



大叶藻对氮磷营养盐的吸收动力学特征

李诗奇 张彦浩 李 政 张沛东*

中国海洋大学海水养殖教育部重点实验室, 山东青岛 266003

摘 要 营养盐是影响海草生长的关键因子, 目前有关海草不同组织对不同形式氮和磷的吸收特征尚不明确。该研究通过利用海草地上和地下组织分隔培养装置, 设置不同的氨态氮、硝态氮和磷酸盐浓度, 探究了大叶藻(*Zostera marina*)植株及其地上和地下组织对氮磷营养盐的吸收动力学特征。结果显示: (1)大叶藻对氮磷的吸收符合饱和吸收动力学特征, 吸收速率和水体氮磷浓度可用米氏方程描述; (2)大叶藻植株对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的最大吸收速率(V_{\max} , $52 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)显著高于其对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的 V_{\max} ($39 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$); (3)大叶藻地上组织和地下组织均可吸收氮磷, 但地上组织对氨态氮、硝态氮、磷酸盐的 V_{\max} 分别为43.1、30.5和 $15.6 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, 为地下组织的2.6、1.2和6倍。结果表明, 大叶藻对氨态氮的吸收能力高于硝态氮, 且对氮磷的吸收可能主要依赖地上组织(叶片)。结果为查明大叶藻对氮磷的吸收利用机制及评估大叶藻的海洋生态效应提供了理论依据。

关键词 氮; 磷; 吸收速率; 米氏方程; 大叶藻

李诗奇, 张彦浩, 李政, 张沛东 (2020). 大叶藻对氮磷营养盐的吸收动力学特征. 植物生态学报, 44, 772–781. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0335

Uptake kinetics of nitrogen and phosphorus by *Zostera marina*

LI Shi-Qi, ZHANG Yan-Hao, LI Zheng, and ZHANG Pei-Dong*

The Key Laboratory of Mariculture (Ocean University of China), Ministry of Education, Qingdao, Shandong 266003, China

Abstract

Aims Nutrient availability is an external factor that affect the growth of seagrasses. However, the demand for and absorption of different forms of nitrogen and phosphorus by different tissues of seagrasses are unclear. In this study, the uptake of nitrogen and phosphorus by *Zostera marina* was studied to determine the nutrient uptake kinetics. The objectives of this research are to: 1) investigate the absorption characteristics of ammonia nitrogen, nitrate nitrogen and phosphorus in *Z. marina*; 2) evaluate the differences in absorption between the different forms of nitrogen; and 3) analyse the differences in absorption between the different tissues of *Z. marina*.

Methods Equipment was used to separate the aboveground and belowground tissues of *Z. marina*. Six concentration levels of ammonia nitrogen, nitrate nitrogen and phosphorus were established to experimentally test the uptake kinetics of nutrients by *Z. marina*. The nutrient concentrations in different parts of seawater column were measured to determine the nutrient changes and calculate the kinetic characteristics of nutrient uptake.

Important findings 1) The absorption of ammonia nitrogen, nitrate nitrogen and phosphorus by *Z. marina* was consistent with the characteristics of saturated absorption kinetics. The relationship between the absorption rate and the nutrient concentrations in water could be described by the Michaelis-Menten equation. 2) The maximum absorption rate (V_{\max}) of ammonia nitrogen by *Z. marina* ($52 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) was significantly higher than that of nitrate nitrogen ($39 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$). 3) Both aboveground and belowground tissues of *Z. marina* could absorb nutrient, but the V_{\max} of leaves (aboveground tissues) for ammonia nitrogen, nitrate nitrogen and phosphorus absorption were 43.1, 30.5 and $15.6 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, respectively, which were 2.6-fold, 1.2-fold and 6-fold higher than the corresponding V_{\max} of belowground tissues. The results show that the absorption capacity of *Z. marina* for ammonia nitrogen is higher than that for nitrate nitrogen, and the absorption of nitrogen and phosphorus may depend primarily on the aboveground tissues (leaves). The results provide a theoretical basis for the study of the mechanisms of nitrogen and phosphorus uptake and utilization by *Z. marina* and the evaluation of marine ecological impacts.

收稿日期Received: 2019-12-03 接受日期Accepted: 2020-05-01

基金项目: 国家自然科学基金(41576112)、国家重点研发计划(2019YFD0902101)和中央高校基本科研业务费专项(201822021)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41576112), the National Key R&D Program of China (2019YFD0902101), and the Fundamental Research Funds for the Central Universities of China (201822021).

* 通信作者Corresponding author (zhangpds@ouc.edu.cn)

Key words nitrogen; phosphorus; absorption rate; Michaelis-Menten; *Zostera marina*

Li SQ, Zhang YH, Li Z, Zhang PD (2020). Uptake kinetics of nitrogen and phosphorus by *Zostera marina*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 772–781. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0335

海草是一类海洋高等单子叶开花植物, 具有极高的初级生产力, 在我国主要分布于温带的山东、辽宁、河北, 亚热带、热带的广东、广西和海南等沿岸海域(李文涛和张秀梅, 2009; Short *et al.*, 2011; 郑凤英等, 2013)。海草床具有重要的生态功能和极高的生态服务价值(Unsworth *et al.*, 2019)。Short等(2011)估算发现, 海草床的生态服务价值高达 $34\ 000\ \$\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 超过大多数陆地生境及海洋生境。

海草床生态系统较脆弱, 受全球变化和人类活动影响, 目前已地球生物圈退化速率最快的生态系统, 且退化速率仍在逐年增加(Waycott *et al.*, 2009; 郑凤英等, 2013; 郭美玉等, 2017; Perry *et al.*, 2020)。然而在海草床修复过程中, 对促进海草快速生长的关键因子及其生态幅的科学认知还远远不够, 限制了高效修复方法的建立。光照、温度和营养盐是影响海草生长的三大外界因素(Lee *et al.*, 2007)。Dennison等(1993)在对澳大利亚、古巴、美国等17个国家或地区的15种海草种类进行研究后分别得出了不同地区不同海草种类的最小需光量(%); Lee等(2007)综合分析已有文献报道, 提出大叶藻(*Zostera marina*)生长的适宜温度范围为15–20 °C; 尽管20世纪70年代就有学者尝试探究海草的营养生理生态学理论, 但至今仍未得出海草的适宜营养盐浓度范围(Orth, 1973; van Katwijk *et al.*, 1999; Hemminga & Duarte, 2000; Touchette & Burkholder, 2000; Romero *et al.*, 2006; Kaldy, 2014; Pereda-Briones *et al.*, 2018)。

氮磷是水生植物最主要的限制性营养盐, 学者普遍使用米氏方程来表示稳态时水生植物对营养盐的吸收特征(Duarte, 1990; Geider *et al.*, 1997; Thormann & Bayley, 1997; 刘静雯等, 2001; Güsewell *et al.*, 2003; Pietro *et al.*, 2006; Rubio *et al.*, 2018)。研究表明, 大多数海草种类都优先吸收氨态氮(Vonk *et al.*, 2008; van Engeland *et al.*, 2011), 但其地上组织和地下组织对营养盐的吸收能力存在差异(Gras *et al.*, 2003; Nielsen *et al.*, 2006)。因此, 查明海草对营养盐的吸收动力学特征, 得出不同组织对不同形

式氮和磷的吸收参数, 对明确海草最适营养盐生态幅具有重要科学意义。

本研究以我国北方海域优势海草种类——大叶藻为对象, 针对大叶藻营养生理生态学存在的理论欠缺, 通过利用海草地上组织和地下组织分隔培养装置, 设置不同的氨态氮、硝态氮、磷酸盐浓度, 探讨了大叶藻对不同形式氮和磷的吸收动力学特征, 评价了大叶藻植株、地上组织和地下组织对氨态氮、硝态氮和磷酸盐的吸收动力学差异, 为探明大叶藻对氮磷的需求和吸收理论提供参考, 并为建立我国海草床退化生境恢复技术提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 植株采集

实验用大叶藻植株于2019年7月采自山东省荣成市天鹅湖海域(37.34°–37.36° N, 122.56°–122.58° E), 采样时海水温度26.2 °C。采集时, 选择叶片颜色鲜绿的植株, 将植株从底部连根挖出, 确保大叶藻植株完整。进一步筛选植株, 所选植株具备相对一致的形态学特征: 株高24–26 cm, 叶片4–5片, 茎节长5 cm。植株经海水浸洗, 去除底质、贝类及其他附生生物, 移入盛有海水的泡沫箱中, 于室外水槽中暂养3天, 暂养期间采用自然海水, 遮阳网遮阳, 平均水温24.4 °C。

1.2 实验处理与分隔装置

van Katwijk等(1997)研究发现, 水体氨态氮浓度 $\geq 125\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时对大叶藻产生毒性; Udy和Dennison (1997)的研究表明, 水体磷酸盐浓度 $\geq 30\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时对海草生长具有显著促进作用。根据这些已有报道以及预实验结果, 设置氨态氮(NH_4Cl)和硝态氮(KNO_3)浓度分别为10、20、40、60、80和100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 磷酸盐(KH_2PO_4)浓度为2、4、8、16、24和32 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。各营养盐水平分别设置3个实验组: 未分隔组(UG)、分隔且地上组织添加组(SG_A)和分隔且地下组织添加组(SG_B), 分别用于评价大叶藻植株、地上组织和地下组织对氨态氮、硝态氮和磷酸盐的吸收动力学特征。不同实验组水体营养盐浓度设置方案见表1。其中天然海水氨态氮浓度为 $(3.04 \pm$

表1 大叶藻分隔培养不同实验装置水体营养盐浓度设置方案
Table 1 Installment scheme of water nutrient concentrations under different experimental treatments for separate cultivation of *Zostera marina*

分隔装置 Separation apparatus	未分隔组 No-separating group	分隔且地上组织添加组 Separation group with N, P addition in the leaf compartment	分隔且地下组织添加组 Separation group with N, P addition in the root-rhizome compartment
玻璃水槽 Glass aquarium	设置的营养盐浓度 Designed nutrient concentration	设置的营养盐浓度 Designed nutrient concentration	天然海水营养盐浓度 Nutrient concentration of natural seawater
聚乙烯瓶 Polyethylene bottle	设置的营养盐浓度 Designed nutrient concentration	天然海水营养盐浓度 Nutrient concentration of natural seawater	设置的营养盐浓度 Designed nutrient concentration

0.14) $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 硝态氮浓度为 $(2.41 \pm 0.18) \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 磷酸盐浓度为 $(0.25 \pm 0.02) \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。各实验组设置12个重复。

实验选取40 cm × 30 cm × 60 cm的玻璃水槽, 用玻璃将其均匀分为12个10 cm × 10 cm × 55 cm的封闭独立小格, 用于模拟大叶藻地上组织的生活环境; 选取250 mL聚乙烯瓶, 在其瓶盖上均匀制造3个直径为3 cm的小孔, 并用黑色胶布将聚乙烯瓶瓶身遮住, 以模拟大叶藻地下组织的暗光环境, 如图1所示。

1.3 实验过程

实验时, 首先在聚乙烯瓶内注满设定营养盐浓度的海水; 然后随机选择3株大叶藻植株, 将其地下组织缓慢穿过聚乙烯瓶盖上的小孔至植株维管束顶端即分生组织处为止, 记为1个重复; UG实验组不对小孔密封, 随机选择玻璃水槽的独立小格, 将植有3株植株的聚乙烯瓶放入后添加5 L设定营养盐浓度海水; 两个分隔实验组则用硅脂密封瓶盖小孔, 其他过程同UG实验组。实验开始后, 各实验组分别于1、2、3、4 h随机选取3个重复, 利用50 mL离心管分别采集UG实验组和SG_A实验组独立小格的水体水样以及SG_B实验组聚乙烯瓶的水体水样, 置于

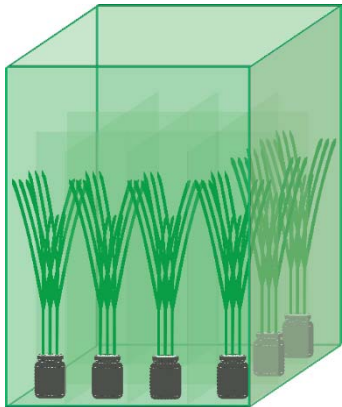


图1 大叶藻分隔培养实验装置示意图。
Fig. 1 Schematic diagram of experimental apparatus for separate cultivation of *Zostera marina*.

−20 °C冰箱冷冻保存, 待测氮磷浓度, 并取出3个重复的植株用于干质量的测定。实验期间, 遮阳网遮阳, 平均水温 $(24.4 \pm 1.2) ^\circ\text{C}$, 平均光量子通量密度为 $(15.0 \pm 0.3) \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 。

1.4 样品采集与测定

1.4.1 水体营养盐指标的测定

水体营养盐浓度测定参照海洋监测规范第4部分: 海水分析(GB 17378.4—2007)。氨态氮浓度采用次溴酸盐氧化法测定; 硝态氮浓度采用锌-镉还原法测定; 磷酸盐浓度采用磷钼蓝分光光度法测定。

1.4.2 植株干质量的测定

大叶藻植株样品用去离子水冲洗干净, UG实验组取整株植株, SG_A实验组取植株的地上组织, SG_B实验组取植株的地下组织, 分别置于60 °C烘干箱48 h至恒质量, 取出后称质量。

1.4.3 米氏方程

大叶藻植株及其地上组织、地下组织对营养盐的吸收速率随水体营养盐浓度的升高而逐渐升高, 最后趋于平缓, 符合饱和和吸收动力学特征, 因此可用米氏方程来表征大叶藻不同部位对不同营养盐的吸收动力曲线。米氏方程(v)使用如下公式计算:

$$v = \frac{V_{\max} [S]}{K_m + [S]}$$

式中, v为吸收速率($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$); V_{\max} 为最大吸收速率($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$); [S]为介质中营养盐浓度($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$); K_m 为半饱和常数($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)。

根据得到的水体营养盐浓度随时间的变化趋势, 首先选择合适的时间程用于计算 V_{\max} 和 K_m 。时间程是准确计算v值时所需的具体时间, 该时间段内营养盐的变化与时间呈线性关系, 即植株对营养盐的吸收速率只与营养盐浓度有关, 而与时间无关, 从而能够准确绘制吸收动力学曲线, 求算v值。根据实验期间水体氨态氮、硝态氮、磷酸盐浓度随时间的变化趋势, 确定UG实验组氨态氮、硝态氮和磷酸盐的时间程均为1 h, SG_A实验组分别为2、2和1 h, SG_B

实验组分别为1、2和1 h。

根据确定的时间程、营养盐浓度的变化和植株/组织干质量, 计算时间程内植株在不同营养盐浓度下的吸收速率, 再利用双倒数作图法计算 V_{\max} 和 K_m 。

1.5 数据处理与分析

数据以平均值±标准偏差(SD)表示, 利用Excel 2007、SPSS 19.0及ORIGIN 8.5软件对数据进行统计分析并绘图。采用单因素方差分析和Duncan's多重比较分析相同营养盐形式下植株不同组织之间吸收动力学参数的差异显著性以及相同营养盐浓度下植株不同组织之间吸收速率的差异显著性, 若差异显著则根据多重比较结果进行差异显著性标注。以 $p < 0.05$ 作为差异显著水平, $p < 0.01$ 作为差异极显著水平。

2 结果

实验用大叶藻植株平均干质量为1.05 g, 其中地上组织的平均干质量为0.88 g, 地下组织的平均干质量为0.20 g。根据米式方程, 得出各营养盐形式的 V_{\max} 和 K_m , 如表2所示。大叶藻不同组织的 V_{\max} 呈现植株>地上组织>地下组织的趋势, 其中地上组织对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 吸收的 V_{\max} 显著高于地下组织, 分别为地下组织的2.6和6.0倍; 大叶藻植株对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收的 V_{\max} 显著高于对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收的 V_{\max} , 是其1.3倍; 地上组织和地下组织之间的 K_m 值均无显著性差异($p > 0.05$)。

大叶藻对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收动力学曲线见图2。大叶藻植株及其地上和地下组织对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收速率均随水体 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度的增加而增大, 至80 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后

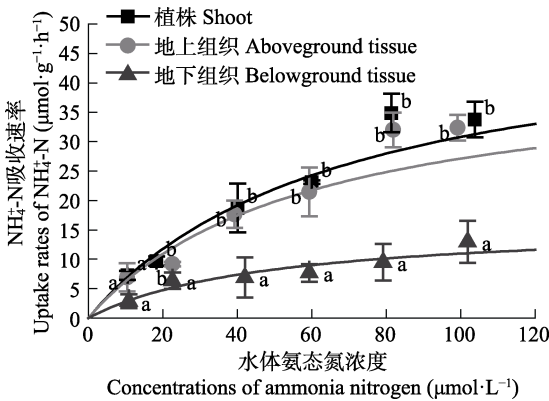


图2 不同氨态氮浓度下大叶藻对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收动力学特征(平均值±标准偏差)。误差线上不同小写字母表示同一浓度下植株不同组织之间存在显著差异($p < 0.05$)。
Fig. 2 Kinetics characteristics of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ uptake of *Zostera marina* in the different ammonia nitrogen concentrations (mean ± SD). Different lowercase letters above bars indicate significant differences between different tissues under the same nutrient concentration ($p < 0.05$).

趋于平缓。单因素方差分析显示, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度为10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 各组织之间的吸收速率无显著差异($p > 0.05$); 当 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度 $\geq 20 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 大叶藻地上组织的吸收速率与植株的吸收速率无明显不同($p > 0.05$), 但显著高于地下组织($p < 0.05$), 是地下组织的1.4~3.4倍。

大叶藻对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的吸收动力学曲线见图3。大叶藻植株及其地上和地下组织对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的吸收速率均随水体 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 浓度的增加而增大, 至80 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后趋于平缓。不同组织的吸收速率呈现植株>地上组织>地下组织的趋势, 但各组织之间无显著性差异($p > 0.05$)。

大叶藻对 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的吸收动力学曲线见图4。大叶

表2 大叶藻对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的吸收动力学参数
Table 2 Kinetics characteristics of nutrient uptake of $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$ and $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ by *Zostera marina*

营养盐形式	Form of nutrient	植株部位	Tissue of plant	V_{\max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	K_m ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	R^2
$\text{NH}_4^+\text{-N}$		植株	Shoot	51.8 ± 7.1 ^b	68.1 ± 15.9	0.98
		地上组织	Aboveground tissue	43.1 ± 7.2 ^b	58.9 ± 19.4	0.92
		地下组织	Belowground tissue	16.3 ± 8.5 ^a	48.6 ± 17.9	0.95
$\text{NO}_3^-\text{-N}$		植株	Shoot	39.1 ± 7.0	68.6 ± 16.8	0.99
		地上组织	Aboveground tissue	30.5 ± 10.9	42.8 ± 13.5	0.97
		地下组织	Belowground tissue	26.5 ± 3.8	53.3 ± 9.1	0.99
$\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$		植株	Shoot	27.9 ± 8.4 ^b	24.8 ± 4.4 ^b	0.97
		地上组织	Aboveground tissue	15.6 ± 0.9 ^b	7.6 ± 0.2 ^a	0.90
		地下组织	Belowground tissue	2.6 ± 0.9 ^a	6.0 ± 1.9 ^a	0.97

K_m , 半饱和常数; V_{\max} , 最大吸收速率。不同小写字母表示相同营养盐形式不同组织之间存在显著差异($p < 0.05$)。
 K_m , half-saturation constant; V_{\max} , maximum absorption rate. Different lowercase letters indicate significant differences between different tissues at the same nutrient form ($p < 0.05$).

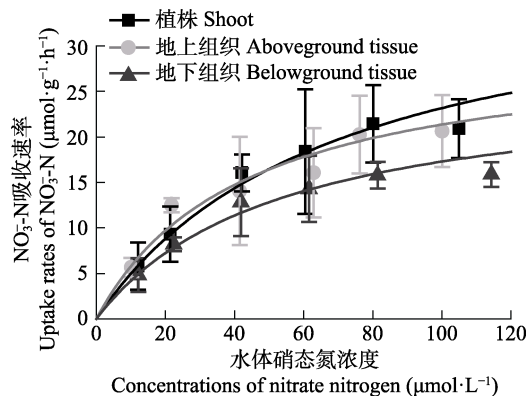


图3 不同硝态氮浓度下大叶藻对 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的吸收动力学特征(平均值 \pm 标准偏差)。

Fig. 3 Kinetics characteristics of $\text{NO}_3\text{-N}$ uptake of *Zostera marina* in the different nitrate nitrogen concentrations (mean \pm SD).

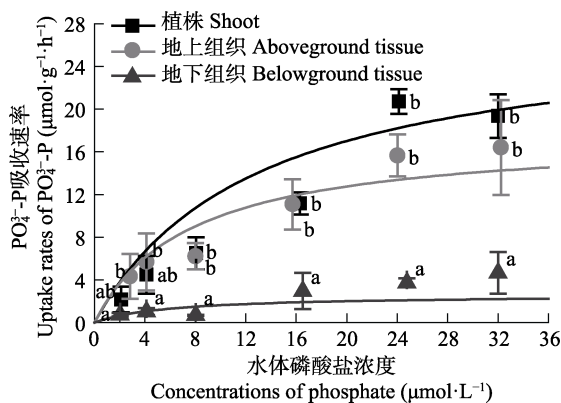


图4 不同磷酸盐浓度下大叶藻对 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的吸收动力学特征(平均值 \pm 标准偏差)。误差线上不同小写字母表示同一浓度下植株不同组织之间存在显著差异($p < 0.05$)。

Fig. 4 Kinetics characteristics of $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ uptake of *Zostera marina* in the different phosphate concentrations (mean \pm SD). Different lowercase letters above bars indicate significant differences between different tissues under the same nutrient concentration ($p < 0.05$).

藻植株及其地上和地下组织对 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的吸收速率均随水体 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 浓度的增加而增大, 至 $24 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后趋于平缓。单因素方差分析显示, $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 浓度为 $2\text{--}4 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 各组织之间的吸收速率无显著差异($p > 0.05$); 当 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 浓度 $\geq 8 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 地上组织的吸收速率与植株的吸收速率无明显不同($p > 0.05$), 但显著高于地下组织($p < 0.05$), 平均是地下组织的5.1倍。

3 讨论

3.1 大叶藻对氮磷元素的吸收动力学特征

在米氏方程中, V_{\max} 表示底物饱和时的吸收速

率, 越大则吸收的内在潜力越大, K_m 表示当吸收速率为最大吸收速率一半时的底物浓度, K_m 值越小, 对底物亲和力越大(刘静雯和董双林, 2001; 田霄鸿等, 2001)。研究表明, 大叶藻植株对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 表现出饱和吸收动力学的特征, 其对营养盐的吸收速率和水体氮磷浓度可用米氏方程描述, 这之前对有些藻类和海草吸收动力学特征的研究结果(Lavery & McComb, 1991; Hanisak & Harlin, 2010)相符合。Rubio等(2018)研究发现, 大洋波喜荡草(*Posidonia oceanica*)对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的吸收亦符合饱和吸收动力学, 但其 K_m 值显著低于大叶藻。这可能反映了不同海草种类栖息环境氮磷营养盐条件的差异以及对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的转运系统不同, 大洋波喜荡草在低氮、低磷条件下, 主要通过 Na^+ 依赖式转运系统吸收 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$, 而大叶藻则主要采用 H^+ 依赖式转运系统(Lara et al., 1993; Bethoux et al., 2005; Rubio et al., 2018)。

大叶藻在寡营养盐条件下具有明显的竞争优势, 减少氮营养盐的输入则可以明显促进退化海草床的自我恢复(Greening & Janicki, 2006; Sandoval-Gil et al., 2019)。富营养化会对大叶藻产生显著的负效应(Campbell et al., 2018; Li et al., 2019), 如van Katwijk等(1997)研究发现, 北半球富营养化水域大叶藻海草床的退化主要归咎于水体氨态氮的毒性。高氮环境下, 大叶藻植株的存活、生长和碳贮存均受到显著抑制(Villazán et al., 2015; Darnell & Duntton, 2017)。与藻类相比, 大叶藻对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收的 V_{\max} 值较低, 而对 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的 V_{\max} 较高(表3)。这种低氮高磷的吸收特征表明, 大型海藻的引入可能会导致大叶藻海草床的退化, 大型藻类能够抢先利用氮进行自身的快速繁殖, 进而造成大叶藻的氮营养盐限制, 因此在大叶藻海草床的修复过程中, 应警惕藻类的爆发, 一旦藻类大量繁殖, 不仅会减弱水下光照, 影响海草的光合作用, 还会掠夺海水中的营养盐, 限制大叶藻对氮营养盐的利用(Phillips et al., 1978; Orth & van Montfrans, 1984; Haglund & Pedersén, 1993)。

此外, 植株的吸收动力学特征受到环境光照、温度和盐度等环境条件的影响。光照的影响主要体现在植株的光合作用和酶活性等方面, 如有研究表明, 水生植物在光照条件下对营养盐的吸收速率远

表3 海草和藻类对NH₄⁺-N、NO₃⁻-N和PO₄³⁻-P的吸收动力学参数
Table 3 Uptake kinetics of NH₄⁺-N, NO₃⁻-N and PO₄³⁻-P by seagrasses and seaweeds

种类 Species	研究地点 Study area	V _{max} (μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)			K _m (μmol·L ⁻¹)			文献 Reference
		NH ₄ ⁺ -N	NO ₃ ⁻ -N	PO ₄ ³⁻ -P	NH ₄ ⁺ -N	NO ₃ ⁻ -N	PO ₄ ³⁻ -P	
大叶藻 <i>Zostera marina</i>	山东荣成天鹅湖 Tian'e Lake, Rongcheng, Shandong China (37.35° N, 122.57° E)	51.8	39.1	27.9	68.1	68.6	24.8	本研究 This study
	美国罗德岛 Rhode Island, USA (41.30° N, 71.30° W)	48						Thursby & Harlin, 1982
<i>Phyllospadix torreyi</i>	美国拉由拉市 La Jolla, USA (32.48° N, 117.16° W)	96–204	25–75		9–34	4–17		Terrados & Williams, 1997
泰来藻 <i>Thalassia hemprichii</i>	印度尼西亚苏门答腊群岛 Spermonde Archipelago, Indonesia (5.03° S, 119.20° E)	32–37			21–60			Stapel <i>et al.</i> , 1996
<i>Thalassia testudinum</i>	美国圣体湾和马德雷湖 Corpus Christi Bay (27.49° N, 97.07° W) & Laguna Madre, USA (26.09° N, 97.12° W)	8–16	4–7		8–15	2–39		Lee & Dunton, 1999
<i>Posidonia oceanica</i>	西班牙马拉加 Málaga, Spain (36.40° N, 4.21° W)					8.7	5.8	Rubio <i>et al.</i> , 2018
真江蓠 <i>Gracilari asiatica</i>	浙江奉化象山港 Xiangshan Harbor, Fenghua, China (29.11° N, 122.01° E)	159.4						Wen <i>et al.</i> , 2008
龙须菜 <i>Asparagus schoberioides</i>	福建东山岛 Dongshan Island, Fujian China (23.36° N, 117.14° E)			3.1				Xu <i>et al.</i> , 2007
浒苔 <i>Ulva prolifera</i>	山东青岛汇泉湾 Huiquan Bay, Qingdao, Shandong China (36.03° N, 123.20° E)		250.4	5.8				Wang <i>et al.</i> , 2011

K_m, 半饱和常数; V_{max}, 最大吸收速率。
K_m, half-saturation constant; V_{max}, maximum absorption rate.

大于其在黑暗条件下的吸收速率, 光照还能激活水生植物体内的碱性磷酸酶活性, 为植物吸收利用磷酸盐提供条件(Weich & Granéli, 1989; 黄邦钦等, 1999; 刘长发等, 2001)。温度则主要通过影响植株的呼吸作用及光合作用暗反应的酶活性来影响植株对氮的吸收(Lomas & Glibert, 1999)。研究发现, 温度升高时, 龟裂泰来草(*Thalassia testudinum*)对NH₄⁺-N和NO₃⁻-N的V_{max}值也随之提高(Lee & Dunton, 1999)。同时, 光照和温度的交互作用也会对水生植物的营养盐吸收过程产生影响, 如程丽巍等(2010)研究表明, 在适温范围时, 水生植物对NO₃⁻-N的吸收速率随光强的增加而增加, 但在高温条件下, 光强的升高并不能促进营养盐的吸收。盐度也是调节水生植物营养盐吸收过程的关键因子, 低盐度条件下植物对NH₄⁺-N的吸收速率较高(刘静雯和董双林, 2001)。

3.2 大叶藻对不同形式氮的吸收利用

陆生高等植物主要以硝态氮和氨态氮作为无机氮素的来源, 但更多的是吸收硝态氮, 只有在某些还原性较强的土壤或者水淹地, 其主要的氮源才可能是氨态氮(McCarthy *et al.*, 2004)。本研究结果发现, 大叶藻优先吸收氨态氮作为氮源, 与大多数海草种

类相同(Brun *et al.*, 2002; Guo *et al.*, 2007; Alexandre *et al.*, 2015), 这是因为海草营沉水生活, 海草体内空间不足以积聚硝态氮, 因此当硝态氮被海草吸收后, 其将转化为氨态氮的形式进行储存或者存于液泡中, 该过程需要消耗大量的能量和磷, 从而增加磷限制风险(Turpin, 1991; Burkholder *et al.*, 1992; Alexandre *et al.*, 2004; Burkholder *et al.*, 2007)。

刘静雯和董双林(2001)总结了影响藻类对两种氮吸收差异的原因, 氮缺乏时植株优先吸收NH₄⁺-N, 氮充足时NH₄⁺-N还会抑制NO₃⁻-N的吸收, 这与植株的生长速率和碳代谢以及环境因子密切相关。同时, 由于两种离子各自传递和同化过程的特点不同, NO₃⁻-N的吸收过程比NH₄⁺-N的吸收过程需要更多的能量支出, 从而可能进一步影响NO₃⁻-N的吸收利用(Flynn, 1991)。

3.3 大叶藻不同部位对氮磷的吸收利用

尽管已有研究表明, 海草既可以通过根系从沉积物中吸收氮磷, 也可以通过叶片从海水中获取, 但多数海草种类的叶片是吸收氮磷的主要部位(Lee & Dunton, 1999; Gras *et al.*, 2003; Nielsen *et al.*, 2006)。如Pedersen等(1997)研究表明, 南极根枝草(*Amphibolis antarctica*)的叶片对NH₄⁺的吸收速率是

其根茎的5–38倍; Hemminga等(1994)研究表明, 大叶藻叶片在氮吸收过程中发挥主要作用, 68%–92%的氮吸收量来源于叶片; 龟裂泰来草叶片对 PO_4^{3-}P 的最大吸收速率是地下组织的3.3倍(Gras *et al.*, 2003); 川蔓草(*Ruppia maritima*)叶片对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的最大吸收速率是地下组织的5倍(Thursby & Harlin, 1984)。本研究也发现, 尽管大叶藻的地上组织和地下组织均可吸收氮磷营养盐, 但地上组织的 V_{\max} 值更高, 因此大叶藻可能更依赖叶片吸收氮磷, 其对氮磷的吸收模式如图5所示。海草叶片对氮磷营养盐的吸收率较高, 与其谷氨酰胺合成酶和硝酸还原酶活力显著高于地下组织密切相关, 叶片在酶的催化下可以高效吸收并充分利用氮磷营养盐(Kraemer *et al.*, 1997; Alexandre *et al.*, 2004)。

也有部分海草并非依赖地上组织吸收氮磷营养盐。如Erfemeijer和Middelburg (1995)认为, 热带海草种类地上组织和地下组织对营养盐的摄取比例相差甚小; Lee和Dunton (1999)的研究表明, 龟裂泰来草叶片的氮吸收量约占植株的50%; Stapel等(1996)则发现, 泰来草(*Thalassia hemprichii*)主要依赖地下组织吸收营养盐, 这主要是因为其栖息海域间隙水含有丰富的营养盐, 从而为海草提供了主要的营养来源。

海草对营养盐的吸收还受到环境营养盐浓度的影响。当环境处于低营养盐状态时, 海草则增加从

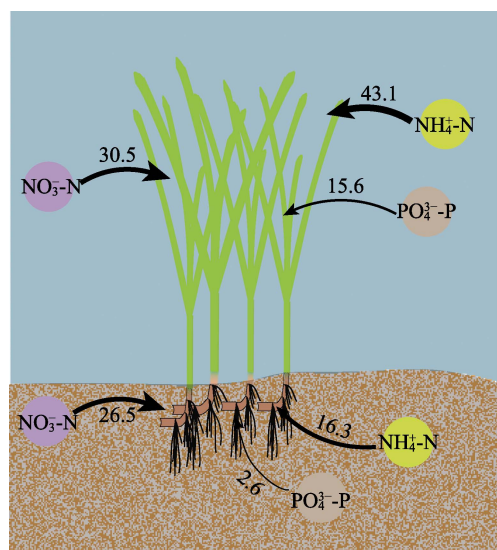


图5 大叶藻对氮磷元素的吸收模式示意图。图中数字表示最大吸收速率(V_{\max} , $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)。

Fig. 5 Schematic diagram of absorption pattern for *Zostera marina* on nitrogen and phosphorus. Numbers in the figure mean maximum absorption rate (V_{\max} , $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$).

www.plant-ecology.com

底质吸收营养盐的比例, 以适应低营养盐环境(刘伟妍等, 2017)。当水体营养盐处于富营养化条件时, 海草植株通常更多地利用地下组织吸收营养盐, 如富营养化条件下大叶藻植株从间隙水吸收利用的氨态氮占植株生长所需氮的55% (Mukai *et al.*, 1979)。

同时, 在海草体内存在营养转移的现象, 氮磷在海草不同叶龄结构的叶片间转移可以提高叶片对氮磷的利用效率, 进而促进海草的生长(Terrados & Williams, 1997; Lee & Dunton, 2000)。如Alcoverro等(1995)研究表明, 大洋波喜荡草每年从其衰老组织中再吸收的氮磷可以占到年需总量的37%–44%; Stapel和Hemminga (1997)研究表明, 营养转移可以为海草叶片生长提供15%的磷; 在氨态氮浓度较低的水环境中, 当海草处于生长旺盛期时, 海草叶片30%的 NH_4^+ 来源于植株内部的重新分配(Pedersen *et al.*, 1997)。这可能与大多数海草营完全沉水生活有关。

4 结论

大叶藻植株及其不同组织对氨态氮、硝态氮和磷酸盐的吸收符合饱和吸收动力学特征, 其对氮磷的吸收速率随营养盐浓度的增加而逐渐上升。大叶藻对氨态氮的最大吸收速率显著高于其对硝态氮的最大吸收速率, 是硝态氮的1.3倍; 大叶藻的地上组织和地下组织均可吸收氨态氮、硝态氮和磷酸盐, 但地上组织(叶片)的最大吸收速率更高, 分别为地下组织最大吸收速率的2.6、1.2和6倍, 推测大叶藻主要利用地上组织(叶片)进行氮磷营养盐的吸收。本研究明确了大叶藻对氮磷的吸收理论, 为建立我国海草床退化生境恢复技术提供了理论依据。

致谢 马山集团有限公司为本研究的开展提供了大量帮助, 中国海洋大学的吴晓晓、许军阁、李洪辰、王仙宁、谢坤秀、张宏瑜和李超同学对本研究的样品采集与测定工作付出了辛勤劳动, 在此一并致谢。

参考文献

- Alcoverro T, Duarte CM, Romero J (1995). Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica*: contribution of large-scale versus local factors to seasonality. *Marine Ecology Progress Series*, 120, 203–210.
- Alexandre A, Hill PW, Jones DL, Santos R (2015). Dissolved organic nitrogen: a relevant, complementary source of

- nitrogen for the seagrass *Zostera marina*. *Limnology and Oceanography*, 60, 1477–1483.
- Alexandre A, Silva J, Santos R (2004). The maximum nitrate reductase activity of the seagrass *Zostera noltii* (Hornem.) varies along its vertical distribution. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 307, 127–135.
- Bethoux JP, El Boukhary MS, Ruiz-Pino D, Morin P, Copin-Montégut C (2005). Nutrient, oxygen and carbon ratios, CO₂ sequestration and anthropogenic forcing in the Mediterranean Sea//Saliot A. *The Mediterranean Sea—The Handbook of Environmental Chemistry: Vol. 5•K*. Springer, Berlin. 67–86.
- Brun FG, Hernández I, Vergara JJ, Peralta G, Pérez-Lloréns JL (2002). Assessing the toxicity of ammonium pulses to the survival and growth of *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 177–187.
- Burkholder JM, Mason KM, Glasgow Jr HB (1992). Water-column nitrate enrichment promotes decline of eelgrass *Zostera marina*: evidence from seasonal mesocosm experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 81, 163–178.
- Burkholder JM, Tomasko DA, Touchette BW (2007). Seagrasses and eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 350, 46–72.
- Campbell JE, Altieri AH, Johnston LN, Kuempel CD, Paperno R, Paul VJ, Duffy JE (2018). Herbivore community determines the magnitude and mechanism of nutrient effects on subtropical and tropical seagrasses. *Journal of Ecology*, 106, 401–412.
- Cheng LW, Zou DH, Zheng QS, Liu ZP, Li F, Jiang HP (2010). Effects of temperature and light intensity on the nitrate uptake kinetics of nitrogen starved and replete *Ulva lactuca*. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 939–944. [程丽巍, 邹定辉, 郑青松, 刘兆普, 李枫, 蒋和平 (2010). 光照和温度对氮饥饿及饱和营养条件下石莼(*Ulva lactuca*)的硝态氮吸收动力学影响. 生态学杂志, 29, 939–944.]
- Darnell KM, Dunton KH (2017). Plasticity in turtle grass (*Thalassia testudinum*) flower production as a response to porewater nitrogen availability. *Aquatic Botany*, 138, 100–106.
- Dennison WC, Orth RJ, Moore KA, Stevenson JC, Carter V, Kollar S, Bergstrom PW, Batiuk RA (1993). Assessing water quality with submersed aquatic vegetation: habitat requirements as barometers of Chesapeake Bay health. *BioScience*, 43, 86–94.
- Duarte CM (1990). Seagrass nutrient content. *Marine Ecology Progress Series*, 6, 201–207.
- Erftemeijer PLA, Middelburg JJ (1995). Mass balance constraints on nutrient cycling in tropical seagrass beds. *Aquatic Botany*, 50, 21–36.
- Flynn KJ (1991). Algal carbon-nitrogen metabolism: a biochemical basis for modelling the interactions between nitrate and ammonium uptake. *Journal of Plankton Research*, 13, 373–387.
- Geider RJ, MacIntyre HL, Kana TM (1997). Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a:carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 148, 187–200.
- Gras A, Koch MS, Madden CJ (2003). Phosphorus uptake kinetics of a dominant tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Aquatic Botany*, 76, 299–315.
- Greening H, Janicki A (2006). Toward reversal of eutrophic conditions in a subtropical estuary: water quality and seagrass response to nitrogen loading reductions in Tampa bay, Florida, USA. *Environmental Management*, 38, 163–178.
- Guo MY, Li WT, Yang XL, Zhang XM, Liu JY, Li CJ (2017). Growth adaptability of *Zostera marina* at different habitats of the Swan Lake in Rongcheng, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 1498–1506. [郭美玉, 李文涛, 杨晓龙, 张秀梅, 刘建影, 李常军 (2017). 鳗草在荣成天鹅湖不同生境中生长的适应性. 应用生态学报, 28, 1498–1506.]
- Guo SW, Chen G, Zhou Y, Shen QR (2007). Ammonium nutrition increases photosynthesis rate under water stress at early development stage of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant and Soil*, 296, 115–124.
- Güsewell S, Bollens U, Ryser P, Klotzli F (2003). Contrasting effects of nitrogen, phosphorus and water regime on first- and second-year growth of 16 wetland plant species. *Functional Ecology*, 17, 754–765.
- Haglund K, Pedersén M (1993). Outdoor pond cultivation of the subtropical marine red alga *Gracilaria tenuistipitata* in brackish water in Sweden. Growth, nutrient uptake, co-cultivation with rainbow trout and epiphyte control. *Journal of Applied Phycology*, 5, 271–284.
- Hanisak MD, Harlin MM (2010). Uptake of inorganic nitrogen by *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* (chlorophyta). *Journal of Phycology*, 14, 450–454.
- Hemminga MA, Duarte CM (2000). *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hemminga MA, Koutstaal BP, Soelen J, Merks AGA (1994). The nitrogen supply to intertidal eelgrass (*Zostera marina*). *Marine Biology*, 118, 223–227.
- Huang BQ, Huang SY, Weng Y, Hong HS (1999). Effect of dissolved phosphorus on alkaline phosphatase activity in marine microalgae. *Acta Oceanologica Sinica*, 21, 55–60. [黄邦钦, 黄世玉, 翁妍, 洪华生 (1999). 溶解态磷在海洋微藻碱性磷酸酶活力变化中的调控作用. 海洋学报, 21, 55–60.]
- Kaldy JE (2014). Effect of temperature and nutrient manipulations on eelgrass *Zostera marina* L. from the Pacific Northwest, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 453, 108–115.

- Kraemer HC, Kazdin AE, Offord DR, Kessler RC, Jensen PS, Kupfer DJ (1997). Coming to terms with the terms of risk. *Archives of General Psychiatry*, 54, 337–343.
- Lara C, Rodriguez R, Guerrero MG (1993). Sodium-dependent nitrate transport and energetics of cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 29, 389–395.
- Lavery PS, McComb AJ (1991). Macroalgal-sediment nutrient interactions and their importance to macroalgal nutrition in a eutrophic estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 32, 281–295.
- Lee K, Park SR, Kim YK (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: a review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350, 144–175.
- Lee KS, Dunton KH (1999). Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnology and Oceanography*, 44, 1204–1215.
- Lee KS, Dunton KH (2000). Effects of nitrogen enrichment on biomass allocation, growth, and leaf morphology of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 196, 39–48.
- Li MY, Lundquist CJ, Pilditch CA, Rees A, Ellis J (2019). Implications of nutrient enrichment for the conservation and management of seagrass *Zostera muelleri* meadows. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29, 1484–1502.
- Li WT, Zhang XM (2009). The ecological functions of seagrass meadows. *Periodical of Ocean University of China*, 39, 933–939. [李文涛, 张秀梅 (2009). 海草场的生态功能. 中国海洋大学学报, 39, 933–939.]
- Liu CF, Zhang ZY, Lei YZ (2001). Effects of salinity, light and nutrients on photosynthesis of sterile *Ulva pertusa*. *Acta Ecologica Sinica*, 21, 795–798. [刘长发, 张泽宇, 雷衍之 (2001). 盐度、光照和营养盐对孔石莼(*Ulva pertusa*)光合作用的影响. 生态学报, 21, 795–798.]
- Liu JW, Dong SL (2001). Nutrient metabolism and the major nutrient uptake kinetics of sea weeds. *Plant Physiology Communications*, 37, 325–330. [刘静雯, 董双林 (2001). 海藻的营养代谢及其对主要营养盐的吸收动力学. 植物生理学通讯, 37, 325–330.]
- Liu JW, Dong SL, Ma S (2001). Effects of temperature and salinity on growth of *G. tenuistipitata* var. *liui*, *U. pertusa*, *G. filicina* and $\text{NH}_4\text{-N}$ uptake of *G. tenuistipitata* var. *liui*. *Acta Oceanologica Sinica*, 23, 109–116. [刘静雯, 董双林, 马甦 (2001). 温度和盐度对几种大型海藻生长率和 $\text{NH}_4\text{-N}$ 吸收的影响. 海洋学报, 23, 109–116.]
- Liu WY, Han QY, Tang YQ, Sun XY (2017). Review of nutrient enrichment and global warming effects on seagrasses. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 1087–1096. [刘伟妍, 韩秋影, 唐玉琴, 孙西艳 (2017). 营养盐富集和全球温度升高对海草的影响. 生态学杂志, 36, 1087–1096.]
- Lomas MW, Glibert PM (1999). Interactions between NH_4^+ and NO_3^- uptake and assimilation: comparison of diatoms and dinoflagellates at several growth temperatures. *Marine Biology*, 133, 541–551.
- McCarthy MD, Benner R, Lee C, Hedges JJ, Fogel ML (2004). Amino acid carbon isotopic fractionation patterns in oceanic dissolved organic matter: an unaltered photoautotrophic source for dissolved organic nitrogen in the ocean? *Marine Chemistry*, 92, 123–134.
- Mukai H, Aioi K, Koike I, Iizumi H, Ohtsu M, Hattori A (1979). Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. I. Growth analysis in spring-summer. *Aquatic Botany*, 7, 47–56.
- Nielsen OI, Koch MS, Jensen HS, Madden CJ (2006). *Thalassia testudinum* phosphate uptake kinetics at low *in situ* concentrations using a ^{33}P radioisotope technique. *Limnology and Oceanography*, 51, 208–217.
- Orth RJ (1973). Benthic infauna of eelgrass, *Zostera marina*, beds. *Chesapeake Science*, 14, 258–269.
- Orth RJ, van Montfrans J (1984). Epiphyte-seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing: a review. *Aquatic Botany*, 18, 43–69.
- Pedersen MF, Ei PL, Walker D (1997). Nitrogen uptake and allocation in the seagrass *Amphibolis antarctica*. *Aquatic Botany*, 56, 105–117.
- Pereda-Briones L, Tomas F, Terrados J (2018). Field transplantation of seagrass (*Posidonia oceanica*) seedlings: effects of invasive algae and nutrients. *Marine Pollution Bulletin*, 134, 160–165.
- Perry D, Hammar L, Linderholm HW, Gullström M (2020). Spatial risk assessment of global change impacts on Swedish seagrass ecosystems. *PLOS ONE*, 15, e0225318. DOI: 10.1371/journal.pone.0225318.
- Phillips GL, Eminson D, Moss B (1978). A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquatic Botany*, 4, 103–126.
- Pietro KC, Chimney MJ, Steinman AD (2006). Phosphorus removal by the *Ceratophyllum*/periphyton complex in a south Florida (USA) freshwater marsh. *Ecological Engineering*, 27, 290–300.
- Romero J, Lee KS, Pérez M, Mateo MA, Alcoverro T (2006). Nutrient dynamics in seagrass ecosystems // Larkum AWD, Orth RJ, Duarte CM. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin. 227–254.
- Rubio L, García-Pérez D, García-Sánchez M, Fernández J (2018). Na^+ -dependent high-affinity nitrate, phosphate and amino acids transport in leaf cells of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *International Journal of Molecular Sciences*, 19, 1570–1582.
- Sandoval-Gil JM, Ávila-López MC, Camacho-Ibar VF, Hernández-Ayón JM, Zertuche-González JA, Cabello-Pasini A (2019).

- Regulation of nitrate uptake by the seagrass *Zostera marina* during upwelling. *Estuaries and Coasts*, 42, 731–742.
- Short FT, Polidoro B, Livingstone SR, Carpenter KE, Bandeira S, Bujang JS, Calumpang HP, Carruthers TJB, Coles R, Dennison WC, Erftemeijer PLA, Fortes MD, Freeman AS, Jagtap TG, Kamal AHM, Kendrick GA (2011). Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biological Conservation*, 144, 1961–1971.
- Stapel J, Aarts TL, Bhm VD, Jd DG, den Hoogen Phw V, Hemminga M (1996). Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemprichii* in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series*, 134, 195–206.
- Stapel J, Hemminga MA (1997). Nutrient resorption from seagrass leaves. *Marine Biology*, 128, 197–206.
- Terrados J, Williams SL (1997). Leaf versus root nitrogen uptake by the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Marine Ecology Progress Series*, 149, 267–277.
- Thormann MN, Bayley SE (1997). Response of aboveground net primary plant production to nitrogen and phosphorus fertilization in peatlands in southern boreal Alberta, Canada. *Wetlands*, 17, 502–512.
- Thursby GB, Harlin MM (1982). Leaf-root interaction in the uptake of ammonia by *Zostera marina*. *Marine Biology*, 72, 109–112.
- Thursby GB, Harlin MM (1984). Interaction of leaves and roots of *Ruppia maritima* in the uptake of phosphate, ammonia and nitrate. *Marine Biology*, 83, 61–67.
- Tian XH, Li SX, Wang QJ (2001). Preliminary study on the methods for determining absorption kinetic of NO_3^- by using some crops. *Chinese Journal of Soil Science*, 32, 16–18. [田霄鸿, 李生秀, 王清君 (2001). 几种作物 NO_3^- 吸收动力学参数测定方法初探. 土壤通报, 32, 16–18.]
- Touchette BW, Burkholder JM (2000). Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250, 133–167.
- Turpin DH (1991). Effects of inorganic n availability on algal photosynthesis and carbon metabolism. *Journal of Phycology*, 27, 14–20.
- Udy J, Dennison WC (1997). Growth and physiological responses of three seagrass species to elevated sediment nutrients in Moreton Bay, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 217, 253–277.
- Unsworth RKF, Nordlund LM, Cullen-Unsworth LC (2019). Seagrass meadows support global fisheries production. *Conservation Letters*, 12, e12566. DOI: 10.1111/conl.12566.
- van Engeland T, Bouma TJ, Morris EP, Brun FG, Peralta G, Lara M, Hendriks IE, Soetaert K, Middelburg JJ (2011). Potential uptake of dissolved organic matter by seagrasses and macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, 427, 71–81.
- van Katwijk MM, Schmitz GHW, Gasseling AP, van Avesaath PH (1999). Effects of salinity and nutrient load and their interaction on *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 190, 155–165.
- van Katwijk MM, Vergeer LHT, Schmitz GHW, Roelofs JGM (1997). Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 159–173.
- Villazán B, Salo T, Brun FG, Vergara JJ, Pedersen MF (2015). High ammonium availability amplifies the adverse effect of low salinity on eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 536, 149–162.
- Vonk JA, Middelburg JJ, Stapel J, Bouma TJ (2008). Dissolved organic nitrogen uptake by seagrasses. *Limnology and Oceanography*, 53, 542–548.
- Wang YY, Huo YZ, Tian QT, He PM (2011). The kinetics of NO_3^- -N and PO_4 -P uptake by *Ulva prolifera*. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 20, 121–125. [王阳阳, 霍元子, 田千桃, 何培民 (2011). 浒苔对 NO_3^- -N和 PO_4 -P吸收动力学特征. 上海海洋大学学报, 20, 121–125.]
- Waycott M, Duarte CM, Carruthers TJB, Orth RJ, Dennison WC, Olyarnik S, Calladine A, Fourqurean JW, Heck KL, Hughes AR, Kendrick GA, Kenworthy WJ, Short FT, Williams SL (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 12377–12381.
- Weich RG, Granéli E (1989). Extracellular alkaline phosphatase activity in *Ulva lactuca* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 129, 33–44.
- Wen SS, Zhang HY, He WH, Zhang YJ, Xu SN, He PM (2008). Study on NH_4 -N removing efficiency and kinetics in *Gracilaria asiatica*. *Journal of Fisheries of China*, 32, 794–803. [温珊珊, 张寒野, 何文辉, 张饮江, 徐姗楠, 何培民 (2008). 真江蒿对氨氮去除效率与吸收动力学研究. 水产学报, 32, 794–803.]
- Xu YJ, Qian LM, Wei W, Wang YS (2007). Studies on nutrient kinetics characteristics of two species seaweeds (Rhodophyta) at outdoor natural conditions. *Marine Environmental Science*, 26, 161–165. [徐永健, 钱鲁闽, 韦玮, 王永胜 (2007). 两种大型海藻自然环境下的营养动力学研究. 海洋环境科学, 26, 161–165.]
- Zheng FY, Qiu GL, Fan HQ, Zhang W (2013). Diversity, distribution and conservation of Chinese seagrass species. *Biodiversity Science*, 21, 517–526. [郑凤英, 邱广龙, 范航清, 张伟 (2013). 中国海草的多样性, 分布及保护. 生物多样性, 21, 517–526.]

责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 李 敏