



主持人: 任明迅

草食作用对泰来草地上地下资源分配的影响

贾碧莹, 刘思雨, 赵杨赫, 毛伟

(海南大学生态与环境学院, 海口 570228)

摘要: 为了研究海草床生态系统内中小型草食动物对泰来草地上地下资源分配的影响, 以海南优势海草泰来草(*Thalassia hemprichii*)为研究对象, 通过原位搭建隔离笼与放置化学驱逐剂(西维因)模拟排除不同消费者对海草的取食作用。结果表明: 泰来草的根冠比随时间表现出升高的趋势, 不同处理之间的根冠比差异不显著。消费者的采食会降低泰来草的生物量; 排除两类消费者处理(MF)的泰来草地上生物量高于不排除消费者的空白对照处理(CK); 草食作用会增加泰来草地上部分的有机碳和全氮含量的分配比以维持其正常生长, 但对全磷含量的影响未达到显著水平。总体而言, 草食作用增加了泰来草根冠比, 调控了地上地下部分的生物量、有机碳、全氮、全磷的分配, 用于提高对资源的吸收和同化速率, 躲避消费者的采食, 维持种群延续。

关键词: 草食作用; 泰来草; 功能性状; 根冠比

中图分类号: Q948; P735

文献标志码: A

文章编号: 1674-7054(2023)06-0593-09

贾碧莹, 刘思雨, 赵杨赫, 等. 草食作用对泰来草地上地下资源分配的影响 [J]. 热带生物学报, 2023, 14(6): 593-601. doi: 10.15886/j.cnki.rdswwb.20220103

海草是地球上唯一一类可以完全生活在海水中的被子植物, 广泛分布于全球温带和热带海岸地区, 沿海岸线的分布范围长达几千公里^[1]。在热带海洋植物系统中, “海草床”是地球生物圈中生产力最高、最具服务功能价值的生态系统之一, 但也是受保护程度最低的生态系统之一^[2]。根据调查研究资料, 海南省共有海草种类 7 属 11 种, 分布于海南近岸的文昌、琼海、陵水、三亚和澄迈及南沙群岛和西沙群岛^[3]。植物地上地下资源分配反映了植物生存、生长和繁殖过程的生态系统功能^[4], 以及植物对环境变化的响应过程^[5]。当气候、土壤、采食及干扰等环境因素发生变化, 植物为了抵抗外界环境扰动, 主动调整自身适应策略^[6]。诸多研究表明, 对海草生长、繁殖、存活及资源利用有影响的地上地下资源分配格局备受关注^[7]。海草通过生物量分配格局的改变来响应生境的异质性, 以提高自身的同化效率^[8], 更好地获取生长、发育和繁殖所需的水分、温度、光照、养

分等资源^[9-10], 海草植物体中化学元素的循环是能量流动和物质循环的重要组成部分, 例如碳氮比会影响海草的循环速率导致整个海洋生态系统的生物地球化学循环会受到影响^[11-12]。草食作用对海草的影响是不可忽视的^[13]。在海草床中食草动物群落的多样性会导致海草草甸结构产生相应变化。这些食草动物主要包括底栖动物(多毛类、寡毛类和腹足类)、浮游动物、植食性鱼类和龟类、虾、螃蟹以及小型肉食性鱼类、海胆、海龟和水禽等, 它们多数情况下以生长在海草叶子上的附生藻类为食, 但也会以海草叶子为食^[14]。研究表明, 草食动物的采食通常会使海草形态和结构发生变化^[15], 不同草食动物对海草的采食方式以及采食强度的差异性, 使海草床生产力对草食作用表现出提高或降低的不同响应^[16]。部分植食性鱼类可通过取食叶片对海草造成极大损害^[17-18], 例如损伤海草的光合组织, 降低地上生物量等^[19], 另外, 草食作用会改变海草的有机物、营养元素的分配, 从而

收稿日期: 2022-12-01

修回日期: 2023-02-22

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(42276235); 海南省重大科技项目(ZDKJ202008-1-2)

第一作者: 贾碧莹(1995-), 女, 海南大学生态与环境学院 2020 级硕士研究生. E-mail: jiabiying@hainanu.edu.cn

通信作者: 毛伟(1983-), 男, 博士, 教授. 研究方向: 生态系统生态学. E-mail: maowei@hainanu.edu.cn

影响海草的生长状况,但不同海草物种会通过改变不同生存策略对抗草食动物的采食,以保证其正常生长。近年来,国内海草床退化的速度远高于全球海草床衰退的平均速率,海草床的退化对海南岛的近岸海洋生态系统产生了严重的影响。海草对海洋生态系统物质循环的重要性、海草资源分配方式与草食动物之间相互作用机制方面还缺乏深入研究。因此本研究以海南优势海草泰来草(*Thalassia hemprichii*)作为研究对象,通过设置排除不同类别的海草采食的野外原位控制试验,利用泰来草地上地下资源分配的变化,探究海草在草食压力下的响应对策和机制,旨在为海草的恢复提供新的技术依据和理论指导,提升滨海生态系统固碳潜力。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况 海南岛面积 3.39 万 km²,属海洋性热带季风气候,年平均温度为 22~26 °C,年均降水 1 600 mm 以上,独特的地理位置及气候极大地丰富了海南岛周边海草床资源^[20-21]。海南省调查到海草共有 7 属 11 种,优势种为泰来草与海菖蒲,种类数量呈现东部多、北部与南部少的特点^[22]。本研究将样地设置在海南省文昌市会文镇边海村附近海域(19°25'22"E, 110°45'22"N),沉积物底质以碳酸盐基质为主,海草种类以植株中等的泰来草、植株高大的海菖蒲(*Enhalus acoroides*)为主,以斑块状的形式进行分布,其次是植株矮小、叶片呈椭圆形的卵叶喜盐草(*Halophila ovalis*)^[23]。

1.2 试验设计 草食动物排除试验样地布置在文昌市会文镇边海村附近海域,距离海岸约 1 km 的位置。依据实际主要分布海草种类,选择海南优势海草泰来草为主的斑块布置草食动物排除试验。

2021 年 5 月开始,连续进行 3 个月的原位控制试验,此时海域处于禁渔期,排除了人为干扰,在样地设置 3 个试验亚区,分别为 S1、S2、S3,亚区与亚区之间相隔 1.0~1.5 km,由于泰来草斑块状的分布状况,导致亚区面积不固定,在每个亚区范围内随机布置 4 种草食作用处理,根据隔离笼、化学驱逐剂^[24]的不同组合用来排除不同类型消费者对海草的采食,试验因素为草食消费者,试验处

理如图 1 所示,分别为:CK 空白对照组(不排除消费者);M 放置化学驱逐剂组(排除腹足类消费者);F 放置隔离笼组(排除鱼类消费者);MF 放置化学驱逐剂与隔离笼组(排除两类消费者);每个亚区中每种处理设置 3 个重复,每种处理共 9 个重复;其中隔离笼使用 PVC 管搭建框架,用网眼为 1 cm 的渔网固定在 PVC 框架上;化学驱逐剂由 97% 的西维因 156 g 混合 240 g 硫酸钙加入 140 mL 去离子水配制而成,将配置好的驱逐剂每 20 g 用纱布包裹好绑在 M 和 MF 处理的隔离笼最底部靠近沉积物的位置,更好地驱逐腹足类消费者,西维因是一种氨基甲酸酯类农药,可用于海洋环境,在海水和阳光中通过水解、光解和细菌作用快速降解,半衰期为 5 h,对泰来草生长影响较小。

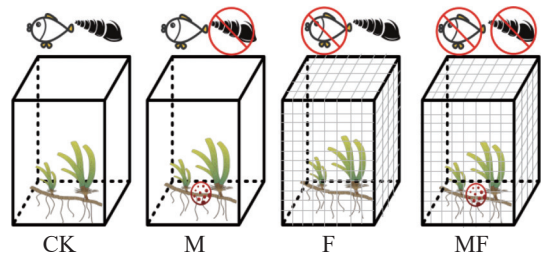


图 1 试验设计示意图

CK 空白对照组;M 放置化学驱逐剂组;F 放置隔离笼组;MF 放置化学驱逐剂与隔离笼组,图表下同。

1.3 样品采集与测定 试验布设于 2021 年 5 月初,自 5 月中旬开始采样至 8 月,每月选择大潮退潮时进行采样,采用挖掘法对 3 个试验亚区中每个处理的海草进行采集,并将海草放入自封袋中并使用装有冰袋的恒温箱将样品及时运回实验室进行处理和实验测定。将海草进行清水冲洗并将每株海草分成地上部分与地下部分测量其鲜质量,随后分别将地上部分与地下部分放于 85 °C 烘箱烘干 48 h 后进行称重,精确到小数点后 2 位,得到泰来草干质量即生物量,根冠比则是地下部分干质量与地上部分干质量的比值。其中,海草有机碳含量采用 H₂SO₄-K₂Cr₂O₇ 外加热法测定^[25],全氮和全磷含量采用半微量凯氏法提取^[26]后用全自动流动分析仪测定(Proxima1022/1/1, 爱利安斯科学仪器公司,法国)。

1.4 数据处理 采用 IBM SPSS Statistics R26.0.0.64 位版本对数据进行处理和分析,不同处理对泰来草根冠比、生物量、元素含量的差异采用双因

素方差分析(two-way ANVOA)和新复极差法(Duncan's new multiple range test)进行检验, $P < 0.05$, 结果以均值±标准误差进行表示并做可视化处理。采用 Origin Pro 2021(64-bit)9.8.0.200 软件进行图像绘制。

2 结果与分析

2.1 草食作用对泰来草根冠比的影响

2021年6月的MF处理下泰来草的根冠比最高,7月M处理下根冠比最高,8月CK处理下根冠比最高,由表1可知,不同处理对海草根冠比有一定的影响,但泰来草的根冠比在不同处理之间没有显著性差异($P > 0.05$);根冠比受时间影响较大,随着时间变化,根冠比呈现出显著性增加的趋势,4种处理下的根冠比在8月均显著高于6、7月($P < 0.05$)。

表1 不同时间、不同处理对泰来草根冠比的影响

时间	CK	M	F	MF
6月	2.61±0.76BCa	2.56±0.85Ba	2.39±0.26Ba	2.81±0.60Ba
7月	3.28±0.59Ba	4.22±1.12Ba	2.92±0.52Ba	3.41±0.51Ba
8月	8.68±0.77Aa	7.64±1.49Aa	8.50±0.91Aa	8.41±1.95Aa

注:不同小写字母表示同一时间不同处理间的差异显著性($P < 0.05$),不同大写字母同一处理不同月份间的差异显著性($P < 0.05$),下同。

2.2 草食作用对泰来草生物量的影响

泰来草的地上部分生物量(AGB)、地下部分生物量(BGB)表现出随着草食作用的变化而变化,AGB随着排除物种的增加而表现出增加的趋势,在6、7、8月中,排除两类消费者的MF处理的AGB为(96.71±16.20)、(92.75±29.25)、(38.99±7.44) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$,均大于CK处理(95.24±13.57)、(58.86±6.94)、(28.84±4.90) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ 。6月的F处理与其他月份之间存在显著性差异,其他处理随时间变化不明显,且处理之间无显著性差异。但AGB在4种处理下随时间变化呈现出整体下降的趋势。不同处理和时间对BGB的影响变化不显著(图2)。

从分配比例(表2)可知,6月的AGB分配比例MF>F>M>CK处理;随着时间的变化,AGB分配比例在7月整体较6月呈现下降趋势,F>MF>M>CK处理;8月所有的处理下AGB分配比例相较6、7月最低,M>CK>MF>F处理,同时,CK、M处理较F、MF处理草食作用更严重,AGB分配比例更低。

2.3 草食作用对泰来草元素含量及其化学计量特征的影响

由图3可知,不同月份与不同处理下,泰来草的地上的有机碳含量均大于地下;随着时间的变化,泰来草地上有机碳含量表现出先降低后升高的趋势,地下有机碳含量表现出持续升高

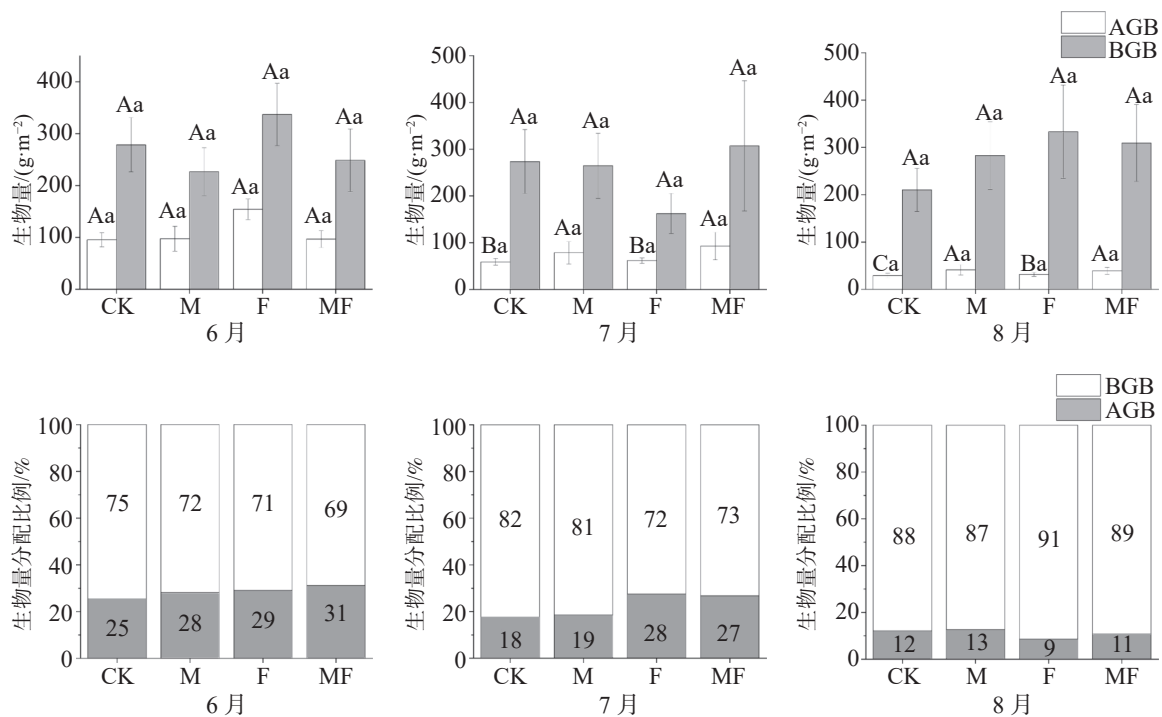


图2 不同草食动物排除处理对泰来草生物量及分配比例的影响

表 2 不同时间、不同处理对泰来草地上地下部分鲜质量与干质量的影响

g·m⁻²

时间	处理	地上鲜质量	地下鲜质量	地上干质量	地下干质量
6月	CK	517.65±61.19Aa	1 543.70±223.74Aa	95.24±13.57Aa	278.68±52.30Aa
	M	608.87±171.97Aa	1 386.69±206.05Aa	97.32±24.10Aa	226.63±46.14Aa
	F	655.69±67.15Aa	1 659.07±200.13ABa	154.17±20.12Aa	337.03±60.15Aa
	MF	572.04±104.85Aa	1 668.82±342.18Aa	96.71±16.20Aa	248.75±64.40Aa
7月	CK	356.80±44.98Ba	1 555.18±333.69Aa	58.86±6.94Ba	273.72±68.36Aa
	M	548.68±167.79Aa	1 470.90±280.44Aa	78.49±23.79Aa	264.28±69.56Aa
	F	465.69±50.70Ba	1 050.65±252.68Ba	61.62±5.71Ba	162.45±42.71Aa
	MF	777.02±296.91Aa	1 474.76±400.69Aa	92.75±29.25Aa	306.98±139.33Aa
8月	CK	165.39±37.36Ca	1 314.02±279.42Aa	28.84±4.90Ca	210.31±45.80Aa
	M	242.96±78.79Aab	1 606.37±371.91Aa	44.60±10.21Aa	336.76±83.40Aa
	F	227.90±30.80Cab	1 892.52±342.54Aa	31.40±4.19Ba	333.00±98.75Aa
	MF	333.64±102.58Ab	1 772.05±321.62Aa	49.14±11.95Aa	323.73±70.25Aa

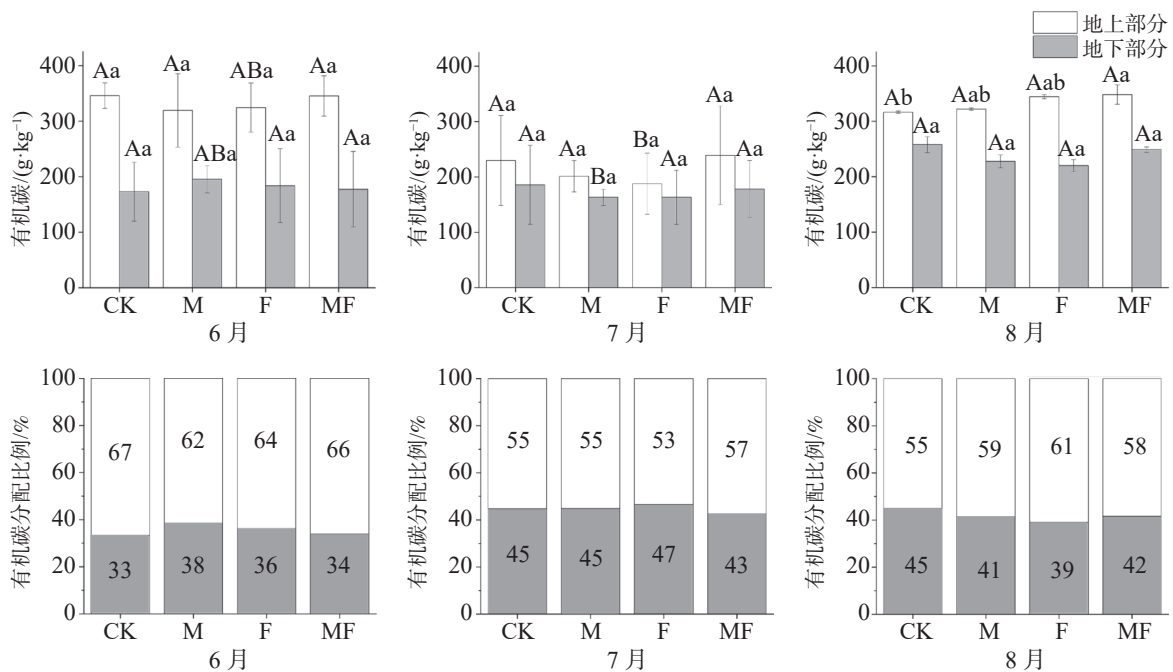


图 3 不同草食动物排除处理对泰来草有机碳含量及分配比例的影响

的趋势。除 6 月外,地上有机碳含量呈随排除消费者种类增多而升高的趋势,即 MF 处理高于 CK 处理。地下有机碳含量在处理间变化不显著。

从分配比例可知,泰来草地下有机碳分配比例整体上随时间变化有先升高后下降的趋势,6 月, M 处理地下有机碳分配比例最高,7 月 F 处理分配比例最高,8 月 CK 处理最高,且均高于同时间的没有草食动物采食的 MF 处理(图 3)。

由图 4 可知,不同时间与不同处理下,地上

TN 含量均大于地下 TN 含量。随着时间变化,地上 TN 含量整体呈现出先降低后升高的趋势,地下 TN 含量整体呈现出降低的趋势。6 月, M 处理,地上 TN 含量最高,分配比例也最高 67%;7 月, MF 处理的地上 TN 含量最低;7、8 月,地下 TN 含量在 CK、M 处理下小于 F、MF 处理。从分配比例可知,除了 6 月,其他月份 MF 处理地下 TN 分配比例均大于同时间的其他处理,在没有草食作用的前提下,海草更倾向于将营养元素的储存在地下部分。

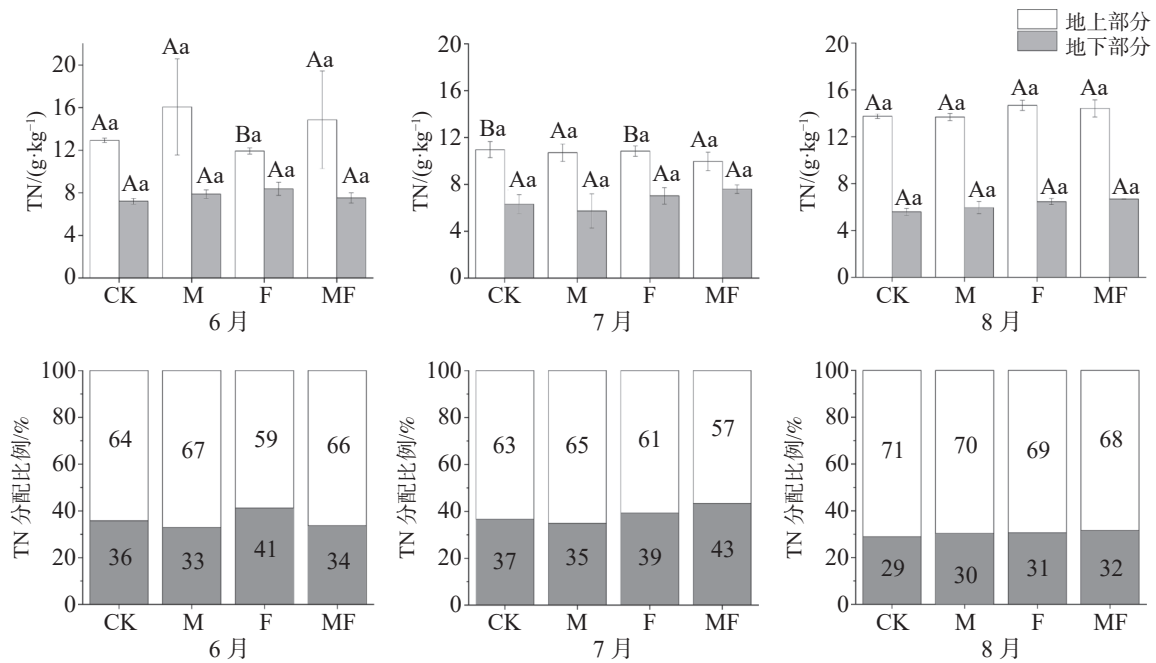


图 4 不同草食动物排除处理对泰来草全氮含量及分配比例的影响

不同时间和不同处理下, 泰来草地上部分与地下部分 TP 含量相近, 分配比例在 50% 左右, 没有显著性差异。6 月, 除 CK 处理下, 其他处理地下 TP 含量均高于地上, 而 7、8 月地上 TP 含量均

高于地下; MF 处理下, 6 月地上 TP 含量显著低于 7、8 月; 从分配比例可知, 7、8 月地下部分 TP 分配比例较 6 月有下降的趋势(图 5)。

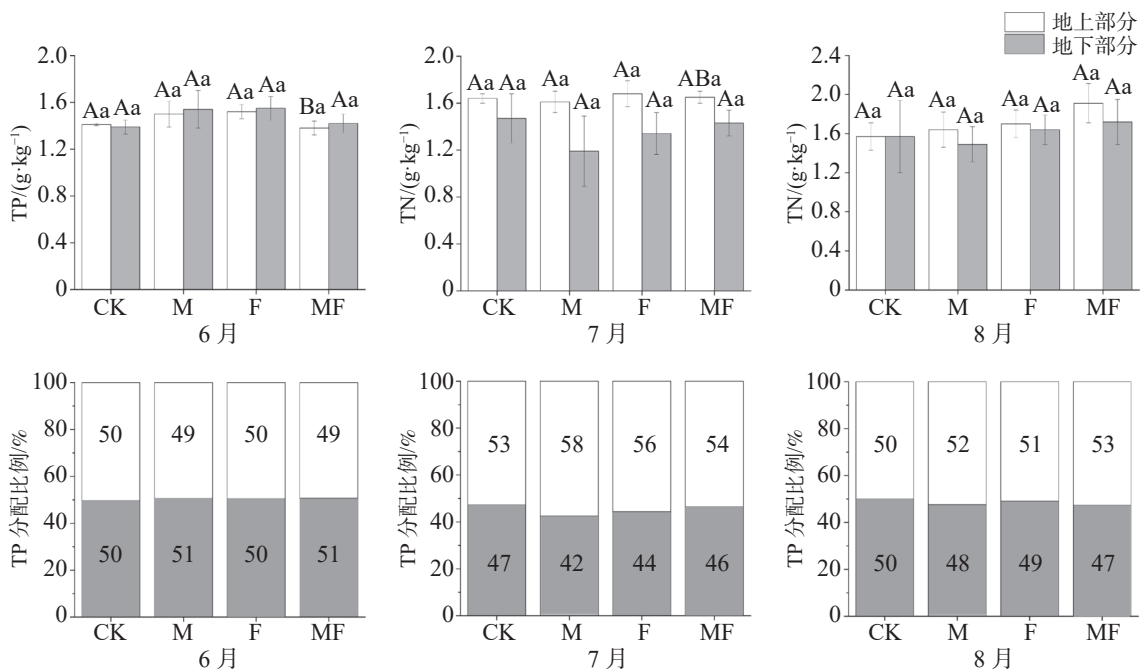


图 5 不同草食动物排除处理对泰来草全磷含量及分配比例的影响

本研究发现, 草食作用会降低泰来草地上 C/N, MF 处理的地上 C/N 小于其他 3 种处理; 地上 N/P 比均小于 14, 说明研究区域的泰来草容易受氮限制, 生长速率高的有机体的 N/P 较低, 除了 6 月外, 其他月份 MF 处理的地上 N/P 均低于其

他 3 种处理。

6—8 月, 除 8 月 MF 处理的 C/P 外, 泰来草地上部分 C/N、C/P 均大于其他 3 种处理, 而地下部分, 除 6 月的 C/P 外, MF 处理下的 C/N、C/P 均小于 CK 对照处理(表 3)。

表 3 不同时间、不同处理对泰来草化学计量特征的影响

时间	处理	地上部分			地下部分		
		C : N	C : P	N : P	C : N	C : P	N : P
6月	CK	26.58±3.50Aa	243.89±27.1Aa	9.20±0.19Aa	24.21±7.80Aa	122.09±34.47Aa	5.21±0.37Aa
6月	M	24.72±8.69Aa	212.37±43.43Aa	10.91±3.31Aa	24.67±2.36Aa	126.89±10.44Aa	5.21±0.50Aa
6月	F	27.40±4.28Aa	213.93±31.05Aa	7.86±0.36ABa	21.19±6.70Aa	120.83±47.86Aa	5.49±0.68Aa
6月	MF	28.55±8.60Aa	252.74±32.55Aa	10.58±2.88Aa	22.94±8.63Aa	128.02±52.64Aa	5.32±0.35Aa
7月	CK	21.28±8.22Aa	141.51±52.41Aa	6.67±0.25Ba	32.96±13.80Aa	142.55±59.34Aa	4.31±0.18Ab
7月	M	18.64±1.80Aa	126.04±20.19Aa	6.67±0.47Aa	33.53±9.97Aa	159.84±47.11Aa	4.78±0.05ABab
7月	F	17.20±4.88Aa	111.20±31.97Ba	6.46±0.17Ba	24.78±8.70Aa	132.99±50.23Aa	5.28±0.24Aa
7月	MF	25.71±11.29Aa	148.56±58.28Aa	6.01±0.35Aa	23.86±7.07Aa	131.34±43.60Aa	5.35±0.4Aa
8月	CK	23.05±0.46Aa	205.70±20.51Aa	8.90±0.71Aa	46.37±2.01Aa	181.17±37.59Aa	3.85±0.67Aa
8月	M	23.56±0.41Aa	202.10±24.54Aa	8.61±1.16Aa	38.72±2.87Aab	156.62±18.77Aa	4.02±0.18Ba
8月	F	23.54±0.93Aa	204.82±15.39ABa	8.76±0.96Aa	34.18±2.12Ab	136.66±15.93Aa	4.03±0.52Aa
8月	MF	24.17±0.27Aa	187.82±27.39Aa	7.75±1.06Aa	37.31±0.66Ab	149.7±17.32Aa	4.03±0.53Aa

3 讨论

3.1 草食作用对泰来草生物量的影响 海草生物量的变化及其影响因素,是海草生态学的重要内容。海草生物量的时空变化存在一定规律,但是不能解释所有的差异。热带地区海草生物量的季节变化幅度虽然没有温带的大,但是变化更复杂、影响因素更多^[27]。对于海草生物量的研究,生物因素对其影响更复杂,更难定量,其中消费者对海草的自上而下的草食作用有时会超过非生物因素的影响。适度的采食可以促进海草生长,过度的采食则往往会造成海草生物量明显下降^[28]。本研究主要针对鱼类和一些小型无脊椎动物等弱草食动物的草食行为进行研究。结果发现,AGB在MF处理下高于CK处理,且随着排除物种的不同,呈现出MF>M、F>CK的趋势,这与杨持等^[29]的研究结果一致。消费者的草食作用会导致海草地上生物量的减少,不同物种对于海草的采食程度不同,一定条件下,不同物种的草食作用叠加对泰来草的生物量影响大于单一物种对泰来草生物量的影响。本研究还发现,6—8月,在CK处理下,BGB持续下降,在MF处理下,BGB持续升高,6、7月,CK处理下BGB分配比例高于MF处理,主要是由于一方面,草食作用导致泰来草发生补偿生长,泰来草通过牺牲地下部分

的生长维持地上部分的再生长和重建,另一方面,随着草食作用的增强,泰来草通过增加根系的生物量分配以确保吸收足够的养分来供给地上部分的生长发育,以便更好地适应环境,促进种群的扩散^[30]。在F处理下,排除鱼类消费者后,腹足消费者主要对地下部分进行采食,导致短期内BGB降低,后续由于草食作用促进了地上部分的补偿生长,向地下部分运输的光合产物增加,导致BGB逐渐升高。

草食作用的变化会影响植物对生物量资源的分配与利用。研究表明,大型草食动物如儒艮、绿海龟等的采食作用显著降低了海草地上生物量以及生物量的分配^[31],由于样地草食动物种类的原因,本试验仅研究了中型草食动物对泰来草生物量以及分配比例的影响,至于更多不同种类的消费者以及长期排除实验对海草生物量以及分配的影响还需要后续深入研究。

3.2 草食作用对泰来草根冠比的影响 根冠比是指植物地下部分与地上部分的干重的比值,消费者对海草的草食作用会影响海草的根冠比,根冠比的大小反映了植物地下部分与地上部分的相关性^[32]。研究表明,消费者的草食作用去除了部分海草的叶片和芽,导致短时间内根冠比的增加,经过一段时间后根冠比会逐渐降低,主要是由于采食作用促使海草发生补偿生长从而刺激了地上部分

的生长,大部分光合产物或贮藏物被地上部分利用,地下部分的供应被削弱,地下部分吸收的水分和矿质元素增加了对剩余的地上部分的供应导致地上部分生长要优于地下部分的生长。本研究取得了与 Liu 等^[33]研究基本一致的结果,在 6、7 月,4 种处理中排除了鱼类的 F 处理的根冠比最小,排除了鱼类消费者的采食,腹足类消费者对于海草根系的采食加重了地下部分的损失,导致泰来草根冠比降低。

此外,根冠比还可用来度量植物的可利用比例。在草食作用下泰来草的根冠比增加,消费者可采食部分的比例降低^[34]。本研究表明,随草食作用增强,根冠比也随之增高,说明泰来草会通过增加对地下部分的生物量分配来躲避消费者对地上部分的采食。

3.3 草食作用对泰来草化学计量特征的影响 适当的草食作用会加速内部各组织器官间营养循环,提高海草生产力,成为组成生态系统动力学的一个重要部分^[35]。海草的营养元素在海草植株内的迁移、分配可以反映出在不同草食作用下,海草与草食行为的相互关系以及海草的响应策略。海草的补偿生长主要表现在根茎和叶片间资源的再分配^[36],如从未破坏组织向破坏组织重新分配资源和能量的能力等。

本研究结果表明, MF 处理地上有机碳含量均高于 CK 处理,这与 Liu 等^[37]研究结果一致。6 月, CK 处理的地下有机碳分配比例最低,说明消费者的草食作用导致有机碳由地下向地上运输。7、8 月泰来草地下有机碳分配比例 CK>MF,说明草食作用导致泰来草补偿生长地下部分从沉积物中吸收有机碳用来供应地上部分的生长。8 月泰来草地下 TN 分配比例整体小于 6、7 月,说明时间影响大于处理对它的影响。在 8 月,不同处理下,地下 TN 分配比例为 MF>F>M>CK,说明消费者对泰来草的采食影响了 TN 含量的分配,补偿生长导致 TN 倾向于向受破坏的地上组织运输。不同时间和不同处理对泰来草地下 TP 分配比例影响不明显。

草食作用对泰来草的 C/N、C/P、N/P 的影响可以反映植物的生境状况,并能了解植物生长受养分的限制情况。研究表明,养分平衡时的海草 N/P 为 14,高于此值,生长受磷限制,反之受氮限

制^[38]。研究样地的泰来草 N/P<14,容易受到氮限制。泰来草地上部分的 C/N、C/P 相较于 MF 处理的持续下降, M 与 F 处理表现出类似于 CK 处理的先降低后升高的趋势,由于没有草食作用泰来草的生长速率较高,因此 MF 处理的 N/P 也小于其他处理。

4 结 论

泰来草地上地下资源分配的变化表明草食作用对泰来草的生长状况影响显著,消费者的采食会降低泰来草的地上生物量,增大根冠比,改变营养元素的分配格局。

(1)随着草食作用的加强,泰来草地上、地下生物量随草食作用的增加而显著降低,生物量分配格局是地下生物量>地上生物量,且生物量均随草食作用的增强而降低。

(2)随着草食作用的加强,泰来草的生物量根冠比增加,为再生提供充足的能量保证,使泰来草的抗逆能力增加。

(3)随着草食作用的加强,补偿生长改变了泰来草的碳分配,加速了沉积物的磷循环,泰来草的地下部分有机碳、TP 含量分配比例增加,且草食作用加速了泰来草氮循环速率,促使 TN 含量对地上部分的分配增加,试验样地附近海域泰来草生长受到了 N 限制,导致地下部分 TN 含量分配比例降低。

(4)草食作用降低了地上、地下部分的生物量,从而降低了有机碳含量,又因为补偿生长,加速了氮磷循环速率所以导致 C/N、C/P 降低, N/P 升高。

综上所述,草食作用改变了泰来草地上、地下的资源分配,泰来草为了提高对资源的吸收和同化速率,维持种群延续,增加了向地上部分的生物量分配。泰来草为适应草食作用表现出的资源分配格局的变化,不仅有利于生态系统组成与结构稳定性的维持,同时,在一定程度上可以减缓海草的退化,为海草生态系统的恢复提供依据。

参考文献:

- [1] 王锁民,崔彦农,刘金祥,等. 海草及海草场生态系统研究进展[J]. *草业学报*, 2016, 25(11): 149-159.
- [2] 郑凤英,邱广龙,范航清,等. 中国海草的多样性、分布

- 及保护[J]. 生物多样性, 2013, 21(1): 517 – 526.
- [3] 吴瑞, 王道儒. 海南省海草床现状和生态系统修复与重建[J]. 海洋开发与管理, 2013, 30(6): 69 – 72.
- [4] CARMONA C P, BUENO C G, TOUSSAINT A, et al. Fine-root traits in the global spectrum of plant form and function [J]. *Nature*, 2021, 597(7878): 683 – 687.
- [5] HE N, LIU C, PIAO S, et al. Ecosystem traits linking functional traits to macroecology [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2019, 34(3): 200 – 210.
- [6] MASAROVÍČOVÁ E, MÁJEKOVÁ M, VYKOUKOVÁ I. Functional traits and plasticity of plants[M]//Handbook of Photosynthesis. Boca Raton, FL. CRC Press, 2018: 487-505.
- [7] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 等. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落[J]. 生态学报, 2018, 38(19): 6787 – 6796.
- [8] MÜLLER I, SCHMID B, WEINER J. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, 3(2): 115 – 1127.
- [9] POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30 – 50.
- [10] SMITH S E. Variation in response to defoliation between populations of *Bouteloua curtipendula* var. *caespitosa* (Poaceae) with different livestock grazing histories [J]. *American Journal of Botany*, 1998, 85(9): 1266 – 1272.
- [11] HE M, ZHOU G, YUAN T, et al. Grazing intensity significantly changes the C: N: P stoichiometry in grassland ecosystems [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(2): 355 – 369.
- [12] 张景慧, 王铮, 黄永梅, 等. 草地利用方式对温性典型草原优势种植物功能性状的影响[J]. 植物生态学报, 2021, 45(8): 818 – 833.
- [13] FOURQUIREAN J W, MANUEL S, COATES K A, et al. Effects of excluding sea turtle herbivores from a seagrass bed: overgrazing may have led to loss of seagrass meadows in Bermuda [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2010(419): 223 – 232.
- [14] LUKE H, WILL E, YORK PAUL H, et al. Richness of primary producers and consumer abundance mediate epiphyte loads in a tropical seagrass system [J]. *Diversity*, 2020, 12(10): 384.
- [15] 王梦军, 宛新荣, 钟文勤. 食草动物与植物的相互关系[J]. 生态学杂志, 2001, 20(5): 39 – 43.
- [16] RODRIGUEZ A R, HECK JR K L. Green turtle herbivory and its effects on the warm, temperate seagrass meadows of St. Joseph Bay, Florida (USA) [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2020(639): 37 – 51.
- [17] SCOTT A L, YORK P H, RASHEED M A. Green turtle (*Chelonia mydas*) grazing plot formation creates structural changes in a multi-species Great Barrier Reef seagrass meadow [J]. *Marine Environmental Research*, 2020, 162: 105183.
- [18] ROSSINI R A, RUEDA J L, TIBBETTS I R. Feeding ecology of the seagrass-grazing nerite *Smargadia souverbiana* (Montrouzier, 1863) in subtropical seagrass beds of eastern Australia [J]. *Journal of Molluscan Studies*, 2014, 80(2): 139 – 147.
- [19] 许战洲, 黄良民, 黄小平, 等. 海草生物量和初级生产力研究进展[J]. 生态学报, 2007, 27(6): 2594 – 2602.
- [20] 黄小平, 黄良民, 李颖虹, 等. 华南沿海主要海草床及其生境威胁[J]. 科学通报, 2006, 51(S3): 114 – 119.
- [21] 吴钟解, 陈石泉, 蔡泽富, 等. 海南岛海草床分布变化及恢复建议[J]. 海洋环境科学, 2021, 40(4): 542 – 549.
- [22] 蔡泽富, 陈石泉, 吴钟解, 等. 海南岛海湾与潟湖中海草的分布差异及影响分析[J]. 海洋湖沼通报, 2017, 156(3): 74 – 84.
- [23] 黄小平, 江志坚, 张景平, 等. 全球海草的中文命名[J]. 海洋学报, 2018, 40(4): 127 – 133.
- [24] SCOTT A L, YORK P H, RASHEED M A. Herbivory has a major influence on structure and condition of a Great Barrier Reef subtropical seagrass meadow [J]. *Estuaries and Coasts*, 2021, 44(2): 506 – 521.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 285-292.
- [26] 苏天燕, 贾碧莹, 胡云龙, 等. 地下水埋深对沙质草地典型植物群落土壤环境因子和根系生物量的影响[J]. 草业科学, 2021, 38(9): 1694 – 1705.
- [27] ALONSO ALLER E, EKLÖF J S, GULLSTRÖM M, et al. Temporal variability of a protected multispecific tropical seagrass meadow in response to environmental change [J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2019, 191(12): 774.
- [28] LEWIS L S, ANDERSON T W. Top - down control of epifauna by fishes enhances seagrass production [J]. *Ecology*, 2012, 93(12): 2746 – 2757.
- [29] 杨持, 宝音陶格涛, 李良. 冷蒿种群在不同放牧强度胁迫下构件的变化规律[J]. 生态学报, 2001, 21(3): 405 – 408.
- [30] LI W J, LIU S S, LI J H, et al. Plant traits response to grazing exclusion by fencing assessed via multiple classification approach: a case from a subalpine meadow [J]. *Polish Journal of Ecology*, 2019, 67(1): 33 – 52.
- [31] SCOTT A L, YORK P H, DUNCAN C, et al. The role of herbivory in structuring tropical seagrass ecosystem service delivery [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 127.
- [32] 王雯. 放牧方式对典型草原群落水平功能性状与生态系统功能的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2021.
- [33] LIU M, LIU G H, WU X, et al. Vegetation traits and soil properties in response to utilization patterns of grassland in Hulun Buir City, Inner Mongolia, China [J].

- Chinese Geographical Science*, 2014, 24(4): 471 – 478.
- [34] 王静, 杨持, 王铁娟. 放牧退化群落中冷蒿种群生物量资源分配的变化[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(12): 2316 – 2320.
- [35] 王峰, 周毅. 海草床中的海草-草食动物相互作用[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(3): 843 – 848.
- [36] HERNÁN G, CASTEJÓN I, TERRADOS J, et al. Herbivory and resource availability shift plant defense and herbivore feeding choice in a seagrass system [J]. *Oecologia*, 2019, 189(3): 719 – 732.
- [37] LIU N, KAN H M, YANG G W, et al. Changes in plant, soil, and microbes in a typical steppe from simulated grazing: explaining potential change in soil C [J]. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 269 – 286.
- [38] 蔚枝沁, 邓泓, 吴可为, 等. 海南优势海草营养元素的含量及其影响因素研究[J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2012(4): 131 – 141.

Effects of herbivory on resource allocation of the above and below ground parts of seagrass *Thalassia hemprichii*

JIA Biying, LIU Siyu, ZHAO Yanghe, MAO Wei

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

Abstract: The structure and function of seagrass ecosystems were changed and the diversity and service function of the seagrass ecosystems were affected by the top-down regulation of herbivorous effects on the seagrass. Different herbivores have different effects on resource allocation of the above ground and below ground parts of the seagrasses due to their different feeding capacity. *Thalassia hemprichii*, a dominant seagrass in Hainan Province, was selected to simulate the response of functional traits (root-shoot ratio, biomass and element content) to herbivoring effects on *T. hemprichii* by setting up isolation cage *in situ* and placing chemical expellant (Sevin) to exclude feeding effects of different consumers on the seagrass. The results showed that the root-shoot ratio of the seagrass *T. hemprichii* increased with time, but there was no significant difference in root-shoot ratio between different treatments. Grazing by consumers reduced the biomass of *T. hemprichii*. The above ground biomass of *T. hemprichii* in the treatment (MF) with exclusion of two consumers, both gastropods and fish, was higher than that of the blank control treatment (CK) without excluding consumers. Herbivory increased the above ground seagrass allocation ratio of organic carbon and total nitrogen to maintain normal growth of *T. hemprichii*, but the herbivorous impact on the total phosphorus content was not significant ($P>0.05$). In general, herbivorous effects increased the root-shoot ratio and regulated the allocation of biomass, organic carbon, total nitrogen, and total phosphorus in above ground and below ground parts of *T. hemprichii*, which was used to improve the absorption and assimilation rate of the resources, avoid grazing by the consumers, and maintain the population of *T. hemprichii*.

Keywords: herbivory; *Thalassia hemprichii*; traits; root to shoot ratio

(责任编辑: 潘学峰)