些特征(相似的细胞壁组成)。陆地生态系统进行修复时经常考虑遗传学的原理^[47-48],但是海洋生态系统的修复则很少考虑遗传的因素。研究表明,使用适合当地生境的海草物种(包括繁殖体和种子)有助于海草修复^[48]。在选择用于修复的海草物种时,还需考虑遗传多样性。例如在西澳大利亚科克本海岸,科学家成功修复了退化的海草生态系统,主要原因在于移栽的海草来源于高遗传多样性的样地^[49]。

在基因尺度进行修复时需要考虑以下4个关键问题:①选择的海草物种具有足够高的遗传多样性,以保证修复的海草种群或群落面对环境变化时具有足够高的恢复力;②尽可能选择当地乡土物种,以确保它最适合当地生境条件;③用于修复的海草来源为种子多或繁殖体多的海草生态系统,以避免近交衰退;④构造基因复合体,确保海草对局地环境的适应能力,以避免遗传后代突然失去适合度而迅速退化^[50]。新的测序方法的发展使得我们可以获取更多海草基因组的信息,并通过基因表达将海草基因与海草的功能性状联系起来^[51]。选择用于修复的海草物种时,需要考虑其基因在不同环

境(高温、高盐度和低光照强度)中的表达水平。从基因角度研究海草生态系统修复将有助于深入了解海草如何应对不断变化的气候条件,并构建具有更高适应能力和恢复能力的海草生态系统。

4.2 海草个体尺度修复问题与对策

许多海草修复失败的例子可能是由于没有考虑海草生长所需的基本条件,例如光强、养分和沉积物类型等。将海草从原生生境移栽到不适宜生存的生境中,其很难在短期内适应新的生境而健康生长并完成生活史。因此,由于生境条件的突然改变,包括光照强度降低(通常是由于淤泥和浮游植物大量繁殖引起的混浊)、陆源污染带来的富营养化以及更易流动的沉积物和水流^[52],移栽的海草大多生长状况不佳。因此,通过移栽在短期内快速修复退化海草生态系统困难较大。

不同海草物种具有不同的植物功能性状(生活史对策、种子大小和繁殖时间和叶片养分含量等),这些性状有助于海草适应不同的环境。例如,南极根枝草产生“胎生”幼苗,其基部有一个“抓钩”,可以自然地与成熟海草的枝条和裸露的根茎缠在一起。针对这一特点,在裸露的海底沙地进行修复时,可以在海底放置纤维粗麻袋用以拦截南极根枝草的幼苗并促进它们的生长^[53-54];此外,海草的种子在修复海草生态系统时具有巨大的潜力,海草的种子易于运输和储存,可以有效地运送到大面积退化区域,而且相比繁殖体移栽,种子具有更高水平潜在遗传变异。然而种子也有其劣势,首先很多海草物种的种子难以采集,其次新建立的幼苗通常根和根茎发育不良,更容易被波浪和水流冲走^[55]。因此仅仅依靠海草种子和幼苗进行的修复大多未获全面成功^[56-57]。由于海草会无性繁殖,通过分蘖枝条进行扩散,因此,海草克隆体的移栽成为了海草修复的方法。然而虽然海草具有较广的分布范围,但是海草对生长环境的沉积物状况要求较高,移栽的海草较难适应新的环境从而完成生活史。研究表明,在海草原生生境和异地移栽区域同时给沉积物添加氮肥和磷肥,氮磷对海草地上部分影响较小,反而影响其根系的发育^[58]。因此,对海草个体尺度的修复需要找准有利于提升修复成功率的海草功能性状,针对海草不同的功能性状设计更有效的修复方法,提升海草个体存活率。

4.3 海草群落尺度修复问题与对策

对通过移栽海草进行修复而言,无论是种子、幼苗还是成株,都必须通过生物和非生物因素的调控。这种调控可以是自上而下,也可以是自下而上^[59]。研究表明自下而上的调控对海草生长既有正面影响,也有负面影响。养分添加促进了鳗草的生长,但对波喜荡草属(*Posidonia*)海草的生长几乎没有帮助^[60]。养分添加试验表明,高的养分通过与海草生态系统中动物的自上而下的调控作用间接影响海草生长。例如,高密度的双壳类动物通过其富含氮和磷的生物沉积物对龟裂泰莱草(*Thalassia testudinum*)的生长产生正面影响,可在刺激固氮方面具有一定作用^[61]。作为回报,*Thalassia testudinum*为这些双壳类动物提供庇护场所。生物因素可通过将海草连根拔起、用沉积物掩埋海草等方式对移栽海草产生负面影响^[62]。将种子埋入所需的深度促进发芽,或埋得太深以致发芽幼苗无法到达沉积物表面,从而对种子产生正面或负面的影响^[63-64]。底栖生物可改变沉积物表面特征(坑、洞穴、土丘和波纹),在一定程度上保护种子不被水流带走,促进种子保留在海草生境中^[64]。

在海草修复项目中,植物物种之间的相互作用通常被低估,但最近的研究表明并非如此。研究发现鳗草种子播撒到川蔓草(*Ruppia maritima*)群落中时,其生长不如放置在裸沙上,除非它们被掩埋在沉积物中^[65]。这是因为 *Ruppia maritima* 群落中的其他生物在 *Zostera marina* 种子被掩埋前将其采食。演替的思路很适合应用于海草修复,例如,演替后期物种依赖于演替早期物种实现的环境改变。在南澳大利亚的温带海岸,生长迅速的喜盐草属(*Halophila*)海草通常最早出现在裸沙上,被认为可稳定沉积物、增强繁殖体的生长,有助于演替后期海草物种(鳗草属、根枝草属、波喜荡草属)的出现和生长^[66]。在南澳大利亚的温带海岸线上成功修复了 *Amphibolis* 群落,其核心方法是在海底使用充满沙子的粗麻布袋以稳定沉积物,有效地替代了早期演替所起到的作用,促进了 *Amphibolis* 属海草的生长^[66]。在修复特定海草群落时,不同物种之间的竞争作用很少见于报道。然而,研究表明,快速生长的莱氏二药草(*Halodule wrightii*)比生长较慢的龟裂喜盐草可更快地获取地下资源^[14,67],即莱氏二药草抑制了龟裂喜盐草的地下根系的发育。因此,在群落尺度修复海草需要综

合考虑海草群落的生物调控因素、物种之间的竞争和互利关系以及物种所属的不同演替阶段等因素,选择合适的物种构建海草群落,提升海草群落修复的成功率。

4.4 海草生态系统尺度修复问题与对策

海草生态系统结构与功能的修复是目前海草修复的难题。海草生态系统退化较难修复的部分是海草栖息生境的修复,潮汐带来的过度侵蚀、船舶停泊造成海草沉积物的破坏、海岸带开发带来的填海工程等都对海草栖息生境造成不可逆转的破坏^[4,68]。因此修复海草生态系统结构和功能的关键环节在于修复退化的生境,尤其是沉积物的修复,这项工作比陆地上退化草地生态系统的修复困难许多。此外,需要考虑提升生境与海草原生生境之间的连通性,加快海草不同生境之间(新修复和原生生境)物种的交流。对海草生态系统的群落结构而言,海草本身可以构建单优种群落和多优势种群落。一旦海草定植成功,其他海洋动物将很快找到新修复的海草群落^[36],并在其中长期生存,逐渐形成稳定的海草生态系统。研究表明,底栖生物在海草生态系统修复的早期即可具有较高的物种丰富度,但要修复底栖生物的结构和相对多度,则需新的海草生态系统恢复到原有海草生态系统的海草物种组成。

海草的修复将显著改变局地环境(如改善沉积物稳定性和水体的透明度),从而对海洋生态系统的修复做出重大贡献。然而,海草生态系统功能的修复需要更多其他海洋生物的参与,包括沉积物中生存的微生物及动物。多营养级物种的参与可以增加海草生态系统养分来源、提升养分循环和营养转换效率^[69]。

在进行海草生态系统修复时,需要考虑气候变化带来的诸多不确定性因素。气候变化将改变现有模型预测的环境因素从而影响海草修复的效果。气候驱动的生物群系分布变化也将对海草生态系统的修复结果产生深远地影响。变暖的洋流使热带食草物种能够向南扩张,且变暖的水域与进入美国东南部的鸚鵡鱼数量大幅增加密切相关^[37],它们摄食海草的速率高于当地食草动物^[70]。因此,需要参考退化前海草分布的历史气候变化范围,结合未来可能的生物影响因素,精准构建海草适应性分布区,针对性地进行海草生态系统结构和功能的修复。

5 问题与展望

全球变化和人类活动的影响已导致世界各地的海草大量丧失。有些地区和国家已经采取了有效的保护措施^[71-72],逐渐认识到海草生态系统潜在的巨大生态价值,人类活动对海草生态系统破坏的速率有所降低。但是,对完全丧失海草分布的区域进行修复依然是一项十分艰巨的挑战。保护和减轻全球变化和人类活动的影响是保护海草的第一道防线^[73],但在海草分布已经消失或者严重退化的区域,生态修复是势在必行的管理策略。然而当前修复海草生态系统存在较多的问题,例如,海草修复的理论依据缺乏、海草修复的规模严重不足、对现有自然分布和已修复的海草生态系统功能的评估匮乏等等。针对这些问题我们提出以下几点展望。

5.1 建立跨学科的海草生态系统修复理论体系

海草修复的现状与缺少海草修复生态学的理论指导有关。以往很多区域的海草修复仅仅是补种乡土种以保障海草的存活,很少考虑海草自身的生态适应对策。例如,在个体、群落和生态系统层面考虑海草的遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性,可以有助于海草适应局地环境,避免近交和远交衰退^[74-75],最大化地构建功能稳定的海草生态系统。影响海草生长的环境因素较多,例如海洋膨胀、海洋热浪、海水富营养化、海洋酸化等因素,需要多学科的知识进行研究。另外,海洋生态系统是一个开放型的生态系统,潮汐和洋流等带来的相邻生态系统和国家的碳泄露(Carbon leakage)也会影响海草的生长^[45]。因此,海草修复是一个跨学科和跨区域的科学问题,需要更多不同地区、国家和学科的科学家进行联合。

5.2 海草生态系统修复实施效果的评估

在全球范围内,人们对海草修复和保护的兴趣及投资在日益增加。例如中国政府积极推动人工鱼礁和增殖流放,推进海洋牧场的建设等。这些修复措施有助于改变海底上升流,减弱洋流冲刷,构建更加适宜海草生存的海洋生境^[76]。海草生态系统修复将提升海洋生态系统的物种多样性,促进海洋的休闲旅游功能,例如在墨西哥湾和加勒比地区的海草生态系统中可以再度看到儒艮、绿海龟与马

蹄蟹等海洋生物^[77],使该海域成为旅游胜地。然而,也有一些区域对海草的修复投入了大量资源和经费,但修复的情况令人堪忧^[78],且一部分成功修复的海草生态系统在几年后迅速退化。当前,没有建立长期评估修复效果的标准和体系。随着海草修复工作的深入开展,未来需要建立符合不同国家国情的、又兼顾国际标准的海草修复和保护体系,用于指导海草生态系统的修复以及修复生态效果的评估。

5.3 建立更加系统的海草生态系统监测网络

海草生态系统的修复在很多国家都处于发展阶段,缺乏系统性的监测^[8]。未来需要结合海洋卫星、无人机及深度机器学习等观测技术和分析手段,实现空天地一体化的监测。长期系统的监测有助于准确掌握海草生态系统退化现状,构建海草适宜生境模型。考虑到未来极端气候变化对海草生态系统带来的未知影响^[9],需结合近岸潮汐、海温等气候因素和历史分布数据,构建海草生态系统退化预警模型。

5.4 建立保护和修复海草生态系统的政策

海草生态系统的保护和修复是全球性的大事件,IPCC在2009年明确提出海草生态系统为典型海洋蓝碳生态系统^[6],为其保护及修复缔造了良好的契机。各国政府部门应遵循联合国的海洋保护公约,形成国际的海草生态系统修复政策和公约。同时,各国政府应当不断完善现有法律体系,对模糊不清和尚未涉及的条规事实进行详细补充及不断延申,形成更加有效和更有前瞻性的法律体系,为海草保护提供政策依据。

参考文献:

- [1] Zimmerman R C. Scaling up: predicting the impacts of climate change on seagrass ecosystems[J]. *Estuaries and Coasts*, 2021, 44(2): 558–576.
- [2] Xiao X, Huang Y, Holmer M. Current trends in seagrass research in China (2010–2019)[J]. *Aquatic Botany*, 2020, 166: 103266.
- [3] Zimmerman R C, Hill V J, Jinuntuya M, et al. Experimental impacts of climate warming and ocean carbonation on eelgrass *Zostera marina*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2017, 566: 1–15.
- [4] Sunny A R. A review on effect of global climate change on seaweed and seagrass[J]. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, 2017, 5(6): 19–22.
- [5] Macreadie P I, Trevathan-Tackett S M, Skilbeck C G, et al. Losses and recovery of organic carbon from a seagrass ecosystem following disturbance[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, 282(1817): 20151537.
- [6] Nellemann C, Corcoran E, Duarte C, et al. The Environmental food crisis: the environment's role in averting future food crisis: a UNEP rapid response assessment[J]. *Psicologia Usp*, 2009, 16(1/2): 295–298.
- [7] Mtwana Nordlund L, Koch E W, Barbier E B, et al. Seagrass ecosystem services and their variability across genera and geographical regions[J]. *PLoS One*, 2016, 11(10): e0163091.
- [8] McKenzie L J, Yoshida R L. Over a decade monitoring Fiji's seagrass condition demonstrates resilience to anthropogenic pressures and extreme climate events[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2020, 160: 111636.
- [9] Duarte B, Martins I, Rosa R, et al. Climate change impacts on seagrass meadows and macroalgal forests: an integrative perspective on acclimation and adaptation potential[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2018, 5: 190.
- [10] Fraser M W, Kendrick G A, Statton J, et al. Extreme climate events lower resilience of foundation seagrass at edge of biogeographical range[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(6): 1528–1536.
- [11] 管梦鸾, 张正德, 董治宝. 风沙灾害风险评估研究进展[J]. *中国沙漠*, 2018, 38(5): 978–988.
- [12] 马启民, 贾晓鹏, 王海兵, 等. 气候和人为因素对植被变化影响的评价方法综述[J]. *中国沙漠*, 2019, 39(6): 48–55.
- [13] Campbell J E, Fourqurean J W. Ocean acidification outweighs nutrient effects in structuring seagrass epiphyte communities[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(3): 730–737.
- [14] Fourqurean J W, Powell G V, Kenworthy W J, et al. The effects of long-term manipulation of nutrient supply on competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii* in Florida Bay[J]. *Oikos*, 1995, 72: 349–358.
- [15] 张秋丰, 靳玉丹, 李希彬, 等. 围填海工程对近岸海域海洋环境影响的研究进展[J]. *海洋科学进展*, 2017, 35(4): 454–461.
- [16] 潘凯佳, 张正德, 梁爱民. 反向沙丘近地层气流变化及其对沙丘形态的影响[J]. *中国沙漠*, 2021, 41(2): 1–8.
- [17] 黄钦妮, 董治宝, 肖南, 等. 海南岛景心角海滩老鼠芳(*Spinifex littoreus*)灌丛沙堆沉积及形态特征[J]. *中国沙漠*, 2021, 41(6): 157–168.
- [18] 苏松领, 毛东雷, 蔡富艳, 等. 新疆策勒沙漠与砾质戈壁新月形沙丘表面沉积物粒度特征及其沉积环境[J]. *中国沙漠*, 2020, 34(8): 124–132.
- [19] 杨林. 海岸沙丘形态对季风/台风的协同响应研究现状与展望[J]. *中国沙漠*, 2022, 42(1): 1–6.
- [20] Titus J, Andorfer J. Effects of CO₂ enrichment on mineral accumulation and nitrogen relations in a submersed macrophyte[J]. *Freshwater Biology*, 1996, 36(3): 661–671.

- [21] Brodie G, Holland E, N'Yeurt A D R, et al. Seagrasses and seagrass habitats in Pacific small island developing states: potential loss of benefits via human disturbance and climate change [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2020, 160: 111573.
- [22] Petus C, Devlin M, Thompson A, et al. Estimating the exposure of coral reefs and seagrass meadows to land-sourced contaminants in river flood plumes of the great barrier reef: validating a simple satellite risk framework with environmental data [J]. *Remote Sensing*, 2016, 8(3): rs8030210.
- [23] Leuschner C, Rees U. CO₂ gas exchange of two intertidal seagrass species, *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem., during emersion [J]. *Aquatic Botany*, 1993, 45(1): 53–62.
- [24] Hobday A J, Pecl G T. Identification of global marine hotspots: sentinels for change and vanguards for adaptation action [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2014, 24(2): 415–425.
- [25] Hofmann L C, Heiden J, Bischof K, et al. Nutrient availability affects the response of the calcifying chlorophyte *Halimeda opuntia* (L.) JV Lamouroux to low pH [J]. *Planta*, 2014, 239(1): 231–242.
- [26] Barrón C, Duarte C M, Frankignoulle M, et al. Organic carbon metabolism and carbonate dynamics in a Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*), meadow [J]. *Estuaries Coasts*, 2006, 29(3): 417–426.
- [27] Ganguly D, Singh G, Ramachandran P, et al. Seagrass metabolism and carbon dynamics in a tropical coastal embayment [J]. *Ambio*, 2017, 46(6): 667–679.
- [28] Touchette B W, Burkholder J A M. Carbon and nitrogen metabolism in the seagrass, *Zostera marina* L.: environmental control of enzymes involved in carbon allocation and nitrogen assimilation [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 350(1/2): 216–233.
- [29] Campbell J E, Fourqurean J W. Effects of in situ CO₂ enrichment on the structural and chemical characteristics of the seagrass *Thalassia testudinum* [J]. *Marine Biology*, 2013, 160(6): 1465–1475.
- [30] Mellors J, Waycott M, Marsh H. Variation in biogeochemical parameters across intertidal seagrass meadows in the central Great Barrier Reef region [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2005, 51(1): 335–342.
- [31] Palacios S L, Zimmerman R C. Response of eelgrass *Zostera marina* to CO₂ enrichment: possible impacts of climate change and potential for remediation of coastal habitats [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 344: 1–13.
- [32] Apostolaki E T, Vizzini S, Hendriks I E, et al. Seagrass ecosystem response to long-term high CO₂ in a Mediterranean volcanic vent [J]. *Marine Environmental Research*, 2014, 99: 9–15.
- [33] Drake L A, Dobbs F C, Zimmerman R C, et al. Effects of epiphyte load on optical properties and photosynthetic potential of the seagrasses *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Zostera marina* L [J]. *Limnology*, 2003, 48: 456–463.
- [34] Koch M, Bowes G, Ross C, et al. Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae [J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(1): 103–132.
- [35] Udy J W, Dennison W C, Long W J L, et al. Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 185: 257–271.
- [36] Unsworth R K, Nordlund L M, Cullen-Unsworth L C. Seagrass meadows support global fisheries production [J]. *Conservation Letters*, 2019, 12(1): e12566.
- [37] Fodrie F J, Heck Jr K L, Powers S P, et al. Climate-related, decadal-scale assemblage changes of seagrass-associated fishes in the northern Gulf of Mexico [J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 48–59.
- [38] Coll M, Schmidt A, Romanuk T, et al. Food-web structure of seagrass communities across different spatial scales and human impacts [J]. *PLoS One*, 2011, 6(7): e22591.
- [39] Schaffelke B, Mellors J, Duke N C. Water quality in the Great Barrier Reef region: responses of mangrove, seagrass and macroalgal communities [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2005, 51(1): 279–296.
- [40] Unsworth R K, De León P S, Garrard S L, et al. High connectivity of Indo-Pacific seagrass fish assemblages with mangrove and coral reef habitats [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 353: 213–224.
- [41] McKenzie L J, Yoshida R L, Aini J W, et al. Seagrass ecosystem contributions to people's quality of life in the Pacific island countries and territories [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2021, 167: 112307.
- [42] Grey W F, Moffler M D. Flowering of the seagrass *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) in the Tampa Bay, Florida area [J]. *Aquatic Botany*, 1978, 5: 251–259.
- [43] Papenbrock J. Highlights in seagrasses' phylogeny, physiology, and metabolism: what makes them special? [J]. *International Scholarly Research Notices*, 2012: 103892.
- [44] Darnell K M, Dunton K H. Reproductive phenology of the subtropical seagrasses *Thalassia testudinum* (turtle grass) and *Halodule wrightii* (shoal grass) in the northwest Gulf of Mexico [J]. *Botanica Marina*, 2016, 59(6): 473–483.
- [45] Thorhaug A, Poulos H M, López-Portillo J, et al. Seagrass blue carbon dynamics in the Gulf of Mexico: stocks, losses from anthropogenic disturbance, and gains through seagrass restoration [J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 605: 626–636.
- [46] Fourqurean J W, Duarte C M, Kennedy H, et al. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock [J]. *Nature Geoscience*, 2012, 5(7): 505–509.
- [47] Breed M F, Stead M G, Ottewell K M, et al. Which provenance and where? seed sourcing strategies for revegetation in a changing environment [J]. *Conservation Genetics*, 2013, 14(1): 1–10.
- [48] Kettenring K M, Mercer K L, Reinhardt Adams C, et al. Application of genetic diversity-ecosystem function research to ecological restoration [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2014, 51(2): 339–348.

- [49] Sinclair E A, Verduin J, Krauss S L, et al. A genetic assessment of a successful seagrass meadow (*Posidonia australis*) restoration trial[J]. *Ecological Management Restoration*, 2013, 14(1): 68–71.
- [50] Weeks A R, Sgro C M, Young A G, et al. Assessing the benefits and risks of translocations in changing environments: a genetic perspective[J]. *Evolutionary Applications*, 2011, 4(6): 709–725.
- [51] Williams A V, Nevill P G, Krauss S L. Next generation restoration genetics: applications and opportunities[J]. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(8): 529–537.
- [52] Orth R J, Carruthers T J, Dennison W C, et al. A global crisis for seagrass ecosystems[J]. *Bioscience*, 2006, 56(12): 987–996.
- [53] Irving A D, Tanner J E, Collings G J. Rehabilitating seagrass by facilitating recruitment: improving chances for success[J]. *Restoration Ecology*, 2014, 22(2): 134–141.
- [54] Wear R J, Tanner J E, Hoare S L. Facilitating recruitment of *Amphibolis* as a novel approach to seagrass rehabilitation in hydrodynamically active waters [J]. *Marine Freshwater Research*, 2010, 61(10): 1123–1133.
- [55] Marion S R, Orth R J. Seedling establishment in eelgrass: seed burial effects on winter losses of developing seedlings[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 448: 197–207.
- [56] Statton J, Dixon K W, Hovey R K, et al. A comparative assessment of approaches and outcomes for seagrass revegetation in Shark Bay and Florida Bay [J]. *Marine Freshwater Research*, 2012, 63(11): 984–993.
- [57] Van Katwijk M M, Thorhaug A, Marbà N, et al. Global analysis of seagrass restoration: the importance of large-scale planting [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2016, 53(2): 567–578.
- [58] Hovey R K, Cambridge M L, Kendrick G A. Direct measurements of root growth and productivity in the seagrasses *Posidonia australis* and *P. sinuosa* [J]. *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(1): 394–402.
- [59] Duffy J E. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 311: 233–250.
- [60] Cambridge M, Kendrick G. Contrasting responses of seagrass transplants (*Posidonia australis*) to nitrogen, phosphorus and iron addition in an estuary and a coastal embayment[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2009, 371(1): 34–41.
- [61] Peterson B J, Heck Jr K L. Positive interactions between suspension-feeding bivalves and seagrass a facultative mutualism[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2001, 213: 143–155.
- [62] Valdemarsen T, Wendelboe K, Egelund J T, et al. Burial of seeds and seedlings by the lugworm *Arenicola marina* hampers eelgrass (*Zostera marina*) recovery [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2011, 410: 45–52.
- [63] Delefosse M, Kristensen E. Burial of *Zostera marina* seeds in sediment inhabited by three polychaetes: laboratory and field studies[J]. *Journal of Sea Research*, 2012, 71: 41–49.
- [64] Blackburn N, Orth R. Seed burial in *Zostera marina* (eelgrass): The role of infauna[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2013, 474: 135–145.
- [65] Marion S R, Orth R J. Factors influencing seedling establishment rates in *Zostera marina* and their implications for seagrass restoration[J]. *Restoration Ecology*, 2010, 18(4): 549–559.
- [66] Tanner J E, Irving A D, Fernandes M, et al. Seagrass rehabilitation off metropolitan Adelaide: a case study of loss, action, failure and success [J]. *Ecological Management & Restoration*, 2014, 15(3): 168–179.
- [67] Alexandre A, Baeta A, Engelen A H, et al. Interactions between seagrasses and seaweeds during surge nitrogen acquisition determine interspecific competition[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 13651.
- [68] Van Keulen M, Paling E I, Walker C. Effect of planting unit size and sediment stabilization on seagrass transplants in Western Australia[J]. *Restoration Ecology*, 2003, 11(1): 50–55.
- [69] Hyndes G A, Heck Jr K L, Vergés A, et al. Accelerating tropicalization and the transformation of temperate seagrass meadows [J]. *Bioscience*, 2017, 66(11): 938–948.
- [70] Prado P, Heck Jr K L. Seagrass selection by omnivorous and herbivorous consumers: determining factors [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, 429: 45–55.
- [71] Celebi-Ergin B, Zimmerman R C, Hill V J. Impact of ocean carbonation on long-term regulation of light harvesting in eelgrass *Zostera marina* [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2021, 671: 111–128.
- [72] Hung Manh N, Ralph P J, Marin-Guirao L, et al. Seagrasses in an era of ocean warming: a review [J]. *Biological Reviews*, 2021, 96(5): 2009–2030.
- [73] Abelson A, Halpern B S, Reed D C, et al. Upgrading marine ecosystem restoration using ecological-social concepts[J]. *BioScience*, 2016, 66(2): 156–163.
- [74] Hori M, Sato M. Genetic effects of eelgrass restoration efforts by fishers' seeding to recover seagrass beds as an important natural capital for coastal ecosystem services[J]. *Population Ecology*, 2021, 63(1): 92–101.
- [75] Jackson E L, Smith T M, York P H, et al. An assessment of the seascape genetic structure and hydrodynamic connectivity for subtropical seagrass restoration[J]. *Restoration Ecology*, 2021, 29(1): e13269.
- [76] Feng C C, Ye G Q, Jiang Q T, et al. The contribution of ocean-based solutions to carbon reduction in China[J]. *Science of The Total Environment*, 2021, 797: 149168.
- [77] Ray B R, Johnson M W, Cammarata K, et al. Changes in seagrass species composition in northwestern Gulf of Mexico estuaries: effects on associated seagrass fauna [J]. *PLoS One*, 2014, 9(9): e107751.
- [78] Orth R J, Lefcheck J S, McGlathery K S, et al. Restoration of seagrass habitat leads to rapid recovery of coastal ecosystem services[J]. *Science Advances*, 2020, 6(41): eabc6434.

Review on degradation mechanism and restoration strategies of seagrass ecosystem

Mao Wei, Zhao Yanghe, He Bohao, Jia Biying, Li Weidong

(College of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: Human activities and climate change have caused the seagrass ecosystem to degrade and lose at an alarming rate, forming a large "submarine desert" area, leading to the loss of ecosystem service function. In recent years, because of the rising concerns on marine resources by governments, the restoration of the seagrass ecosystem has entered a new historical stage. Nevertheless, there are fewer cases of successful restoration of degraded seagrass ecosystems. Therefore, it is time to present the theories of restoration ecology to guide the practice of seagrass restoration. Under the circumstances, this study systematically discusses the significance, difficulties, and problems of seagrass restoration, elaborates the interaction and complexity of the effects of human activities and climate change on the seagrass ecosystem, integrates research methods at different scales, and proposes targeted seagrass ecosystem restoration strategies. This study contributes to constructing the seagrass ecosystem restoration theoretical system and provides academic guidance for seagrass ecosystem restoration.

Key words: degradation mechanism; ecological restoration; ecological security; seagrass; community assembly