

東沙島小瀉湖海草的碳收支

黃衍勳¹，李承錄¹，蕭淑娟¹，林幸助^{1,2}

¹國立中興大學生命科學系；²通訊作者 E-mail: hjlin@dragon.nchu.edu.tw

[摘要] 海草床是重要的沿岸生態系統，扮演著海洋生態系統中能量傳輸與物質交換的角色。本研究以位於南中國海的東沙島小瀉湖海草床為樣區，量化海草床中的葉片生產量、碎屑輸出量、草食作用量、分解量與碳儲存量，並計算出碳的傳輸路徑比例。研究結果發現，葉片生產量、碎屑輸出量、草食作用量、分解量與碳儲存量都有夏高冬低的季節性變化。平均而言，東沙島小瀉湖中草食作用與碎屑輸出的能量流比例極低，分別只有 0.73% 與 6.76%，但有 86.97% 的葉片生產量由異營生物分解，而有 5.54% 會儲存成碳匯。而地下部分則分別有 86.97% 與 13.03% 的生產量被分解與儲存。若以小瀉湖的面積 64 公頃，而海草覆蓋度 90% 來估算，東沙島小瀉湖內的海草床共蓄存 191.93 公噸碳，平均碳儲存速率為 63.40 g C m⁻² yr⁻¹，也就是小瀉湖內每年約可儲存 36.52 公噸的碳，可見小瀉湖海草床是重要的天然碳匯。

關鍵字：碳匯、葉片生產量、草食作用、輸出、分解

Carbon Budget of Seagrasses in a Small Lagoon of Dongsha Island

Yen-Hsun Huang¹, Chen-Lu Lee¹, Shu-Chuan Shiao¹ and Hsing-Juh Lin^{1,2}

¹Department of Life Sciences, National Chung Hsing University; ²Corresponding author E-mail: hjlin@dragon.nchu.edu.tw

ABSTRACT Seagrass beds are important coastal ecosystems that function as food sources and nursery grounds for fish and crustaceans. Our study site is located at a small lagoon on Dongsha Island, South China Sea. In order to set the carbon budget and calculate the proportions of flow pathways, we investigated the leaf production, detrital export, herbivory, decomposition and carbon storage rate of the dominant seagrasses. Our results revealed clear seasonal variations in the leaf production, detrital export, herbivory, decomposition and carbon storage rate, with higher values in the summer and lower values in the winter. On average, very small proportions of leaf production were directed to herbivory (0.73%) and export (6.76%), with 86.97% being decomposed and 5.54% of which was stored as refractory material in sediments. For the belowground part, 86.97% and 13.03% of the production was decomposed and stored, respectively. Taking account of 90% coverage in a lagoon area of 64 ha, we estimate that the carbon stored in the seagrass biomass was 191.93 tons C and the storage rate was about 63.40 g C m⁻² yr⁻¹. In estimation, 36.52 tons C were being stored per year in the seagrass bed of the small lagoon, suggesting the lagoon being an important natural carbon sink.

Keywords: carbon sink, leaf production, herbivory, export, decomposition

前言

海草(seagrass)是海洋沿岸重要的初級生產者，生產力高，且其植株有儲存養分的生態功能(Stapel *et al.* 2001)，可以直接或間接提供給海洋生物之食物來源。海草床(seagrass bed)平均每年可以有 1012 g dry weight(DW) m⁻² 的生產量(Duarte and Chiscano 1999)，並且會釋放溶解性有機物質於水體中(Barrón and Duarte 2009)，而其凋落的碎屑降解成的有機顆粒，是海草床或臨近生態系中異營生物的營養來源(Cebrian and Duarte 2001, Vonk *et al.* 2008, Williams *et al.* 2009)，所以海草床是沿岸生態系統中食物網重要的能量基礎(Thresher *et al.* 1992, Hyndes and Lavery 2005)。海草床也是諸多海洋生物的庇護所與育幼地，許多海洋生物覓食的棲地，更有淨化水質與固灘護堤的生態服務功能(Orth *et al.* 2006, 李承錄 2009, 林幸助等 2010)。近年來，海草床生態系統被認為具有很高的碳循環效率與碳匯(carbon sink)功能(Nellemann *et al.* 2009)，是碳、氮和磷等元素的匯集處(Romero *et al.* 1994)，因此海草床扮演著促進沿岸物質循環與能量傳輸的重要角色。

全球氣候變遷的議題是當前許多科學家關注的焦點，而二氧化碳正是造成氣候暖化的主要溫室氣體之一。海洋每年至少從空氣中吸收 9 億噸的碳(Smith 1981)，而海草床每年的碳生產量占全球海域的 15% (Duarte and Chiscano 1999)，可見海草床可吸收海洋中大量的二氧化碳(Fourqurean *et al.* 2012)，並將其轉換、合成為有機物質，可作為其他生態系食物網的能量來源。海草床也被認為是一個固碳速率非常快的生態系統，然而在過去全球碳循環的研究中，海草床的碳儲存能力可能是被忽略估算的碳源去處之一(Nellemann *et al.* 2009)。

目前全世界對於海草床的研究多以海草床中的生物多樣性、交互作用、生產力或草食動物的取食偏好為主，缺乏完整的系統性研

究，對於海草床中的碳收支所知甚少。而臺灣海域(範圍包括澎湖、金門、綠島、小琉球和東沙)共記錄 11 種海草分布(柯智仁 2004, Lin *et al.* 2005, 林幸助等 2010)，且以東沙島周邊的海草床面積最大，高達 1185 ha。東沙海草床的平均覆蓋度超過 75%，且其平均年生產量高達 2615 g DW m⁻² yr⁻¹(林幸助、蕭淑娟 2010)，是全球海草床平均值的 2.5 倍。雖然目前已調查得知東沙海草的生產量很高，但是對於其生產量的流向與碳儲存能力尚不清楚。因此本研究以東沙島小瀉湖內的海草床為研究樣區，建構海草床生態系統的碳收支，以期能了解海草床中的能量流向以及碳儲存能力。

材料與方法

一、樣區

本研究樣區位於東沙島上的小瀉湖內(圖 1)，樣區座標為 20°42'27"N, 116°42'26"E。小瀉湖的面積 64 ha，水深介於 0.2-1.5 m 之間。水溫變化介於 18-36°C，春夏高，秋冬低，最高溫出現在夏季的 8 月(34~36°C)，最低溫則出現在冬季的 12 月至次年 2 月(20~21°C)。鹽度、水體溶氧與酸鹼值的季節變化不明顯，鹽度年平均為 33.48 ± 0.04，水體溶氧平均值為 8.61 ± 0.15 mg/l，而酸鹼值平均為 8.44 ± 0.02。

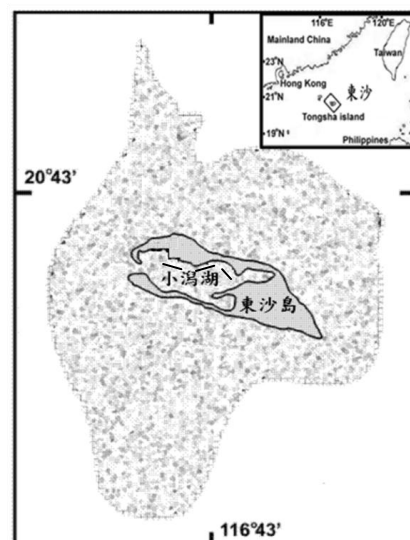


圖 1. 東沙島小瀉湖內三條測線位置圖

本研究於小瀨湖內設置 3 條 50 m 的固定測線(圖 1)，此處的海草床平均覆蓋度達 90% 以上。以泰來草(*Thalassia hemprichii*)為主，其中混生著圓葉水絲草(*Cymodocea rotundata*)與單脈二藥草(*Halodule uninervis*)。因為東沙交通不方便，停留時間有限，且研究項目繁多，因此每次去都只能進行一次之採樣。我們將不同月份之採樣，依照水溫(春：25~30°C，夏：30~36°C，秋：25~30°C，冬：20~25°C)做季節歸類與區分，以為該季節之重複數。

二、碳收支模式

東沙海草床的碳收支模式是以海草葉片生產量(leaf production)為起點，探討其經由草食作用(herbivory)、碎屑輸出量(detritus export)與分解量(decomposition)和不易分解之碎屑儲存量(refractory material storage)的分配百分比(圖 2)。整個概念架構在葉片生產量扣除提供草食作用量以及被潮汐或波浪帶到陸地或外海的碎屑輸出量後，將累積下來沒被帶走的碎屑，扣除分解作用後，估算不易分解的碎屑最後會累積的量，也就是所謂的「碳匯」。因為其中有些參數無法直接測量，只能利用此間接方法估算。本研究將各項數據量化為每天的速率，目的是用以估算分配百分比，並探討各季節碳流向的分配比例差異，最後再平均彙整為一整年碳收支量。此研究以 3 種優勢新鮮海草及分解作用前、後的碎屑材料之碳元素分析資料為基礎來進行各項數據的估算與標準化。海草的葉片生產量(leaf production)是由其淨生產力(mg DW shoot⁻¹ d⁻¹)乘以單位面積的植株密度(shoots m⁻²)，並配合碳元素含量分析的資料換算而得之生產量速率(mg C m⁻² d⁻¹)。我們也以草食作用量和海草碎屑輸出量的乾重資料，分別計算出無脊椎動物及魚類草食作用和海草碎屑輸出碳量。碎屑生產量則是在分解作用後，區分為已被分解(decomposition)及儲存(storage)的量，這是利用分解袋剩餘碎屑重量與碳元素含量分析，估算海草生物量凋落分解後的碳儲存量，並計算出碳儲存速率(mg C m⁻²

d⁻¹)。地下部生產量則假設為沒有草食作用與碎屑輸出來進行計算。

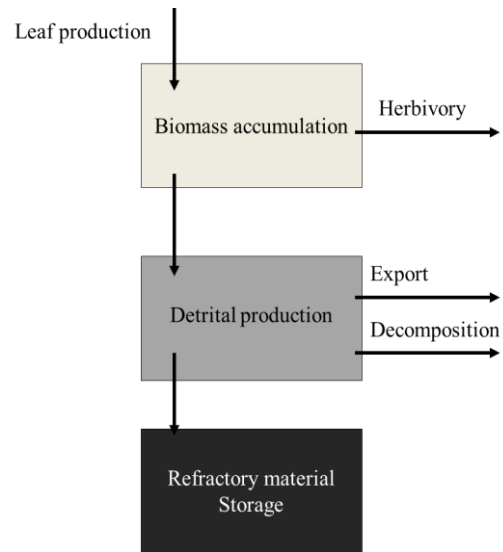


圖 2. 海草葉片生產量的碳收支概念圖
以海草葉片生產量(leaf production)為起點，扣除經由魚類及無脊椎動物的草食作用量(herbivory)、波浪與潮汐的碎屑輸出量(export)與分解量(decomposition)後，最後殘餘累積的部分成為不易分解之碎屑儲存量(refractory material storage)，也就是所謂的「碳匯」。

三、生產力

海草床生產力、覆蓋度、密度與生物量之調查期間為 2009 年 11 和 12 月，2010 年的 3、4、6、8 和 10 月。依照水溫的變化，將 11 月和 12 月的資料歸類於冬季，3 月和 4 月為春季，6 月和 8 月為夏季，10 月為秋季。海草生產力以 Short and Coles (2001)所述之戳針法來估算。樣區內每條測線附近隨機標定 2 個樣框(10×10 cm)，共標記 6 個樣框，以針在每個樣框內所有海草植株葉鞘處作上記號，並避免重複標記於同一株海草上。約 5 天後回收有記號之海草，並以每株海草老葉或葉鞘上之針孔痕為基準點，相對於其它葉片上針孔痕的距離，此即其他葉片新長出來的片段。剪下這些片段，烘乾秤重後即為海草的葉片淨生產量，最後將生產量除以天數，換算成生產力(mg DW shoot⁻¹ d⁻¹)。地下部生產量則以生物量(g DW m⁻²)與生產量(g DW m⁻² d⁻¹)的回歸關係式(生

產量 $=0.02 \times \text{生物量}^{0.67}$, $R^2=0.25$, $p=0.0002$)估算 (Duarte and Chiscano 1999)。

四、覆蓋度、密度與生物量

參考 Short *et al.* (2006)的方法，於每條測線上隨機選定 12 個監測覆蓋度的固定點，之後每次調查皆沿著固定點監測覆蓋度的連續變化。覆蓋度的估計方式是利用內劃有 25 小格之 50×50 cm 方形樣框，直接置放於固定點上，每小格如被海草葉片蓋滿，其覆蓋度即為 4%；分別估算框內各種海草的覆蓋度，最後加總即為此固定點的總覆蓋度。此項目的調查時間與生產力相同。

密度取樣方法為在測線每隔 10 m 附近，以直徑 7.5 cm 之採樣管套取至底土下 10-15 cm 深的海草植株(含地下部)，每條測線進行 5 重複，然後清洗乾淨海草植株，並計算各種海草的株數，即可估算單位面積內各種海草的密度(shoots m^{-2})。接著將各種海草植株區分成包含葉片與葉鞘的地上部(above-ground)，以及包含所有地下莖與根系的地下部(below-ground)，再放入 60°C 的烘箱內，烘至恆重後秤量其乾重(DW)，以計算海草地上部與地下部的單株生物量(mg DW shoot⁻¹)，另外配合各樣區內各種海草之密度，即可估算單位面積的海草生物量(mg DW m^{-2})。此項目的調查時間與生產力相同。

五、草食作用

草食作用分別於 2010 年的 4、6 和 10 月，以及 2011 年 2 月進行調查，亦依照水溫的變化，依序歸類為春、夏、秋和冬季的資料。參考 Unsworth (2007)所使用的標定法，在樣區內的海草植被中設置 10×10 cm 的樣框，隨機設 15 個重複，選擇尚未啃食的植株葉片作為標記，並記錄原始的葉片長度。經過 2 日後再回收這些標記的植株，並重複 3 次。將回收的海草葉片洗淨後，掃描成影像檔案存檔並計算原始葉面積與被啃食的面積。啃食的痕跡依照形狀可分成魚類與無脊椎動物的啃食(Kirsch *et*

al. 2002)，最後將回收的海草秤重，同時以其面積比例換算出被啃食部分的生物量(Heck and Valentine 2006)，並計算成草食作用量(mg DW $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$)。

六、海草碎屑輸出量

以 2011 年 2、4、6 及 10 月份為四季的調查時間，進行海草碎屑輸出量的估算。在樣區內的海草床上，隨機以 30×30×30 cm 的立體樣框固定於海草床中，接著以人工方式清除框內的所有海草碎屑或枯葉，並罩上 30×30×45 cm 之網袋(網目大小為 1 mm)，以收取受海流或海浪作用力而漂離至沿岸陸地或外海新凋落之海草碎屑。架框之前的碎屑清除是為避免收集到不是新凋落而漂離的碎屑，這樣才不會高估單位時間內的碎屑輸出量。每次共進行 8 重複，每兩天收取一次，每一月份共收取三次，以此作為各季節海草床所生產的海草碎屑輸出量。接著將碎屑區分成不同種海草貢獻的碎屑，最後以 60°C 烘箱 48 小時烘乾後秤重，即可估算單位面積之碎屑生產量(g DW $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$)。

七、海草分解作用

參考 Mateo and Romero (1997)之方法，於 2011 年 2 月份在島上岸邊收集圓葉水絲草、單脈二藥草和泰來草被海水沖離植株的新鮮老葉(尚未腐爛者)，作為地上部分解袋的材料。地下部則以上述生物量採樣的方法收集。所有海草樣品洗淨後，依單一種類分裝進分解袋(10×10 cm，網目大小為 1 mm)，每個分解袋內約填裝 10 g 的材料。接著將裝有地上部海草的分解袋固定於樣區內海草床土表，而裝有地下部的分解袋則埋在樣區的底土內(5-10 cm 深)，各 3 重複。分解作用實驗於 2011 年 2 月開始，並在分解作用進行 85 天後，分別回收分解袋，洗淨並烘乾剩餘的海草碎屑，即可計算分解剩餘量(%)。

八、碳元素分析

分別以圓葉水絲草、單脈二藥草和泰來草

等 3 種新鮮植株的地上部和地下部，以及上述經過 85 天之分解作用後的剩餘碎屑為材料，於烘乾、秤重後以研鉢和粉碎機(Retsch RM100)磨成粉末，以元素分析儀(Elementar vario EL III)進行海草碳含量分析。

結果與討論

在分解作用的過程中，分解速率呈現指數遞減，因此在前 85 天，平均每天的分解速率會高於 85 天之後，也就是說以 85 天的時間去估計野外分解速率，可能高估了分解量，低估了殘存的碳匯儲存量。分解袋實驗的設計並無法探討碎屑顆粒在分解至小於 1 mm 後的流失變化，亦無法探討各物質因礦化作用的流失，這是分解袋的缺點，所以也因此可能高估了分解量，低估了殘存的碳匯儲存量(Harrison 1989)。然而，分解袋會阻擋大於 1 mm 的底棲大型食碎屑動物進入攝食，此類攝食會促進海草碎屑的分解，因此可能會低估了野外實際的分解速率及分解量(Fenchel 1970)。這些效應有可能互相抵銷，因此利用分解袋估計分解速率仍是目前野外實驗普遍採用的方法。

根據目前對東沙島小瀉湖海草床的調查結果，從四個季節的碳收支中可以發現，不論是淨生產量、草食作用量、分解速率與碳儲存速率，都是夏高冬低的現象，有典型的季節性變化(McKenzie 1994, Lee and Dunton 1996, Lin and Shao 1998, Kuo and Lin 2010)，雖然如此，但其中能量流向的比例還是有些微不同。

以冬季為例，其葉片生產量最低，只有 1019.18 mg C m⁻² d⁻¹，不到夏季(2883.88 mg C m⁻² d⁻¹)的一半(圖 3A, C)；碎屑輸出量亦低於夏季，但冬季碎屑輸出量占葉片生產量的比例卻是三個季節中最高者(達 9.95%；圖 3A)；冬季葉片分解速率最低，只有 846.46 mg C m⁻² d⁻¹；草食作用量也是最低，只占葉片生產量的 0.29%。歸納得知：冬季的葉片生產量所蓄存的能量以流向碎屑的比例為主。

東沙島小瀉湖海草床以四季平均輸出量

(136.27 mg C m⁻² d⁻¹)而言，相當於 49.74 g C m⁻² yr⁻¹，只占葉片生產量的 6.76% (圖 3E)，比起地中海的海神草(*Posidonia oceanica*)超過 90% 的輸出量低很多(Cebrián and Duarte 2001)，也遠低於墾丁大光潮間帶泰來草海草床的碎屑輸出量 636.18 g C m⁻² yr⁻¹(邱仕涵 2009)，甚至也低於大型藻類貢獻的碎屑量 150-513 g C m⁻² yr⁻¹(Krumhansl and Scheibling 2011)。以地形環境來看，小瀉湖內三面受陸地保護，不如墾丁大光的潮間帶開闊，故海流與海浪對海草的作用力相對較小(圖 1)；再者，東沙島周圍海域的平均碎屑量也比小瀉湖內多出 2 倍(黃衍勳 2012)，可見東沙島小瀉湖內的海草床因處於浪潮相對穩定的狀態，故其碎屑輸出量起伏也較小。

春季葉片生產量為 1706.88 mg C m⁻² d⁻¹，分別有 0.63% 與 5.33% 的葉片生產量提供給草食作用與以碎屑輸出，其中魚類的草食作用占葉片生產量的 0.54%。葉片與地下部生產量的碳儲存速率分為 95.31 與 69.91 mg C m⁻² d⁻¹，分解速率則分別為 1509.85 和 489.13 mg C m⁻² d⁻¹(圖 3B)。

夏季葉片生產量高達 2883.88 mg C m⁻² d⁻¹，且有四季中最高的草食作用比例(0.97%)，而且也有最高的碳儲存速率(葉片與地下部分別為 152.48 與 73.05 mg C m⁻² d⁻¹) (圖 3C)。

若將四季資料平均而言，東沙島小瀉湖內的海草床葉片與地下部分別有 2014.83 與 476.97 mg C m⁻² d⁻¹ 的生產量，其中葉生產量有 6.76% 會形成碎屑輸出，只有 0.73% 會被草食動物直接取食，有 86.97% 會被分解，最後有 5.54% 會累積下來，而地下部生產量則有 13.03% 也會累積下來。相當於東沙島小瀉湖內的海草床平均每天共可儲存 173.71 mg m⁻² 的碳(圖 3E)。

整體的草食作用量於春夏季時較高，原因在於東沙海域春夏季為幼魚入添的季節，包含一些鸚哥魚科(Scaridae)的草食性魚種，因而小瀉湖內的魚種數與個體數都有升高的現象(林

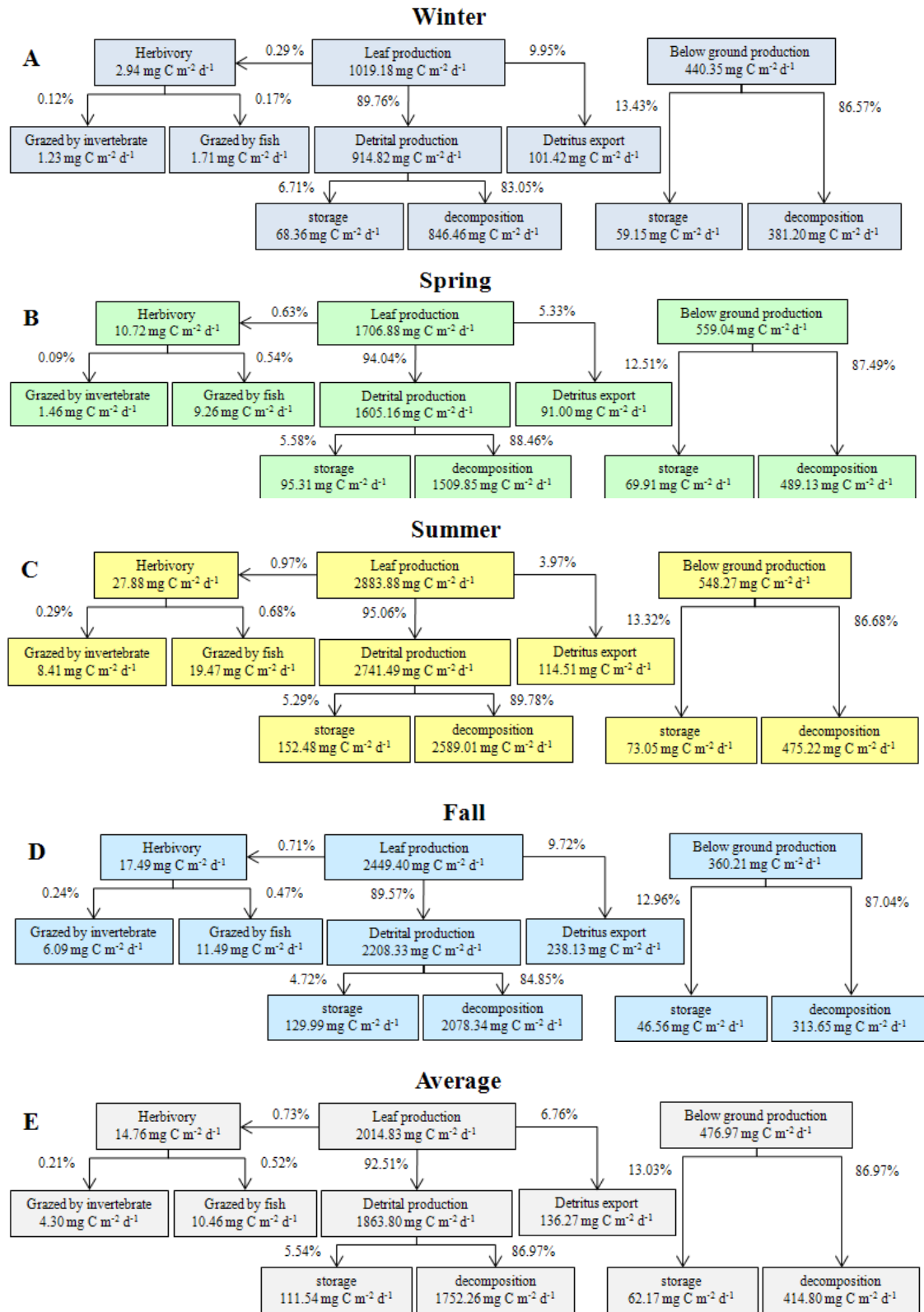


圖 3. 東沙小瀉湖內海草床冬(A)、春(B)、夏(C)、秋季(D)以及四季平均一整年(E)的碳收支模式

幸助、蕭淑娟 2011)，造成季節性的草食作用量變化。但平均來說，小瀉湖內的草食作用只用掉葉片生產量 0.73% 的能量(圖 3E)，原因歸咎於小瀉湖內水淺，所以大型的草食魚類無法進來活動。且冬夏季水溫變化大，因而在相對極端的環境下，使得此處魚類與無脊椎的生物量與多樣性都較鄰近的亞潮帶海域低(林幸助、蕭淑娟 2011)。雖然草食作用量會因為不同種草食動物的差別而有很大的變化，從可忽略的極小值到超過 50% 的淨生產量皆有報導(Cebrián and Duarte 1998)，尤其是像儒艮(dugongs)與海龜這些草食作用量驚人的大型草食動物(Valentine and Heck 1999)，但比墾丁大光的泰來草海草床的 26.14% (邱仕涵 2009) 低很多，也比 Kennedy and Björk (2009) 歸納出來的 18.60% 低，可見在初級消費者相對少的情況下，導致海草床能量傳輸不佳的現象。

海草能藉由光合作用蒐集的光能將無機物質合成為有機物質，並轉化成組織與碳水化合物形式儲存這些能量，因此海草凋落的碎屑是沿岸食物網重要的營養來源(Thresher *et al.* 1992, Hyndes and Lavery 2005)。雖然小瀉湖內貢獻的碎屑量不多，但小瀉湖內海草地上部的葉片生產量平均達 86.97% 會被分解(圖 3E)，比起 Kennedy and Björk (2009) 提出的 50.30% 還要高，而且在小瀉湖內，海草的分解速率也相當快，每天共有 2167.06 mg C m⁻² 的分解量。可能因旺盛的微生物作用(Peduzzi and Herndl 1991, Pollard and Kogure 1993)，也可能是因為水淺的關係，比起亞潮帶水流較緩的底部海草床，海浪的作用力會促使碎屑更破碎化，並分解得更快(Mateo and Romero 1996)。而海草碎屑在降解過程中會釋放出溶解性有機質(dissolved organic matter)與溶解性無機質(dissolved inorganic matter) (Bourguès *et al.* 1996, Apostolaki *et al.* 2010)，因此這些碎屑所提供的能量與營養物質對異營生物非常重要(Peduzzi and Herndl 1991, Blum and Mills 1991, Williams *et al.* 2009, Kajihara *et al.* 2010)。綜合上述可見海草是海洋生態系中重要的初級生

產者，並且有促進物質交換與循環的能力，對生地化循環也有一定程度的效力。

海草床的碳庫功能一直是近年來的研究熱點，海草床很可能是全球碳循環中消失的碳匯(missing carbon sink)的去處之一(Nellemann *et al.* 2009)。過去在其它地區之研究報告指出，海草床的碳儲存能力介於 19-195 g C m⁻² yr⁻¹ 之間(Romero *et al.* 1994, Duarte *et al.* 2004, Kennedy and Björk 2009)，其中 Kennedy and Björk (2009) 歸納出分解後儲存量約占生產量 15.90%，而小瀉湖內海草床地上部與地下部儲存量則只占 5.54 與 13.03%。但東沙島小瀉湖內海草床整體的碳儲存速率則介於 127.51-225.53 mg C m⁻² d⁻¹ 之間，相當於 46.54-82.32 g C m⁻² yr⁻¹，平均則為 63.40 g C m⁻² yr⁻¹，与其它地區差異不大。若以小瀉湖的面積 64 ha 及其海草覆蓋度 90% 來估算，東沙小瀉湖內的海草床生物量大約共蓄存了 191.93 tons 的碳，而每年約可儲存下 36.52 tons 的碳，可見東沙島小瀉湖的海草床是重要的天然碳庫。

引用文獻

- 李承錄。2009。墾丁大光泰來草與單脈二藥草海草床之魚類群聚變化與魚類胃內含物研究。國立中興大學生命科學系碩士論文，74 頁。
- 林幸助、李承錄、黃衍勳、鄭惠元、林良瑾。2010。波光綠茵，東沙環礁國家公園解說叢書—海草床篇。海洋國家公園管理處。
- 林幸助、蕭淑娟。2010。東沙海域大型藻類生物量與海草物候、生產力調查。海洋國家公園管理處委託辦理報告，135 頁。
- 林幸助、蕭淑娟。2011。東沙海域海草床生物群集調查與指標物種評估。海洋國家公園管理處委託辦理期中報告，78 頁。
- 邱仕涵。2009。墾丁大光潮間帶泰來草床之無脊椎動物群集及碳收支模式。中興大學生命科學系碩士論文，86 頁。

- 柯智仁。2004。台灣海草分類與分布之研究。國立中山大學生物科學系碩士論文，99頁。
- 黃衍勳。2012。東沙海域海草的生產力與碳收支。中興大學生命科學系碩士論文，147頁。
- Barrón C and CM Duarte. 2009. Dissolved organic matter release in a *Posidonia oceanic* meadow. *Marine Ecology Progress Series* 374:75–84.
- Blum LK and AL Mills. 1991. Microbial growth and activity during the initial stages of seagrass decomposition. *Marine Ecology Progress Series* 70:73–82.
- Bourguès S, I Auby, R Wit and PJ Labourg. 1996. Differential anaerobic decomposition of seagrass (*Zostera noltii*) and macroalgal (*Monostroma obscurum*) biomass from Arcachon Bay (France). *Hydrobiologia* 329:121–131.
- Cebrián J and CM Duarte. 2001. Detrital stocks and dynamics of the seagrass *Posidonia oceanic* (L.) Delile in the Spanish Mediterranean. *Aquatic Botany* 70:295–309.
- Duarte CM, JJ Middelburg and N Caraco. 2004. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences Discussions* 1:659–679.
- Duarte CM and CL Chiscano. 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany* 65:159–174.
- Fenchel T. 1970. Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass *Thalassia testudinum*. *Limnology and Oceanography* 15:14–20.
- Fourqurean JW, CM Duarte, H Kennedy, N Marbà, M Holmer, MA Mateo, ET Apostolaki, GA Kendrick, D Krause-Jensen, KJ McGlathery and O Serrano. 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience* 5:505–509.
- Harrison PG. 1989. Detrital processing in seagrass systems: a review of factors affecting decay rates, remineralization and detritivory. *Aquatic Botany* 35:263–18 288.
- Heck Jr. KL and JF Valentine. 2006. Plant–herbivore interactions in seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330:420–436.
- Hyndes GA and PS Lavery. 2005. Does transported seagrass provide an important trophic link in unvegetated, nearshore areas? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63:633–643.
- Kajihara R, T Komorita, A Hamada, S Shibanuma, T Yamada and S Montani. 2010. Possibility of direct utilization of seagrass and algae as main food resources by small gastropod, *Lacuna decorata*, in a subarctic lagoon, Hichirippu, eastern Hokkaido, Japan with stable isotope evidences of carbon and nitrogen. *Plankton and Benthos Research* 5: 90–97.
- Kennedy H and M Björk. 2009. Seagrass meadows. pp. 23-29. In Laffoley D and G Grimsditch (eds.), *The Management of Natural Coastal Carbon Sinks*, IUCN, Gland, Switzerland.
- Kirsch KD, JF Valentine and KL Heck Jr. 2002. Parrotfish grazing on turtlegrass *Thalassia testudinum*: evidence for the importance of seagrass consumption in food web dynamics of the Florida Keys National Marine Sanctuary. *Marine Ecology Progress Series* 227:71–85.
- Krumhansl KA and RE Scheibling. 2011. Detrital production in Nova Scotian Kelp beds: patterns and processes. *Marine Ecology Progress Series* 421:67–82.
- Kuo YM and HJ Lin. 2010. Dynamic factor analysis of long-term growth trends of the intertidal seagrass *Thalassia hemprichii* in southern Taiwan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86:225–236.
- Lee KS and KH Dunton. 1996. Production and carbon reserve dynamics of the seagrass *Thalassia testudinum* Corpus Christi Bay, Texas, USA. *Marine Ecology Progress Series* 143:201–210.
- Lin HJ and KT Shao. 1998. Temporal changes in the abundance and growth of intertidal *Thalassia hemprichii* seagrass beds in southern Taiwan. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 39:191–198.
- Lin HJ, LY Hsieh and PJ Liu. 2005. Seagrasses of Tongsha Island, with descriptions of four new records to Taiwan. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 46:163–168.
- Mateo MA and J Romero. 1996. Evaluating seagrass leaf litter decomposition: an experimental comparison between litter-bag and oxygen-uptake methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 202:97–106.
- McKenzie LJ. 1994. Seasonal changes in biomass and shoot characteristics of a *Zostera capricorni* Aschers. dominant meadow in Cairns Harbour, northern Queensland. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 45:1337–1352.
- Nellemann C, E Corcoran, CM Duarte, L Valdes, C DeYoung, L Fonseca and G Grimsditch (eds). 2009. *Blue Carbon*. A Rapid Response Assessment. United Nations Environment Programme, GRID-Arendal, www.grida.no.
- Orth RJ, TJB Carruthers, WC Dennison, CM Duarte, JW Fourqurean, KL Heck Jr, AR Hughes, GA Kendrick, WJ Kenworthy, S Olyarnik, FT Short, M Waycott and SL Williams. 2006. A global crisis for seagrass ecosystem. *Bioscience* 56:987–996.
- Peduzzi P and GJ Herndl. 1991. Decomposition and significance of seagrass leaf litter (*Cymodocea nodosa*) for the microbial food web in coastal waters (Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea). *Marine Ecology Progress Series* 71:163–174.
- Romero J, M Pérez, MA Mateo and E Sala. 1994. The belowground organs of the Mediterranean

- seagrass *Posidonia oceanica* as a biogeochemical sink. *Aquatic Botany* 47:13–19.
- Short FT, LJ McKenzie, RG Coles, KP Vidler and JL Gaeckle. 2006. SeagrassNet Manual for Scientific Monitoring of Seagrass Habitat, Worldwide edition. University of New Hampshire Publication. 75 pp.
- Short FT and RG Coles. 2001. Global Seagrass Research Methods, vol. 1. Elsevier Science, USA, 473 pp.
- Smith SV. 1981. Marine macrophytes as a global carbon sink. *Science* 211:838–840.
- Stapel J, MA Hemminga, CG Bogert and YEM Maas. 2001. Nitrogen (^{15}N) retention in small *Thalassia hemprichii* seagrass plots in an offshore meadow in south Sulawesi, Indonesia. *Limnology and Oceanography* 46:24–37.
- Thresher RE, PD Nichols, JS Gunn, BD Bruce and DM Furlani 1992. Seagrass detritus as the basis of a coastal planktonic food chain. *Limnology and Oceanography* 37:1754–1758.
- Unsworth RKF, JD Taylor, A Powell, JJ Bell and DJ Smith. 2007. The contribution of sciaridherbivory to seagrass ecosystem dynamics in the Indo-Pacific. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74:53–62.
- Valentine JF and KL Heck Jr. 1999. Seagrass herbivory: evidence for the continued grazing of marine grasses. *Marine Ecology Progress Series* 176:291–302.
- Vonk A, D Kneer, J Stapel and H Asmus. 2008. Shrimp burrow in tropical seagrass meadows: An important sink for litter. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79:79–85.
- Williams CJ, R Jaffe, WT Anderson and FJ Jochem. 2009. Importance of seagrass as a carbon source for heterotrophic bacteria in a subtropical estuary (Florida Bay). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85:507–514.