

# 微生物参与海草床元素循环及其生态修复功能

胡晓珂<sup>1,2\*</sup>, 孙延瑜<sup>1</sup>, 刘鹏远<sup>1</sup>, 刘青<sup>1,3</sup>

1 中国科学院烟台海岸带研究所 海岸带生物学与生物资源利用重点实验室, 山东 烟台 264003

2 青岛海洋科学与技术试点国家实验室 海洋生物学与生物技术功能实验室, 山东 青岛 266237

3 中国科学院大学, 北京 100049

胡晓珂, 孙延瑜, 刘鹏远, 刘青. 微生物参与海草床元素循环及其生态修复功能[J]. 微生物学报, 2023, 63(5): 1899-1916.

HU Xiaoke, SUN Yanyu, LIU Pengyuan, LIU Qing. The contribution of microorganisms of biogeochemical cycling to seagrass meadows and their restore functions[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(5): 1899-1916.

**摘要:** 海草是分布在全球海岸带的沉水被子植物, 与周围环境共同形成的海草床生态系统是三大典型海洋生态系统之一, 具有十分重要的生态功能。20世纪以来, 全球海草床衰退严重, 研究海草床的生态修复迫在眉睫, 现有修复方法未能足够重视微生物在海草床中的重要作用。本文综合阐述了微生物在海草床生态系统有机物矿化和营养流动过程中起到的作用, 分析了微生物驱动下的海草床水体与沉积物之间的元素循环, 提出了人类活动引起海草床退化的原因, 总结了海草床微生物的系统研究方法, 并在此基础上提出从微生物生态的角度修复海草床的新思路。

**关键词:** 海草床; 元素循环; 微生物修复

资助项目: 国家重点研发计划(2020YFD0901003); 国家自然科学基金(92051119, 32070112); 山东省“泰山学者”建设工程项目(tspd20210317); 科技基础资源调查专项(2019FY100700); 吉林省与中国科学院科技合作高技术产业化专项资金项目(2021SYHZ0006)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2020YFD0901003), the National Natural Science Foundation of China (92051119, 32070112), the Taishan Scholar Project of Shandong Province (tspd20210317), the Specific Survey of Basic Science and Technology Resources (2019FY100700), and the Science and Technology Cooperation Project of Jilin Province and the Chinese Academy of Sciences (2021SYHZ0006).

\*Corresponding author. Tel: +86-535-2109127, E-mail: xkhu@yic.ac.cn

Received: 2023-02-28; Accepted: 2023-04-20

# The contribution of microorganisms of biogeochemical cycling to seagrass meadows and their restore functions

HU Xiaoke<sup>1,2\*</sup>, SUN Yanyu<sup>1</sup>, LIU Pengyuan<sup>1</sup>, LIU Qing<sup>1,3</sup>

1 Key Laboratory of Coastal Biology and Bio-Resource Utilization, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong, China

2 Laboratory for Marine Biology and Biotechnology, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, Shandong, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Seagrasses are aquatic angiosperms which are widely distributed in coastal zones. Seagrass bed ecosystem is one of the three typical marine ecosystems, which performed high level of productivity and significant ecological functions. Seagrass beds have decreased rapidly worldwide since 20<sup>th</sup> century, yet present restoration methods did not pay enough attention to the importance and functions of microorganisms. This paper summarized the significant roles of microorganisms in seagrass bed ecosystem within the process of organic mineralization and nutrient flow, and analyzed the biogeochemical cycling among seagrass bed water and sediment. Moreover, this paper proposed the anthropogenic factors that caused the seagrass bed lost and the research methods of these microorganisms. We raised the possible restoration ideas *via* regulating the microbial diversities and structures affiliated with the seagrass bed ecosystem.

**Keywords:** seagrass bed; biogeochemical cycling; microbial remediation

海草(seagrass)是一种包含所有适应于海洋环境生活的显花植物,并广泛分布于除南极洲以外的各大洲的沿海地区,其覆盖面积估计在266 562 km<sup>2</sup>[1]。“海草场(seagrass meadow)”是指以海草为优势种的群落,强调海草斑块及其分布;“海草床(seagrass bed)”是指由单种或多种海草植物主导的海草生态系统,强调其系统整体性及功能。海草与红树林以及珊瑚礁生态系统并称为三大典型海洋生态系统。虽然海草床在全球分布面积较少,却具有极高的初级生产力,强大的碳汇能力使得海草床成为重要的蓝色碳库,在地球碳循环系统中起到不可忽视的作用[2]。海草本身可以作为附着生物的附着基,并为许多其他海洋生物提供良好的食物、育儿所和栖息场地。此外,海草能够改变水体动力

学过程,它们对沉积物的固定可以降低海浪强度防止海岸线腐蚀、沉降颗粒物净化水质,并对稳定海底底质和净化水质都起到积极的作用[3]。因此,无论在进化、生态、气候、经济和人类健康等多方面,海草床生态系统都是海岸带宝贵的存在。

海草通过长期进化,在结构与生理特性上都成功适应了海洋环境,是唯一可以在海水中完成开花、结实以及萌发这一生长发育过程的被子植物。海草的进化包括完全退化控制气孔、紫外保护和红外感知色素基因;此外,海草为了适应海洋环境中的高盐度,也进化出与大型海藻相似的具有低甲基化果胶、硫酸化半乳聚糖和阴电性的细胞壁;这些都有利于海草细胞的离子稳态、养分摄取以及O<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub>的交换[4]。

目前,世界各地的海草数量都在急剧减少。人类活动、环境污染、疾病、气候变化、泥沙淤积和植物毒素等都是造成海草床退化的重要因素。海草床的持续减少,引起了国内外学者广泛的关注,就海草床的不同方面进行了多尺度研究。分布于我国的海草共有 22 种,隶属于 4 科 10 属。其中,大叶藻属(*Zostera*)种类最多,喜盐草属(*Halophila*)次之<sup>[5]</sup>。在山东近岸海域,大叶藻属中的大叶藻(*Z. marina*)、丛生大叶藻(*Z. caespitosa*)以及虾形藻属的红须根虾形藻(*Phyllospadix iwatensis* Makino)、黑须根虾形藻(*Phyllospadix japonicus* Makino)均有分布,其中大叶藻(*Z. marina*)分布最广<sup>[6]</sup>。此外,周毅研究团队在黄河河口区新发现了较大面积的(大于 50 ha)连续分布的日本鳗草海草床<sup>[7]</sup>,这一发现丰富了我国海草数据库,并为深入研究及保护日本鳗草提供了优良场所。

海草定殖在海岸带后,凭借自身以及根际微生物的代谢活动改变着水体及沉积物的理化性质,如碳的沉降与释放、营养物质循环以及溶解氧浓度。一方面,沉积物中有机物质的输入以及积累的海草碎屑是根际微生物的营养源,但由于一些海草有机碎屑物富含某些难分解物质(如腐殖质、木质素等)而难以被沉积物中的微生物利用;同时相对于其他大多数的植物,海草植物器官 N、P 含量较低,导致只有在具有额外的氮源和磷源时,某些微生物才能够分解海草碎屑;因此,海草与某些微生物之间存在对氮、磷源的竞争关系,进而可能对水体-沉积物界面的营养物质流动和季节性变化产生影响。另一方面,海草根际固氮微生物对海草具有重要意义<sup>[8-9]</sup>,可促进生物固氮、加速氮元素的再生等。因此,深入理解微生物与海草床的关系具有重要的科学及生态意义。本文综述了海草相关微生物的多样性,归纳了海草床沉积

物中的元素循环,海草和其共附生微生物之间的相互作用,以及微生物在维持植物适应性中的作用。最后,建议利用海草有益菌群增强海草抗逆性,加强海草恢复和管理工作。

## 1 微生物在海草生境中的分布特征

与陆生植物一样,海草也拥有着丰富多样的微生物群落。本团队研究发现海草表层沉积物中,真核微生物主要由硅藻和甲藻等单细胞藻类组成;在古菌群落中,氨氧化古菌(*Ca. Nitrosopumilus* 和 *Ca. Nitrocosmicus*)是主导类群;硫卵菌属(*Sulfurovum*)、伍斯菌属(*Woeseia*)、Sva0081 等硫循环类群在细菌群落中丰度较高。这些微生物群落分布受到多种因素影响,如季节变化、海草定植、根龄、叶龄、海草生理状况和组织部位等。研究发现,无论是海草定植还是季节变化都能显著改变细菌、古菌和真核微生物群落结构,并且海草定植影响大于季节变化,表明根际效应确实能明显影响微生物群落分布且不受季节影响<sup>[10-11]</sup>。此外,海草根龄<sup>[12]</sup>和叶龄<sup>[13]</sup>是影响海草表面微生物生物量和定殖速率的重要因素。随着根龄和叶龄增加,附生微生物丰度和生物量呈上升趋势。海草不同生态位间(叶子、根、沉积物和海水)的细菌生物量和群落组成也具有明显差异<sup>[14-18]</sup>。Fahimipour 等<sup>[17]</sup>发现,*Z. marina* 根部与沉积物中的细菌群落存在较大差异,根表面富集了更多硫氧化细菌(*Sulfurimonas* 属),相似的结果在其他海草种类中亦有报道<sup>[18-20]</sup>。固氮菌和硫酸盐还原菌可能是海草根际关键类群<sup>[9,17]</sup>。Nielsen 等<sup>[9]</sup>发现 *Z. noltii* 和 *Spartina maritima* 两种海草根部分具有较高的硫酸盐和乙炔还原率,这显示根部周围的微环境对硫酸盐还原菌和固氮菌的重要性。

宏基因组分析进一步揭示<sup>[10-11]</sup>,  $\delta$ -变形菌纲和  $\gamma$ -变形菌纲是日本鳗草底栖硫酸盐还原菌的重要组成部分, 而硫化物氧化过程主要由  $\gamma$ -变形菌纲和  $\alpha$ -变形菌纲完成, 并且硫酸盐还原菌在氮、硫循环中为关键的微生物类群, 耦联着多个代谢通路。

尽管微生物在不同微环境中略有差异, 但不同海草种类可能拥有一组不同于周围环境的核心细菌类群, 例如 *Z. marina* 和 *Z. japonica*<sup>[15]</sup>, *Z. marina*、*Z. noltii* 和 *Cymodocea nodosa*<sup>[16]</sup>, *T. testudinum* 和 *S. filliforme*<sup>[18]</sup>。海草叶际核心细菌成员可能包括红杆菌科(*Rhodobacteraceae*)、嗜甲基菌科(*Methylophilaceae*)<sup>[14]</sup>, 而海草根际中  $\alpha$ -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)、 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)、酸微菌纲(*Acidimicrobiia*)、梭状芽胞菌(*Clostridium*)、 $\delta$ -变形菌纲(*Deltaproteobacteria*)、 $\beta$ -变形菌纲(*Betaproteobacteria*)可能是核心类群的重要组成部分<sup>[15-17,21-22]</sup>。Cúcio 等<sup>[16]</sup>认为核心微生物群落应该存在于所有海草物种中, 但由于环境条件能明显影响这些微生物的丰度, 因此海草核心微生物类群也可能并不完全相同<sup>[22]</sup>。

## 2 海草与其相关微生物的互作

海草对微生物的作用取决于其扮演的角色。对于共生微生物而言, 海草叶片和根系分泌物能够吸引特定微生物到海草表面, 并利用海草叶片和根系分泌的氨基酸、维生素、铁等营养物质, 从海草根际分离出的细菌对根系分泌的氨基酸具有趋化性<sup>[23]</sup>。对于病原微生物而言, 海草能够产生次级代谢产物以及活性氧(reactive oxygen species, ROS)自由基以抵御侵害。当植物膜受体识别并结合来自病原体的特定分子时, 海草防御就被激活<sup>[24]</sup>。海草次级代谢产物可分为 3 类: 萜类、酚类(如黄酮类化合

物和根黄素)和含氮化合物<sup>[25]</sup>。有研究表明, 从海草中提取的代谢物可以抑制多种与生物膜形成相关的微生物, 并帮助抵抗病原菌的分解<sup>[26]</sup>。

共生微生物对海草的作用则更为复杂。可以确定的是, 植物共附生微生物不仅是定殖在植物上的“乘客”, 而且可以为植物提供一个扩展的功能库, 以更好地促进多种生物学过程, 如营养利用、促进生长和抵御环境胁迫等(图 1)。

首先, 微生物可以通过增加营养物质的利用率来促进海草的生长。氮和磷是 2 种限制海草生长和初级生产的必需营养物质, 大多数关于细菌-海草相互作用的研究都集中在固氮和解磷上。海草对于氮的需求可以通过叶片上的固氮微生物和根际硫酸盐还原菌的固氮作用来满足<sup>[27]</sup>。从海草根组织中分离的内生菌也能固氮为海草提供营养, 如 *Kocuria* sp.、*Vibrio* sp.、*Bacillus* sp.、*Desulfovibrio zosterae*、*Celerinantimonas diazotrophicus*、*Candidatus Celerinantimonas neptuna* 等<sup>[28-29]</sup>。海草床生态系统中的磷在能量传递、光合作用、呼吸作用、酶促反应以及核酸和细胞膜的合成等多个植物过程中起着关键作用。据研究, 每平方米的热带海草每天需要约 60–175  $\mu\text{mol}$  的磷<sup>[30]</sup>。磷主要通过海草的根状茎和根系从沉积物中吸收。然而, 在沉积环境中, 由于磷固定在主要富含碳酸盐的沉积物中以及不溶性铁氧化物的对磷的吸附, 进而导致磷的营养限制。沉积物中磷的不同结合形式具有不同的生物利用度, 微生物可溶解不溶性无机(矿物)磷, 矿化不溶性有机磷, 增加了海草对于磷的生物利用度<sup>[31]</sup>。

其次, 微生物可产生植物激素促进海草生长。植物激素能够调节植物生长, 影响种子萌发、开花时间和果实生产。海草根际共附生微生物如 *Marinomonas posidonica* 能够合成和释放激素作为次生代谢产物, 促进植物的发育

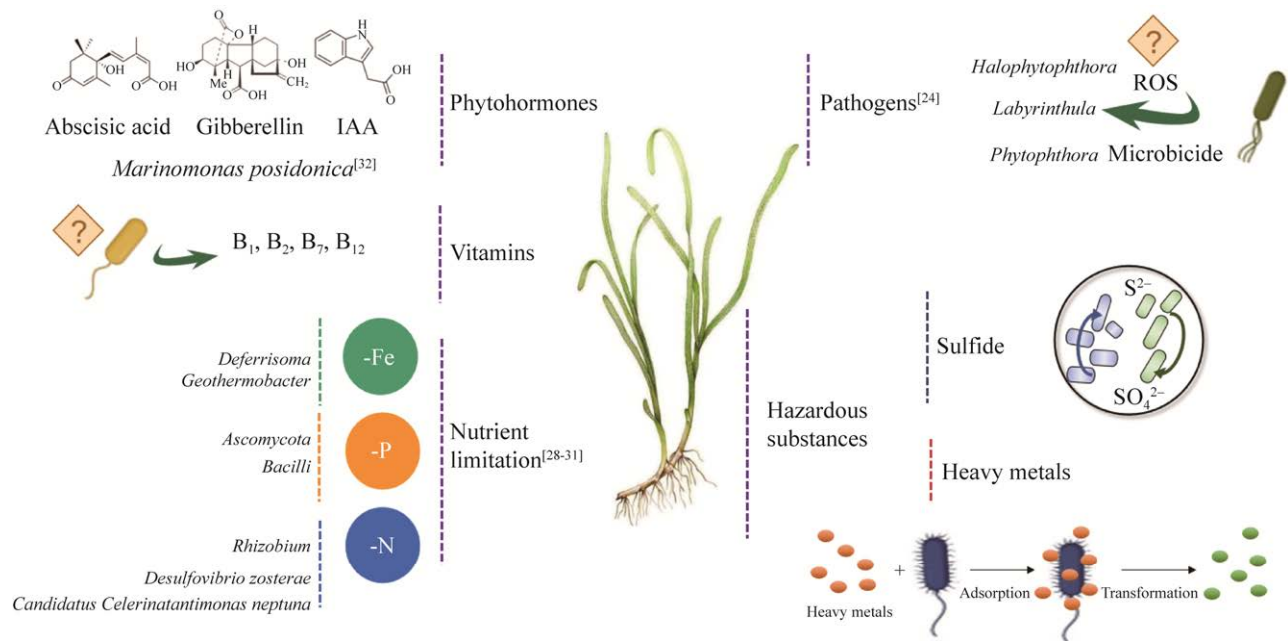


图 1 共附生微生物对海草的作用

Figure 1 The role of co-epiphytic microorganisms on seagrasses.

和根系增殖<sup>[32]</sup>。经过数百万年的共同进化，植物可以主动与微生物结合来对抗生物胁迫(如病原或昆虫侵染)和非生物胁迫(如温度、干旱、高盐等)，而次级代谢产物是植物适应胁迫的关键。植物合成结构多样的次级代谢物，招募特定的微生物以减轻环境压力的影响。对于生物胁迫，海草相关微生物可能合成广谱的抗病毒、抗寄生虫和抗菌化合物，这种次级代谢产物可以作为防御分子，直接抑制病原体。事实上，对共附生微生物在保护海草免受病原体侵害方面的潜在作用知之甚少，而对于海草面对非生物胁迫时微生物如何帮助海草，同样需要进一步研究和认证。

### 3 有机物的矿化以及海草床沉积物中的元素循环

海草床沉积物中有机物质的分解代谢过程是通过微生物完成的，其主要的代谢过程如表 1

所示。复杂的有机物被微生物矿化，例如颗粒性有机碳被微生物捕获后转化为高分子水溶性有机碳并进一步被酶解为小分子底物，随后进入三羧酸循环并最终被矿化为 CO<sub>2</sub>。相较于相同生境下的其他海洋环境沉积物，海草床沉积物中的有机碳含量水平较高，可为海草根际微生物提供充足的碳源。

表 1 海草床沉积物中矿化作用

Table 1 Conceptual presentation of the mineralization processes in seagrass bed sediments

Name	Mineralization process
Aerobic respiration	$CH_2O + O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O$
Nitrification	$NH_4^+ + O_2 \rightarrow NO_3^- + H_2O + H^+$
Denitrification	$CH_2O + NO_3^- + H^+ \rightarrow CO_2 + N_2 + H_2O$
Manganese reduction	$CH_2O + MnO_2 + H^+ \rightarrow CO_2 + Mn^{2+} + H_2O$
Iron reduction	$CH_2O + FeOOH + H^+ \rightarrow CO_2 + Fe^{2+} + H_2O$
Sulfate reduction	$CH_2O + SO_4^{2-} + H^+ \rightarrow CO_2 + H_2S + H_2O$
Methanogenesis	$CH_2O \rightarrow CO_2 + CH_4$

### 3.1 氮循环

海草床微生物能够通过多种方式影响海草床生态系统氮循环(图 2)。除了海草截留的外来颗粒有机物质,根际微生物可以分解海草根部分释放的有机氮以及海草碎屑来加速铵盐的生成,进而成为海草生长以及海草床氮素的主要来源。在寡营养环境下(如热带海草床生态系统),生物固氮能够提供 1–1.5 倍植物生长(6.9–23 mgN/g)所必需的氮素<sup>[8]</sup>,而在温带海洋系统中这一数值在 1–1.1 之间。Nielsen 等<sup>[9]</sup>研究表明海草床沉积物中 1/3 的固氮活动都与根际微生物直接相关,同时海草根周围沉积物能够刺激微生物的固氮活性,随后通过氮转移提供海草生长需要的氮源。

目前发现能够固氮的微生物只有原核生物,主要包括蓝藻类、光合细菌类以及异养细菌类<sup>[33]</sup>。此外, Sun 等<sup>[34]</sup>在山东威海天鹅湖海草床的研究中发现了一大类未鉴定的固氮微生物,同时发现 Fe(III)和硫酸盐还原菌是该环境的优势固氮菌,并推断了海草根际固氮与硫酸盐还原的耦合模式<sup>[35]</sup>。固氮作用的生理基础是

固氮酶,它将  $N_2$  还原为  $NH_3$  的过程是自然界实现氮循环的重要环节。影响海草床生态系统固氮速率的原因主要分为两个方面:(1) 通过影响固氮微生物的种类以及分布,如海草种类、光照、温度和营养元素等;(2) 通过影响固氮酶的活性,例如温度、光照和溶解氧浓度等环境因素。此外,这些因素也可以相互制约、协同影响着微生物的固氮效率<sup>[8]</sup>。

氨化是指海洋微生物分解有机体遗骸时,氨从含氮大分子中被释放的过程。在海洋环境中,具有氨化能力的微生物主要包括假单胞菌(*Pseudomonas*)、弧菌(*Vibrio*)、变形杆菌(*Proteus*)、沙雷氏菌(*Serratia*)以及多种放射菌和真菌<sup>[36]</sup>。氨在需氧环境中被硝化细菌最终氧化为硝酸盐的过程称为硝化,硝化作用是由亚硝化细菌和硝化细菌 2 个生理群连续作用完成的,前者将氨态氮转化为亚硝酸,后者将亚硝酸氧化为硝酸。硝化速率主要由氧气浓度以及  $NH_4^+$  浓度所控制,海洋中的硝化作用在整个氮循环中是不可缺少的一环,但硝化作用所产生亚硝酸盐或硝酸盐的过度积累,却是导致海水富营养化的

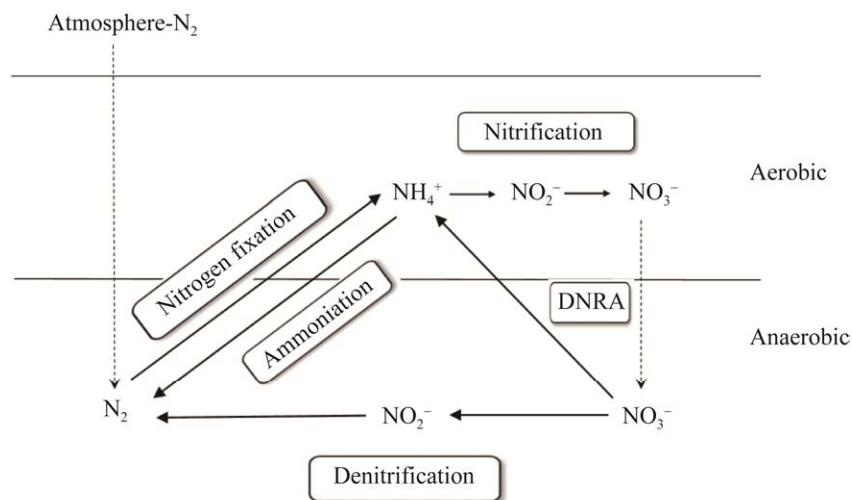


图 2 海草床生态系统氮循环示意图

Figure 2 Conceptual model of seagrass beds nitrogen cycle.

主要原因之一<sup>[37]</sup>。反硝化过程是海洋微生物利用硝酸盐作为电子受体,通过一系列中间产物,将N还原为气态N<sub>2</sub>的过程。反硝化过程通常发生在厌氧环境的沉积物层,需要充足的硝酸盐以及有机物质,所以反硝化过程一方面减少了初级生产者可利用的氮,另一方面也可以减轻海岸带地区因氮过多而造成的富营养化<sup>[36]</sup>。由于反硝化过程需氧环境与厌氧环境紧密耦合,海草根际环境正好能够提供这样一个环境。

但需要说明的是,由于海草床沉积物中溶解氧浓度低,厌氧异养微生物群落的代谢活动显得尤为重要<sup>[38]</sup>。这一点得到前期研究的支持,在海草床中存在着大量可以将消耗海水中氧气产生的电子传递到沉积物厌氧环境中的电缆细菌<sup>[34]</sup>。因此,关注海草床根际微生物参与氮循环的机制将有可能获得新的科学发现,具有重要的研究价值。

### 3.2 铁循环

铁在沉积物中含量丰富,且氧化铁含量与微生物还原速率呈明显的正相关关系,因此微生物对铁的还原是沉积物中的重要矿化过程。有研究显示,在碳酸盐沉积物中,铁可缓冲硫化物的毒性。Chambers等<sup>[39]</sup>将铁加入到*T. testudinum*生长的碳酸盐沉积物中,结果显示铁的加入增加了地上部分的生物量。这可能是因为铁与硫化物耦合沉淀,降低了硫化物的含量,从而促进了海草的生长。铁的加入除了能够改善沉积物环境外,还能够增加碱性磷酸酶的活性,从而促进海草对磷的吸收。目前对于海草床生态系统中铁循环的研究数量较少,但由于铁元素对于海草生长以及硫循环都有重要意义,需要进一步地详细研究。

### 3.3 硫循环

硫循环在海草床生态系统中具有重要意义,硫酸盐还原速率常常被用来比较海草床与

未覆盖植被海洋环境。在海草床生态系统中,外来物质的输入、衰老叶片的分解以及海草根际释放的有机质都能够刺激硫酸盐的还原过程,这与海草床中的固氮作用相类似。硫酸盐还原反应产生的能量可以部分满足生物固氮途径中的能量需求<sup>[8]</sup>,造成硫酸盐还原速率与固氮效率有明显耦合关系。Welsh等<sup>[40]</sup>通过抑制硫酸盐还原研究鳗草生态系统,发现该系统的固氮效率下降了80%左右,而从海草床沉积物中分离出来的所有硫酸盐还原菌中超过60%都具有固氮能力。本团队发现,硫化物氧化基因*fccA*在海草沉积物硫循环基因库中占主导地位;草区沉积物显著富集了硫代硫酸盐还原基因,而裸露区中具有更多异化硫酸盐还原基因、连四硫酸盐还原基因及硫氧化基因,温度和DO是影响硫循环基因多样性和丰度的关键因素<sup>[10-11]</sup>。

### 3.4 磷循环

通过测定海草组织中的磷含量可以评估海草床生态系统的营养限制情况,由此可以间接反映出海草床的磷循环,但是海草床水体与沉积物之间的养分吸收及磷的有效性利用仍需要进一步的研究。磷在水体中有不同的存在形态,且各种形态间可相互转化。有机磷及溶解性较差的无机磷酸盐都不能直接被水生植物吸收利用,只有经过磷细菌等的代谢活动,将无机磷化合物的溶解性改变,有机磷化合物分解矿化,无机磷氧化、还原,才能被植物吸收利用<sup>[41]</sup>。磷含量被认为是碳酸盐沉积物中海草生长的限制性因素,因为磷几乎不可逆转地与有机物以及沉积物结合,只有小部分可以通过微生物作用成为可溶态存在于水体中<sup>[42]</sup>。此溶解过程速率很慢,无法满足海草的生长速率,而且海草生长的大部分营养并不能从水体中获得<sup>[43]</sup>。

海草床生态系统一般情况下被认为是磷汇

系统，这在很大程度上是因为磷元素在海草定殖和生长过程中被植物利用<sup>[44]</sup>，但在海洋富营养的条件下，海草床被证明可以作为周围环境磷的来源<sup>[45]</sup>。但由于沉积物中磷的不断释放以及水体富营养化的加重，海草床将会进一步的退化。

### 3.5 碳循环

2009年，联合国环境规划署(United Nations Environment Programme, UNEP)、联合国粮食与农业组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO)、联合国教科文组织(United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, UNESCO)和世界自然保护联盟(international union for conservation of nature, IUCN)共同发布了一个关于海洋碳汇的报告《蓝碳——健康海洋对碳的固定作用》，该报告阐述了“蓝碳”的概念，生态系统捕获的生物碳(“绿碳”)中，有超过一半(55%)的碳是由海洋生物所捕获的，这种碳被称为“蓝色碳汇(蓝碳)”<sup>[46]</sup>。海草床生态系统具有高效的碳汇能力，这主要得益于海草植物及其附生藻类的高生产力、海草冠部对水体中悬浮颗粒物的有效过滤以及高效阻止沉积物的重悬浮。此外，海草床沉积物中由于氧气浓度以及营养盐浓度较低，导致有机碳在海草床沉积物中的低分解率和相对稳定性。海草能够将碳固定到海洋沉积物、植物体地上部分(叶、茎)以及地下部分(根)、死亡的木质中。海草床虽然仅占海洋面积的0.1%，却承担了海洋沉积物中大约20%的“碳汇”<sup>[47]</sup>。但海草床常分布于潮间带地区，人为干扰严重，导致海岸带地区生态系统从“碳汇”角色到“碳源”角色的转变<sup>[48]</sup>。这也意味着需要尽快加强保护和修复海草床生态系统。

值得注意的是，土壤环境中的研究表明植物-微生物共生关系广泛存在，且对植物的生长

发育具有极其重要的影响，提供氮源、调控根系构型和抑制病原菌等<sup>[49-50]</sup>。微生物是海洋生态系统内最重要的分解者，驱动着固定碳的转化及循环。因此，海草根际共生微生物群落必将影响海草地下根茎部分的固碳效率，但目前尚不清楚这种影响及其机制。此外，某些微生物如奇古菌门可以通过化能自养途径将二氧化碳固定为有机碳，从而成为初级生产者，对包括近海在内的海洋底层初级生产力贡献较大<sup>[51]</sup>，但目前海草床生境中固碳微生物所知甚少。再有，海草草冠对有机悬浮颗粒物的被动捕获使得海草叶面附着有丰富的有机质，光合作用又将使得叶面及叶际溶氧增加，这就意味着海草叶面及叶际应共生着丰富且独特的微生物群落。基于微食物环理论<sup>[52]</sup>，微生物可以捕获水体中的溶解态有机碳并将其转化为颗粒性有机碳。这就意味着，除了海草叶片上吞噬性原生动物对颗粒物的摄食以及滤食性动物过滤，海草冠对输入性有机碳的主动捕获并不仅限于颗粒性有机碳，还应包括叶面及叶际微生物对溶解性有机碳的捕获。但迄今为止，尚未有研究报道这一可能的新途径。

在近20年中，海草与沉积物生物地球化学循环之间的相互作用关系渐渐受到了研究者的关注。如图3所示，海草的定殖改变了水体以及沉积物中的溶解性有机质、碳酸盐、 $O_2$ 和营养盐的浓度以及pH值，而这些理化性质的改变正是由于海草床微生物进行形式多样的矿化作用并由此产生的多种终产物( $CO_2$ 、 $H_2S$ 、 $NH_4^+$ 等)。深入研究海草床生态系统中水体与沉积物相互作用机理以及微生物参与海草床生态系统中元素循环机制，对于防止海草床的退化以及改善海草床生境具有重要意义，这也将成为今后的研究方向。



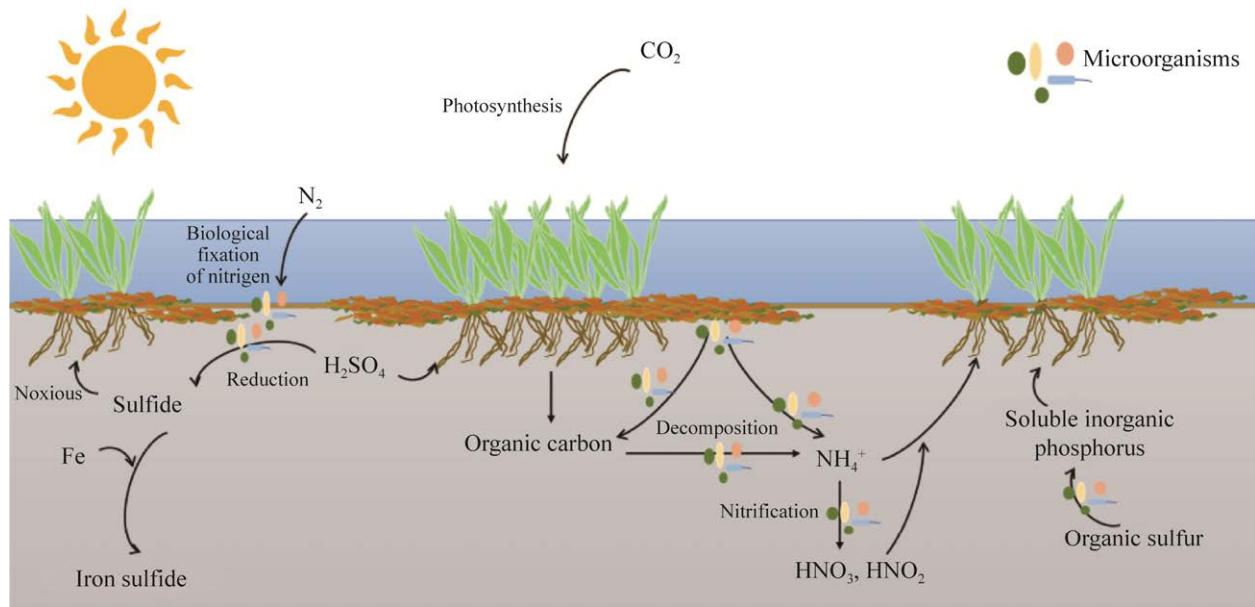


图 3 海草床沉积物中的元素循环

Figure 3 Biogeochemical cycling in sediments of seagrass bed.

## 4 海草床退化的原因

20 世纪以来, 全球的海草床出现了严重的衰退, 有研究表明, 全世界约有 90 000 km<sup>2</sup> 的海草床已经消失<sup>[53]</sup>; 14% 的海草面临着持续升高的灭绝风险<sup>[54]</sup>。我国的海草退化问题也十分严重, 与 50 年前相比, 海草床的面积减少了约 90%<sup>[55]</sup>。海草床衰退的直接表现是草场面积减少和海草覆盖度降低; 间接表现是生态系统中生物多样性降低、结构不完整, 进而导致其稳定性降低, 更容易受到环境以及人为因素的影响<sup>[56]</sup>。海草床衰退的原因分为自然因素和人为因素, 自然因素主要包括自然灾害、环境变化等, 而人为因素主要包括海水富营养化、海水透光度的减弱、重金属的污染、除草剂的滥用和海和洋石油污染等, 都对海草床生态系统造成了严重的破坏(图 4)。

### 4.1 重金属和类金属的积累

海水和沉积物中积累的一些非必须的金属/

类金属元素, 特别是砷、汞、镉、铅等, 对海草有很强的毒性, 其主要机制是重金属通过占据光系统 II 相关酶的氧化位点而抑制光合磷酸化作用, 进而抑制海草生长<sup>[57]</sup>。沉积物中金属物质的累积可能招募了一些具有抗性基因的微生物, 本团队利用宏基因组测序技术研究东营海草定植区和裸露区海草床沉积物中的微生物群落, 发现重金属抗性基因包括 *arsB/acr3*、*aoxAB*、*arsH* (砷)、*czcBCD* (钴锌镉)、*copC*、*cusB* (铜银) 等, 具有极高的相对丰度, 其中亚砷酸盐转运基因(*acr3*) 的相对丰度在裸露区沉积物中最为丰富, 钴锌镉外排系统的外膜蛋白基因(*czcBCD*) 在海草定植区较高<sup>[58]</sup>。微生物对重金属的解毒作用机理一般为通过氧化还原等反应将高毒性的价态转化为低毒性价态, 如张莹等<sup>[59]</sup>从浮萍根际分离得到一株高效铬(VI)还原菌 *Exiguobacterium* sp. MH3, 通过向胞外分泌相关酶快速将高毒性的六价铬还原为低毒性的三价铬; 还研究了从渤海沉积物中分离到的

*Shewanella* sp. CNZ-1 对 Sb(V)的还原机制<sup>[60]</sup>, 结果表明 Sb(V)可以被 CNZ-1 还原成 Sb(III), 包括 Sb<sub>2</sub>O<sub>3</sub> 和 Sb(III) (aq)等, 在反应体系中补充 SO<sub>3</sub><sup>2-</sup>和 S<sub>2</sub>O<sub>3</sub><sup>2-</sup>, 可以在还原 SO<sub>3</sub><sup>2-</sup>和 S<sub>2</sub>O<sub>3</sub><sup>2-</sup>的同时形成在工业上更为重要的 Sb<sub>2</sub>S<sub>3</sub><sup>[61]</sup>.

### 4.2 有机污染物积累

曾经大量使用的各类除草剂及其分解产物在海洋环境和生物体内大量积累, 也严重污染了海草床生境。除草剂对海草的毒性作用方式与重金属有所不同, 其机理为阻断海草 PSII 中的电子传递, 抑制 ATP 和 NADPH 的合成, 从而使海草生长受阻<sup>[62]</sup>。微生物降解农药污染在海草床中的研究较少, 陆地植物的研究则较为透彻, 本团队从长期受莠去津污染的玉米田中分离的 *Arthrobacter* sp. C3 能够完全降解 25 mg/L 的莠去津<sup>[63]</sup>; Ye 等<sup>[64]</sup>从中国东北的农业黑土中

分离 *Shewanella* sp.YJY4 能够以阿特拉津作为唯一的氮源生长繁殖, 36 h 内将 100 mg/L 阿特拉津完全降解氰尿酸; Fan 等<sup>[65]</sup>从土壤中分离到的 *Bacillus cereus* sp. CB4 可以降解浓度高达 12 g/L 的草甘膦, 且最适条件下利用率为 94.47%, 产物为氨甲基磷酸。

有机磷农药在环境中较易分解, 其水解产物硝基酚已成为我国渤海海域的一类典型持久性有机污染物。本团队利用海水原位微生物富集、阶梯型筛选、定向选育等方法分离筛选高效菌株, 解析了一系列硝基酚类污染物的微生物代谢途径和分子机制, 包括 2,6-二溴-4-硝基酚<sup>[66]</sup>、2,6-二氯-4-硝基酚<sup>[67]</sup>、2-氯-4-硝基酚<sup>[68]</sup>、2-氯-5-硝基酚<sup>[69]</sup>和 3-甲基-4-硝基酚<sup>[70]</sup>等, 如图 4 中所示, 革兰氏阴性菌 *Cupriavidus* sp. CNP-8 通过不同于其他阴性菌的偏苯三酚(BT)途径降

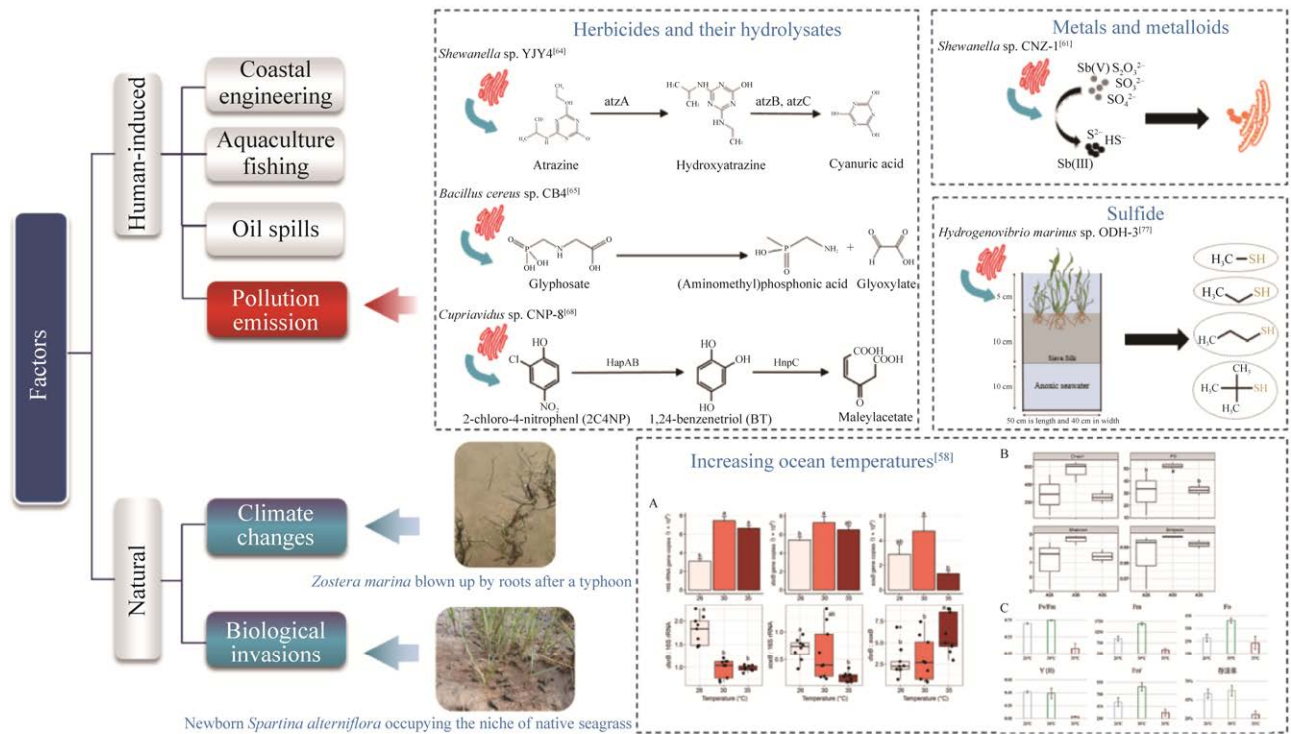


图 4 微生物在海草床修复过程中的重要作用

Figure 4 The important role of microorganisms in the restoration process of seagrass beds.

解 2-氯-4-硝基酚, 即经酶 HnpAB 催化生成偏苯三酚, HnpC 催化偏苯三酚开环生成马来酰乙酸, 最终还原成  $\beta$ -酮己二酸, 进入三羧酸循环<sup>[68]</sup>。

### 4.3 全球变暖

全球气候变暖趋势仍在持续, 据报道, 夏季海草床平均海水温度已升高 4–5 °C, 导致一些对高温敏感的海草如大洋波喜荡草<sup>[71]</sup> (*Posidonia oceanica*)、鳗草<sup>[72]</sup>和南极根枝草<sup>[73]</sup> (*Amphibolis antarctica*) 大面积死亡。本团队在升温胁迫(26、30 和 35 °C)的微宇宙实验中发现<sup>[58]</sup>, 26 °C 和 35 °C 下日本鳗草根际微生物群落中脱硫细菌丰度最高, 而拟杆菌在 30 °C 下为主导类群; 细菌、硫酸盐还原菌(sulfate-reducing bacteria, SRB)、硫氧化菌(sulfur-oxidizing bacteria, SOB) 的绝对丰度(图 4A)和多样性(图 4B), 以及海草的光合作用效率及存活率(图 4C)都随着温度的升高先增加后降低, 证实温度在塑造海草底栖细菌(尤其是硫代谢相关类群)群落结构中发挥着关键作用。此外, SRB/SOB 值随升温而升高, 表明高温胁迫可能导致 SRB 和 SOB 失衡, SRB 在日本鳗草根际硫代谢中的作用更加突出, 加剧硫化物的积累。

### 4.4 硫化物积累

多项研究证明硫化物主要通过直接破坏海草的分生组织并进一步抑制海草的光合作用而对海草产生危害<sup>[74]</sup>。Hasler-Sheetal 等<sup>[75]</sup>通过扫描电子显微镜、稳定同位素示踪等方法发现硫化物侵入海草组织后被氧化为更高价态的硫, 如单质硫、硫醇、硫酸盐以及有机硫化物, 储存在根状茎和根中(硫酸盐转运到地上组织)。本团队在研究鳗草根系分泌物时发现, 鳗草通过快速产生并释放小分子硫醇类化合物来应对短期、急性高浓度硫化物(5 mmol/L)的入侵(未发表数据), 此类化合物可以被独特的微生物利用进行细胞代谢<sup>[76]</sup>。通过构建模拟硫化物入侵

海草的微宇宙体系, 研究加入铁或硫氧化菌后日本鳗草生理指标的变化, 结果表明二者对海草均具有一定的保护作用, 其中  $\text{FeCl}_3$  能够在短期内缓解入侵压力, 而硫氧化菌对海草抵御硫化物入侵的帮助则较为持续<sup>[77]</sup>。

### 4.5 物种入侵

生物入侵已经成为威胁海草生存的重要生物因素, 据统计, 全球范围内已经确定的入侵到海草床生态系统中的外来种有近 30 种, 其中大半对海草有害<sup>[78]</sup>, 近年来凭借其优越的生长繁殖能力和环境适应性<sup>[79]</sup>, 互花米草在我国沿海海域爆发性地拓张, 侵占了本土海草的生态位。本团队采集了东营黄河口附近日本鳗草区、日本鳗草和互花米草混合区、互花米草区及退化区的表层和底层沉积物样品, 采用 16S rRNA 基因绝对定量的方法研究微生物群落的多样性, 结果表明硫酸盐还原菌、黄杆菌(*Flavobacteria*) 和红杆菌(*Erythrobillus*) 是此生态系统的优势类群, 互花米草的入侵增加了沉积物细菌的绝对丰度, 且互花米草底层沉积物中富集了更多参与乙苯降解的菌群, 可能在互花米草定植过程中起着辅助降解有毒化合物的作用<sup>[80]</sup>。

## 5 微生物在海草床修复过程中的重要作用

目前海草床的修复手段多种多样, 总体上可分为生境恢复法、种子法以及移植法。自然恢复海草床需要比较长的时间, 种植种子是相对迅速的方法, 但是受到种子难以收集、易丧失和萌发率低等因素的限制<sup>[56]</sup>, 还不能进行大规模的恢复生产; 目前最常用的恢复方法就是人工移植。移植法(transplant)在野外恢复实验中成活率较高, 而且操作方法相对简单。移植法通常是将海草成熟单个或多个茎枝与固着物一

起移植到新生境中,使其在新的生境中生存、繁殖下去,最终达到建立新的海草床的方法<sup>[55]</sup>。已有研究者开发构建多种海草的移植技术,包括直插法、框架移植法、根部绑石移植法和泥筒移植法等<sup>[81]</sup>。但不可否认的是,上述方法都忽视了微生物在海草床生态系统中发挥的重要作用,微生物不仅可以修复海草床沉积物环境,对于海草的移植也至关重要。

Milbrandt等<sup>[82]</sup>在美国佛罗里达州的 Tarpon Bay 对 3 种海草(*Thalassia testudinum*、*Halodule wrightii* Aschers 以及 *Syringodium filiformes* Kutz) 进行不同处理后移植,移植单元 D 组含有完整的根枝且带有原草场沉积物,移植单元 T 含有根枝以及移植后草场沉积物,移植单元 A 含有根枝,但其底质为高温高压灭菌的移植后草场沉积物。结果显示移植单元 A 中细菌多样性显著降低,且海草的死亡率相对于其他实验组明显提高。此外,研究结果表明,移植单元 D 虽然移植到新的沉积物环境中,但海草的死亡率并没有提高,而移植单元 T 由于改变了海草原有的根际环境导致其死亡率升高。这说明在其他移植条件不变的情况下,原始细菌群落的完整性对于海草的成活率至关重要。Christiaen 等<sup>[83]</sup>也对海草移植过程中环境变化对细菌群落结构尤其是 *dsrB* (硫酸盐还原作用)以及 *nirK* (反硝化作用)基因的变化进行研究,结果表明移植后的海草沉积物与原草场沉积物中 *dsrB* 基因多样性发生了巨大的变化,但 *dsrB* 以及 *nirK* 基因丰度变化并不显著。但随着时间的推移,*dsrB* 基因丰度以及水体中硫化物浓度不断上升,与之伴随的是移植后的海草死亡率不断上升。

在今后的海草床修复过程中,需要重视微生物通过改善沉积物环境在原海草床海域生境恢复及海草自然繁衍中的重要作用,达到逐步

恢复的目的。此外,在进行移植海草修复的过程中,可以通过提高移植海域沉积物中微生物群落与原海域微生物群落的结构相似性,来提高移植海草的成活率。同时,微生物群落结构也可以作为判定该海域是否适宜进行移植以及移植后海草床健康程度的判定标准。

得益于高通量测序技术的快速发展,海洋微生物生态研究取得了长足进展。Sun 等<sup>[34]</sup>对山东威海天鹅湖海草床根际微生物群落的探索证明高通量测序手段是很好的探索海草床微生物群落的技术手段。Cúcio 等<sup>[16]</sup>的研究同样表明了这一点。但需要说明的是,在获取环境总 DNA 时需要注意区分死亡菌体 DNA 与活体 DNA<sup>[84]</sup>;在使用 16S rRNA 基因作为标记基因时,属及更低水平上可分类信息比例通常低于 30%,无法进一步讨论,同时,16S rRNA 基因目前被越来越多的研究者认为不能精确用于功能性讨论;但使用具体的功能基因作为标记基因时,相关功能基因的数据库信息不全成为重要的制约因素。因此,在推进海草床微生物参与海洋床元素循环及生态修复研究的同时,相关研究方法的推陈出新也将是制约前述研究进度的重要因素。

微生物虽个体极小,但种类繁多,生物量更是巨大,是海草床生态系统中重要的组成部分,在生态系统的物质、元素循环和能量流动中发挥重要作用。利用微生物手段增强海草的环境适应性以及修复退化的海草床已成为本领域的研究热点,然而目前微生物在海草应对环境胁迫响应的因果关系与分子机制仍是未知的,海草-微生物,微生物-微生物的互作关系仍需要进一步地研究和探索。未来需要借助多组学手段、多学科交叉阐明海草床生物地球化学过程,探索海草与微生物的协同适应与进化机

理。海草床生态修复是海洋碳汇扩增的重要途径之一, 微生物生态修复理论的突破与应用, 将极大推进海草床生态保护事业的发展, 助力我国双碳目标的实现。

## 参考文献

- [1] 王锁民, 崔彦农, 刘金祥, 夏曾润. 海草及海草场生态系统研究进展[J]. 草业学报, 2016, 25(11): 149-159. WANG SM, CUI YN, LIU JX, XIA ZR. Research progress on seagrass and seagrass ecosystems[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2016, 25(11): 149-159 (in Chinese).
- [2] FOURQUREAN JW, DUARTE CM, KENNEDY H, MARBÀ N, HOLMER M, MATEO MA, APOSTOLAKI ET, KENDRICK GA, KRAUSE-JENSEN D, MCGLATHERY KJ, SERRANO O. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock[J]. Nature Geoscience, 2012, 5(7): 505-509.
- [3] 李文涛, 张秀梅. 海草场的生态功能[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2009, 39(5): 933-939. LI WT, ZHANG XM. The ecological functions of seagrass meadows[J]. Periodical of Ocean University of China, 2009, 39(5): 933-939 (in Chinese).
- [4] OLSEN JL, ROUZÉ P, VERHELST B, LIN YC, BAYER T, COLLEN J, DATTOLO E, de PAOLI E, DITTAMI S, MAUMUS F, MICHEL G, KERSTING A, LAURITANO C, LOHAUS R, TÖPEL M, TONON T, VANNESTE K, AMIREBRAHIMI M, BRAKEL J, BOSTRÖM C, et al. The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation to the sea[J]. Nature, 2016, 530(7590): 331-335.
- [5] 郑凤英, 邱广龙, 范航清, 张伟. 中国海草的多样性、分布及保护[J]. 生物多样性, 2013, 21(5): 517-526. ZHENG FY, QIU GL, FAN HQ, ZHANG W. Diversity, distribution and conservation of Chinese seagrass species[J]. Biodiversity Science, 2013, 21(5): 517-526 (in Chinese).
- [6] 郭栋, 张沛东, 张秀梅, 李文涛, 张新军, 原永党. 山东近岸海域海草种类的初步调查研究[J]. 海洋湖沼通报, 2010(2): 17-21. GUO D, ZHANG PD, ZHANG XM, LI WT, ZHANG XJ, YUAN YD. Preliminary investigation and study on seagrass species of inshore areas in Shandong Province[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2010(2): 17-21 (in Chinese).
- [7] 周毅, 张晓梅, 徐少春, 宋肖跃, 林海英, 王朋梅, 顾瑞婷. 中国温带海域新发现较大面积(大于 50ha)的海草床: I黄河河口区罕见大面积日本鳗草海草床[J]. 海洋科学, 2016, 40(9): 95-97. ZHOU Y, ZHANG XM, XU SC, SONG XY, LIN HY, WANG PM, GU RT. New discovery of larger seagrass beds with areas>50 ha in temperate waters of China: an unusual large seagrass (*Zostera japonica*) bed in the Yellow River Estuary[J]. Marine Sciences, 2016, 40(9): 95-97 (in Chinese).
- [8] 凌娟, 董俊德, 张燕英, 王友绍, 龙丽娟, 陈蕾, 黄小芳, 潘虎, 张偲. 海草床生态系统固氮微生物研究现状与展望[J]. 生物学杂志, 2012, 29(3): 62-65. LING J, DONG JD, ZHANG YY, WANG YS, LONG LJ, CHEN L, HUANG XF, PAN H, ZHANG S. Research on the status and prospects of N<sub>2</sub>-fixation microorganisms in seagrass beds ecosystem[J]. Journal of Biology, 2012, 29(3): 62-65 (in Chinese).
- [9] NIELSEN LB, FINSTER K, WELSH DT, DONNELLY A, HERBERT RA, de WIT R, LOMSTEIN BA. Sulphate reduction and nitrogen fixation rates associated with roots, rhizomes and sediments from *Zostera noltii* and *Spartina maritima* meadows[J]. Environmental Microbiology, 2001, 3(1): 63-71.
- [10] LIU PY, ZHANG HK, SONG ZL, HUANG YY, HU XK. Seasonal dynamics of bathyarchaeota-dominated benthic archaeal communities associated with seagrass (*Zostera japonica*) meadows[J]. Journal of Marine Science and Engineering, 2021, 9(11): 1304.
- [11] LIU PY, ZHANG HK, SUN YY, WANG CX, HU XK. Molecular diversity and biogeography of benthic microeukaryotes in temperate seagrass (*Zostera japonica*) systems of northern China[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2022, 41(11): 115-125.
- [12] GARCÍA R, HOLMER M, DUARTE CM, MARBÀ N. Global warming enhances sulphide stress in a key seagrass species (NW Mediterranean)[J]. Global Change Biology, 2013, 19(12): 3629-3639.
- [13] SUPAPHON, PHONGPAICHIT, RUKACHAISIRIKUL, SAKAYAROJ. Diversity and antimicrobial activity of endophytic fungi isolated from the seagrass *Enhalus acoroides*[J]. Indian Journal of Marine Sciences, 2014, 43(5): 785-797.
- [14] BENGTTSSON MM, BÜHLER A, BRAUER A, DAHLKE S, SCHUBERT H, BLINDOW I. Eelgrass

- leaf surface microbiomes are locally variable and highly correlated with epibiotic eukaryotes[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1312.
- [15] 孙延瑜, 宋增磊, 刘鹏远, 张海坤, 胡晓珂. 威海天鹅湖大叶藻 (*Zostera marina*) 与日本鳗草 (*Zostera japonica*) 根际微生物群落结构及其驱动机制[J]. *微生物学报*, 2021, 61(9): 2675-2692.
- SUN YY, SONG ZL, LIU PY, ZHANG HK, HU XK. Rhizosphere microbial community structure and driving mechanism of *Zostera marina* and *Zostera japonica* in Swan Lake, Weihai[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(9): 2675-2692 (in Chinese).
- [16] CÚCIO C, ENGELEN AH, COSTA R, MUYZER G. Rhizosphere microbiomes of European seagrasses are selected by the plant, but are not species specific[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 440.
- [17] FAHIMIPOUR AK, KARDISH MR, LANG JM, GREEN JL, EISEN JA, STACHOWICZ JJ. Global-scale structure of the eelgrass microbiome[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2017, 83(12): e03391-e03316.
- [18] UGARELLI K, LAAS P, STINGL U. The microbial communities of leaves and roots associated with *Turtle* grass (*Thalassia testudinum*) and manatee grass (*Syringodium filliforme*) are distinct from seawater and sediment communities, but are similar between species and sampling sites[J]. *Microorganisms*, 2018, 7(1): 4.
- [19] MARTIN BC, BOUGOURE J, RYAN MH, BENNETT WW, COLMER TD, JOYCE NK, OLSEN YS, KENDRICK GA. Oxygen loss from seagrass roots coincides with colonisation of sulphide-oxidising cable bacteria and reduces sulphide stress[J]. *The ISME Journal*, 2019, 13(3): 707-719.
- [20] ELIZABETH VANN L. Natural variation in plants: a survey of host and microbe variation[D]. Davis, CA, USA: University of California, Davis, 2017.
- [21] 刘鹏远, 张海坤, 陈琳, 孙延瑜, 王彩霞, 宋虹, 胡晓珂. 黄渤海海草分布区日本鳗草根际微生物群落结构特征及其功能分析[J]. *微生物学报*, 2019, 59(8): 1484-1499.
- LIU PY, ZHANG HK, CHEN L, SUN YY, WANG CX, SONG H, HU XK. Rhizosphere microbial community structure and function of *Zostera japonica* in the distribution area of seagrass beds in the Yellow Sea and Bohai Sea[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(8): 1484-1499 (in Chinese).
- [22] MEJIA AY, ROTINI A, LACASELLA F, BOOKMAN R, THALLER MC, SHEM-TOV R, WINTERS G, MIGLIORE L. Assessing the ecological status of seagrasses using morphology, biochemical descriptors and microbial community analyses. A study in *Halophila stipulacea* (Forsk.) Aschers meadows in the northern Red Sea[J]. *Ecological Indicators*, 2016, 60: 1150-1163.
- [23] TARQUINIO F, BOURGOURE J, KOENDERS A, LAVEROCK B, SÄWSTRÖM C, HYNDES GA. Microorganisms facilitate uptake of dissolved organic nitrogen by seagrass leaves[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(11): 2796-2800.
- [24] SULLIVAN BK, TREVATHAN-TACKETT SM, NEUHAUSER S, GOVERS LL. Review: host-pathogen dynamics of seagrass diseases under future global change[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2018, 134: 75-88.
- [25] ZIDORN C. Secondary metabolites of seagrasses (*Alismatales* and *Potamogetonales*; *Alismatidae*): chemical diversity, bioactivity, and ecological function[J]. *Phytochemistry*, 2016, 124: 5-28.
- [26] IYAPPARAJ P, REVATHI P, RAMASUBBURAYAN R, PRAKASH S, PALAVESAM A, IMMANUEL G, ANANTHARAMAN P, SAUTREAU A, HELLIO C. Antifouling and toxic properties of the bioactive metabolites from the seagrasses *Syringodium isoetifolium* and *Cymodocea serrulata*[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, 103: 54-60.
- [27] AGAWIN N, FERRIOL P, CRYER C, ALCON E, BUSQUETS A, SINTES E, VIDAL C, MOYÀ G. Significant nitrogen fixation activity associated with the phyllosphere of Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*: first report[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2016, 551: 53-62.
- [28] GARCÍAS-BONET N, ARRIETA JM, DUARTE CM, MARBÀ N. Nitrogen-fixing bacteria in Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) roots[J]. *Aquatic Botany*, 2016, 131: 57-60.
- [29] MOHR W, LEHNEN N, AHMERKAMP S, MARCHANT HK, GRAF JS, TSCHITSCHKO B, YILMAZ P, LITTMANN S, GRUBER-VODICKA H, LEISCH N, WEBER M, LOTT C, SCHUBERT CJ, MILUCKA J, KUYPERS MMM. Terrestrial-type

- nitrogen-fixing symbiosis between seagrass and a marine bacterium[J]. *Nature*, 2021, 600(7887): 105-109.
- [30] BRODERSEN KE, KOREN K, MOBHAMMER M, RALPH PJ, KÜHL M, SANTNER J. Seagrass-mediated phosphorus and iron solubilization in tropical sediments[J]. *Environmental Science & Technology*, 2017, 51(24): 14155-14163.
- [31] ZHAO MQ, WANG H, WANG S, HAN QY, SHI YF. Phosphorus forms in the sediment of seagrass meadows affected mainly by fungi rather than bacteria: a preliminary study based on  $^{31}\text{P}$ -NMR and high-throughput sequencing[J]. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2020, 49(4): 408-420.
- [32] CELDRÁN D, ESPINOSA E, SÁNCHEZ-AMAT A, MARÍN A. Effects of epibiotic bacteria on leaf growth and epiphytes of the seagrass *Posidonia oceanica*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 456: 21-27.
- [33] 黄小芳, 董俊德, 张燕英, 凌娟, 陈蕾. 海洋固氮微生物与环境因子关系综述[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(4): 1028-1033.  
HUANG XF, DONG JD, ZHANG YY, LING J, CHEN L. Relationships between marine nitrogen-fixing microorganisms and environmental factors: a review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(4): 1028-1033 (in Chinese).
- [34] SUN FF, ZHANG XL, ZHANG QQ, LIU FH, ZHANG JP, GONG J. Seagrass (*Zostera marina*) colonization promotes the accumulation of diazotrophic bacteria and alters the relative abundances of specific bacterial lineages involved in benthic carbon and sulfur cycling[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(19): 6901-6914.
- [35] 徐晔, 张金池, 王广林, 庄家尧. 固氮酶的研究进展[J]. *生物学杂志*, 2011, 28(4): 61-64.  
XU Y, ZHANG JC, WANG GL, ZHUANG JY. Advance of study on nitrogenase[J]. *Journal of Biology*, 2011, 28(4): 61-64 (in Chinese).
- [36] 徐继荣, 王友绍, 孙松. 海岸带地区的固氮、氨化、硝化与反硝化特征[J]. *生态学报*, 2004, 24(12): 2907-2914.  
XU JR, WANG YS, SUN S. The characteristics of nitrogen fixation, ammonification, nitrification and denitrification in coastal zones[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2907-2914 (in Chinese).
- [37] 王晓珊, 刘杰, 于建生. 海洋氮循环细菌研究进展[J]. *科学技术与工程*, 2009, 9(17): 5057-5064.  
WANG XS, LIU J, YU JS. Research progress in marine nitrogen cycling bacteria[J]. *Science Technology and Engineering*, 2009, 9(17): 5057-5064 (in Chinese).
- [38] THAMDRUP B. Bacterial Manganese and Iron Reduction in Aquatic Sediments[M]//*Advances in Microbial Ecology*. Boston, MA: Springer US, 2000: 41-84.
- [39] CHAMBERS RM, FOURQUREAN JW, MACKO SA, HOPPENOT R. Biogeochemical effects of iron availability on primary producers in a shallow marine carbonate environment[J]. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(6): 1278-1286.
- [40] WELSH DT, BOURGUÉS S, de WIT R, HERBERT RA. Seasonal variations in nitrogen-fixation (acetylene reduction) and sulphate-reduction rates in the rhizosphere of *Zostera noltii*: nitrogen fixation by sulphate-reducing bacteria[J]. *Marine Biology*, 1996, 125(4): 619-628.
- [41] 傅明辉, 郑李军, 蒋丽花, 严国花, 彭进平. 富营养化水体中水生植物根际微生物群落研究[J]. *环境科学与技术*, 2013, 36(S2): 133-137.  
FU MH, ZHENG LJ, JIANG LH, YAN GH, PENG JP. Study on structure and function of rhizosphere microbial communities of aquatic plant in eutrophic water[J]. *Environmental Science & Technology*, 2013, 36(S2): 133-137 (in Chinese).
- [42] BURDIGE DJ, ZIMMERMAN RC. Impact of sea grass density on carbonate dissolution in Bahamian sediments[J]. *Limnology and Oceanography*, 2002, 47(6): 1751-1763.
- [43] MCGLATHERY KJ, BERG P, MARINO R. Using porewater profiles to assess nutrient availability in seagrass-vegetated carbonate sediments[J]. *Biogeochemistry*, 2001, 56(3): 239-263.
- [44] PEDERSEN MF, DUARTE CM, CEBRIÁN J. Rate of changes in organic matter and nutrient stocks during seagrass *Cymodocea nodosa* colonization and stand development[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 159: 29-36.
- [45] PÉREZ M, MATEO MA, ALCOVERRO T, ROMERO J. Variability in detritus stocks in beds of the seagrass *Cymodocea nodosa*[J]. *Botanica Marina*, 2001, 44(6): 523-531.
- [46] 邱广龙, 林幸助, 李宗善, 范航清, 周浩郎, 刘国华.

- 海草生态系统的固碳机理及贡献[J]. 应用生态学报, 2014, 25(6): 1825-1832.
- QIU GL, LIN XZ, LI ZS, FAN HQ, ZHOU HL, LIU GH. Seagrass ecosystems: contributions to and mechanisms of carbon sequestration[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(6): 1825-1832 (in Chinese).
- [47] DUARTE CM, KENNEDY H, MARBÀ N, HENDRIKS I. Assessing the capacity of seagrass meadows for carbon burial: current limitations and future strategies[J]. Ocean & Coastal Management, 2013, 83: 32-38.
- [48] MCLEOD E, CHMURA GL, BOUILLON S, SALM R, BJÖRK M, DUARTE CM, LOVELOCK CE, SCHLESINGER WH, SILLIMAN BR. A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO<sub>2</sub>[J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2011, 9(10): 552-560.
- [49] GAGE DJ. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews: MMBR, 2004, 68(2): 280-300.
- [50] van der HEIJDEN MG, BARDGETT RD, van STRAALLEN NM. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems[J]. Ecology Letters, 2008, 11(3): 296-310.
- [51] TOLAR BB, KING GM, HOLLIBAUGH JT. An analysis of thaumarchaeota populations from the northern gulf of Mexico[J]. Frontiers in Microbiology, 2013, 4: 72.
- [52] AZAM F, MALFATTI F. Erratum: microbial structuring of marine ecosystems[J]. Nature Reviews Microbiology, 2007, 5(12): 966.
- [53] SHORT FT, WYLLIE-ECHEVERRIA S. Natural and human-induced disturbance of seagrasses[J]. Environmental Conservation, 1996, 23(1): 17-27.
- [54] SHORT FT, POLIDORO B, LIVINGSTONE SR, CARPENTER KE, BANDEIRA S, BUJANG JS, CALUMPONG HP, CARRUTHERS TJB, COLES RG, DENNISON WC, ERFTEMEIJER PLA, FORTES MD, FREEMAN AS, JAGTAP TG, KAMAL AHM, KENDRICK GA, JUDSON KENWORTHY W, la NAFIE YA, NASUTION IM, ORTH RJ, et al. Extinction risk assessment of the world's seagrass species[J]. Biological Conservation, 2011, 144(7): 1961-1971.
- [55] 王朋梅. 山东半岛典型海草床大叶藻种群补充机制研究[M].中国科学院研究生院(海洋研究所), 2016.
- WANG PM. Population recruitment mechanism in the eelgrass *Zostera Marina* L. in typical seagrass meadows, Shandong Peninsula[M]. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2016. (in Chinese)
- [56] 李森, 范航清, 邱广龙, 石雅君. 海草床恢复研究进展[J]. 生态学报, 2010, 30(9): 2443-2453.
- LI S, FAN HQ, QIU GL, SHI YJ. Review on research of seagrass beds restoration[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(9): 2443-2453 (in Chinese).
- [57] PRANGE, JA, DENNISON WC. Physiological responses of five seagrass species to trace metals[J]. Marine Pollution Bulletin, 2000, 41(7/8/9/10/11/12): 327-336.
- [58] 刘鹏远. 黄渤海日本鳗草沉积物三域微生物的分布特征、生态功能及驱动因素[D]. 北京: 中国科学院大学博士学位论文, 2022.
- LIU PY. Distribution characteristics, ecological functions and driving factors of microorganisms in the sediments of Japanese eel grass in the Yellow Sea and Bohai Sea[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of University of Chinese Academy of Sciences, 2022 (in Chinese).
- [59] 张莹, 章莹颖, 唐杰, 马炯. 微小杆菌 *Exiguobacterium* sp. MH3 对六价铬的还原特性[J]. 应用与环境生物学报, 2014, 20(5): 791-797.
- ZHANG Y, ZHANG YY, TANG J, MA J. Characterization of reduction of hexavalent chromium by *Exiguobacterium* sp. MH3[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2014, 20(5): 791-797 (in Chinese).
- [60] ZHANG HK, HU XK. Bioadsorption and microbe-mediated reduction of Sb(V) by a marine bacterium in the presence of sulfite/thiosulfate and the mechanism study[J]. Chemical Engineering Journal, 2019, 359: 755-764.
- [61] ZHANG HK, XIE JY, SUN YY, ZHENG AL, HU XK. A novel green approach for fabricating visible, light sensitive nano-broccoli-like antimony trisulfide by marine Sb(v)-reducing bacteria: revealing potential self-purification in coastal zones[J]. Enzyme and Microbial Technology, 2020, 136: 109514.



- [62] WILKINSON AD, COLLIER CJ, FLORES F, NEGRI AP. Acute and additive toxicity of ten photosystem-II herbicides to seagrass[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 17443.
- [63] WANG H, LIU Y, LI J, LIN M, HU X. Biodegradation of atrazine by *Arthrobacter* sp. C3, isolated from the herbicide-contaminated corn field[J]. International Journal of Environmental Science and Technology, 2016, 13(1): 257-262.
- [64] YE JY, ZHANG JB, GAO JG, LI HT, LIANG D, LIU RM. Isolation and characterization of atrazine-degrading strain *Shewanella* sp. YJY4 from cornfield soil[J]. Letters in Applied Microbiology, 2016, 63(1): 45-52.
- [65] FAN JY, YANG GX, ZHAO HY, SHI GY, GENG YC, HOU TP, TAO K. Isolation, identification and characterization of a glyphosate-degrading bacterium, *Bacillus cereus* CB4, from soil[J]. The Journal of General and Applied Microbiology, 2012, 58(4): 263-271.
- [66] MIN J, CHEN WW, HU XK. Biodegradation of 2,6-dibromo-4-nitrophenol by *Cupriavidus* sp. strain CNP-8: kinetics, pathway, genetic and biochemical characterization[J]. Journal of Hazardous Materials, 2019, 361: 10-18.
- [67] MIN J, XU LX, FANG SY, CHEN WW, HU XK. Microbial degradation kinetics and molecular mechanism of 2,6-dichloro-4-nitrophenol by a *Cupriavidus* strain[J]. Environmental Pollution (Barking, Essex: 1987), 2020, 258: 113703.
- [68] MIN J, XU LX, FANG SY, CHEN WW, HU XK. Molecular and biochemical characterization of 2-chloro-4-nitrophenol degradation *via* the 1,2,4-benzenetriol pathway in a Gram-negative bacterium[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2019, 103(18): 7741-7750.
- [69] MIN J, CHEN WW, WANG JP, HU XK. Genetic and biochemical characterization of 2-chloro-5-nitrophenol degradation in a newly isolated bacterium, *Cupriavidus* sp. strain CNP-8[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 1778.
- [70] MIN J, LU Y, HU XK, ZHOU NY. Biochemical characterization of 3-methyl-4-nitrophenol degradation in *Burkholderia* sp. strain SJ98[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 791.
- [71] MARBÀ N, DUARTE CM. Mediterranean warming triggers seagrass (*Posidonia oceanica*) shoot mortality[J]. Global Change Biology, 2009, 16(8): 2366-2375.
- [72] MOORE KA, SHIELDS EC, PARRISH DB. Impacts of varying estuarine temperature and light conditions on *Zostera marina* (eelgrass) and its interactions with *Ruppia maritima* (wideongrass)[J]. Estuaries and Coasts, 2014, 37(1): 20-30.
- [73] SEDDON S, CONNOLLY RM, EDYVANE KS. Large-scale seagrass dieback in northern spencer gulf, south Australia[J]. Aquatic Botany, 2000, 66(4): 297-310.
- [74] 张玉, 赵鹏, 张晓梅, 周毅. 硫化物胁迫对海草影响的研究进展[J]. 海洋科学, 2020, 44(11): 123-131.
- ZHANG Y, ZHAO P, ZHANG XM, ZHOU Y. A review of the effects of sulfide stress on seagrass[J]. Marine Sciences, 2020, 44(11): 123-131 (in Chinese).
- [75] HASLER-SHEETAL H, HOLMER M. Sulfide intrusion and detoxification in the seagrass *Zostera marina*[J]. PLoS One, 2015, 10(6): e0129136.
- [76] WANG XQ, WU C, LIU N, LI SJ, LI W, CHEN JM, CHEN DZ. Degradation of ethyl mercaptan and its major intermediate diethyl disulfide by *Pseudomonas* sp. strain WL2[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2015, 99(7): 3211-3220.
- [77] 孙延瑜. 威海泻湖海草床共附生微生物群落结构特征及硫入侵过程[D]. 烟台: 中国科学院大学(中国科学院烟台海岸带研究所)博士学位论文, .
- SUN YY. Characteristics of symbiotic microbial community structure and sulfur invasion process in seaweed bed of Weihai lagoon[D]. Yantai: Doctoral Dissertation of Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, (in Chinese).
- [78] ORTH RJ, CARRUTHERS TJB, DENNISON WC, DUARTE CM, FOURQUREAN JW, HECK KL, HUGHES AR, KENDRICK GA, KENWORTHY WJ, OLYARNIK S, SHORT FT, WAYCOTT M, WILLIAMS SL. A global crisis for seagrass ecosystems[J]. BioScience, 2006, 56(12): 987-996.
- [79] 邓自发, 安树青, 智颖飘, 周长芳, 陈琳, 赵聪蛟, 方淑波, 李红丽. 外来种互花米草入侵模式与爆发机制[J]. 生态学报, 2006, 26(8): 2678-2686.
- DENG ZF, AN SQ, ZHI YB, ZHOU CF, CHEN L, ZHAO CJ, FANG SB, LI HL. Preliminary studies on

invasive model and outbreak mechanism of exotic species, *Spartina alterniflora* Loisel[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2678-2686 (in Chinese).

- [80] SONG ZL, SUN YY, LIU PY, WANG YB, HUANG YY, GAO Y, HU XK. Invasion of *Spartina alterniflora* on *Zostera japonica* enhances the abundances of bacteria by absolute quantification sequencing analysis[J]. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(5): e8939.
- [81] 刘鹏, 周毅, 刘炳舰, 刘旭佳, 张晓梅, 杨红生. 大叶藻海草床的生态恢复: 根茎棉线绑石移植法及其效果[J]. *海洋科学*, 2013, 37(10): 1-8.  
LIU P, ZHOU Y, LIU BJ, LIU XJ, ZHANG XM, YANG HS. Transplantation of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Huiquan Bay using rhizomes bound to a small elongate stone with bio-degradable cotton thread[J]. *Marine Sciences*, 2013, 37(10): 1-8 (in Chinese).
- [82] MILBRANDT EC, GREENAWALT-BOSWELL J, SOKOLOFF PD. Short-term indicators of seagrass transplant stress in response to sediment bacterial community disruption[J]. *botm*, 2008, 51(2): 103-111.
- [83] CHRISTIAEN B, MCDONALD A, CEBRIAN J, ORTMANN AC. Response of the microbial community to environmental change during seagrass transplantation[J]. *Aquatic Botany*, 2013, 109: 31-38.
- [84] CARINI P, MARSDEN PJ, LEFF JW, MORGAN EE, STRICKLAND MS, FIERER N. Relic DNA is abundant in soil and obscures estimates of soil microbial diversity[J]. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 16242.



**胡晓珂**, 研究员, 长期致力于海岸带环境微生物研究。先后荣获泰山学者攀登计划和曾呈奎海洋科技奖青年奖, 享受国务院特殊津贴。主持国家自然科学基金、国家重点研发计划课题、科技部基础资源调查专项课题等国家及省部级项目 30 余项。发表学术论文 120 余篇, SCI 论文 100 余篇。主编中文专著 1 部(入选 2022 年度海洋优秀科技图书), 参与撰写英文专著 5 部, 授权专利 20 项。获海洋工程科技二等奖(第一)、海洋科学技术二等奖(第一)、中国产学研合作创新成果奖一等奖(第一)等省部级科研奖励 5 项。对渤海中部 19-3 溢油平台进行了石油污染沉积物的原位修复工程化示范。这是国内首次利用纯微生物技术修复海底溢油污染并取得成功的案例。