

文章编号: 1000-0615(2019)09-2004-11

DOI: 10.11964/jfc.20190711873

大型海藻生境的生态功能及其在海洋牧场应用中的探讨

章守宇¹, 刘书荣², 周曦杰¹, 汪振华¹, 王凯^{1*}

(1. 上海海洋大学海洋生态与环境学院, 上海 201306;

2. 上海交通大学海洋学院, 上海 200204)

摘要: 大型海藻是近岸海洋生态系统生态过程的重要驱动者之一, 由大型海藻所形成的海藻场栖息地在维持海洋生物摄食、生长和繁殖等生命活动中扮演着极为重要的角色。然而, 近年来受环境变化和人类活动等因素的影响, 全球范围内许多沿海国家都出现了海藻场快速退化的现象, 且对以海藻场为关键栖息地的海洋生物造成了不可忽略的影响, 这一状况在我国尤为严重。为保障海洋生物资源可持续利用, 海藻场修复已成为我国近岸海域生态环境保护的重要工作之一。但由于对海藻及其构造生境的生态功能认识不足, 有关海藻场修复的目标定位、实现路径等存在较大的盲目性。本文从海藻场修复的角度出发, 先分别对海藻及其构造生境的生态功能进行了阐述, 而后对海藻养殖区是否可替代天然藻场被纳入到海洋牧场的建设中以及海藻生境生态功能的量化测定提出了几点思考, 以期今后海藻场修复工作合理、高效地开展和海藻养殖产业的可持续发展提供参考。

关键词: 海洋牧场; 构造生境; 海藻养殖区; 大型海藻; 生态功能

中图分类号: S 931

文献标志码: A

海藻场是一种由大型底栖海藻所形成的近岸海洋生态系统, 它包括系统内的鱼类、蟹类等海洋生物, 以及水流、光照等物理环境。海藻场作为整个海洋生态系统中的重要组成部分, 在维持系统的生产力、稳定性、资源流动等生态功能中扮演着重要角色^[1], 是地球生物圈中生物多样性最高的生态系统之一。然而, 在全球气候变化、海洋酸化和人为干扰等多种外界因素的影响下, 世界各地许多区域的海藻场都呈现出衰退趋势, 美国、欧洲和日本等都有大量关于海藻场大面积消失的报道^[2]。在我国, 以被联合国教科文组织列为“贝藻王国”的南麂列岛为例, 从20世纪80年代至今, 以铜藻(*Sargassum horneri*)为主要支撑种的海藻场几乎消失殆尽^[3-4], 并间接性造成该区域内生物多样性显著下降。在此背景下, 如何应对海藻场衰退问题已成为很多研究者所关心的话题。

我国有着近3.2万 km的海岸线, 海藻场生物资源蕴藏量极为丰富, 这也意味着我国在应对海藻场衰退问题时需要开展的工作更为艰巨, 意义也更为重大。本世纪初开始, 我国就有一些研究人员尝试通过播撒孢子水、投放藻礁块等多种方法进行海藻场修复工作。例如, 2013年在浙江省枸杞岛完成的铜藻藻场修复试验, 研究人员通过培育和移植手段帮助建群种在藻场完成一个生命周期的生长, 并对短期内海藻场修复有着显著成效, 在大型海生长旺盛期, 藻场覆盖度提高了31%。然而, 从长时间尺度来看, 由于后续投入和管理的不足, 人为修复的海藻场大都无法大规模、持续性地存在, 生态效益也随着时间的推移而不断减弱, 直到大型海藻的覆盖度又退回到原来的状态。相比之下, 人们发现, 海藻养殖区作为一种人造海藻生境, 在产生经济效益的同时, 对固碳、水体营养盐吸收和渔业资源养护等海域生态环境的

收稿日期: 2019-07-08 修回日期: 2019-08-09

资助项目: 现代农业产业技术体系专项 (CARS-50)

通信作者: 王凯, E-mail: kwang@shou.edu.cn

改善却有着极大的作用^[5-7]。从生态功能角度出发, 这些人为构建的区域性单一藻种生境, 扮演着类似于天然海藻场的角色。这给人以启示, 将海藻养殖结合到海藻场修复中或许是一种更为高效的生态修复方法。例如, 在我国北方部分海域进行生态修复时, 海藻养殖区就充当着天然藻场的角色, 并被纳入到海洋牧场的建设当中。但与此同时, 该工作也面临着一些亟需解决的问题: 规模化海藻养殖所形成的人工生境, 它们在多大程度上发挥着与天然海藻场相类似的生态功能, 以及如何评价基于海藻养殖区建设的海藻生境的生态效益等。

在上述背景下, 本研究先从种群层面对大型海藻的生态功能进行概括梳理, 再对以大型海藻为生境支撑种的天然海藻场和海藻养殖区的生态系统功能进行阐述, 进一步对关于海藻养殖区可否替代天然底栖藻场被纳入到海洋牧场建设中, 以及大型海藻生境的生态功能的定量测定方法提出思考, 以期为今后海藻场修复工作的合理高效开展和海藻养殖产业可持续发展提供参考。

1 大型海藻生态功能

大型海藻在全球范围内有着广泛的分布,

从种群层面来说, 其生态功能丰富多样。根据过往的相关研究, 这些生态功能总体上可以归纳为3类: 物质的吸收与释放、食物供应和空间庇护(图1)。

1.1 物质的吸收与释放

作为光合自养型生物, 大型海藻是海洋生态系统中物质吸收转换的基础驱动者之一。与大多数植物一样, 大型海藻通过光合作用获取能量进行生长、繁殖等生命活动。此过程中, 大型海藻通常需要吸收海水中包括溶解无机碳、硝酸盐和磷酸盐在内的多种无机物质, 再经过一系列生化反应后产生有机物质, 并释放相应量的氧气。

20世纪70年代开始, 国内外就已经有大量关于大型海藻对物质吸收和释放的研究, 其中生态或经济价值较高的海藻通常是人们的主要研究对象。由于生长特性的差异, 各大型海藻间对物质的吸收转化速率也不尽相同, 一些生物量较大或生长较快的海藻, 对物质的吸收转化速率相对较快, 反之亦然。以干重状态下含量最多的碳元素为例^[8], 大型海藻生长过程中对其吸收量巨大^[8-9], Egan等^[10]研究显示, 每平方米巨藻(*Laminaria longicuris*)的碳吸收率可达3.4

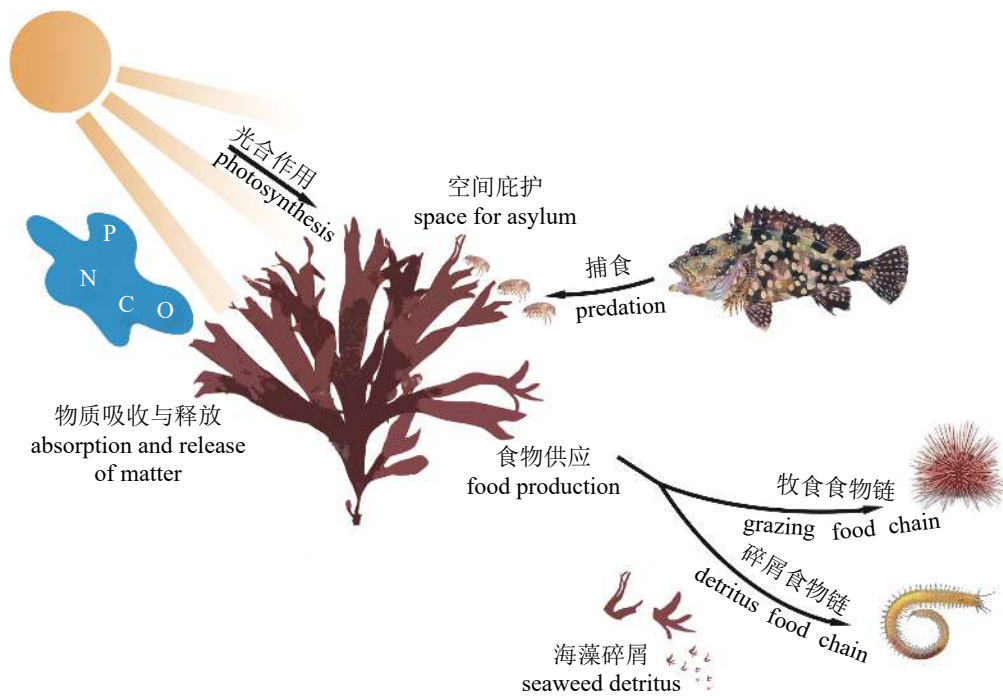


图 1 大型海藻生态功能
Fig. 1 Ecological function of seaweed

kg/a。同时,大型海藻对氮、磷元素的吸收量也相当可观^[11],有研究表明,每克海带每小时吸收的氮、磷分别可达到5.4和1.1 μg ^[12]。另外,大型海藻在生长过程中还能释放大量的氧气,Hatcher等^[13]研究就发现,每平方米的巨藻一天当中净释放的氧气最高可达2.2 g。可以说,大型海藻在近岸海洋生态系统物质的吸收与释放中扮演着不可替代的角色^[14]。

1.2 食物供应

大型海藻的生长特性决定了它们是海洋生态系统中最主要的初级生产力之一,这也使得大型海藻能够为大量海洋生物提供稳定的食物来源。在大型海藻所生产的总有机物中,除少部分以溶解有机物的形式被微生物利用外,大部分则以叶片或颗粒有机物的形式流向食物网,其途径主要可分为两类:一是在生长阶段形成的茎叶组织被植食性动物直接啃食,二是受波浪冲刷或凋亡阶段所产生的有机碎屑被碎屑食性的动物所利用。

研究表明,在大型海藻的整个生命周期中,被植食性动物啃食的藻体有机物通常只占其总生产力的少部分,Mann^[15]在对海带海藻-海胆/螺摄食关系的研究显示这一比例不超过10%。受大型海藻自身生理特征差异的影响,植食性动物对不同藻种的摄食利用程度也有所不同,对于一些水分含量较低且较为坚硬的钙质化海藻,其摄食者并不多见^[16],尤其是一些珊瑚藻属(*Corallina*)的海藻,通常只能被海胆这类啃食能力较强的植食性动物所啃食^[17-18];而水分含量较高且较为柔软的肉质化海藻,则往往能够在植食性动物的食物来源中扮演更为重要的角色。郑新庆等^[19]对植食性端足目的喂养实验发现,石莼(*Ulva lactuca*)每天至少能为强壮藻钩虾(*Ampithoe valida*)提供其体质量50%的食物量;周曦杰等^[20]对角螺(*Turbo cornutus*)摄食习性的研究结果同样显示,体质量80 g左右的角螺每天需要啃食1.2 g左右的海藻。简而言之,大型海藻对于许多啃食性海洋动物的生存不可或缺。

除被植食性动物所啃食外,大型海藻自身所产生的凋落物等碎屑同样能够为大量海洋生物提供食物来源^[21]。20世纪70年代初,一些科研工作者开始对海藻碎屑在近岸生态系统中的食物供应功能进行详细研究^[22],发现大型海藻生产

力在向食物链流动的过程中,藻体碎屑量通常为被植食性动物啃食海藻量的3~4倍^[23-24]。自然状态下,当大型海藻进入凋亡阶段,藻体组织在短期内开始脱落,并产生大量有机碎屑;或者在大型海藻生长阶段,因波浪的不断冲刷,导致其叶片、枝梢等组织发生一定程度的脱落,尤其是对于一些海带海藻,在一年中的叶片组织能够更新1~5次,这说明藻体碎屑的提供通常是连续性的^[15]。这些碎屑沉降到附近海底,或者通过海流运输传递到更遥远的大洋底部,为海底补充丰富的有机物。在一些近岸海域的海底,由海藻提供的沉积有机物甚至超过60%^[21],也正因如此,碎屑食性的腹足类(Gastropoda)、甲壳类(Crustacean)等许多底栖无脊椎动物能够在一些有大型海藻分布的区域大量存在^[25]。

1.3 空间庇护

大型海藻不仅是海洋生态系统中重要的生产者,同时也是众多海洋生物的庇护者。一些体型较小的海洋动物常年栖息在大型海藻周围或缝隙中以躲避捕食者;另外,还有一些海洋动物在繁殖期间将卵产在大型海藻上以增加后代的存活率。

自然海域中,大型海藻的结构可谓千姿百态,这不仅体现在不同种类之间,而且同种海藻各生命阶段的形态特征也存在一定差异^[26]。如同地森林生态系统中有着多变的叶片、叉枝等形态特征的植物对于昆虫、鸟类等动物一样,大型海藻自身叶片形状、大小和纹理等形态特征使得其微尺度下的空间结构往往较为复杂,这恰好为许多海洋动物的栖息繁殖创造了良好的条件^[27-28]。一些体型较小的海洋动物(无脊椎动物和幼鱼等)通常栖息在大型海藻表面或缝隙中,以降低被海水冲走或者被捕食的风险^[29-32],这使得大型海藻上通常会有丰富的藻栖动物。Christie等^[33]研究发现,平均每株海藻(*Laminaria hyperborea*)上栖息的小型海洋动物可达8 000只;而Saarinen等^[34]的水下调查也发现,不同种类大型海藻的藻栖动物在13~28种之间,在海藻(*Ceramium tenuicorne*)上的表栖动物丰度可达800个/g(海藻干重)。另一方面,大型海藻的存在还为许多个体较大的海洋动物繁殖提供了保障,包括鱼类、章鱼等多种海洋动物都会将大型海藻作为其产卵孵化过程中的主要载体。在北欧的波罗地海,大量的大西洋鲱(*Clupea harengus*)在每

年的繁殖季节都会来到该海域, 并将卵产在海藻上, 有时每平方米大型海藻上附着的大西洋鲱卵粒甚至可达上百万之多^[35]; 另外, 本团队在马鞍列岛海域的长期潜水调查也发现, 章鱼会将大量的卵固定在已经凋落的马尾藻根部避免被水流冲走, 以保证卵的孵化率。这些都说明大型海藻的空间庇护功能在海洋生物资源养护方面有着非常重要的作用。

2 大型海藻生境生态功能

目前全世界已经记录的大型海藻种类近6 500种, 就物种水平而言, 大型海藻所具有的生态功能十分多样, 当这些大型海藻在一定区域内大量繁殖、聚集并形成生态系统时, 它们所具有的生态功能也变得更为丰富且更具规模性。根据是否主要受人为活动控制, 本研究将大型海藻为支撑种所构造的生境分为天然海藻场和海藻养殖区, 并二者在海洋生态系统中所扮演的功能角色(表1)。

2.1 天然海藻场生态功能

在自然海域中, 海藻场中的海藻种类通常可达几十种, 但支撑种一般只有1~2种。由于主要支撑藻种不同, 海藻场的类型也各异, 例如, 以马尾藻(*Sargassum*)为支撑种马尾藻藻场, 以

及以巨藻为支撑种的巨藻藻场。从赤道到极地, 世界各地近岸海域分布着各种类型的海藻场, 它们在区域尺度内发挥着独特而重要的生态作用。结合过往相关研究, 除前述的物质吸收与释放、食物供应和空间庇护等生态功能外, 海藻场在生态系统水平上的生态功能可归纳为栖息环境的营造和物种多样性的维持。

海藻场栖息环境营造的具体表现可谓是多方面的。相较于开阔海域, 海藻场能够创造更为稳定的流场和水温环境, Komatsu等^[41]研究发现, 当波浪或海流在进入海藻场后会显著减弱, 其流速只有非海藻区的70%~85%; 而且, 其另一研究结果也显示, 海藻场的存在能够有效阻止较高温度的海水快速进入, 并进一步使得区域内海水温度变化更为缓慢^[40]。另外, 海藻场也能有效减弱底栖环境的光照强度, 特别是对于一些生物量较大的海藻场, 效果更为明显, Reed等^[42]在加利福尼亚卡梅尔湾的巨藻藻场研究中发现, 当该区域海藻进入生长繁盛阶段时, 大约只有3%的海水表面阳光能到达海底。再者, 海藻场的存在还有助于避免海底沉积物大量流失, Tuya等^[46]对泰国格兰岛海藻场的水下实验表明, 海藻场对沉积物的固定率能够达到63%, 这为底栖碎屑食性动物的生存提供了保障。

表 1 对全球各地大型海藻生境进行研究的生态功能类型

Tab. 1 The investigation of ecological function of seaweed-formed habitat in the world

生态功能 ecological function	生境类型 (a/b) habitat types	地区 regions	参考文献 references
底栖生物养护 conservation of benthic organisms	a	敏甘群岛 Mangan Islands	[36]
碳吸收 absorption of carbon	a	克雷恩海湾 Loch Creran	[24]
碳吸收 absorption of carbon	a	玛格丽特湾 Margaret's Bay	[37]
幼鱼养护 conservation of juvenile fish	a	湄奈湾 Menai Bay	[38]
藻栖动物养护 conservation of seaweed-associated fauna	a	蓬·德·塔尔卡 Punta de Talca	[39]
缩小温差 reducing the temperature difference	a	永田 Nagata	[40]
减缓水流 Lower water-flow rate	a	永田、丰后 Nagata and Bungo	[41]
减小光照 reducing light intensity	a	卡梅尔湾 Carmel Bay	[42]
氮、磷吸收 absorption of nitrogen and phosphorus	b	蒙特港 Puerto Montt	[43]
提高渔业捕捞量 increasing fishing catches	b	保和省 Bohol Province	[44]
氮、磷吸收 absorption of nitrogen and phosphorus	b	洞头 Dongtou Island	[5]
碳、氮吸收 absorption of carbon and nitrogen	b	长岛海峡 Long Island Sound	[45]

注: “a”表示天然藻场, “b”表示海藻养殖区

Notes: “a” indicates seaweed beds, “b” indicates seaweed farming area

丰富的食物来源以及复杂的生境结构,也进一步使得海藻场成为底栖动物、鱼类、哺乳类和鸟类等众多海洋动物生命活动的绝佳场所。它们有的将其作为暂时的栖息场所,有的则常年栖息于此。Tano等^[47]对热带海域底栖植物生境中的物种群落结构研究表明,相比较邻近海域植物覆盖度更高的海草场,海藻场中的海洋动物种类丰度更高,其中仅无脊椎动物种类丰度就高达10 000个/m²,为海草场的2~3倍;而且海藻场还是许多鱼类幼体阶段栖息场所的绝佳选择之一^[48],在巴西Bahia南部海域的海藻场中的幼鱼丰度更是高达81个/m²^[49]。因此,海藻场也被认为是海洋中生物多样性最高的生态系统之一。

2.2 海藻养殖区生态功能

随着人们对海藻及其衍生产品需求的日益增长,全球范围内包括中国、印度尼西亚、菲律宾、韩国、朝鲜、日本、马来西亚和智利等很多国家开始大量开展海藻养殖活动^[50],目前这些海藻养殖区的构建,主要以筏式设施的形式存在于近岸海域。与此同时,人们也意识到周期性存在的大规模养殖海藻形成的独特生态系统,对近岸海域生态环境有着不可忽视的影响。显然,海藻养殖区同样具有海藻个体水平所有的生态功能,但与天然藻场有所不同,人们关于海藻养殖生态系统功能的研究主要集中于对水体、大气等环境的改善以及对其他生态系统的影响。

大型海藻个体有着强大的物质吸收能力,这意味着大规模的海藻养殖在改善水体、空气等方面有着更加强大的功能。许多研究都表明,海藻养殖区在降低海水中过高的氮、磷元素有着巨大的潜力。Bouwman等^[51]估算,按现阶段海藻养殖面积的增长速度,预计2050年全球海藻养殖区可吸收 1.2×10^6 t的N和 9×10^4 t的P。因此,在一些海水养殖功能区域,人们通过混合搭配的方式将大型海藻结合到鱼类、虾类等水产养殖中,以降低水产动物排泄物溶解所产生的氮、磷物质,进而改善水体环境质量以获得更高的养殖经济效益^[52-53]。在我国桑沟湾,以藻-贝、藻-参等物种搭配混养的浅海多营养层级综合养殖模式IMTA(integrated multi-trophic aquaculture),充分发挥利用了大型海藻及其构造

生境的多种生态功能,在保障近海生态系统稳定、减轻养殖对环境压力的同时,提高了养殖系统水产品的产出,并增加了近海生态系统的生物多样性^[54],得到联合国开发计划署的高度认可。海藻养殖还被认为是缓解大气二氧化碳浓度急剧升高的重要手段,世界粮农组织FAO(Food and Agriculture Organization)统计显示,2014年全球养殖海藻所吸收的二氧化碳为 2.48×10^6 t^[55],这些被吸收的二氧化碳在转化成大型海藻组织后,一部分又以藻体碎屑的形式沉降到海底,并在全球整个碳循环过程中形成有效的碳沉降^[56]。由此可见,海藻养殖活动有着不可估量的生态经济效益。

海藻养殖同样会对相邻海域的生态系统产生一定影响,虽然海藻养殖区的存在能够通过限制或减少渔业捕捞活动间接性地促进渔业资源的恢复^[57-58],但围绕其直接的生态效益一直存在着争议。一些研究认为海藻养殖活动对自然海域生态系统是不利的,其中的大量养殖海藻会改变邻近海域底部的沉积物的组成含量,同时,其脱落物也将对底泥营养盐通量产生影响^[59],使得原生境中的不适应新底质的部分生物资源发生一定程度的衰退^[60-62];但也有研究表明,海藻养殖区对于相邻海域的生物群落并无明显的负面影响,Ólafsson等^[63]发现,海藻养殖区对泻湖中的底栖生物群落并不会造成直接影响,而是海藻养殖区的存在吸引了更多的鱼类捕食者,进而使得一些底栖生物丰度降低。还有一些研究则认为海藻养殖区能够作为一种补充生境为相邻其他区域的海洋动物提供摄食栖息场所,Hehre^[44]研究总结了东南亚许多区域得出结论,大规模的养殖海藻能够使海域中的篮子鱼科生物资源得到显著上升。总体而言,海藻养殖区在区域尺度内扮演的生态功能角色是多样而复杂的,合理改善、有效利用,将对海洋生态环境的保护以及海水养殖高效产出至关重要,这也是今后需要努力研究的方向。

3 大型海藻生境营造在海洋牧场建设中的应用探讨

进入新世纪以来,为实现海洋生物资源的可持续发展,海洋牧场已成为我国修复近海生态环境、养护近海渔业资源的最重要的手段之一。随着人们对海洋牧场认识的加深,以及现

代化海洋牧场建设的加快, 海藻养殖区是否可替代天然海藻场纳入海洋牧场建设, 该工作建设指标的选取和后续建设效果的评价等诸多问题已成为众多研究人员关注的焦点。

3.1 海藻养殖区与天然藻场生态属性差异

天然海藻场和海藻养殖区在生态功能上存在一定差异, 这和二者在生境特征、群落结构上的不同有着密不可分的关系。从功能生态学角度考虑, 生境特征是决定一个生态系统中群落结构的基础因素, 而生境中不同的物种又是一个生态系统功能表达的基本单元。因此, 对于海藻养殖区是否可替代天然藻场并发挥相应的生态功能, 应该以天然海藻生态系统为参考对象, 分析海藻养殖区生境特征和群落结构, 以及它们所具有的生态功能。

在生境特征方面, 一是需要考虑海藻养殖区的物理环境特征。和天然海藻场所处底栖环境相比, 海藻养殖区大多处于海域表层, 水温、光照、流速、空间位置和规模等多种环境因素会存在较大差异, 这将进一步造成各自栖息生物的群落结构有所不同。例如对于底栖生物群落而言, 表层的海藻养殖区显然并非这些生物的最佳栖息场所。二是需要考虑海藻养殖区的时空规模。在时间尺度上, 海藻养殖区作为一种人类经济活动, 通常存在较长的空窗期, 尤其是海藻的收割阶段, 短时间大面积的海藻移除必然会对一些已经适应海藻养殖区的生物造成影响; 在空间尺度上, 海藻养殖区人为设置的海藻分布模式, 在整体上和天然藻场中的海藻分布存在很大差异, 由此也必然会影响其他生物对该生境的利用方式。

在群落结构方面, 一是需要考虑海藻本身的种类组成。这主要由海藻养殖的特点所决定, 除附着生长的少量非养殖海藻外, 海藻养殖区中海藻种类较为单一, 因此其生物多样性较低。许多研究都表明, 大型海藻种类较丰富的生境使其所具有的生态功能更为多样, 这意味着海藻养殖区的生物多样性功能可能会低于天然藻场^[64]。二是需要考虑除大型海藻以外的其他生物种类的组成, 其中饵料生物应是重点考虑的对象, 作为食物网中物质和能量的基础传递者, 饵料生物是一个生态系统功能表达的关键点之一, 但实际上, 这些饵料生物的群落结

构在很大程度上受生境特征和所依赖的更低营养级生物的影响。随着我国对海洋牧场建设理论与实践的不断探索, 海藻场已经列入我国海洋牧场建设的重要组成部分, 但在我国南方海域尤其东海的一些局部海域, 长江径流、陆架强潮等导致近岸海底光照条件较差, 因此无法按照传统的模式来建设底栖类型的海藻场, 使得这些海域的海洋牧场建设在布局功能上存在缺陷, 在产出上效率较低。根据对天然藻场和海藻养殖区的生态功能的比较分析, 海藻养殖区在某些生态功能方面与天然藻场并无较大差异。对于部分海域而言, 以海藻养殖区建设的方式代替天然藻场建设, 或许是一种更为合理的海洋牧场建设方法。因此, 在以渔业资源增殖产出为目标的海洋牧场建设当中, 今后在一些不适合底栖海藻生长的海域建设海洋牧场时, 应充分考虑大型海藻生境的饵料发生、幼鱼养护等生态功能, 将海藻养殖区纳入进来, 以替代无法进行的传统底栖性海藻场建设。建设原则和建设效果的评判标准应满足5个基本条件: ①有着不低于相近海域天然藻场的海藻覆盖面积或生物量; ②有着不低于相近海域天然藻场的海藻物种丰富度; ③除凋落期外, 海藻群落能够周年连续性的存在; ④能提供不低于相近海域天然藻场所产生的有机碎屑体量; ⑤有着不低于相近海域天然藻场的饵料生物多样性和生物量。

3.2 海藻生境生态功能的量化测定

海藻养殖区纳入海洋牧场以发挥其饵料发生、幼鱼养护等生态功能, 从而有助于实现海洋牧场渔业资源增殖产出的目标, 除了从海洋牧场产出角度考虑外, 还应以降低海藻养殖的生态负面影响, 完善海域内的生态功能为宗旨, 只有当海藻养殖区有着与天然藻场相似的生态功能, 其建设才达到合理水平, 因此对其生态功能的定量测定必不可少。

对于一个生态系统来说, 所呈现的生态功能往往是多样性的, 如何简化测量过程从而实现生态功能量化的可操作性至关重要。关于生态功能测量的方法多种多样, 伴随着生态学中生态功能(ecological functions)理论的建立及完善, 越来越多的研究开始将功能多样性(function diversity)等概念引入海洋生态系统服务功能的评

估中。其中功能群数的测定,在某种程度上解决了功能多样性测量复杂性的问题,不过基于物种水平的主观、先验性功能群划分方法,也使得在评估不同生态系统功能差异时具有一定的局限性^[65]。与此对应的是,基于生物特征的功能多样性测量方法则可以很好地避免这些问题,该方法理论认为,相同栖息场所下的群落会形成具有一系列共变性的生物特征,并控制着这些生物和其他群落的融合,而且生物特征的变化也会对其他物种或群落产生影响,并进一步影响生态系统的生态功能。例如,Micheli等^[66]就通过测量群落的生物特征,并利用功能冗余方法对近海海洋生态系统中的鱼类群体功能多样性进行了评估,发现渔业捕捞会导致系统内鱼类群体的功能多样性降低;另外,近些年发展起来的RLQ和四角分析等研究方法,也可以很好地解决不同物种在生物特征层面的量化比较^[67]。这些都为不同生态系统生态功能的比较提供了便利。鉴于此,为更好地分析海藻养殖区与天然藻场的生态功能差异,从两种生境海藻、饵料生物和消费者等海洋生物的生物特征定量测定入手或许最为适合。

4 展望

从养殖模式的角度考虑,我国海藻养殖区主要以筏式养殖的形式存在于近岸海域,在为养殖户带来可观经济收益的同时,对近海生态环境也产生着不可忽略的影响,如何扬长避短,最大化地发挥其对海洋生物资源的养护效益尤为重要。目前,我国在该方面的工作主要凸显在海洋牧场建设和多营养层级综合养殖中,例如,设计者通过在部分海域上层增加海藻养殖,以提高海底有机碎屑的含量,为海参、鲍鱼等底栖海珍品提供充足的食物来源;或者将海藻养殖和鱼类养殖相结合,以降低水体环境污染和提高经济收益。同时,越来越多的人也意识到,海藻筏式养殖设施的优化构建对我国水产养殖业可持续发展和海洋生态环境保护有着重要的作用,但从海洋生态栖息地建设的角度来说,其发展仍面临着一些亟需解决的问题,主要表现在:①海藻养殖区对天然生态系统的影响,筏式养殖设施的大量构建通常需要侵占大片自然海域,而这必然会对诸如珊

瑚礁、海藻场和海草场等天然生境中的生物群落产生影响;②海藻养殖设施构建无序,区域尺度下,养殖户或企业为了获得更高的经济收益,在有限的海域进行不合理的筏架设施构建,导致养殖效益下降;③海藻养殖过程中海洋污染,养殖设施自然毁坏后形成大量海洋垃圾对海岸和海洋造成污染,尤其是其中的泡沫浮球分解后所产生的微塑料,在经食物链的传递后进入到众多生物体内,造成更为严重的影响。如何解决这些问题,对我国基于海藻养殖模式的海洋牧场建设来说,既是挑战也是机遇。

章守宇,刘书荣为共同第一作者。

参考文献:

- [1] 章守宇,汪振华,林军,等.枸杞岛海藻场夏、秋季的渔业资源变化[J].海洋水产研究,2007,28(1):45-52.
Zhang S Y, Wang Z H, Lin J, et al. Variation of fisheries resources in summer and autumn in seaweed beds of Gouqi Island[J]. Marine Fisheries Research, 2007, 28(1): 45-52(in Chinese).
- [2] Yamamoto M, Fukushima M, Liu D. The effect of humic substances on iron elution in the method of restoration of seaweed beds using steelmaking slag[J]. *ISIJ International*, 2012, 52(10): 1909-1913.
- [3] 孙建璋,庄定根,王铁杆,等.南麂列岛铜藻场建设设计与初步实施[J].现代渔业信息,2009,24(7):25-28.
Sun J Z, Zhuang D G, Wang T G, et al. Design and primary enforcement of *Sargassum horneri* ground establishment around Nanji Islands[J]. *Modern Fisheries Information*, 2009, 24(7): 25-28(in Chinese).
- [4] 孙建璋,庄定根.南麂海藻资源状况堪忧[J].现代渔业信息,2008,23(12):30-31.
Sun J Z, Zhuang D G. Worry about seaweed resources around Nanji Islands[J]. *Modern Fisheries Information*, 2008, 23(12): 30-31(in Chinese).
- [5] 徐惠君,黄文怡,王菲,等.洞头海区大型海藻养殖净化海水水质的研究[J].生物学通报,2011,46(3):49-50.
Xu H J, Huang W Y, Wang F, et al. Study on the seawater quality improvement by means of macro-algae culture in Dongtou area[J]. *Bulletin of Biology*, 2011, 46(3): 49-50(in Chinese).
- [6] 权伟,应苗苗,康华靖,等.中国近海海藻养殖及碳汇

- 强度估算[J]. 水产学报, 2014, 38(4): 510-515.
- Quan W, Ying M M, Kang H J, *et al.* Marine algae culture and the estimation of carbon sink capacity in the coastal areas of China[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2014, 38(4): 510-515(in Chinese).
- [7] 杨宇峰, 宋金明, 林小涛, 等. 大型海藻栽培及其在近海环境的生态作用[J]. *海洋环境科学*, 2005, 24(3): 77-80.
- Yang Y F, Song J M, Lin X T, *et al.* Seaweed cultivation and its ecological roles in coastal waters[J]. *Marine Environmental Science*, 2005, 24(3): 77-80(in Chinese).
- [8] Atkinson M J, Smith S V. C : N : P ratios of benthic marine plants[J]. *Limnology and Oceanography*, 1983, 28(3): 568-574.
- [9] Gao K S, McKinley K R. Use of macroalgae for marine biomass production and CO₂ remediation: A review[J]. *Journal of Applied Phycology*, 1994, 6(1): 45-60.
- [10] Egan B, Yarish C. Productivity and life history of *Laminaria longicruris* at its southern limit in the western Atlantic Ocean[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1990, 67: 263-273.
- [11] Lourenço S O, Barbarino E, Nascimento A, *et al.* Tissue nitrogen and phosphorus in seaweeds in a tropical eutrophic environment: what a long-term study tells us[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2006, 18(3-5): 389-398.
- [12] 李赵嘉, 曾昭春, 贾佩峤, 等. 大型海藻对氮磷吸收能力的初步研究[J]. *河北渔业*, 2014(1): 1-4, 11.
- Li Z J, Zeng Z C, Jia P Q, *et al.* Preliminary studies on the nitrogen and phosphorus absorption capability of seaweeds[J]. *Hebei Fisheries*, 2014(1): 1-4, 11(in Chinese).
- [13] Hatcher B G, Chapman A R O, Mann K H. An annual carbon budget for the kelp *Laminaria longicruris*[J]. *Marine Biology*, 1977, 44(1): 85-96.
- [14] Polis G A, Hurd S D. Linking marine and terrestrial food webs: Allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities[J]. *The American Naturalist*, 1996, 147(3): 396-423.
- [15] Mann K H. Seaweeds: Their productivity and strategy for growth[J]. *Science*, 1973, 182(4116): 975-981.
- [16] Hay M E. Fish—Seaweed interactions on coral reefs: Effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey[M]//Sale P F. The ecology of fishes on coral reefs. San Diego: Academic Press, 1991: 96-119.
- [17] Rich W A, Schubert N, Schlöpfer N, *et al.* Physiological and biochemical responses of a coralline alga and a sea urchin to climate change: implications for herbivory[J]. *Marine Environmental Research*, 2018, 142: 100-107.
- [18] Johnson M D, Carpenter R C. Ocean acidification and warming decrease calcification in the crustose coralline alga *Hydrolithon onkodes* and increase susceptibility to grazing[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2012, 434-435: 94-101.
- [19] 郑新庆, 黄凌风, 李元超, 等. 啃食性端足类强壮藻钩虾对筲筴湖三种大型海藻的摄食选择性[J]. *生态学报*, 2013, 33(22): 7166-7172.
- Zheng X Q, Huang L F, Li Y C, *et al.* The feeding selectivity of an herbivorous amphipod *Ampithoe valida* on three dominant macroalgal species of Yundang Lagoon[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(22): 7166-7172(in Chinese).
- [20] 周曦杰, 章守宇, 王旭, 等. 枸杞岛海藻场角螺螺夏季摄食选择性及其生态学意义[J]. *水产学报*, 2015, 39(4): 511-519.
- Zhou X J, Zhang S Y, Wang X, *et al.* The feeding behaviour and ecological function during summer of one herbivore on seaweed bed in Gouqi island: the gastropod, *Turbo cornutus* Solander[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2015, 39(4): 511-519(in Chinese).
- [21] 吴程宏, 章守宇, 周曦杰, 等. 岛礁海藻场沉积有机物来源辨析[J]. *水产学报*, 2017, 41(8): 1246-1255.
- Wu C H, Zhang S Y, Zhou X J, *et al.* Identifying sources of sedimentary organic matter in the rocky reef seaweed bed[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2017, 41(8): 1246-1255(in Chinese).
- [22] Mann K H. Macrophyte production and detritus food chains in coastal waters[J]. *Memorie Ist Italiana Idrobiologia*, 1972, 29(S1): 353-383.
- [23] Miller R J, Mann K H, Scarratt D J. Production potential of a seaweed—lobster community in eastern Canada[J]. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1971, 28(11): 1733-1738.
- [24] Johnston C S, Jones R G, Hunt R D. A seasonal carbon budget for a laminarian population in a Scottish sea-loch[J]. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 1977, 30(1-4): 527-545.

- [25] Bishop M J, Coleman M A, Kelaher B P. Cross-habitat impacts of species decline: Response of estuarine sediment communities to changing detrital resources[J]. *Oecologia*, 2010, 163(2): 517-525.
- [26] 陈亮然, 章守宇, 陈彦, 等. 枸杞岛马尾藻场铜藻的生命史与形态特征[J]. 水产学报, 2015, 39(8): 1218-1229. Chen L R, Zhang S Y, Chen Y, *et al.* Life history and morphology of *Sargassum horneri* from the *Sargassum* seaweed bed of Gouqi Island[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2015, 39(8): 1218-1229(in Chinese).
- [27] Starko S, Smyth C, Kucera H. Attachment strength of the herbivorous rockweed isopod, *Idotea vosnesenskii* (Isopoda, Crustacea, Arthropoda), depends on properties of its seaweed host[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2016, 477: 1-6.
- [28] Chemello R, Milazzo M. Effect of algal architecture on associated fauna: Some evidence from phytal molluscs[J]. *Marine Biology*, 2002, 140(5): 981-990.
- [29] Hay M E, Pawlik J R, Duffy J E, *et al.* Seaweed-herbivore-predator interactions: host-plant specialization reduces predation on small herbivores[J]. *Oecologia*, 1989, 81(3): 418-427.
- [30] Newcombe E M, Taylor R B. Trophic cascade in a seaweed-epifauna-fish food chain[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 408: 161-167.
- [31] Stachowicz J J, Hay M E. Facultative mutualism between an herbivorous crab and a coralline alga: advantages of eating noxious seaweeds[J]. *Oecologia*, 1996, 105(3): 377-387.
- [32] 刘书荣, 周曦杰, 章守宇, 等. 贻贝筏式养殖区附生大型海藻与两种附着端足目的关系[J]. 生态学杂志, 2018, 37(9): 2737-2744. Liu S R, Zhou X J, Zhang S Y, *et al.* Relationship between epiphytic seaweeds and two seaweed-associated amphipods in mussel raft culture area[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(9): 2737-2744(in Chinese).
- [33] Christie H, Jørgensen N M, Norderhaug K M, *et al.* Species distribution and habitat exploitation of fauna associated with kelp (*Laminaria hyperborea*) along the Norwegian Coast[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2003, 83(4): 687-699.
- [34] Saarinen A, Salovius-Laurén S, Mattila J. Epifaunal community composition in five macroalgal species – What are the consequences if some algal species are lost?[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2018, 207: 402-413.
- [35] Kanstinger P, Beher J, Grenzdörffer G, *et al.* What is left? Macrophyte meadows and Atlantic herring (*Clupea harengus*) spawning sites in the Greifswalder Bodden, Baltic Sea[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2018, 201: 72-81.
- [36] Bégin C, Johnson L E, Himmelman J H. Macroalgal canopies: Distribution and diversity of associated invertebrates and effects on the recruitment and growth of mussels[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, 271: 121-132.
- [37] Mann K H. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. I. Zonation and biomass of seaweeds[J]. *Marine Biology*, 1972, 12(1): 1-10.
- [38] Tano S A, Eggertsen M, Wikström S A, *et al.* Tropical seaweed beds as important habitats for juvenile fish[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2017, 68(10): 1921-1934.
- [39] Winkler N S, Pérez-Matus A, Villena Á A, *et al.* Seasonal variation in epifaunal communities associated with giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) at an upwelling-dominated site[J]. *Austral Ecology*, 2017, 42(2): 132-144.
- [40] Komatsu T, Murakami S I, Kawai H. Some features of jump in water temperature in a *Sargassum* forest[J]. *Journal of Oceanography*, 1996, 52(1): 109-124.
- [41] Komatsu T, Murakami S I. Influence of a *Sargassum* forest on the spatial distribution of water flow[J]. *Fisheries Oceanography*, 1994, 3(4): 256-266.
- [42] Reed D C, Foster M S. The effects of canopy shadings on algal recruitment and growth in a giant kelp forest[J]. *Ecology*, 1984, 65(3): 937-948.
- [43] Varela D A, Hernández L A, Fernández P A, *et al.* Photosynthesis and nitrogen uptake of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Ochrophyta) grown close to salmon farms[J]. *Marine Environmental Research*, 2018, 135: 93-102.
- [44] Hehre III E J. Effects of seaweed farming on tropical shallow coral ecosystems[D]. Vancouver: University of British Columbia, 2016.
- [45] Kim J K, Kraemer G P, Yarish C. Field scale evaluation

- of seaweed aquaculture as a nutrient bioextraction strategy in Long Island Sound and the Bronx River Estuary[J]. *Aquaculture*, 2014, 433: 148-156.
- [46] Tuya F, Png-Gonzalez L, Riera R, *et al.* Ecological structure and function differs between habitats dominated by seagrasses and green seaweeds[J]. *Marine Environmental Research*, 2014, 98: 1-13.
- [47] Tano S, Eggertsen M, Wikström S A, *et al.* Tropical seaweed beds are important habitats for mobile invertebrate epifauna[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2016, 183: 1-12.
- [48] Levin P S, Hay M E. Responses of temperate reef fishes to alterations in algal structure and species composition[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 134: 37-47.
- [49] Eggertsen L, Ferreira C E L, Fontoura L, *et al.* Seaweed beds support more juvenile reef fish than seagrass beds in a south-western Atlantic tropical seascape[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2017, 196: 97-108.
- [50] Buschmann A H, Camus C, Infante J, *et al.* Seaweed production: Overview of the global state of exploitation, farming and emerging research activity[J]. *European Journal of Phycology*, 2017, 52(4): 391-406.
- [51] Bouwman A F, Pawłowski M, Liu C, *et al.* Global hindcasts and future projections of coastal nitrogen and phosphorus loads due to shellfish and seaweed aquaculture[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2011, 19(4): 331-357.
- [52] Chopin T, Buschmann A H, Halling C, *et al.* Integrating seaweeds into marine aquaculture systems: A key toward sustainability[J]. *Journal of Phycology*, 2001, 37(6): 975-986.
- [53] 江志兵, 曾江宁, 陈全震, 等. 大型海藻对富营养化海水养殖区的生物修复[J]. *海洋开发与管理*, 2006, 23(4): 57-63.
- Jiang Z B, Zeng J N, Chen Q Z, *et al.* Bioremediation of large-sized seaweeds in eutrophic mariculture areas[J]. *Ocean Development and Management*, 2006, 23(4): 57-63(in Chinese).
- [54] 毛玉泽, 李加琦, 薛素燕, 等. 海带养殖在桑沟湾多营养层次综合养殖系统中的生态功能[J]. *生态学报*, 2018, 38(9): 3230-3237.
- Mao Y Z, Li J Q, Xue S Y, *et al.* Ecological functions of the kelp *Saccharina japonica* in integrated multi-trophic aquaculture, Sanggou Bay, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(9): 3230-3237(in Chinese).
- [55] Duarte C M, Wu J P, Xiao X, *et al.* Can seaweed farming play a role in climate change mitigation and adaptation?[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2017, 4: 100.
- [56] Agarwal S, Banerjee K, Saha A, *et al.* Can seaweed be a potential sink of carbon?[J]. *International Journal for Research in Applied Science and Engineering Technology*, 2016, 4(8): 217-225.
- [57] Hill N A O, Rowcliffe J M, Koldewey H J, *et al.* The interaction between seaweed farming as an alternative occupation and fisher numbers in the central Philippines[J]. *Conservation Biology*, 2012, 26(2): 324-334.
- [58] Hill N A O. Livelihood diversification for conservation: Interactions between seaweed farming and fishing in Danajon Bank, Central Philippines[D]. London: Imperial College London, 2012.
- [59] 王云祥, 李正, 秦传新, 等. 不同季节江蓠脱落物对大型海藻场上覆水的影响[J]. *南方水产科学*, 2016, 12(2): 13-20.
- Wang Y X, Li X, Qin C X, *et al.* Effect of *Gracilaria confervoides* after falling off on overlying water of seaweed field in different seasons[J]. *South China Fisheries Science*, 2016, 12(2): 13-20(in Chinese).
- [60] Prêat N, De Troch M, Van Leeuwen S, *et al.* Development of potential yield loss indicators to assess the effect of seaweed farming on fish landings[J]. *Algal Research*, 2018, 35: 194-205.
- [61] Eklöf J S, De La Torre Castro M, Adelsköld L, *et al.* Differences in macrofaunal and seagrass assemblages in seagrass beds with and without seaweed farms[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2005, 63(3): 385-396.
- [62] Hehre E J, Meeuwig J J. Differential response of fish assemblages to coral reef-based seaweed farming[J]. *PLoS One*, 2015, 10(3): e0118838.
- [63] Ólafsson E, Johnstone R W, Ndaro S G M. Effects of intensive seaweed farming on the meiobenthos in a tropical lagoon[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1995, 191(1): 101-117.
- [64] Buzá-Jacobucci G, Pereira-Leite F P. The role of epiphytic algae and different species of *Sargassum* in the

- distribution and feeding of herbivorous amphipods[J]. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 2014, 42(2): 353-363.
- [65] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: back to basics and looking forward[J]. *Ecology Letters*, 2006, 9(6): 741-758.
- [66] Micheli F, Halpern B S. Low functional redundancy in coastal marine assemblages[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(4): 391-400.
- [67] Dray S, Choler P, Dolédec S, *et al.* Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation[J]. *Ecology*, 2014, 95(1): 14-21.

Ecological function of seaweed-formed habitat and discussion of its application to sea ranching

ZHANG Shouyu¹, LIU Shurong², ZHOU Xijie¹, WANG Zhenhua¹, WANG Kai^{1*}

(1. *College of Marine Ecology and Environment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;*

2. *School of Oceanography, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200204, China)*

Abstract: Seaweed is one of the most important coastal ecosystem-engineers, and the habitat formed by it plays an important role in supporting ecological behaviors (e.g. feeding, growth and recruitment, etc) of marine organisms. However, seaweed beds are declining around the world due to the environmental changes and human activities, which makes non-negligible impact on organisms inhabited there. China suffered severely from this situation. To achieve the goal of sustainable utilization of marine resources, the restoration of seaweed beds is becoming an important assignment of China's ecological environment protection in coastal areas. However, the lack of understanding of ecological function of seaweed and seaweed-formed habitat makes the objectives and methods of the seaweed beds restoration unclear. In this paper, we summarized the ecological function of seaweed and seaweed-formed habitat, such as seaweed beds and seaweed farming area in the context of ecological restoration of seaweed beds. Furthermore, we put forward some thoughts about whether it's suitable for the seaweed farming to be incorporated into the construction of sea ranching. We also suggested some quantitative measures of ecological function in seaweed-formed habitat. Our analysis may provide references for restoring seaweed beds reasonably and efficiently, and sustainable development of seaweed farming industry in the future.

Key words: sea ranching; seaweed-formed habitat; seaweed farming area; seaweed; ecological function

Corresponding author: WANG Kai. E-mail: kwang@shou.edu.cn

Funding projects: China Agriculture Research System(CARS-50)