

姜晶晶, 张彦浩, 龙庆刚, 等. 不同水流流速对鳗草移植植株存活、生长和生理的影响[J]. 海洋学报, 2025, 47(3): 62–72, doi:10.12284/hyxb2025038

Jiang Jingjing, Zhang Yanhao, Long Qinggang, et al. Effects of different water velocities on survival, growth and physiology of the *Zostera marina* transplants[J]. Haiyang Xuebao, 2025, 47(3): 62–72, doi:10.12284/hyxb2025038

不同水流流速对鳗草移植植株存活、生长和生理的影响

姜晶晶^{1,2}, 张彦浩^{1,2}, 龙庆刚³, 迟会凯¹, 张沛东^{1,2*}

(1. 中国海洋大学海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003; 2. 黄渤海温带海草床生态系统野外科学观测研究站, 山东 青岛 266100; 3. 中华环境保护基金会, 北京 100062)

摘要: 为探究鳗草 (*Zostera marina*) 移植植株应对不同水流流速的存活、生长和生理变化, 明确鳗草移植植株的最适流速范围, 研究了水流流速对鳗草移植植株的影响, 测定了植株存活、生长和生理指标并评估其相互关系。结果显示, 鳗草移植植株的存活率于 0.4 m/s 处理组达到最大值, 是其他流速处理组的 1.1~2.4 倍, 对照组植株则全部死亡 ($P < 0.05$); 随水流流速升高, 移植植株地上组织的生长呈现逐渐下降趋势, 而地下组织的生长则呈现逐渐升高趋势, 1 m/s 处理组的叶片延伸速率相比 0.2 m/s 处理组下降 24.0%, 地下干重则达到 0.2 m/s 处理组的 1.6 倍; 移植植株的叶片光合色素与非结构碳水化合物含量于 0.4~0.6 m/s 处理组达到最低值, 相比其他处理组降低 0.8%~18.5%; 根据移植植株的存活生长综合收益和生理稳定性, 综合计算得出鳗草移植植株的适宜流速范围为 0.3~0.8 m/s, 最佳水流流速范围为 0.4~0.6 m/s。结果表明, 适当提高水流流速能够促进移植植株的快速定植和生长扩繁。

关键词: 鳗草; 流速范围; 存活率; 生长速率; 光合色素; 非结构碳水化合物

中图分类号: S948.8

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2025)03-0062-11

1 引言

海草是唯一一类生活在海洋中的高等植物, 构筑的海草床与滨海盐沼、红树林共同组成滨海典型生态系统, 在固碳增汇、维持生物多样性、净化水体、稳定底质、保护海岸等方面具有极其重要的生态服务价值^[1-4]。近几十年来, 受全球气候变化、外来种入侵、海岸工程、水体富营养化和水体污染等多重威胁下, 全球范围内海草床正以年 7% 的速率快速退化, 过去 50 年已有约 30%~50% 的海草床完全消失^[5]。中国是世界上海草床退化最严重的国家之一, 过去 40 年约 80% 的海草床已完全衰退^[6]。

随着海草床退化趋势的日趋严重, 有关海草床保

护修复的理论和逐渐成为海洋生态学研究热点^[7]。尽管海草床具有极其重要的生态功能, 但其也属于较脆弱的生态系统, 极易受到水温、盐度和水动力特性等自然因素的变化以及人类活动的干扰而导致修复失败^[8]。海草床一般分布于潮间带以及潮下带 6 m 以浅的近岸浅水区, 因此受风浪和潮流控制的水体流速对海草的存活和生长扩繁具有重要影响^[9-10]。一方面, 水流能够协助海草生殖枝完成授粉, 种子也可随水流传播至其他海域形成新的海草床^[11]; 其还会为海草输送叶片光合作用所需的碳源和营养盐, 从而显著提升海草床的自我发育和自我扩繁能力^[12-13]。另一方面, 海草为了应对潮流和风浪等的冲击, 在进化过程中产生了一系列的形态学适应, 如具备发达的根状茎与根

收稿日期: 2024-09-24; 修订日期: 2025-01-10。

基金项目: 国家自然科学基金(42076100); 威海市天鹅湖-养鱼池湾海草床生态修复及科研实验项目(横 20240055); 黄河口植被退化生境生态修复(横 20240233)。

作者简介: 姜晶晶(2000—), 女, 山东省淄博市人, 从事海草生态学研究。E-mail: jiangjingjing@stu.ouc.edu.cn

* 通信作者: 张沛东, 教授, 主要从事海草生态学研究。E-mail: zhangpds@ouc.edu.cn

系,从而增强植株的稳固性,多数海草的叶片呈带状,能够显著降低水流对叶片的作用力^[14]。

然而对于海草移植植株而言,其对水流流速的要求更严格。流速过低会造成硫化物积累、有毒藻类聚集,妨害植物的光合速率。如 Koch^[15] 研究发现,滞流条件下龟裂泰来草(*Thalassia testudinum*)草床的间隙水硫化物浓度可达 0.3 cm/s 流速条件下的 17 倍,从而导致植物的缺氧应激以及叶片生物量下降 48%。低流速条件下海草叶片附着生物及其他藻类更易定植,不仅影响海草叶片的光合作用,其中的附着藻类还与海草竞争海水的营养物质,从而导致海草生长受限^[16]。流速过高则会因为移植植株尚未定植,缺乏复杂根状茎保护而导致植株被水流冲走^[17]。如 van Katwijk 和 Hermus^[18] 将鳗草(*Zostera marina*)通过裸根移植法移植至瓦登海不同海区,其在平均流速 0.35~0.42 m/s 的平稳海区移植成功,而在水深相同但平均流速为 0.63 m/s 的海区 1 周内全部消失。

已有研究认为,鳗草天然草床可以耐受 120~150 cm/s 的流速,并提出应以 50 cm/s 和 90 cm/s 区分海草床的低中高流速区^[19]。但目前有关海草移植植株适宜流速范围的研究仅见低流速对海草移植植株生长存活影响的报道,且这些研究的环境条件和结果各不相同。Fonseca 和 Kenworthy^[20] 在实验室条件下发现,鳗草的叶长与水流流速(2~34 cm/s)呈显著正相关;张倩等^[21] 则在不同流速(6.5~24.6 cm/s)自然海域的实验中发现,鳗草各生长指标于 8.24 cm/s 时达到最佳,其适宜流速被限定于较低流速水平。然而,刘有才等^[22] 在自然海域实验发现,35~65 cm/s 流速条件下鳗草的新生叶面积是减缓水流处理的 1.8~2.1 倍,相比张倩等^[21] 的研究结果,其适宜流速提高 5.4~7.9 倍。由此可见,目前有关不同水流流速对海草移植植株存活和生长的影响及其适宜流速范围尚不明确。

针对上述科学问题,本文选择温带优势海草种类——鳗草,在室内人工条件下,研究了不同水体流速(0、0.2、0.4、0.6、0.8 和 1 m/s)对鳗草移植植株存活、生长和生理的影响,探究了鳗草移植植株的最适流速范围和应对不同水流流速的生理响应过程,以期为查明海草床的退化机理和优化生态修复技术提供基础数据和理论依据。

2 材料与方法

2.1 实验材料

实验用植株于 2021 年 6 月采自山东省荣成市天鹅湖(37.338 0°~37.358 9°N, 122.555 2°~122.597 5°E)。

采集时,挑选生长状态良好的植株,沿其根状茎方向挖取,确保植株根状茎和叶片的完整性,于海区现场清洗干净,带回实验场后于置于养殖池(1 m×10 m×0.6 m)暂养 7 d。暂养期间,保持池内水体循环流动,自然光照、水温(22±2)℃ 和盐度 30±1.2。

2.2 实验设计

参照 Fonseca 等^[19] 对鳗草最高耐受流速的研究结果,实验设置 6 个不同水流流速处理组:0、0.2、0.4、0.6、0.8 和 1 m/s,每个处理组设置 3 个重复,实验时长 1 个月。

2.3 实验装置与过程

2.3.1 实验装置

水流流速控制装置由水泵、喷嘴和水槽组成,如图 1 所示。水泵为大型抽水泵;喷嘴由方形不锈钢水箱制成,在箱体的一面设有喷水小孔 400 个,控制出水通道开关可以调节箱体内部水压,从而产生不同水流流速;水槽规格为 2.5 m×0.3 m×1 m,实验时将水槽固定于充入海水的水泥池中,水流从喷嘴喷出后则可在水槽内的不同区域形成不同流速的水流。使用 SLC92 型号流速仪测定池内水流,将水流水槽均匀划分为(0.2±0.05)、(0.4±0.05)、(0.6±0.05)、(0.8±0.05)和(1±0.05) m/s 流速区。另选一个无水体流动的同规格水池作为对照区。

每个植株移植装置由塑料盆栽盒(30 cm×15 cm×20 cm)、塑料网片(网孔直径 1.2 cm)、尼龙绳和扎带组成,对应 1 个实验重复。首先向盆栽盒填入海草床带回的天然土壤约 8 cm,随后将经过标准化处理的植株穿过规格与盆栽盒一致的网片网孔,并将植株的根状茎插入土壤里约 5 cm 且压实,确保 1 个实验重复的全部植株均匀分布于盆栽盒,最后利用尼龙绳将网片固定在土壤表面以防止土壤随水流冲击流失。

2.3.2 实验过程

从暂养植株中随机选择鳗草植株 288 株,按照 Zhang 等^[23] 的方法对进行标准化处理:去除老叶,保持茎枝高度 25 cm、叶片 4~5 片、茎节长 5 cm。每个重复按照上述方法分别栽植 16 株植株,每个处理组的 3 个重复随机置于对应的流速区。随后,于每个处理组随机挑选 20 株植株,采用针孔标记法和银线绑扎法分别对植株的叶片和根状茎进行标记,以评估植株的生长扩繁和生理响应过程^[24]。

实验开始前,于威海荣成天鹅湖海区调查自然潮汐,记录每日涨、退潮时间点与时长,为期 10 d,用于模拟自然潮汐。结果显示,天鹅湖每日涨、退潮两次,平均间隔 11.8 h,平均涨潮时间 2.3 h。因此设置

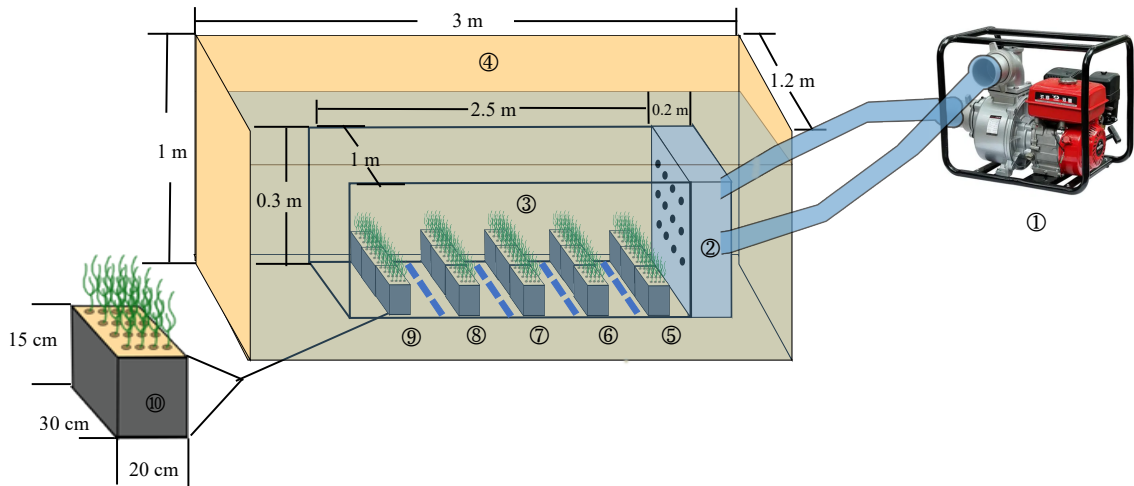


图1 水流控制装置

Fig. 1 Water flow control device

①: 水泵; ②: 喷嘴; ③: 水槽; ④: 水池; ⑤: 1 m/s 流速区; ⑥: 0.8 m/s 流速区; ⑦: 0.6 m/s 流速区;
⑧: 0.4 m/s 流速区; ⑨: 0.2 m/s 流速区; ⑩: 植株移植装置

①: water pump; ②: nozzle; ③: sink; ④: pool; ⑤: 1 m/s flow velocity zone; ⑥: 0.8 m/s flow velocity zone; ⑦: 0.6 m/s flow velocity zone;
⑧: 0.4 m/s flow velocity zone, ⑨: 0.2 m/s flow velocity zone, ⑩: plant transplantation device

每日 7:00 和 19:00 分别对植株进行 1 次水流冲击, 每次冲击时长为 2 h。

2.3.3 环境条件

所用海水来自育苗场天然海水, 盐度 30 ± 1.2 。实验期间, 保持水温 (22 ± 2) °C, 自然光照, 每 3 d 换水 1 次, 每次换水 2/3。

2.4 样品采集与处理

2.4.1 存活率与生长指标

实验结束后, 统计各处理组存活植株数, 计算存活率 (SR, %)。每个处理组随机选取 8 株标记植株, 用清水冲洗干净, 拭去多余水分后, 进行株高 (SH, cm)、新生叶面积 (NLA, cm^2/shoot)、茎节直径 (ID, mm)、茎节长 (IL, mm) 和侧枝数 (BN, shoots/shoot) 的测定, 并计算叶片延伸速率 [LER, $\text{cm}/(\text{shoot} \cdot \text{d})$] 和茎节伸长速率 [IER, $\text{mm}/(\text{shoot} \cdot \text{d})$] [25]。然后将新生组织的叶片部分和根状茎部分分别剪下并置于 60 °C 烘箱中持续烘干至恒重并称重地上干重 (AW, g) 和地下干重 (BW, g)。

2.4.2 生理指标

于每个处理组随机选取 8 株植株, 清水冲洗干净并拭去水分后, 取植株第 2 片叶面积 2 cm^2 采用 N, N-二甲基甲酰胺萃取法测定叶片叶绿素 a 含量 (Chla, mg/cm^2) 和叶绿素 b 含量 (Chlb, mg/cm^2) [26]。然后将植株烘干至恒重, 研磨过筛, 采用蒽酮法测定植株的可溶性糖含量 (SS, mg/g) 和淀粉含量 (S, mg/g) [27]。

2.5 数据分析

为表征植株在不同流速下的综合表现, 选定中间

流速的 0.6 m/s 处理组植株存活、生长和生理学指标为基准值, 开展植株存活生长的综合收益指数 (CI) 和生理指标稳定系数 (PI), 计算, 公式如下:

$$CI_i = \frac{SI_i + AGI_i + BGI_i}{3}, \quad (1)$$

$$SI_i = 1 - \frac{S_{0.6} - S_i}{S_{0.6}}, \quad (2)$$

$$AGI_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \left(1 - \frac{AG_{0.6j} - AG_{ij}}{AG_{0.6j}} \right), \quad (3)$$

$$BGI_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \left(1 - \frac{BG_{0.6j} - BG_{ij}}{BG_{0.6j}} \right), \quad (4)$$

$$PI_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \left(1 + \frac{P_{0.6j} - P_{ij}}{P_{0.6j}} \right) \quad (5)$$

式中: i 代表不同水流流速 (0.2、0.4、0.6、0.8 m/s 或 1 m/s); CI_i 为 i 水流流速的植株存活生长综合收益指数; SI_i 为 i 水流流速的植株存活收益指数; AGI_i 为 i 水流流速的地上组织生长收益指数; BGI_i 为 i 水流流速的地下组织生长收益指数; $S_{0.6}$ 为 0.6 m/s 处理组植株存活率; S_i 为 i 水流流速的植株存活率; m 为植株地上组织生长的指标数量、地下组织生长的指标数量或生理指标数量; j 代表 i 水流流速下植株地上组织生长、地下组织生长或生理的第 j 项指标; $AG_{0.6j}$ 、 $BG_{0.6j}$ 和 $P_{0.6j}$ 分别为 0.6 m/s 处理组植株的第 j 种地上组织生长指标、地下组织生长指标和生理指标数值; AG_{ij} 、 BG_{ij} 和 P_{ij} 分别为 i 水流流速植株的第 j 种地上组织生长指标、地下组织生长指标和生理指标数值; PI_i 为 i 水流流速的植株生理指标稳定系数。应用曲线拟合

方法,分别拟合不同流速与CI和PI的关系以及CI和PI之间的关系,并分别计算适宜流速范围。

实验数据以平均值±标准差(Mean ± SD)表示,对所有数据进行正态性和方差齐性检验,以满足参数统计分析的假设。对鳗草植株各指标进行单因素方差分析(one-way ANOVA)和LSD多重比较以检验不同水流流速对鳗草移植植株的影响及分析组间差异,以 $P < 0.05$ 作为差异显著水平, $P < 0.01$ 作为差异极显著水平。数据统计与分析使用SPSS 25.0进行处理,分析结果采用Origin 2023绘图。

3 结果

3.1 水流流速对植株存活率的影响

植株存活率随水流流速增加呈现先上升后下降的趋势,至0.4 m/s处理组,植株存活率达到最大值为52%,是其他流速处理组1.1~2.4倍,对照组植株则全部死亡($P < 0.05$;图2)。

3.2 水流流速对植株生长的影响

单因素方差分析结果显示,水流流速对植株生长指标具有显著影响($P < 0.05$)。各处理组的株高、新生叶面积、叶片延伸速率和地上干重均基本呈现随

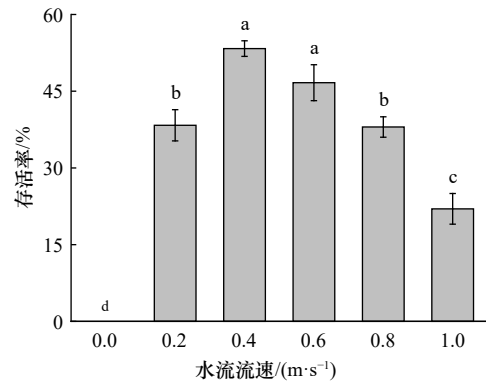


图2 不同水流流速对鳗草植株存活率的影响

Fig. 2 The effect of different water velocities on the survival rate of *Z. marina* plants

误差线上的不同小写字母表示不同处理组之间存在显著差异($P < 0.05$),下同

Different lowercase letters on the error bars indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$), the same below

水流流速增大逐渐下降趋势(图3),其中1 m/s处理组的4项指标相比0.2 m/s处理组下降10.2%~24.0%。但植株的侧枝数、茎节直径、茎节延伸速率和地下干重整体呈现随水流流速增大而逐渐上升趋势(图4),其中1 m/s处理组的各指标达到0.2 m/s处理组的1.2~3.7倍。

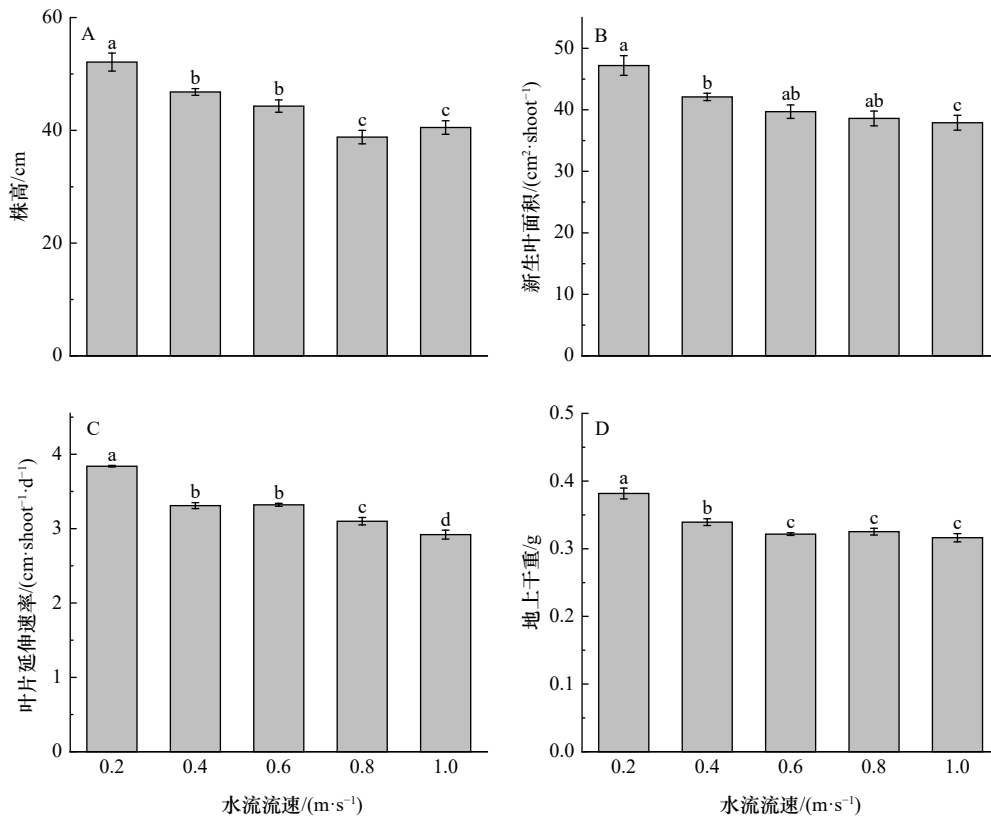


图3 不同水流流速对鳗草植株株高(A)、新生叶面积(B)、叶片延伸速率(C)和地上干重(D)的影响
Fig. 3 The effect of different water velocities on the shoot height (A), new leaf area (B), leaf elongation rate (C) and aboveground weight (D) of *Z. marina* plants

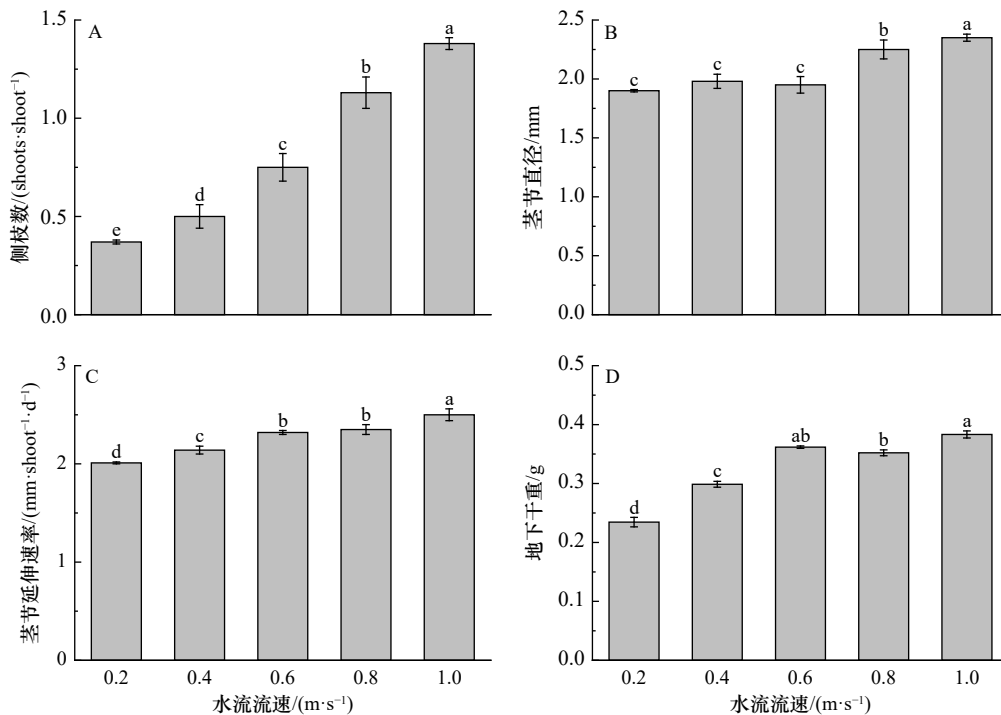


图4 不同水流流速对鳗草植株侧枝数(A)、茎节直径(B)、茎节延伸速率(C)和地下干重(D)的影响

Fig. 4 The effect of different water velocities on the branches (A), internode diameter (B), internode elongation rate (C) and belowground weight (D) of *Z. marina* plants

3.3 水流流速对植株生理指标的影响

单因素方差分析显示, 植株的光合色素、可溶性糖和淀粉含量均随水流流速增大呈现先下降后上升的变化趋势(图5)。叶绿素 *a* 和可溶性糖含量在 0.6 m/s 处理组达到最低值, 相比其他处理组降低了 1.2%~18.5%; 叶绿素 *b* 和淀粉含量在 0.4 m/s 处理组最低, 相比其他处理组降低了 0.8%~7.5% ($P < 0.05$)。

3.4 鳗草存活率、生长和生理学指标的综合评价

植株存活生长综合收益指数(CI)和植株的生理指标稳定系数(PI)均随水流流速升高呈现先上升后下降的趋势。曲线拟合显示, 两者与水流流速均具有显著的二项式关系(图6)。CI拟合曲线于水流流速 0.57 m/s 时达到峰值 y_{\max} , 分别选取 95% y_{\max} 和 99% y_{\max} 对应的流速范围作为适宜流速范围和最佳流速范围, 即: 0.3~0.9 m/s 和 0.4~0.7 m/s。PI拟合曲线于水流流速为 0.50 m/s 时达到峰值 y_{\max} , 分别选取 95% y_{\max} 和 99% y_{\max} 对应的流速范围作为生理稳定适宜流速范围和生理稳定最佳流速范围, 即: 0.2~0.8 m/s 和 0.3~0.6 m/s。综合植株 CI 和 PI 拟合结果, 得出移植植株的适宜流速范围为 0.3~0.8 m/s, 最佳水流流速范围为 0.4~0.6 m/s。

曲线拟合显示, PI 与 CI 表现出显著的线性正相关关系, 植株的生理学稳定系数随形态学收益指数的增大呈现逐渐上升趋势(图7), 表明在实验水流流速

范围内, 植株生长存活的综合表现越优, 则其生理状态越稳定。

4 讨论

4.1 水流流速对海草植株存活和生长的影响

本研究发现, 适当提高水流流速能够提升鳗草移植植株的存活与生长, 其适宜的水流流速范围为 0.3~0.8 m/s。研究结果与刘有才等^[22]在河北曹妃甸海草床开展的现场实验的研究结论类似。流速 ≤ 0.3 m/s 条件下, 鳗草移植植株存活率显著下降, 特别是滞流条件下移植植株全部死亡。Koch^[15]研究了不同水流流速(0、0.3 cm/s 和 1 cm/s)对龟裂泰来草存活的影响, 也发现滞流条件下移植植株于 6 个月后全部死亡。一方面可能是由于低流速条件对海草叶片的光合作用造成负面影响。研究发现, 鳗草在水流流速不小于 3 cm/s 的条件下才能存活, 即使光照条件良好, 流速过低也会造成碳限制阻碍植株的光合作用^[28]。另一方面可能是由于低流速条件导致间隙水硫化物等有毒物质聚积从而影响移植植株存活^[29]。Zhang 等^[30]研究发现, 鳗草暴露于 0.25 mmol/L 硫化物浓度 5 d 以上即死亡。高流速条件下, 鳗草移植植株的存活率亦下降, 可能是因为高流速条件影响沉积物的稳定性, 进而造成移植植株定植困难。水流造成沉积物的再悬浮并带走部分泥沙, 沉积物的理化性质随之受到影

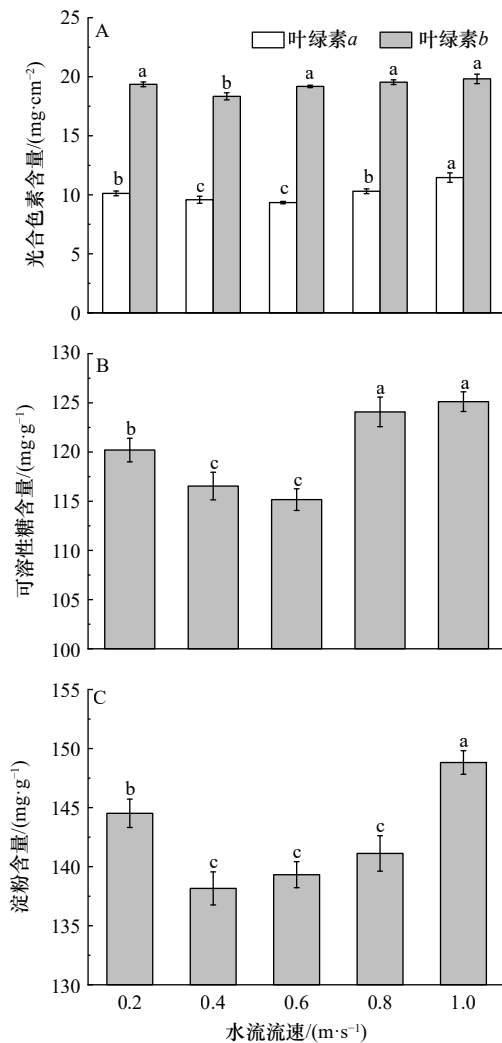


图5 不同水流流速对鳗草植株光合色素(A)、可溶性糖(B)和淀粉含量(C)的影响

Fig. 5 The effect of different water velocities on the photosynthetic pigment content (A), soluble sugars content (B) and starch (C) of *Z. marina* plants

响^[31-32]。如, Bastyan 和 Cambridge^[33] 在澳大利亚皇家公主港开展的澳洲波喜蕨草 (*Posidonia australis*) 的移植实验中发现, 河口区因水流过大导致沉积物被侵蚀 15~20 cm, 移植 4 个月后植株存活率仅为 14%, 但在水流平缓区植株存活率则超过 80%。

鳗草移植植株地上组织和地下组织的形态学指标和生长速度随流速增加表现出相反的变化趋势。其中地上组织各指标基本呈现逐渐下降趋势, 与 Schanz 和 Asmus^[34] 在瓦登海开展的诺氏鳗草 (*Zostera noltii*) 流速适应性实验以及 Jiménez-Ramos 等^[35] 开展的小丝粉草 (*Cymodocea nodosa*) 叶片抗拉力与水动力关系实验的研究结论一致。这可能是移植植株应对高能水动力的一种形态适应, 其通过减少冠层面积降低水流冲击力, 从而降低高能水动力条件下

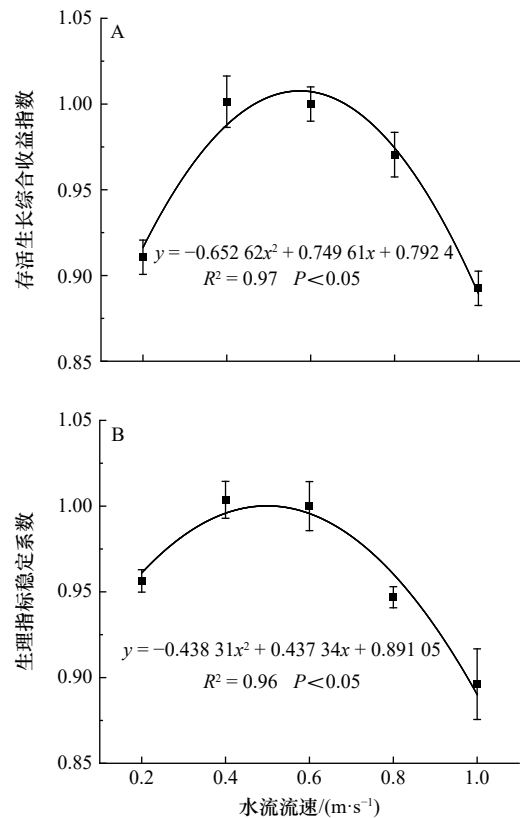


图6 不同水流流速对鳗草植株存活生长综合收益指数(A)和生理指标稳定系数(B)的影响

Fig. 6 The effect of different water velocities on the survival and growth comprehensive income index (A) and physiological index stability coefficient (B) of *Z. marina* plants

植株的机械损伤或无法定植等风险^[36]。植株地下组织各指标则基本呈现逐渐增加趋势。de Los Santos 等^[37] 研究了诺氏鳗草对不同流速的适应, 也发现高流速 (0.35 m/s) 条件下诺氏鳗草根茎延伸速率相比低流速 (0.01 m/s) 条件升高约 1.13 倍。首先, 水流流速直接影响海草植株的稳固性, 其需要更高的锚定能力来抵抗高流速对植株的冲击力^[38]。Widdows 等^[39] 研究发现, 流速 ≥ 0.25 m/s 时, 鳗草海草床受到的剪应力升高 2 倍, 因此需要更多的能量分配给地下组织, 促进根状茎生长从而增强植株的稳定性和降低沉积物再悬浮以保证海草植株的固植^[40]。其次, 水流能够影响沉积物成分间接影响海草, 高水流环境的沉积物粒径通常大于低水流环境, 营养物质更容易释放和流失^[41]。因此, 高水流流速条件下, 海草植株通过地下组织的快速生长从而增加与底质的接触面积, 提高对营养物质的吸收速率。如 Koch^[15] 研究发现, 高流速条件下, 龟裂泰来草海草床沉积物间隙水的铵态氮和活性磷酸盐含量分别降低 62.5% 和 83.3%, 但其根系长度显著增加。同时, 本研究也发现, 鳗草移植植株

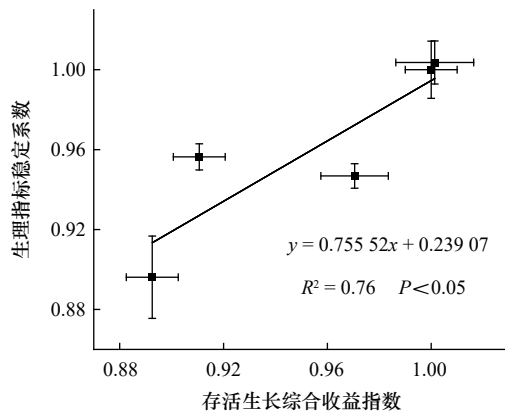


图7 鳗草植株存活生长综合收益指数与生理指标稳定系数的关系

Fig. 7 The relationship of survival and growth comprehensive income index and physiological index stability coefficient of *Z. marina* plants

的分枝数随水流流速增加而增加,说明鳗草移植植株在应对高流速胁迫时会通过提升其无性繁殖能力作为其生长策略^[42]。

水流流速对移植植株的生长影响可能受到海草种类和底质类型等多种因素的作用。一般而言,不同类型的水生植物对水流有不同的适应策略。如大米草(*Spartina anglica*)以密集丛生和植株硬挺的方式抵抗水流,而诺氏鳗草以柔软叶片随波摆动降低水流阻力^[43]。张宏瑜^[44]研究了不同水流流速对红纤维虾形草(*Phyllospadix iwatensis*)移植植株固着的影响,发现当水流流速超过 5.6 m/s 时,红纤维虾形草开始出现脱离基质的现象,远超鳗草的水流耐受范围。鳗草主要生长在泥沙底质,而分布在岩石底质的红纤维虾形草具有粗壮的根茎和发达的根毛,附着力更强,因而对水流适应性更高^[45]。此外,移植海区的基质状况也是影响海草存活和生长的重要因素。Caroline 等^[46]发现,相比有机物贫乏的沙质,鳗草植株在富含有机质的底质中更容易受到水流影响而被移走。卵叶喜盐草(*Halophila ovalis*)和泰来草(*Thalassia hemprichii*)倾向于分布在粉砂黏土含量高(0.3%~1.06%)的海区,而小喜盐草(*Halophila minor*)则更倾向于分布在粉砂黏土含量低(0.03%)且水动力强、养分低的环境之中^[47]。也有研究发现,粉砂和黏土含量高的沉积物可以减轻被侵蚀的程度,从而促进鳗草移植的成功^[48-49]。

此外,水流流速可能还会影响沉积物底质进而干扰海草生长。一方面,流速过低引起海草床悬浮颗粒物的加速沉积,从而改变沉积物理化性质进而对海草的生长和存活产生负面影响^[50]。如,吴晓晓^[51]通过室

内实验发现,泥沙淤积厚度增加 1 cm 可导致沉积物间隙水硫化物浓度升高 2 倍以上,实验 30 d 之后鳗草存活率下降 29.9%; Manzanera 等^[52]也发现,大洋波喜荡草(*Posidonia oceanica*)根的生长随埋藏深度增加呈现先增加后降低的趋势,埋藏 4 cm 处理组根茎的年增长量是对照组的 1.3 倍,但埋藏 9 cm 处理组根茎的年增长量则降至对照组的 66.0%。另一方面,流速过高则会侵蚀海草床沉积物,影响植株稳定性^[53]。如,Carus 等^[54]发现,当水流流速由 0.25 m/s 增至 0.60 m/s 时,沉积物的侵蚀厚度由 2 mm 增至 28 mm; Infantes 等^[55]则发现,当沉积物侵蚀深度达到(27 ± 3) mm 时,大洋波喜荡草的根茎就会被水流冲走,导致草床严重退化; Cabaço 等^[32]也发现,当沉积物的侵蚀深度为 2 cm 左右时,诺氏鳗草植株存活率下降 50%。

4.2 海草应对水流流速变化的生理响应过程

本研究发现,水流流速能够显著影响植株的光合色素及非结构性碳水化合物含量,植株生理学表现最稳定的水流流速范围为 0.2~0.8 m/s。首先,适宜的流速可以促进植株的光合作用。Westlake^[12]研究了水流流速对毛茛(*Ranunculus pseudofluitans*)和眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)光合与呼吸的影响,发现两者在流水条件下的光合作用最大速率是静水条件的 6 倍。Whitford 和 Schumacher^[56]的研究也发现,流速每升高 1 cm/s,海草植株叶片的光合作用效率增加 18%。植物叶片表面附着的水分子构成物质进入叶片的屏障,称为扩散边界层(DBL),其厚度随流速增加而减小,进而加快叶片吸收利用 CO₂ 和营养物质等的速率^[57]。Jordan^[58]发现,20 cm/s 水流流速条件下,鳗草叶片的叶绿素 a 含量、光化学效率和光合电子传输速率(ETR)均高于净水条件和 1 cm/s 低流速条件。因此,本研究鳗草移植植株叶片光合色素含量的下降可能是由于叶片 DBL 厚度下降,促进光合速率提升从而导致光合色素的快速消耗。此外,流速升高也会导致植株叶片弯折产生自遮荫现象,进而削弱叶片的光吸收能力^[59]。Enriquez 和 Rodríguez-Román^[60]发现,泰来草和日本团扇藻(*Padina sanctae-crucis*)的 ETR 随流速升高而升高,但相同条件下扇扇藻(*lobophora variegata*)的 ETR 呈现先升高后下降的趋势,即在一定范围流速可促进植物光合作用,但流速过高则产生抑制作用。在本研究中,叶片叶绿素 a 含量随流速升高呈现先降低后升高的趋势,可能是鳗草植株随流速升高植株产生了明显的自遮荫,从而导致 ETR 受到抑制,因而尽管高流速条件下鳗草植株叶片的光合色素含量显著提高,但其光合速率下降,最终导致植株

生长明显下降。

非结构性碳水化合物含量随流速增加呈现先降低后增加的变化趋势。非结构性碳水化合物是参与植株生命代谢的重要物质,作为碳源被储存利用^[61]。Silva等^[62]研究发现,75%遮光处理下鳗草地下组织的可溶性糖含量较正常光照组下降70%~85%,说明光合作用受限时,组织的可溶性糖与淀粉会被重新分配和消耗从而满足植株生长需要。黄晓龙等^[63]研究了不同水深对3种沉水植物的影响,发现水生植物超氧化物歧化酶(SOD)、丙二醛(MDA)和可溶性糖含量随水深增加而升高,SOD和MDA是表征植物受到胁迫时的抗逆性指标,说明受水深胁迫时植株会调控产生较多的可溶性糖来应对胁迫。本研究中,鳗草植株在低流速与高流速条件下非结构性碳水化合物含量均较高,说明这些水流流速均不是鳗草移植植株的适宜流速,从而通过提高非结构性碳水化合物含量应

对非适宜环境^[64]。

5 结论

水流流速是影响海草自然分布以及移植植株定植生长的重要因素之一。本研究以温带优势海草——鳗草为对象,探究了不同水流流速对鳗草移植植株存活和生长的影响,分析了鳗草移植植株应对不同水流流速的生理响应。结果显示,植株存活生长综合收益指数(CI)和植株的生理指标稳定系数(PI)呈显著线性关系,其适宜的流速范围为0.3~0.8 m/s,最佳流速范围为0.4~0.6 m/s。结果表明,在保证移植植株稳定性的前提下,适当提高水流流速可以增加移植植株的存活和生长收益及其生理稳定性,进而促进移植植株的快速定植和生长扩繁。研究结果为查明海草床的退化机理、科学选划鳗草海草床生态修复区提供了基础数据。

参考文献:

- [1] Lambert V, Bainbridge Z T, Collier C, et al. Connecting targets for catchment sediment loads to ecological outcomes for seagrass using multiple lines of evidence[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2021, 169: 112494.
- [2] 李文涛, 张秀梅. 海草场的生态功能[J]. 中国海洋大学学报, 2009, 39(5): 933-939.
Li Wentao, Zhang Xiumei. The ecological functions of seagrass meadows[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2009, 39(5): 933-939.
- [3] 郑凤英, 韩晓弟, 张伟, 等. 大叶藻形态及生长发育特征[J]. 海洋科学, 2013, 37(10): 39-46.
Zheng Fengying, Han Xiaodi, Zhang Wei, et al. Characteristics of morphology, growth and development of *Zostera marina* L.[J]. *Marine Sciences*, 2013, 37(10): 39-46.
- [4] Froeschke J T, Stunz G W. Hierarchical and interactive habitat selection in response to abiotic and biotic factors: the effect of hypoxia on habitat selection of juvenile estuarine fishes[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2012, 93(1): 31-41.
- [5] Waycott M, Duarte C M, Carruthers T J B, et al. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(30): 12377-12381.
- [6] 周毅, 江志坚, 邱广龙, 等. 中国海草资源分布现状、退化原因与保护对策[J]. 海洋与湖沼, 2023, 54(5): 1248-1257.
Zhou Yi, Jiang Zhijian, Qiu Guanglong, et al. Distribution status, degradation reasons and protection countermeasures of seagrass resources in China[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2023, 54(5): 1248-1257.
- [7] Tan Yimei, Coleman R A, Biro P A, et al. Developing seed- and shoot-based restoration approaches for the seagrass, *Zostera muelleri*[J]. *Restoration Ecology*, 2023, 31(5): e13902.
- [8] Saewong C, Ow Y X, Nualla-ong A, et al. Comparative effects of heat stress on photosynthesis and oxidative stress in *Halophila ovalis* and *Thalassia hemprichii* under different light conditions[J]. *Marine Environmental Research*, 2024, 199: 106589.
- [9] de Boer W F. Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: a review[J]. *Hydrobiologia*, 2007, 591(1): 5-24.
- [10] Orth R J, Carruthers T J B, Dennison W C, et al. A global crisis for seagrass ecosystems[J]. *BioScience*, 2006, 56(12): 987-996.
- [11] De Cock A W A M. Flowering, pollination and fruiting in *Zostera marina* L.[J]. *Aquatic Botany*, 1980, 9: 201-220.
- [12] Westlake D F. Some effects of low-velocity currents on the metabolism of aquatic macrophytes[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1967, 18(2): 187-205.
- [13] Conover J T. The importance of natural diffusion gradients and transport of substances related to benthic marine plant metabolism[J]. *Botanica Marina*, 1968, 11(1/4): 1-9.
- [14] Court Stevenson J. Comparative ecology of submersed grass beds in freshwater, estuarine, and marine environments I[J]. *Limnology and Oceanography*, 1988, 33(4): 867-893.
- [15] Koch E W. Preliminary evidence on the interdependent effect of currents and porewater geochemistry on *Thalassia testudinum* Banks ex König seedlings[J]. *Aquatic Botany*, 1999, 63(2): 95-102.
- [16] Harlin M M, Thorne-Miller B. Nutrient enrichment of seagrass beds in a Rhode Island coastal lagoon[J]. *Marine Biology*, 1981, 65(3): 221-229.

- [17] 刘子健, 李卫明, 张续同, 等. 静水与流水条件下沉水植物生长对上覆水和沉积物磷迁移的影响[J]. 环境科学研究, 2023, 36(5): 975–985.
Liu Zijian, Li Weiming, Zhang Xutong, et al. Effects of submerged macrophytes on phosphorus transport between overlying water and sediment in the growth period under static and flowing conditions[J]. Research of Environmental Sciences, 2023, 36(5): 975–985.
- [18] van Katwijk M M, Hermus D C R. Effects of water dynamics on *Zostera marina*: transplantation experiments in the intertidal Dutch Wadden Sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 208: 107–118.
- [19] Fonseca M S, Zieman J C, Thayer G W, et al. The role of current velocity in structuring eelgrass (*Zostera marina* L.) meadows[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1983, 17(4): 367–380.
- [20] Fonseca M S, Judson Kenworthy W. Effects of current on photosynthesis and distribution of seagrasses[J]. *Aquatic Botany*, 1987, 27(1): 59–78.
- [21] 张倩, 柳杰, 张沛东, 等. 不同水流流速对大叶藻移植植株存活、生长及光合色素含量的影响[J]. 海洋环境科学, 2015, 34(6): 806–812.
Zhang Qian, Liu Jie, Zhang Peidong, et al. Effects of different current velocities on survival, growth and photosynthetic pigment contents of *Zostera marina* transplants[J]. Marine Environmental Science, 2015, 34(6): 806–812.
- [22] 刘有才, 李林强, 马旺, 等. 鳗草海草床植株移植方法及应用效果研究[J]. 河北地质大学学报, 2023, 46(6): 75–79.
Liu Youcai, Li Linqiang, Ma Wang, et al. Study on transplanting method and application effect of eelgrass bed plants[J]. Journal of Hebei GEO University, 2023, 46(6): 75–79.
- [23] Zhang Yanhao, Yu Bing, Liu Youcai, et al. The influence of decreased salinity levels on the survival, growth and physiology of eelgrass *Zostera marina*[J]. *Marine Environmental Research*, 2022, 182: 105787.
- [24] Zieman J C. Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* König[J]. *Aquaculture*, 1974, 4: 139–143.
- [25] Xu Junge, Zhang Qian, Li Hongchen, et al. Changes in survival, growth and photosynthetic pigment in response to iron increase in the leaf and root-rhizome tissues of eelgrass *Zostera marina*[J]. *Aquatic Botany*, 2019, 154: 60–65.
- [26] 王文杰, 贺海升, 关宇, 等. 丙酮和二甲基亚砷法测定植物叶绿素和类胡萝卜素的方法学比较[J]. 植物研究, 2009, 29(2): 224–229.
Wang Wenjie, He Haisheng, Guan Yu, et al. Methodological comparison of chlorophyll and carotenoids contents of plant species measured by DMSO and acetone-extraction methods[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2009, 29(2): 224–229.
- [27] Lewis M A, Dantin D D, Chancy C A, et al. Florida seagrass habitat evaluation: a comparative survey for chemical quality[J]. *Environmental Pollution*, 2007, 146(1): 206–218.
- [28] Koch E W. Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements[J]. *Estuaries*, 2001, 24(1): 1–17.
- [29] Pedersen O, Binzer T, Borum J. Sulphide intrusion in eelgrass (*Zostera marina* L.)[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2004, 27(5): 595–602.
- [30] Zhang Yu, Yue Shidong, Gao Yaping, et al. Insights into response of seagrass (*Zostera marina*) to sulfide exposure at morphological, physiochemical and molecular levels in context of coastal eutrophication and warming[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 47(12): 4768–4785.
- [31] Wargo C A, Styles R. Along channel flow and sediment dynamics at North Inlet, South Carolina[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2007, 71(3/4): 669–682.
- [32] Cabaço S, Santos R, Duarte C M. The impact of sediment burial and erosion on seagrasses: a review[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, 79(3): 354–366.
- [33] Bastyan G R, Cambridge M L. Transplantation as a method for restoring the seagrass *Posidonia australis*[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, 79(2): 289–299.
- [34] Schanz A, Asmus H. Impact of hydrodynamics on development and morphology of intertidal seagrasses in the Wadden Sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 261: 123–134.
- [35] Jiménez-Ramos R, Henares C, Egea L G, et al. Leaf senescence of the seagrass *Cymodocea nodosa* in Cádiz Bay, Southern Spain[J]. *Diversity*, 2023, 15(2): 187.
- [36] La Nafie Y A, de Los Santos C B, Brun F G, et al. Waves and high nutrient loads jointly decrease survival and separately affect morphological and biomechanical properties in the seagrass *Zostera noltii*[J]. *Limnology and Oceanography*, 2012, 57(6): 1664–1672.
- [37] de los Santos C B, Brun F G, Bouma T J, et al. Acclimation of seagrass *Zostera noltii* to co-occurring hydrodynamic and light stresses[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 398: 127–135.
- [38] Puijalon S, Bornette G, Sagnes P. Adaptations to increasing hydraulic stress: morphology, hydrodynamics and fitness of two higher aquatic plant species[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(412): 777–786.
- [39] Widdows J, Pope N D, Brinsley M D, et al. Effects of seagrass beds (*Zostera noltii* and *Z. marina*) on near-bed hydrodynamics and sediment resuspension[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 358: 125–136.
- [40] Di Carlo G, Badalamenti F, Terlizzi A. Recruitment of *Posidonia oceanica* on rubble mounds: substratum effects on biomass partitioning and leaf morphology[J]. *Aquatic Botany*, 2007, 87(2): 97–103.
- [41] McKone K L. Light available to the seagrass *Zostera marina* when exposed to currents and waves[D]. Maryland: University of Maryland, 2009.
- [42] Puijalon S, Bouma T J, Van Groenendael J, et al. Clonal plasticity of aquatic plant species submitted to mechanical stress: escape versus

- resistance strategy[J]. *Annals of Botany*, 2008, 102(6): 989–996.
- [43] van de Ven C N, van der Heide T, Bouma T J, et al. Co-occurring intertidal ecosystem engineers with opposing growth strategies show opposite responses to environmental gradients during establishment[J]. *Oikos*, 2024, 2024(7): e10546.
- [44] 张宏瑜. 红纤维虾形草对氮元素吸收能力的评价及其植株移植方法的优化[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2021.
Zhang Hongyu. Evaluation of nitrogen absorption capacity and optimization of shoot transplanting methods of *Phyllospadix iwatensis*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2021.
- [45] 程冉, 侯鑫, 王欢, 等. 红纤维虾形草移植植株存活、生长和生理对不同水动力条件的响应[J]. 渔业科学进展, 2022, 43(2): 21–31.
Cheng Ran, Hou Xin, Wang Huan, et al. Survival, growth, and physiological responses of surfgrass transplants to different hydrodynamic regimes[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2022, 43(2): 21–31.
- [46] Caroline Wicks E, Koch E W, O'Neil J M, et al. Effects of sediment organic content and hydrodynamic conditions on the growth and distribution of *Zostera marina*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 378: 71–80.
- [47] Lamit N, Tanaka Y. Species-specific distribution of intertidal seagrasses along environmental gradients in a tropical estuary (Brunei Bay, Borneo)[J]. *Regional Studies in Marine Science*, 2019, 29: 100671.
- [48] Bradley M P, Stolt M H. Landscape-level seagrass–sediment relations in a coastal lagoon[J]. *Aquatic Botany*, 2006, 84(2): 121–128.
- [49] Zhang Qian, Liu Jie, Zhang Peidong, et al. Effect of silt and clay percentage in sediment on the survival and growth of eelgrass *Zostera marina*: transplantation experiment in Swan Lake on the eastern coast of Shandong Peninsula, China[J]. *Aquatic Botany*, 2015, 122: 15–19.
- [50] van der Heide T, Temmink R J M, Fivash G S, et al. Coastal restoration success via emergent trait-mimicry is context dependent[J]. *Biological Conservation*, 2021, 264: 109373.
- [51] 吴晓晓. 鳗草应对水体浊度升高的响应过程与机理研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2019.
Wu Xiaoxiao. Studies on the response process and mechanism of eelgrass (*Zostera marina* L.) to the increase of water turbidity[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2019.
- [52] Manzanera M, Alcoverro T, Tomas F, et al. Response of *Posidonia oceanica* to burial dynamics[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, 423: 47–56.
- [53] Fonseca M S, Cahalan J A. A preliminary evaluation of wave attenuation by four species of seagrass[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1992, 35(6): 565–576.
- [54] Carus J, Arndt C, Schröder B, et al. Using artificial seagrass for promoting positive feedback mechanisms in seagrass restoration[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 546661.
- [55] Infantes E, Orfila A, Bouma T J, et al. *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* seedling tolerance to wave exposure[J]. *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(6): 2223–2232.
- [56] Whitford L A, Schumacher G J. Effect of a current on respiration and mineral uptake in *Spirogyra* and *Oedogonium*[J]. *Ecology*, 1964, 45(1): 168–170.
- [57] Koch E W. Hydrodynamics, diffusion-boundary layers and photosynthesis of the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Cymodocea nodosa*[J]. *Marine Biology*, 1994, 118(4): 767–776.
- [58] Jordan T L. Acclimation of marine macrophytes (*Saccharina latissima* and *Zostera marina*) to water flow[D]. Maryland: University of Maryland, 2008.
- [59] Fonseca M S, Fisher J S, Zieman J C, et al. Influence of the seagrass, *Zostera marina* L., on current flow[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1982, 15(4): 351–364.
- [60] Enriquez S, Rodríguez-Román A. Effect of water flow on the photosynthesis of three marine macrophytes from a fringing-reef lagoon[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 323: 119–132.
- [61] Loewe A, Einig W, Shi Lanbo, et al. Mycorrhiza formation and elevated CO₂ both increase the capacity for sucrose synthesis in source leaves of spruce and aspen[J]. *New Phytologist*, 2000, 145(3): 565–574.
- [62] Silva J, Barrote I, Costa M M, et al. Physiological responses of *Zostera marina* and *Cymodocea nodosa* to light-limitation stress[J]. *PLoS One*, 2013, 8(11): e81058.
- [63] 黄晓龙, 谢洪民, 魏伟伟, 等. 不同水深对挺水植物形态和生理指标的影响[J]. 环境科学研究, 2021, 34(11): 2706–2713.
Huang Xiaolong, Xie Hongmin, Wei Weiwei, et al. Effect of different water depths on morphological and physiological traits of emergent plants[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2021, 34(11): 2706–2713.
- [64] 江志坚, 黄小平, 张景平. 环境胁迫对海草非结构性碳水化合物储存和转移的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(19): 6242–6250.
Jiang Zhijian, Huang Xiaoping, Zhang Jingping. Effect of environmental stress on non-structural carbohydrates reserves and transfer in seagrasses[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(19): 6242–6250.

Effects of different water velocities on survival, growth and physiology of the *Zostera marina* transplants

Jiang Jingjing^{1,2}, Zhang Yanhao^{1,2}, Long Qinggang³, Chi Huikai¹, Zhang Peidong^{1,2}

(1. Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China; 2. Observation and Research Station of Yellow-Bohai Sea Temperate Seagrass Bed Ecosystem, Ministry of Natural Resources, Qingdao 266100, China; 3. China Environmental Protection Foundation, Beijing 100062, China)

Abstract: To investigate the survival, growth, and physiological responses of *Zostera marina* transplants to different water velocities and determine the optimal flow velocity range, an experiment was conducted. The study aimed to elucidate the effects of water velocity on *Z. marina* transplants by measuring and evaluating their survival rates, growth performance, and physiological indicators, as well as examining the interrelationships among these factors. Results indicated that the survival rate of transplanted *Z. marina* plants peaked at 0.4 m/s, being 1.1–2.4 times higher than those in the other treatments ($P < 0.05$). Notably, all plants in the control group perished. Aboveground tissue growth decreased progressively with increasing water velocity, while belowground tissue growth increased gradually. Specifically, leaf elongation rate at 1 m/s was 24.0% lower compared to 0.2 m/s, whereas belowground dry weight at 0.4 m/s was 1.6 times higher than that at 0.2 m/s. Photosynthetic pigment and nonstructural carbohydrates contents in leaves reached their lowest levels between 0.4 and 0.6 m/s, decreasing by 0.8% to 18.5% relative to other treatments. Considering the survival and growth comprehensive income index and physiological index stability coefficient, the suitable flow velocity range for *Z. marina* transplants is 0.3 to 0.8 m/s, with an optimal range of 0.4 to 0.6 m/s. These findings suggest that moderately increasing water flow velocity can facilitate the rapid establishment and expansion of *Z. marina* transplants.

Key words: *Zostera marina*; water velocity range; survival rate; growth rate; photosynthetic pigment; non-structural carbohydrates