



海草床有机碳组成与微生物转化及其对富营养化的响应

罗红雪^{1,2,3}, 刘松林^{1,2,3*}, 江志坚^{1,2,3}, 吴云超^{1,2,3}, 黄小平^{1,2,3*}

1. 中国科学院南海海洋研究所, 中国科学院热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广州 510301;

2. 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049;

3. 三亚中科海洋研究院, 海南省热带海洋生物技术重点实验室, 三亚 572100

* 联系人, E-mail: liusonglin@scsio.ac.cn; xphuang@scsio.ac.cn

2021-07-14 收稿, 2021-09-24 修回, 2021-09-26 接受, 2021-10-19 网络版发表

国家自然科学基金(U1901221, 41806147, 42176155)、海南省重点研发计划(ZDYF2020180)和广州市科技计划(201904010370)资助

摘要 海草床作为蓝碳生态系统之一, 具有巨大的储碳能力, 储碳能力受到其有机碳组成和微生物转化过程的影响。然而, 全球海草床面积逐年减少, 富营养化是导致其退化的重要原因。本文回顾了国内外相关研究, 对海草床有机碳组成、微生物转化及其对富营养化响应进行总结。研究表明, 活性有机碳和惰性有机碳由不同的物质与分子表征, 均可贡献碳存储。微生物在有机碳转化过程中起着至关重要的作用, 在海草床有机物的分解过程中, 存在 r -型向 k -型微生物的演替。富营养化会导致海草床群落结构发生转变, 导致海草床中活性有机碳增加, 惰性有机碳降低。同时, 富营养化会影响微生物群落结构和酶活性, 从而影响有机碳的微生物转化过程。此外, 营养盐与活性有机碳的输入可能会诱导“激发效应”, 促进已存储有机碳的再矿化。本文提出了未来海草床有机碳组成及转化的重点研究方向: (1) 开展海草床有机碳组分的研究; (2) 深入认知海草床微生物群落组成、功能及基因表达; (3) 探究富营养化对微生物群落及其相关胞外酶活性的影响机制; (4) 加强有机物分解过程对营养负荷的响应以及营养盐与藻类交互作用研究。我国应加强对海草床碳存储研究, 为我国应对全球气候变化, 助力实现碳中和提供更多理论支撑。

关键词 海草床, 活性有机碳, 惰性有机碳, 微生物转化, 富营养化

海草床作为近岸具有高服务价值的生态系统之一, 具有重要的碳汇功能, 其固定的碳被称为“蓝碳”^[1,2]。海草床有机碳的存储主要包括植物有机碳、水体有机碳和沉积物有机碳三大类, 其中沉积物有机碳是其主要存储部分^[1,3]。据统计, 全球海草床生物量有机碳约为200 Tg, 水体有机碳为11 Tg, 沉积物有机碳储量在4.2~8.4 Pg范围内^[1,4], 沉积物有机碳储量比生物量与水体有机碳储量高一个数量级。尽管海草床生态系统占海洋面积的比例不足0.2%, 但每年对海洋有机碳埋藏的贡献高达10%^[1], 对缓解全球气候变化至关重要。

海草床有机碳存储量的大小主要受其组成和转化过程的影响^[5,6]。海草床有机碳按照生物可利用性, 主要

可分为活性有机碳(labile organic carbon, LOC)和惰性有机碳(recalcitrant organic carbon, ROC)^[7]。其中, ROC可长期在海草床进行存储, 是决定海草床有机碳存储量的关键^[8]。微生物在海草床有机碳转化过程中起关键调控作用^[9], 微生物可通过直接或是释放胞外酶对海草床有机碳进行转化^[10]。如通过硫酸盐还原过程直接利用简单的小分子有机碳^[11], 或者通过释放胞外酶将大分子复杂的有机碳分解为小分子有机碳^[12]。有机碳转化过程受到微生物群落结构和活性的影响, 微生物活性增加会促进有机碳的再矿化, 加快有机碳转化速率, 并且会改变活性碳与惰性碳的比例^[13]。这可以决定被固存的有机碳含量或返回大气中的二氧化碳含量,

引用格式: 罗红雪, 刘松林, 江志坚, 等. 海草床有机碳组成与微生物转化及其对富营养化的响应. 科学通报, 2021, 66: 4649–4663

Luo H X, Liu S L, Jiang Z J, et al. Organic carbon composition and microbial transformation of seagrass meadow and its responses to eutrophication (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 4649–4663, doi: 10.1360/TB-2021-0685

影响蓝碳生态系统的稳定性及固碳能力^[2]. 有关海草床有机碳的组成、转化以及储存过程见示意图1.

近年来, 由于人类活动的影响, 全球海草床面积以每年接近7%的速度减少^[14]. 其中, 富营养化是引起全球海草床退化的主要原因之一^[15,16], 除了诱导藻类大量繁殖, 引起光照衰减, 降低海草床初级生产力, 以及使海草受铵毒影响而死亡, 降低其覆盖面积^[15,17], 富营养化还可通过改变有机碳组成以及微生物对有机碳的转化过程而影响其存储能力^[18,19]. 因此, 研究海草床有机碳的组成与微生物转化过程及其对富营养化的响应机制, 可为认知全球碳汇变化对人类活动的响应机制提供重要依据. 本文从海草床有机碳的组成、微生物利用与转化及对富营养化的响应等方面的研究进行总结, 以期深入认知海草床固碳过程, 为促进海草床的保护与管理提供重要科学依据.

1 海草床有机碳的组成

海草床生态系统内有机碳形态多样, 按照其存储的形式可大致分为初级生产者生物量碳及其碎屑有机

碳、水体有机碳和沉积物有机碳^[20-22]. 这3种不同形态的碳按微生物可利用性均可分为LOC和ROC^[7], 其中LOC及ROC均能贡献海草床有机碳的存储^[7,23]. 尽管大小型动物、浮游动物等贡献了部分有机碳存储, 但大小型动物、浮游动物是通过摄食海草等初级生产者, 经过食物链的逐级传递最终转化为自身的生物量, 所以其生物体有机碳归根结底源于初级生产者.

1.1 海草床初级生产者生物量碳及其碎屑有机碳的组成

海草床生态系统除海草外, 还有浮游植物、附生藻类、底栖微藻和大型藻类等初级生产者. 这些初级生产者除被摄食外, 还可以活体的形式贡献有机碳存储^[24]. 初级生产者的被摄食率存在差异, 由于浮游植物、底栖微藻和大型藻类氮磷含量高, 其被摄食的比率约为40%, 而海草氮磷含量低, 其被摄食率约为20%^[25], 海草在所有初级生产者活体有机碳贡献中占主导. 在以大洋波喜荡草(*Posidonia oceanica*)为主的地中海草床中发现了储存在活海草中的最大碳库(平均

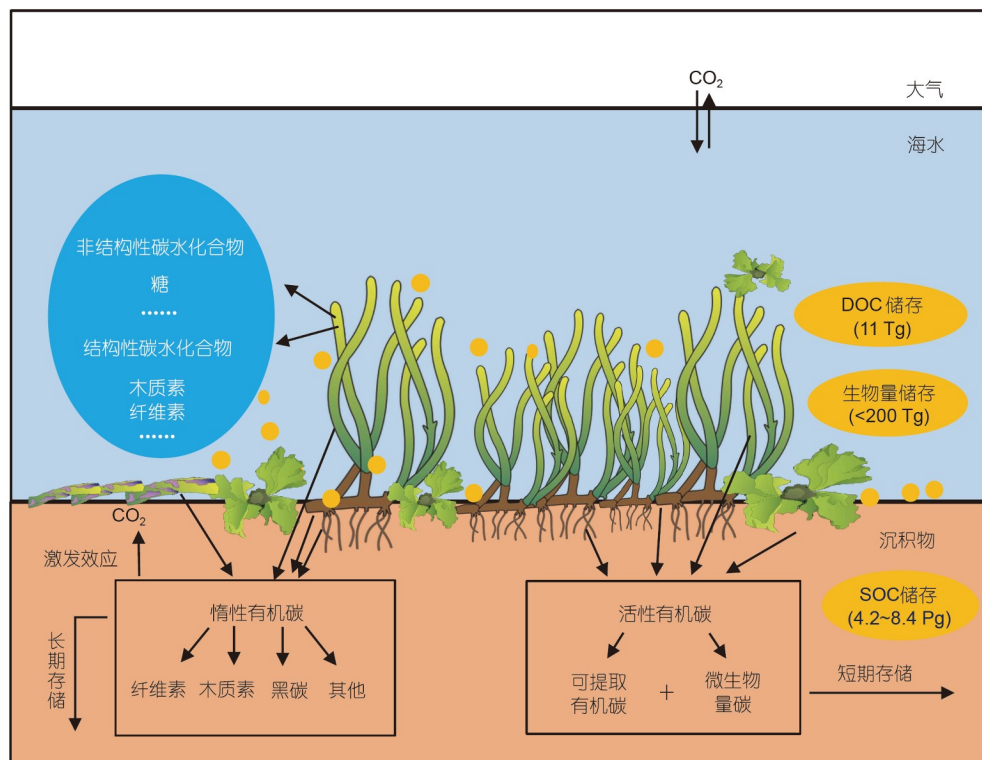


图1 海草床有机碳组成、转化及储存示意图. 海草和大型藻类图片来源于马里兰大学环境科学中心集成和应用网络中心
Figure 1 Composition, transformation and storage of organic carbon in seagrass bed. Diagrams of seagrass and macroalgae originate from the Integration and Application Network (IAN), University of Maryland Center for Environmental Science

生物量为 $729\pm 152\text{ g/m}^2$)^[1]。海草具有与陆地植物类似的结构性碳水化合物, 并且其30%~70%由纤维素和木质素组成^[24], 含有丰富的ROC, 更耐微生物分解, 可贡献重要的有机碳存储。海草的LOC与ROC含量受其物种种类、形态、组织器官及不同气候带区域的影响。如热带海菖蒲(*Enhalus acoroides*)纤维素含量高于泰来草(*Thalassia hemprichii*); 温带波喜荡草科(*Posidoniaceae*)木质素含量高于丝粉草科(*Cymodoceaceae*)^[24]。通常较大形态海草含有较高的ROC含量。例如, Klap等人^[26]发现, 大洋波喜荡草或全楔草(*Thalassodendron ciliatum*)与形态较小的海草如黑茎鳗草(*Zostera nigricaulis*)、牟氏鳗草(*Zostera mueller*)、鳗草(*Zostera marina*)相比, 这两种海草具有更高的碳储贡献。不同海草器官的有机碳组成也存在差异, 具体见表1。海草植物体含有非结构性碳水化合物及结构性碳水化合物, 其中结构性碳水化合物如木质素和纤维素, 总含量范围为153~561 mg/g, 是海草典型的ROC, 不易分解, 在海草各器官中均占较高比例(>28.7%)。研究表明, 海草惰性有机

质含量呈现趋势为: 热带根>热带叶>热带鞘/干>温带根>温带叶>温带鞘/干>热带茎>温带茎^[38], 表明无论在热带还是温带, 根中ROC含量(%)最高并且热带海草ROC含量(%)高于温带海草。然而由于根的生物量较低, 对碳储量的贡献往往不是最高的, 茎与叶的生物量较高从而对碳存储贡献更高^[38]。研究表明, 大型藻类和附生藻类对海草床碳储的贡献占其初级生产的比例都小于3%^[25]。然而, 也有学者认为并非所有大型藻类都具有较低的固碳潜力, 那些含丰富惰性碳化合物(碳酸盐、长链脂质、木糖和硫酸化多糖)并且具有较慢分解速率的藻类具有较高碳储潜力^[24,39]。例如, Trevathan-Tackett等人^[24]通过热重量分析发现, 位于澳大利亚费里港(生长有黑茎鳗草)的钙化珊瑚藻属(*Calcifying corallina*)和海头红属(*Plocamium*)海藻中约25%~74%的碳可实现存储。

海草床中初级生产者碎屑生物量占初级生产的一部分, 并且碎屑有机碳的化学物质组成差异较大, 进而影响其对有机碳存储的贡献潜力。一般情况下, 海草叶

表 1 海草不同器官的有机碳组成及含量比较(mg/g)^{a)}

Table 1 Comparison of organic carbon composition and content in different organs of seagrass (mg/g)

器官	海草种类	非结构性碳水化合物	结构性碳水化合物			文献
			纤维素	半纤维素	木质素	
叶片	鳗草	102.1	122	138	43	[27,28]
	大洋波喜荡草	40	314	257	247	[29,30]
	卵叶喜盐草(<i>Halophila ovalis</i>)	90~115	111	104	108	[31,32]
	根枝草(<i>Amphibolis griffithii</i>)	242		478		[31,33]
	龟裂泰来草(<i>Thalassia testudinum</i>)	50~66		57.4		[34]
	海菖蒲	75.7		—		[35]
	泰来草	79.3		—		[35]
根茎	鳗草	250.5	183	289	35	[27,28]
	卵叶喜盐草	80~95	124	51	90	[31,32]
	根枝草	220	—	—	—	[36]
	大洋波喜荡草	22	—	—	—	[29]
	龟裂泰来草	102~152		27		[34]
根	鳗草	174.2	213	409	57	[27,28]
	卵叶喜盐草	95~110	—	—	—	[31]
	大洋波喜荡草	103	—	—	—	[29]
	小喜盐草(<i>Halodule minor</i>)	—	—	—	88	[31]
	恩氏喜盐草(<i>Halophila engelmanni</i>)	—	132.3	—	20.7	[37]
	龟裂泰来草	57~74		36.5		[34]

a) “—”表示无此内容; 非结构性碳水化合物=糖+淀粉

片含有较高脂质和蛋白质含量, LOC含量较高^[40], 而海草地下组织由于含较高木质纤维素(木质素/酚=23%~30% DW)且处于厌氧环境^[40], 更利于存储碳. 不同种的海草碎屑也会影响其对碳存储的贡献. Liu等人^[21]发现黑茎鳗草分解速率是南极根枝草(*Amphibolis antarctica*)的1.3倍, 这是因为南极根枝草较黑茎鳗草含更多木质纤维组织, 对碳存储具有更高潜力. 与海草相比, 大型藻类、附生藻类及浮游植物碎屑中含有大量蛋白质、不饱和脂质、游离单糖及高可降解性多糖等不稳定的碳水化合物, 易被微生物转化, 其碎屑对碳存储贡献较小^[41,42]. 例如, 在相同时间内, 大型藻类石莼(*Ulva lactuca*)与墨角藻(*Fucus vesiculosus*)碎屑的损失率分别为40%和44%, 而鳗草和川蔓草(*Ruppia maritima*)仅分别为29%和33%^[43], 这种高惰性有机碳分子组成导致海草不易被降解, 从而具有更高的储碳能力.

1.2 水体有机碳的组成

海草床水体有机碳主要来源于初级生产者分泌、淋溶、分解等一系列过程^[44]. 海草床浮游动物、大型动物(如赤鲳等)主要以海草碎屑及其附生植物为食^[45], 其排泄与分泌对有机碳有相应的贡献, 微生物量碳主

要储存在沉积物中, 而非水体中^[46]. 水体有机碳按照形态又可分为溶解性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)和颗粒性有机碳(particle organic carbon, POC). 海草床水体中POC大多为浮游植物或其他初级生产者碎屑分解产生的较小颗粒物^[47], 陆源输入约占海草床水体的较小部分^[48]. 例如, Watanabe和Kuwaie^[48]发现日本辅仁潟湖区浮游植物对水体中颗粒有机碳(POC)贡献约为65%~95%, 陆源POC占比则较低(<10%). 海草床水体中POC最终会进入沉积物从而实现存储, 而水体DOC在水体有机碳存储中占主导^[49], 且DOC的来源季节性变化较大. Ya等人^[50]利用 $\delta^{13}\text{C}$ 值发现佛罗里达海湾海草床水体DOC在干季和湿季的海草来源比例分别占72%和33%. 在没有较大河流输入和较少人类活动影响的海域, 海草床水体DOC主要来源于海草及大型藻类^[51].

DOC含量是指示海草床水体有机碳存储的重要指标. 世界各海草海域DOC含量如表2所示. 全球海草床水体DOC含量范围为33.3~2616.6 $\mu\text{mol/L}$, 并且热带与温带区域的海草床DOC含量无显著差异. 水体有机碳组成是影响储存的另一指标, 其LOC与ROC分别具有不同的物质表征. 有色溶解有机物(color dissolved or-

表 2 世界各海草海域DOC含量比较($\mu\text{mol/L}$)

Table 2 Comparison of DOC content in different seagrass areas in the world ($\mu\text{mol/L}$)

研究区域	海草类型	DOC	文献
美国佛罗里达海湾(Florida Bay)	龟裂泰来草	488±83	[52]
美国泰勒沼泽地(Taylor Slough)	龟裂泰来草、泰来草	699~962	[53]
意大利那不勒斯湾(Gulf of Naples)	大洋波喜荡草	33.3~2616.6	[54]
西班牙帕尔马湾(Palma Bay)	大洋波喜荡草	89.1±4.4	[55]
沙特阿拉伯红海(AI Qadimah lagoon)	圆叶丝粉草(<i>Cymodocea rotundata</i>)、 齿叶丝粉草(<i>Cymodocea serrulate</i>)	108±4	[56]
西班牙马略卡海岸(coast of Mallorca)	大洋波喜荡草	90.7±11.3	[57]
美国德克萨斯马德雷湖(Laguna Madre)	龟裂泰来草	225±20	[58]
中国海南陵水新村湾(Xincun)	泰来草、海菖蒲	217.81±15.47	[22]
中国海南潭门(Tanmen)	泰来草、海菖蒲	225.83±47.88	[22]
中国海南黎安港(Li'an)	泰来草、海菖蒲	197.92±35.83	[22]
希腊爱琴海苏尼翁(Aegean Sea)	大洋波喜荡草	97.19±19.24	[59]
日本西表岛(Iriomote Island)	日本鳗草(<i>Zostera japonica</i>)、海菖蒲、 单脉二药草(<i>Halodule uninervis</i>)	79.6±16.6	[49]
日本辅仁潟湖(Furen Lagoon)	鳗草	100~520	[48]
日本神奈川川崎湾(Kanagawa)	鳗草	112±8	[60]
澳大利亚鲨鱼湾(Shark Bay)	南极根枝草、澳洲波喜荡草(<i>Posidonia australis</i>)	292~708	[61]
澳大利亚大堡礁(Great Barrier Reef)	单脉二药草	83±1	[62]

ganic matter, CDOM)是一种吸光物质,发生光降解会产生小分子物质^[63],可将其视为活性DOC组分,其活性大小因生产者类型而异。吴云超等人^[64]发现,光降解过程中浮游植物CDOM的类腐殖质下降率(50.18%)高于海草(43.64%),这表明海草释放产生的CDOM与浮游植物相比,结构更稳定,不易被降解。水体溶解有机物按元素类型主要可分为DOC、溶解有机氮(dissolved organic nitrogen, DON)和溶解有机磷(dissolved organic phosphorus, DOP)。DOC/DON和DOC/DOP也常被用来反映DOC的活性及微生物的生物可利用性^[65],溶解有机物中DON和DOP含量越高,表明DOC活性更高,易被微生物分解利用,导致对有机碳的贡献率低^[22,65]。超滤溶解有机物(ultrafiltrated dissolved organic matter, UDOM)是一种包括中性糖和木质素酚的有机组分,在DOC中占较高比例(24%)^[52]。其中,中性糖包含木糖、鼠李糖、半乳糖、葡萄糖等分子,可作为活性溶解有机碳(labile dissolved organic carbon, LDOC)的指标。木质素酚包括苯甲酸、3,4-二甲氧基、甲酯、2-甲氧基苯酚等,丁香基与香草酰为组成基团,这二者的比值越高,代表光化学降解过程越弱,物质的惰性越强^[52]。Opsahl和Benner^[66]发现,亚热带莱氏二药草(*Halodule wrightii*)在分解时可释放出丰富的溶解木质素衍生酚,提高了水体ROC含量,表明海草来源的木质素对水体ROC有一定的贡献。碳分子的官能团组成中,高氧-烷基碳代表丰富的碳水化合物,芳香性碳则代表不易分解的有机碳^[52]。荧光溶解有机物(fluorescent dissolved organic matter, FDOM)是水体DOC的一种大分子物质类型,类蛋白质FDOM表征LDOC,可被细菌几乎完全消耗。类腐殖质FDOM则为惰性溶解有机碳(RDOC),作为FDOM的主要成分,被认为是与木质素相似的多羟基芳香族化合物,可抵御细菌消耗,保持较长期稳定(>10个月)^[67,68]。但是此类物质在海草床有机碳化学组成中的研究较少,并且其对海草床有机碳组成贡献未知,需要进一步研究。当然,全球海草床除了将水体有机碳固存在本地区域中,一部分会进入邻近生态系统(河口、大陆架)或者深海中,最终进入沉积物中埋藏,储存在大陆架及深海沉积物中的有机碳含量可达132.2 TgC a⁻¹^[4],对碳储存有重要的贡献。Kennedy等人^[20]甚至发现海草沉积物与邻近裸露沉积物中海草贡献有机碳存储量近似。所以,我们应关注海草床输出DOC对碳固存的贡献,分析其分子组成,这对评估海草床碳封存能力具有重要的意义。

1.3 沉积物有机碳的组成

海草床沉积物有机碳(sediment organic carbon, SOC)来源包括自源有机碳和外源有机碳^[69]。自源有机碳主要由海草、附生藻类、大型藻类、浮游植物和微型底栖植物等初级生产者组成^[46],微生物碳也有相应的贡献,但占比很小,如细菌生物量碳占沉积物总有机碳的0.65%^[70]。陆源有机物与邻近的生态系统输入的碳为外源有机碳^[71]。海草为SOC的主要来源,主要通过光合作用固定碳,并以根茎的方式将碳直接储存在沉积物中,其对沉积物有机碳库的平均贡献为50%^[20]。其他初级生产者和陆源输入碳主要以颗粒物形式被海草从水柱中捕获并将其沉降至沉积物中^[20]。

海草床沉积物有机碳的组成成分复杂。不同地区海草床沉积物有机碳组成及含量见表3,海草床沉积物有机碳组分含量受海草物种种类及气候带因素影响,存在显著差异性,温带海草床沉积物中LOC含量大多高于热带海草床。海草床沉积物LOC是SOC的活性组分^[79],可提取有机碳(extractable organic carbon, EOC)和微生物量碳(microbial biomass carbon, MBC)是LOC的重要表征^[7,18]。根据提取方式不同,EOC又可进一步划分为水溶性碳(water-soluble organic carbon, WSOC)和盐提取碳(salt-extractable carbon, SEC)^[18,80]。LOC易被微生物分解消耗,主要为海草床初级生产者凋落物(藻类、海草凋落叶等)释放出的丰富的非结构性碳水化合物(蔗糖、木糖和甘露糖等)、氨基酸及可溶性酚类物质等^[73]。海南陵水新村湾热带海草床沉积物SEC和MBC的含量分别为212.16~291.92 mg/kg和57.44~694.41 mg/kg^[18];而美国佛罗里达亚热带海草床的含量分别为24~62 mg/kg和1000~2500 mg/kg^[7],有机碳活性组分呈现显著的地理差异。ROC是SOC库中相对难分解、较稳定的能够较长期存在于SOC库的部分,其含量越高越有利于SOC的存储^[18]。高锰酸钾氧化^[81]、硫酸水解^[82]或盐酸水解^[80]后剩余的SOC即为ROC,但通常采用盐酸水解处理法测定ROC的含量^[79,80]。利用固态¹³C核磁共振波谱法(¹³C nuclear magnetic resonance spectroscopy, ¹³C-NMR)测试分析发现,沉积物ROC多为含有丰富芳香烃和烷烃类的化合物,如脂质、纤维素和木质素等在沉积物中形成的复杂化合物^[38,69]。海草组织中约含30%~70%的纤维素和木质素^[24],这为海草床沉积物提供了丰富的ROC。Serrano等人^[69]研究发现,澳洲波喜荡草沉积物中70%~83%的有机质来源于

表 3 海草床沉积物有机碳组成及含量比较^{a)}

Table 3 Comparison of organic carbon composition and content in seagrass sediments

地区	海草种类	沉积物有机碳组成	有机碳的含量	文献
中国海南陵水新村湾	泰来草、海菖蒲	MBC SEC	57.44~694.41 mg/kg 212.16~291.92 mg/kg	[18]
美国佛罗里达州(Florida)	龟裂泰来草	MBC SEC	1000~2500 mg/kg 24~62 mg/kg	[7]
美国印第安河潟湖(Indian River Lagoon)	—	MBC EOC	990 mg/kg 31 mg/kg	[7]
地中海塞浦路斯(Cyprus)	小丝粉草(<i>Cymodocea nodosa</i>)	木质素酚	1.90%±0.34%	[72]
丹麦穆斯岛(Musholm Island)	鳗草	半乳糖 葡萄糖 甘露糖+木糖	20.7%±0.4% 24.9%±2.3% 18.3%±0.3%	[73]
美国德尔马瓦半岛(Delmarva Peninsula)	鳗草	碳水化合物	90.2 μg/g	[74]
意大利马萨拉潟湖(Marsala Lagoon)	大洋波喜荡草	可水解蛋白质 可水解碳水化合物	60 μg/g 90 μg/g	[75]
意大利利古里亚海(Ligurian Sea)	大洋波喜荡草	MBC 碳水化合物 蛋白质 脂质	135.45 mg/kg 345.17 μg/g 96.03 μg/g 193.81 μg/g	[70]
地中海意大利克里特海(Cretan Sea)	—	蛋白质	1117~1365 μg/g	[76]
丹麦波罗的海(Danish Baltic)	鳗草	MBC	193~715 mg/kg	[77]
日本濑户内海(Seto Inland Sea)	鳗草	OC	697±67 μmol/g	[78]
菲律宾博利诺(Bolinao)	海菖蒲	OC	1431±187 μmol/g	[71]

a) “—”表示文献中无相关信息

海草惰性组分(木质素、纤维素和长链芳烃类物质), 这些高含量组分使沉积物具有高有机碳储存能力。同样, 西班牙利加特港(Portlligat Bay)沉积物有机质中所有酚类物质占比为46.9%±4.9%, 大部分有机质由大洋波喜荡草木质纤维素组织构成^[83]。除此之外, 黑碳也被视为惰性有机组分的一种, 存在于沿海受人类活动干扰影响较大的海草床中, 可通过化学热氧化和浓缩硝酸氧化法检测得到。马来西亚沙巴大学户外发展中心海草床区域中惰性黑碳占SOC的28%, 该地区受到周围城市土地开发的影响^[84]。黑碳含量在不同气候带海草床也呈现显著差异, 温带和热带海草床区域沉积物黑碳占比分别为18%和43%^[85]。

目前已用热重分析法、荧光光谱技术结合平行因子分析及固态¹³C核磁共振波谱法等技术手段定量分析海草植物体与碎屑、水体及沉积物中有机碳的活性和惰性成分及所占比例, 并对碳水化合物、纤维素、木质素等物质含量进行了研究。然而, 有机碳的组成含量存在海草物种种类、器官组织、气候带等方面的差异, 亟待对比研究。此外, 海草ROC的物质、分子组成及含量研究还很少, 缺乏对沉积物ROC的直接测定, 关于

ROC化学组成需进一步研究。

2 海草床有机碳的微生物转化过程

2.1 海草床微生物群落组成

微生物群落结构组成是决定海草床有机碳转化过程的关键, 也是认知海草床有机碳存储潜力的基础^[6]。在广泛应用高通量测序技术之前, 微生物群落组成的研究主要基于分离平板培养法和变性梯度凝胶电泳(de-naturing gradient gel electrophoresis, DGGE)指纹图谱法。随着技术突破及生物信息学的快速发展, 目前主要通过提取16SrRNA进行测序分析。不同区域海草微生物群落组成情况见表S1。热带海域中, 微生物主要分布类群为芽孢杆菌目(Bacillales)、弧菌目(Vibrionales)、黄杆菌目(Flavobacteriales)、梭菌目(Clostridiales)、脱硫杆菌目(Desulfobacterales)^[86,87]等; 温带则为酸微菌目(Acidimicrobiales)、硫发菌目(Thiotrichales)等^[88,89], 微生物群落组成存在显著地理差异。Zhang等人^[87]发现在热带海草床中, 海南陵水新村湾海草根际微生物以脱硫杆菌科(Desulfobacteraceae)和螺

旋杆菌科(Helicobacteraceae)为主,而海南琼海潭门则为弧菌科(Vibrionaceae)和白草科(Woeseiaceae)。这两个地区均以海菖蒲和泰来草为优势种,表明即使在同一气候带,不同生境决定了海草的微生物类群差异性。此外,同一片海草床内,不同区域中微生物群落组成差异也显著。例如,海南陵水新村湾水体中以黄杆菌目(Flavobacteriales)、红细菌目(Rhodobacterales)及未识别酸微菌纲(unidentified-Acidimicrobiia)为主,沉积物中微生物类群主要为弧菌目(Vibrionales)、梭菌目(Clostridiales)、交替单胞菌目(Alteromonadales)等^[22]。在同一海草床内,不同海草物种微生物群落组成相似,如佛罗里达霍比岛沿岸龟裂泰来草和丝状针叶草(*Syringodium filliforme*)的细菌群落组成均不存在显著差异性^[90]。除水平分布差异外,海草床沉积物中细菌的多样性及群落结构具有垂直分布特征,如变形杆菌、拟杆菌常分布于表层沉积物中,其丰度随沉积物深度的增加而降低^[91],而脱硫杆菌的相对丰度则随深度的增加而增加,与氧化还原状况有关。大多数研究表明沉积物中微生物丰度最高,水体及海草次之^[90]。

除细菌外,海草床也分布有丰富的真菌。Ettinger和Eisen^[92]通过培养基培养法得到鳗草的108株真菌分离株,这些菌株以子囊菌门(Ascomycota)为主,其余为担子菌门(Basidiomycota)和粘菌门(Mucoromycota),隶属于子囊菌门,座囊菌纲(Dothideomycetes)的枝孢菌属(*Cladosporium* sp.)和散囊菌纲(Eurotiomycetes)的青霉菌属(*Penicillium* sp.)属于广泛分布的栖息群。但由于公共数据库中缺乏来自海洋环境真菌序列的表示,人们对与海草相关的真菌群落较细菌了解较少,真菌在海草床有机碳的转化中也扮演了较重要的作用,亟须开展相关群落结构及与碳代谢相关基因表达的研究。

2.2 微生物对有机碳的转化

在陆地或海洋生态系统中,微生物都通过矿化/再矿化方式对有机碳进行直接利用^[81,93]。这种方式是微生物以有机碳为底物,以硫酸盐、硝酸盐等化合物作为电子受体,在高价态电子受体被还原成低价态形式时,底物被氧化生成CO₂^[93],包括有氧呼吸、甲烷产生和氧化、硝化反硝化、铁锰氧化物还原、硫酸盐还原等重要过程^[81]。硫酸盐还原是海草床有机碳矿化的重要路径,因为海草床沉积物细菌多以硫酸盐还原或硫化物氧化细菌类型为主^[11,87]。有研究表明脱硫球菌属

(*Desulfococcus*)细菌以硫酸盐、亚硫酸盐和硫代硫酸盐作为电子受体,可将不同的脂肪酸和醇完全氧化为CO₂^[94]。Trevathan-Tackett等人^[95]发现牟氏鳗草(*Zostera muelleri*)碎屑经硫酸杆菌科(Desulfobacteraceae)等还原菌分解,硫酸盐还原率可达到50 mmol m⁻² d⁻¹。微生物还可直接利用海洋初级生产者以DOC的形式释放的不稳定碳^[80],例如,沉积物中WSOC和SEC中的许多小分子物质可作为微生物的能源物质被直接代谢^[19,71]。除了上述碳利用路径,微生物还可通过胞外酶将海草碎屑与藻类中的非结构(蔗糖、果糖和淀粉等)和结构性碳水化合物(纤维素和木质素)水解为小分子的物质进行利用^[96]。例如,转化酶、木聚糖酶与纤维素酶、多酚氧化酶和过氧化物酶,可分别催化蔗糖、半纤维素及纤维素、木质素降解^[97],生成CO₂、H₂O、羟基自由基等小分子物质^[12],从而减少海草床活性与惰性有机碳存储。当然,有机碳存储与土壤酶活性并非单一的线性关系,微生物降解作用并非始终降低有机碳储量,微生物可以利用植物碎屑中的活性有机碳,并将其转化为稳定的土壤有机物,从而改变土壤有机碳库^[98]。澳洲波喜荡草的根或根状茎在老化过程中选择性腐烂或浸出,导致碳水化合物的损失和木质素的积累,最终加强了碳汇储存能力^[99]。

微生物以有机质作为营养和能源,根据对不同组成有机碳的利用差异特征,微生物主要可划分为 r -选择型微生物和 K -选择型微生物^[13]。其中 r -型微生物生长迅速,一般专性利用易分解不稳定碳源^[100];而 K -型微生物则生长较慢,可兼性利用活性碳源和惰性难降解碳源^[95]。 r -型微生物由于无法利用惰性碳源,在缺乏活性碳或者活性碳被耗尽后会处于休眠或死亡状态; K -型微生物则在充足惰性基质供应下会保持活跃,并且可与 r -型微生物共同竞争活性碳^[13]。这两种微生物由于营养物质需求的不同,可出现在有机质分解的不同阶段。如在植物有机碳分解过程中, r -型微生物在碎屑分解初始阶段占优势; K -型微生物则主要出现在酶促过程及稳定阶段^[95],整体呈现由 r -型微生物到 K -型微生物的演替特征。Trevathan-Tackett等人^[95]发现,在根茎/根组织分解浸出阶段, γ -变形菌与厌氧菌(Clostridiales、 δ -变形菌)种群丰富并伴有69%的碳水化合物损失,分解后期则向螺旋体和脱硫叠球菌属(*Desulfosarcina*)等其他 K -型厌氧菌转变。类似地,Liu等人^[101]发现,牟氏鳗草叶片分解中微生物群落呈现从 γ -、 α -变形菌向 δ -变形菌、疣微菌纲(Verrucomicrobiae)和厌氧绳菌纲

(Anaerolineae)转化的特征. 通常, 分解后期占优势的K-型微生物可分解海草的惰性纤维素和木质素成分, 这还需要更多的研究佐证. 总之, 海草床中的LOC与ROC含量会影响微生物的群落结构, 而微生物群落结构的变化又会影​​响有机碳转化过程, 二者协同耦合决定了有机碳储存.

关于微生物对有机碳的转化作用, 已有较多的胞外酶活性表征及矿化/再矿化作用的研究. 但是有机碳的成分与作用机制复杂, 仅通过酶活性表达无法获得活性与惰性组分的真实变化情况, 需要考虑其他的反映指标. 微生物的生态型(*r*-型微生物、*K*-型微生物)可以指示LOC与ROC的利用情况. 然而, 目前关于海草碎屑、水体中的微生物生态型演化的研究尚鲜见. 关于LOC与ROC组分、酶活性、微生物生态型演化的综合作用亟待深入研究.

3 富营养化对海草床有机碳组成和转化过程的影响

3.1 富营养化对海草床有机碳组成的影响

富营养化会改变海草床生态系统中主要初级生产者的群落结构, 表现为由海草向生长迅速的大型藻类、浮游植物及附生藻类的转变, 这种变化最终会影响有机碳的组成. Liu等人^[18]发现海南陵水新村湾海草床中, 高氮区域的大型藻类生物量($19.18 \pm 10.09 \text{ g/m}^2$)显著高于低氮区($3.59 \pm 2.99 \text{ g/m}^2$), 而泰来草和海菖蒲则在低氮区表现出更高的地上生物量及密度. 在生长有鳗草的加拿大新不伦瑞克海湾, 浮游植物及附生藻类生物量在富营养化条件下分别提高了1.5和40倍^[102]. 由于不同的植物类型, 其LOC和ROC的组成差异巨大^[24,38], 富营养化引起藻类的爆发, 降低了海草的生物量, 导致海草床初级生产者中ROC含量的下降. 大型藻类中蛋白质、可溶性碳水化合物及半纤维素含量所占干物质比例(48.38%~53.66%)高于海草(30.71%~32.22%), 但其纤维素比例(1%~8%)显著低于海草(>40%)^[24], 由海草到藻类群落结构的变化可能会导致海草床LOC与ROC的比例发生变化. 与此同时, 富营养化导致的藻类大量有机体及其碎屑通过分泌、分解和释放过程会改变海水中溶解有机质的组成, 改变水体中的LOC和ROC含量. 例如, 营养负荷促进藻类爆发, 藻类爆发释放出丰富的富含氮和磷的溶解有机物质^[22], 导致水体中LOC增加而ROC减少. 藻类等生产者碎屑

残体沉降进入沉积物中, 也会改变海草床沉积物LOC与ROC的组成. 如刚毛藻(*Cladophora* spp.)在分解过程中释放出大量非结构性碳水化合物和氨基酸, 显著提高了沉积物中SEC含量及SEC/SOC^[103]. 高LOC含量又会导致更多的MBC生成^[79], 因为这部分活性碳被利用并转化为细菌生物量. 富营养化导致SOC源主要为大型藻类及附生植物的海草床区域, 沉积物微生物量碳的含量增加了5~7倍^[18]. 但有研究表明, 在大型藻类多管藻(*Polysiphonia* spp.)碎屑添加分解实验中, 沉积物中活性组分的非结构性碳水化合物含量和组成并没有明显变化, 这可能是因为植物碎屑中的非结构性碳水化合物比沉积物中的大部分碳水化合物更不稳定, 更容易被细菌分解^[73]. 需要注意的是, 海草床有机碳对营养负荷的响应存在非线性和滞后性特征, 这意味着营养负荷不一定会削弱有机碳的储量, 或者在不同的生态系统中由于营养负荷阈值的差异可能也会导致有机碳对营养负荷产生不同的响应^[23,104].

3.2 富营养化对微生物转化过程的影响

微生物在有机碳储存和再矿化过程的平衡之间发挥着重要作用, 而营养物质输入会影响海草碎屑、水体、沉积物微生物群落结构. 如营养负荷对叶片低丰度微生物类群有显著的刺激作用, 使得叶碎屑分解过程中, α -变形杆菌、放线菌、纤维粘网菌(*Cytophagia*)的丰度增加^[95]; 水体中浮游细菌(酸性微生物、疣状微生物和微球菌)的相对丰度随营养水平的提高而增加^[22]. 同时, 营养负荷的增加也会引起沉积物中与硫、氮代谢相关细菌丰度的增加^[105], 包括环脂酸芽孢杆菌科(*Alicyclobacillaceae*)、厌氧绳菌科(*Anaerolineaceae*)、脱硫菌科(*Desulfobacteraceae*)等硫酸盐还原菌和固氮菌等^[87]. 从微生物生殖策略来看, 营养负荷的增加有利于表层沉积物中*r*-选择型微生物(γ -变形菌)丰度的提高^[86]. 除直接作用于微生物群落结构外, 富营养化还可通过调控微生物的活性改变有机碳转化. Liu等人^[10]发现, 富营养化导致海草床沉积物中与碳转化相关酶(包括 β -葡萄糖苷酶、转化酶和多酚氧化酶)的活性显著提高, 这意味着蔗糖、纤维素和木质素等有机碳的分解速率加快. 此外, López等人^[106]发现, 在地中海大洋波喜荡草的沉积物中, 细菌胞外酶如外分解蛋白酶(EPA)和外葡萄糖苷酶(EGA)的活性随着沉积物中无机磷酸盐浓度的增加而增加, 并且一年后沉积物中的有机含量显著下降了约33%. 除上述外, 富营养化也

会影响凋落物的营养质量(C:N),进而影响微生物的分解过程。凋落物的营养质量决定了微生物可利用的碳源与能源。有研究表明,在无机营养盐较高的生境中,海藻组织的营养含量(N%、P%)往往较高,元素比(C:N、C:P)往往较低^[107]。微生物更易分解低C:N的凋落物碎屑,其分解过程较快。

富营养化往往会诱导丰富的藻类爆发,丰富的营养盐以及诱导产生的大量活性碳可能会导致海草床发生“激发效应”(活性有机质输入导致难降解有机质矿化速率的改变),主要可分为正激发效应(有机质降解加速)和负激发效应(有机质降解减慢)^[108]。激发效应启动方向取决于有机质输入量,低碳输入通常引起轻微负激发效应或无启动,而高碳输入刺激强正激发效应^[109]。海草床富营养化伴随着大量活性碳输入,为微生物提供了足够的能量物质,促进正激发效应进行。该效应被视为削弱沉积物碳储存能力的过程之一,是受干扰的海草生态系统中促进有机碳转化的重要途径^[110]。激发效应的作用机制复杂,主要涉及微生物群落、外源物质及胞外酶的综合作用,但此类研究相对较少。有研究发现,富营养化海草床区域存在正激发效应,高营养区中可分解难降解化合物的K-型微生物丰度较低营养区的高,并且高营养区中惰性溶解有机碳的再矿化速率比低营养区的高,由此,正激发效应可削弱水体DOC对海草床长期碳固存的贡献潜力^[22]。外源物质藻类活性碳的添加可通过共代谢机制引发海草碎屑ROC再矿化,进而减少海草有机碳存储。Liu等人^[101]利用室内分解实验得到的添加高生物量藻类石莼组中牟氏鳃草碳剩余量比例(~32%)显著低于不加藻类组及添加低含量藻类组(~45%)的,并且木质素和脂质含量下降最明显。这可能是因为藻类LOC为海草微生物提供营养物质,促进了分解ROC酶的释放,最终导致海草碎屑有机碳分解。海草床富营养化带来的藻类碎屑可产生活性不同的有机碳(脂质、碳水化合物、蛋白质等),不同种类藻类所产生的不同形式或集合的碳底物所引发激发效应的机制更复杂。关于激发效应对海草床活性碳及惰性碳组成变化的影响及微生物相关基因的功能表达需进行深入研究^[108,110]。

富营养化对微生物转化过程的影响,往往是营养盐和其诱导产生的藻类的共同作用。但目前仅关注了营养盐或藻类的单独影响,而营养盐与藻类碳输入两种因素耦合对海草床有机碳微生物转化过程的影响如何,亟待深入研究。

4 展望

根据上述分析可知,尽管对海草床有机碳组成及转化过程有了较多的研究,但仍然有一些不足。结合目前国内外研究的热点,提出未来海草床有机碳组成与转化研究的方向。

(1) 开展海草床有机碳组分(活性碳与惰性碳)的研究。碳中和目标下,海草床作为蓝碳系统之一,其固碳成为研究的热点。海草有机碳根据活性可以分为LOC和ROC, LOC大部分为短期存储,而ROC能够实现长期存储,是决定海草床碳储存的关键。目前关于总有机碳含量测定的研究较多,而LOC和ROC的比例、组分、物质组成及含量的研究较少,尤其是ROC,非常少见。这使得生物地球化学领域中物质循环的研究受到限制。加强ROC研究有利于认识有机碳的稳定性,了解其存储能力。因此,未来需要进一步应用活性碳与惰性碳尤其是惰性碳的测定技术,以便评估海草床植物体、沉积物及水体的总固碳能力,完善海岸带“海草”蓝碳估算的方法学体系,为评估全球海草床有机碳存储的稳定性提供重要科学依据。

(2) 深入认知海草床微生物群落组成、功能及基因表达。微生物在有机碳转化过程中起调控作用。目前国际上已有很多关于海草床细菌群落结构与功能方面的研究,而真菌研究经常被忽视。事实上,真菌在碳循环中发挥着重要的作用,许多类型的真菌可以分泌与ROC分解相关的酶。例如,青霉菌属在内的大多数子囊菌门真菌能够产生木质素分解酶和丹宁酶,这些酶可以降解木质纤维素残基^[111]。另外,微生物转化有机碳受体内部表达基因的影响,如放线菌降解碳与淀粉降解基因 $amyA$ 有关;苯酚氧化酶基因在子囊菌门,主要是曲霉属(*Aspergillus*)在降解木质素过程中起主导^[112]。然而,真菌群落结构与基因表达方面的研究还很欠缺。随着基因组信息快速增加,更多的微生物被识别,其基因组也被完全测序,基于核糖体内部转录间隔区(internal transcribed spacer, ITS)和28S rRNA基因的高通量测序与GeoChip被用于真菌群落组成及基因表达的研究^[92,112]。因此,建议未来开展海草真菌群落的鉴别分析,探讨不同气候带、器官组织及海草种间的真菌分布特征与差异性,并从基因角度探讨碳的微生物转化,以了解这些微生物的作用及与海草相关的作用。这对于认知海草床有机碳存储的微生物影响机制具有重要意义。

(3) 探究富营养化对微生物群落及其相关胞外酶活性的影响机制. 关于营养负荷对微生物群落及胞外酶活性的影响已有较多研究^[10,22,106]. 然而, 目前缺乏营养负荷对二者共同影响机制的研究. 不同生态型微生物影响着酶的分泌释放, 特定酶对应一定的分解底物, 将微生物群落与酶活性研究结合起来, 可以揭示在富营养化条件下与碳转化相关的功能菌群以及在何种酶水解下起作用, 这为富营养化影响机制提供了更全面的研究途径.

(4) 加强有机物分解过程对营养负荷的响应, 以及营养盐与藻类对有机碳转化交互作用的研究. 无论是碎屑有机物还是SOC, 其分解速度均与营养负荷程度有关, 且影响机制较为复杂. 探讨植物凋落物分解、有

机质形成、沉积物有机碳分解过程对营养负荷的响应, 有利于深刻揭示有机碳的转化过程及碳贡献潜力. 值得注意的是, 关于营养负荷对海草床有机碳的影响, 往往是营养盐与藻类共同的作用, 但是关于二者的交互作用及主导者目前仍不清楚. 营养盐, 如硝酸盐与铵盐可被海草吸收转化为氨基酸, 在氨基酸形成过程中会不断消耗碳, 营养负荷的增加势必会影响海草组织的碳平衡, 导致海草组织碳储量的变化^[113]. 富营养化带来的藻类繁殖会引起光衰减, 降低海草生产力, 但在衰败淋溶期或长期微生物分解过程中又可供海草营养需求. 因此, 研究较长时间范围内在营养盐与藻类共同作用下海草的响应机制对评估海草碳汇损失量有重要意义, 为海岸带富营养化管理与控制提供数据支撑.

参考文献

- Fourqurean J W, Duarte C M, Kennedy H, et al. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nat Geosci*, 2012, 5: 505–509
- Macreadie P I, Anton A, Raven J A, et al. The future of blue carbon science. *Nat Commun*, 2019, 10: 3998
- Lavery P S, Mateo M Á, Serrano O, et al. Variability in the carbon storage of seagrass habitats and its implications for global estimates of blue carbon ecosystem service. *PLoS One*, 2013, 8: e73748
- Duarte C M, Dorte K J. Export from seagrass meadows contributes to marine carbon sequestration. *Front Mar Sci*, 2017, 4: 13
- Macreadie P I, Baird M E, Trevathan-Tackett S M, et al. Quantifying and modelling the carbon sequestration capacity of seagrass meadows—A critical assessment. *Mar Pollut Bull*, 2014, 83: 430–439
- Macreadie P I, Atwood T B, Seymour J R, et al. Vulnerability of seagrass blue carbon to microbial attack following exposure to warming and oxygen. *Sci Total Environ*, 2019, 686: 264–275
- Hicks C E. Sediment organic carbon pools and sources in a recently constructed mangrove and seagrass ecosystem. Master Dissertation. Gainesville: University of Florida, 2007
- Duarte C M, Kennedy H, Marbà N, et al. Assessing the capacity of seagrass meadows for carbon burial: Current limitations and future strategies. *Ocean Coast Manage*, 2013, 83: 32–38
- Garcias-Bonet N, Eguíluz V M, Díaz-Rúa R, et al. Host-association as major driver of microbiome structure and composition in Red Sea seagrass ecosystems. *Environ Microbiol*, 2020, 23: 2021–2034
- Liu S, Jiang Z, Wu Y, et al. Effects of nutrient load on microbial activities within a seagrass-dominated ecosystem: Implications of changes in seagrass blue carbon. *Mar Pollut Bull*, 2017, 117: 214–221
- Catarina C, Engelen A H, Rodrigo C, et al. Rhizosphere microbiomes of European seagrasses are selected by the plant, but are not species specific. *Front Microbiol*, 2016, 7: 440
- Arnosti C. Microbial extracellular enzymes and the marine carbon cycle. *Annu Rev Mar Sci*, 2011, 3: 401–425
- Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L. The priming effect of organic matter: A question of microbial competition? *Soil Biol Biochem*, 2003, 35: 837–843
- Waycott M, Duarte C M, Carruthers T J B, et al. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 12377–12381
- Burkholder J A M, Tomasko D A, Touchette B W. Seagrasses and eutrophication. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2007, 350: 46–72
- Macreadie P I, Hughes A R, Kimbro D L. Loss of ‘blue carbon’ from coastal salt marshes following habitat disturbance. *PLoS One*, 2013, 8: e69244
- Ralph P J, Durako M J, Enríquez S, et al. Impact of light limitation on seagrasses. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2007, 350: 176–193
- Liu S, Jiang Z, Zhang J, et al. Effect of nutrient enrichment on the source and composition of sediment organic carbon in tropical seagrass beds in the South China Sea. *Mar Pollut Bull*, 2016, 110: 274–280
- Liu S, Jiang Z, Zhang J, et al. Sediment microbes mediate the impact of nutrient loading on blue carbon sequestration by mixed seagrass meadows. *Sci Total Environ*, 2017, 599–600: 1479–1484

- 20 Kennedy H, Beggins J, Duarte C M, et al. Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints. *Glob Biogeochem Cycle*, 2010, 24: GB4026
- 21 Liu S, Trevathan-Tackett S M, Lewis C J E, et al. Beach-cast seagrass wrack contributes substantially to global greenhouse gas emissions. *J Environ Manage*, 2019, 231: 329–335
- 22 Liu S, Deng Y, Jiang Z, et al. Nutrient loading diminishes the dissolved organic carbon drawdown capacity of seagrass ecosystems. *Sci Total Environ*, 2020, 740: 140185
- 23 Jiang Z, Liu S, Zhang J, et al. Eutrophication indirectly reduced carbon sequestration in a tropical seagrass bed. *Plant Soil*, 2018, 426: 135–152
- 24 Trevathan-Tackett S M, Kelleway J, Macreadie P I, et al. Comparison of marine macrophytes for their contributions to blue carbon sequestration. *Ecology*, 2016, 96: 3034–3057
- 25 Duarte C M, Cebrián J. The fate of marine autotrophic production. *Limnol Oceanogr*, 1996, 41: 1758–1766
- 26 Klap V A, Hemminga M A, Boon J J. Retention of lignin in seagrasses: Angiosperms that returned to the sea. *Mar Ecol Prog Ser*, 2000, 194: 1–11
- 27 Burke M K, Dennison W C, Moore K A. Non-structural carbohydrate reserves of eelgrass *Zostera marina*. *Mar Ecol Prog Ser*, 1996, 137: 195–201
- 28 Kenworthy J W, Thayer G W. Production and decomposition of the roots and rhizomes of seagrasses, *Zostera Marina* and *Thalassia testudinum*, in temperate and subtropical marine ecosystems. *Bull Mar Sci*, 1984, 35: 364–379
- 29 Invers O, Kraemer G P, Pérez M, et al. Effects of nitrogen addition on nitrogen metabolism and carbon reserves in the temperate seagrass *Posidonia oceanica*. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2004, 303: 97–114
- 30 Bettaieb F, Khiari R, Dufresne A, et al. Nanofibrillar cellulose from *Posidonia oceanica*: Properties and morphological features. *Ind Crop Prod*, 2015, 72: 97–106
- 31 Longstaff B J, Loneragan N R, O'Donohue M J, et al. Effects of light deprivation on the survival and recovery of the seagrass *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1999, 234: 1–27
- 32 Lawler I R, Aragones L, Berding N, et al. Near-infrared reflectance spectroscopy is a rapid, cost-effective predictor of seagrass nutrients. *J Chem Ecol*, 2006, 32: 1353–1365
- 33 de los Santos C B, Brun F G, Onoda Y, et al. Leaf-fracture properties correlated with nutritional traits in nine Australian seagrass species: Implications for susceptibility to herbivory. *Mar Ecol Prog Ser*, 2012, 458: 89–102
- 34 Lee K S, Dunton K H. Effect of *in situ* light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* banks ex König. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1997, 210: 53–73
- 35 Liu S, Jiang Z, Zhou C, et al. Leaching of dissolved organic matter from seagrass leaf litter and its biogeochemical implications. *Acta Oceanol Sin*, 2018, 37: 84–90
- 36 Mackey P, Collier C J, Lavery P S. Effects of experimental reduction of light availability on the seagrass *Amphibolis griffithii*. *Mar Ecol Prog Ser*, 2007, 342: 117–126
- 37 Dawes C, Chan M, Chinn R, et al. Proximate composition, photosynthetic and respiratory responses of the seagrass *Halophila engelmannii* from Florida. *Aquat Bot*, 1987, 27: 195–201
- 38 Trevathan-Tackett S M, Macreadie P I, Sanderman J, et al. A global assessment of the chemical recalcitrance of seagrass tissues: Implications for long-term carbon sequestration. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 925
- 39 Krause-Jensen D, Duarte C M. Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration. *Nat Geosci*, 2016, 9: 737–742
- 40 Mateo M A, Cebrián J, Dunton K, et al. Carbon flux in seagrass ecosystems. In: Larkum A W, Orth R J, Duarte C M, eds. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Dordrecht: Springer, 2006. 159–192
- 41 Buchsbaum R, Valiela I, Swain T, et al. Available and refractory nitrogen in detritus of coastal vascular plants and macroalgae. *Mar Ecol Prog Ser*, 1991, 72: 131–143
- 42 Kristensen E. Characterization of biogenic organic matter by stepwise thermogravimetry (STG). *Biogeochemistry*, 1990, 9: 135–159
- 43 Kristensen E. Decomposition of macroalgae, vascular plants and sediment detritus in seawater: Use of stepwise thermogravimetry. *Biogeochemistry*, 1994, 26: 1–24
- 44 Barrón C, Duarte C M. Dissolved organic matter release in a *Posidonia oceanica* meadow. *Mar Ecol Prog Ser*, 2009, 374: 75–84
- 45 Du J, Chen Z, Xie M, et al. Analysis of organic carbon sources in tropical seagrass fish: A case study of the east coast of Hainan Province. *Mar Biol Res*, 2019, 15: 513–522
- 46 Holmer M, Duarte C M, Boschker H, et al. Carbon cycling and bacterial carbon sources in pristine and impacted Mediterranean seagrass sediments. *Aquat Microb Ecol*, 2004, 36: 227–237
- 47 Egea L G, Jiménez-Ramos R, Hernández I, et al. Differential effects of nutrient enrichment on carbon metabolism and dissolved organic carbon (DOC) fluxes in macrophytic benthic communities. *Mar Environ Res*, 2020, 162: 105179
- 48 Watanabe K, Kuwae T. How organic carbon derived from multiple sources contributes to carbon sequestration processes in a shallow coastal

- system? *Glob Change Biol*, 2015, 21: 2612–2623
- 49 Akhand A, Watanabe K, Chanda A, et al. Lateral carbon fluxes and CO₂ evasion from a subtropical mangrove-seagrass-coral continuum. *Sci Total Environ*, 2020, 752: 142190
- 50 Ya C, Anderson W, Jaffè R. Assessing dissolved organic matter dynamics and source strengths in a subtropical estuary: Application of stable carbon isotopes and optical properties. *Cont Shelf Res*, 2015, 92: 98–107
- 51 Maher D, Eyre B D. Insights into estuarine benthic dissolved organic carbon (DOC) dynamics using $\delta^{13}\text{C}$ -DOC values, phospholipid fatty acids and dissolved organic nutrient fluxes. *Geochim Cosmochim Acta*, 2011, 75: 1889–1902
- 52 Maie N, Parish K J, Watanabe A, et al. Chemical characteristics of dissolved organic nitrogen in an oligotrophic subtropical coastal ecosystem. *Geochim Cosmochim Acta*, 2006, 70: 4491–4506
- 53 Maie N, Yang C, Miyoshi T, et al. Chemical characteristics of dissolved organic matter in an oligotrophic subtropical wetland/estuarine. *Limnol Oceanogr*, 2005, 50: 23–35
- 54 Velimirov B. DOC dynamics in a Mediterranean seagrass system. *Mar Ecol Prog Ser*, 1986, 28: 21–41
- 55 González-Benítez N, García-Corral L, Morán X, et al. Drivers of microbial carbon fluxes variability in two oligotrophic Mediterranean coastal systems. *Sci Rep*, 2019, 9: 17669
- 56 Alsaffar Z, Pearman J K, Cúrdia J, et al. The role of seagrass vegetation and local environmental conditions in shaping benthic bacterial and macroinvertebrate communities in a tropical coastal lagoon. *Sci Rep*, 2020, 10: 13550
- 57 Iuculano F, Duarte C M, Otero J, et al. *Posidonia oceanica* as a source of chromophoric dissolved organic matter for the oligotrophic NW Mediterranean coast. *J Mar Sci Eng*, 2020, 8: 911
- 58 Ziegler S, Kaiser E, Benner R. Dynamics of dissolved organic carbon, nitrogen and phosphorus in a seagrass meadow of Laguna Madre, Texas. *Bull Mar Sci*, 2004, 75: 391–407
- 59 Apostolaki E T, Holmer M, Marbà N, et al. Metabolic imbalance in coastal vegetated (*Posidonia oceanica*) and unvegetated benthic ecosystems. *Ecosystems*, 2010, 13: 459–471
- 60 Suzuki Y, Fujii M, Casareto B E, et al. CO₂ sequestration and fate of organic matters within seagrass (*Zostera marina*) ecosystem. *J Chem Eng Jpn*, 2003, 36: 417–427
- 61 Cawley K M, Ding Y, Fourqurean J, et al. Characterising the sources and fate of dissolved organic matter in Shark Bay, Australia: A preliminary study using optical properties and stable carbon isotopes. *Mar Freshw Res*, 2012, 63: 1098–1107
- 62 Lønborg C, Baltar F, Carreira C, et al. Dissolved organic carbon source influences tropical coastal heterotrophic bacterioplankton response to experimental warming. *Front Microbiol*, 2019, 10: 2807
- 63 Ziegler S, Benner R. Effects of solar radiation on dissolved organic matter cycling in a subtropical seagrass meadow. *Limnol Oceanogr*, 2000, 45: 257–266
- 64 Wu Y C, Jiang Z Z, Liu S L, et al. Distribution, sources and photodegradation characteristics of chromophoric dissolved organic matter (CDOM) in seagrass bed ecosystem of Xincun Bay, Hainan Island (in Chinese). *Chin J Ecol*, 2015, 34: 2187–2194 [吴云超, 江志坚, 刘松林, 等. 海南陵水新村湾海草床生态系统有色溶解有机物的分布、来源及光降解特性. *生态学杂志*, 2015, 34: 2187–2194]
- 65 Ogawa H, Tanoue E. Dissolved organic matter in oceanic waters. *J Oceanogr*, 2003, 59: 129–147
- 66 Opsahl S, Benner R. Decomposition of senescent blades of the seagrass *Halodule wrightii* in a subtropical lagoon. *Mar Ecol Prog Ser*, 1993, 94: 191–205
- 67 Chen J, Li H, Zhang Z, et al. DOC dynamics and bacterial community succession during long-term degradation of *Ulva prolifera* and their implications for the legacy effect of green tides on refractory DOC pool in seawater. *Water Res*, 2020, 185: 116268
- 68 Jørgensen L, Stedmon C A, Granskog M A, et al. Tracing the long-term microbial production of recalcitrant fluorescent dissolved organic matter in seawater. *Geophys Res Lett*, 2014, 41: 2481–2488
- 69 Serrano O, Rozaimi M, Lavery P S, et al. Organic chemistry insights for the exceptional soil carbon storage of the seagrass *Posidonia australis*. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2020, 237: 106662
- 70 Danovaro R. Detritus-Bacteria-Meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW Mediterranean. *Mar Biol*, 1996, 127: 1–13
- 71 Kennedy H, Gacia E, Kennedy D P, et al. Organic carbon sources to SE Asian coastal sediments. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2004, 60: 59–68
- 72 Bianchi T S, Argyrou M, Chippett H F. Contribution of vascular-plant carbon to surface sediments across the coastal margin of Cyprus (eastern Mediterranean). *Org Geochem*, 1999, 30: 287–297
- 73 Vichkovitten T, Holmer M. Contribution of plant carbohydrates to sedimentary carbon mineralization. *Org Geochem*, 2004, 35: 1053–1066
- 74 Reidenbach M A, Timmerman R. Interactive effects of seagrass and the microphytobenthos on sediment suspension within shallow coastal bays. *Estuaries Coasts*, 2019, 42: 2038–2053
- 75 Pusceddu A, Dell’Anno A, Danovaro R, et al. Enzymatically hydrolyzable protein and carbohydrate sedimentary pools as indicators of the trophic

- state of detritus sink systems: A case study in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuaries*, 2003, 26: 641–650
- 76 Tselepidis A, Polychronaki T, Marralle D, et al. Organic matter composition of the continental shelf and bathyal sediments of the Cretan Sea (NE Mediterranean). *Prog Oceanogr*, 2000, 46: 311–344
 - 77 Boschker H, Wielemaker A, Schaub B, et al. Limited coupling of macrophyte production and bacterial carbon cycling in the sediments of *Zostera* spp. meadows. *Mar Ecol Prog Ser*, 2000, 203: 181–189
 - 78 Miyajima T, Hori M, Hamaguchi M, et al. Geophysical constraints for organic carbon sequestration capacity of *Zostera marina* seagrass meadows and surrounding habitats. *Limnol Oceanogr*, 2017, 62: 954–972
 - 79 Dodla S K, Wang J J, Delaune R D. Characterization of labile organic carbon in coastal wetland soils of the Mississippi River deltaic plain: Relationships to carbon functionalities. *Sci Total Environ*, 2012, 435–436: 151–158
 - 80 Lian Z, Jiang Z, Huang X, et al. Labile and recalcitrant sediment organic carbon pools in the Pearl River Estuary, southern China. *Sci Total Environ*, 2018, 640–641: 1302–1311
 - 81 Zhu M X, Shi X N, Yang G P, et al. Relative contributions of various early diagenetic pathways to mineralization of organic matter in marine sediments: An overview (in Chinese). *Adv Earth Sci*, 2011, 26: 355–364 [朱茂旭, 史晓宁, 杨桂朋, 等. 海洋沉积物中有机质早期成岩矿化路径及其相对贡献. *地球科学进展*, 2011, 26: 355–364]
 - 82 Xie J Y, Meng H S, Jiao H, et al. Effects of fertilization regimes on organic carbon and total nitrogen in labile and recalcitrant fractions of reclaimed soils (in Chinese). *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, 25: 1113–1121 [谢钧宇, 孟会生, 焦欢, 等. 施肥对复垦土壤中活性和难降解碳氮组分的影响. *应用与环境生物学报*, 2019, 25: 1113–1121]
 - 83 Pja B, Jka C, Jcfm D, et al. Cover loss in a seagrass *Posidonia oceanica* meadow accelerates soil organic matter turnover and alters soil prokaryotic communities. *Org Geochem*, 2020, 151: 104140
 - 84 Gallagher J B, Chuan C H, Yap T K, et al. Carbon stocks of coastal seagrass in Southeast Asia may be far lower than anticipated when accounting for black carbon. *Biol Lett*, 2019, 15: 20180745
 - 85 Chew S T, Gallagher J B. Accounting for black carbon lowers estimates of blue carbon storage services. *Sci Rep*, 2018, 8: 2553
 - 86 Liu S, Jiang Z, Deng Y, et al. Effects of nutrient loading on sediment bacterial and pathogen communities within seagrass meadows. *MicrobiologyOpen*, 2018, 7: e00600
 - 87 Zhang X, Zhao C, Yu S, et al. Rhizosphere microbial community structure is selected by habitat but not plant species in two tropical seagrass beds. *Front Microbiol*, 2020, 11: 161
 - 88 Liu P Y, Zhang H Q, Chen L, et al. Rhizosphere microbial community structure and function of *Zostera japonica* in the distribution area of seagrass beds in the Yellow Sea and Bohai Sea (in Chinese). *Acta Microbiol Sin*, 2019, 59: 1484–1499 [刘鹏远, 张海坤, 陈琳, 等. 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. *微生物学报*, 2019, 59: 1484–1499]
 - 89 Cleary D, Coelho F, Oliveira V, et al. Sediment depth and habitat as predictors of the diversity and composition of sediment bacterial communities in an inter-tidal estuarine environment. *Mar Ecol-Evol Persp*, 2017, 38: 1–15
 - 90 Ugarelli K, Laas P, Stingl U. The microbial communities of leaves and roots associated with turtle grass (*Thalassia testudinum*) and manatee grass (*Syringodium filiforme*) are distinct from seawater and sediment communities, but are similar between species and sampling sites. *Microorganisms*, 2019, 7: 4
 - 91 Wu P, Xiong X, Xu Z, et al. Bacterial communities in the rhizospheres of three mangrove tree species from Beilun Estuary, China. *PLoS One*, 2016, 11: e0164082
 - 92 Ettinger C L, Eisen J A. Fungi, bacteria and oomycota opportunistically isolated from the seagrass, *Zostera marina*. *PLoS One*, 2020, 15: e0236135
 - 93 Yao P, Guo Z G, Yu Z G. Remineralization of sedimentary organic carbon in river dominated ocean margins (in Chinese). *Acta Oceanol Sin*, 2014, 36: 23–32 [姚鹏, 郭志刚, 于志刚. 大河影响下的陆架边缘海沉积有机碳的再矿化作用. *海洋学报*, 2014, 36: 23–32]
 - 94 Brysch K, Schneider C, Fuchs G, et al. Lithoautotrophic growth of sulfate-reducing bacteria, and description of *Desulfobacterium autotrophicum* gen. nov., sp. nov.. *Arch Microbiol*, 1987, 148: 264–274
 - 95 Trevathan-Tackett S M, Seymour J R, Nielsen D A, et al. Sediment anoxia limits microbial-driven seagrass carbon remineralization under warming conditions. *FEMS Microbiol Ecol*, 2017, 93: fix033
 - 96 Liu S L, Jiang Z J, Zhang J P, et al. Characteristics of key enzyme activities influencing sediment organic carbon transformation and their response to the nutrient loading in seagrass bed of Xincun Bay, Hainan Island (in Chinese). *Mar Environ Sci*, 2017, 36: 1–7 [刘松林, 江志坚, 张景平, 等. 海南陵水新村湾海草床沉积物影响有机碳转化的主要酶活性特征及其对营养负荷的响应. *海洋环境科学*, 2017, 36: 1–7]
 - 97 Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecol Lett*, 2008, 11: 1252–1264
 - 98 Cotrufo M F, Wallenstein M D, Boot C M, et al. The microbial efficiency-matrix stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Glob Change Biol*, 2013, 19: 988–995
 - 99 Kaal J, Serrano O, Cortizas A M, et al. Millennial-scale changes in the molecular composition of *Posidonia australis* seagrass deposits:

- Implications for blue carbon sequestration. [Org Geochem](#), 2019, 137: 103898
- 100 Fierer N, Bradford M A, Jackson R B. Toward an ecological classification of soil bacteria. [Ecology](#), 2007, 88: 1354–1364
 - 101 Liu S, Trevathan-Tackett S M, Lewis C J E, et al. Macroalgal blooms trigger the breakdown of seagrass blue carbon. [Environ Sci Technol](#), 2020, 54: 14750–14760
 - 102 Schmidt A L, Wysmyk J K C, Craig S E, et al. Regional-scale effects of eutrophication on ecosystem structure and services of seagrass beds. [Limnol Oceanogr](#), 2012, 57: 1389–1402
 - 103 Liu S, Jiang Z, Wu Y, et al. Macroalgae bloom decay decreases the sediment organic carbon sequestration potential in tropical seagrass meadows of the South China Sea. [Mar Pollut Bull](#), 2019, 138: 598–603
 - 104 Qin L Z, Suonan Z, Kim S H, et al. Growth and reproductive responses of the seagrass *Zostera marina* to sediment nutrient enrichment. *Ices J Mar Sci*, 2021, 78: 1160–1173
 - 105 Wang L, Tomas F, Mueller R S. Nutrient enrichment increases size of *Zostera marina* shoots and enriches for sulfur and nitrogen cycling bacteria in root-associated microbiomes. [FEMS Microbiol Ecol](#), 2020, 96: fiae129
 - 106 López N, Duarte C M, Vallespinós F, et al. The effect of nutrient additions on bacterial activity in seagrass (*Posidonia oceanica*) sediments. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1998, 224: 155–166
 - 107 Velthuis M, van Deelen E, van Donk E, et al. Impact of temperature and nutrients on carbon: Nutrient tissue stoichiometry of submerged aquatic plants: An experiment and meta-analysis. [Front Plant Sci](#), 2017, 8: 655
 - 108 Guenet B, Danger M, Abbadie L, et al. Priming effect: Bridging the gap between terrestrial and aquatic ecology. [Ecology](#), 2010, 91: 2850–2861
 - 109 Liu X J A, Sun J, Mau R L, et al. Labile carbon input determines the direction and magnitude of the priming effect. [Appl Soil Ecol](#), 2017, 109: 7–13
 - 110 Trevathan-Tackett S M, Thomson A C G, Ralph P J, et al. Fresh carbon inputs to seagrass sediments induce variable microbial priming responses. [Sci Total Environ](#), 2018, 621: 663–669
 - 111 Panno L, Bruno M, Voyron S, et al. Diversity, ecological role and potential biotechnological applications of marine fungi associated to the seagrass *Posidonia oceanica*. [New Biotechnol](#), 2013, 30: 685–694
 - 112 Zhao L, Liu Y, Wang Z, et al. Bacteria and fungi differentially contribute to carbon and nitrogen cycles during biological soil crust succession in arid ecosystems. [Plant Soil](#), 2020, 447: 379–392
 - 113 Han Q, Soissons L M, Bouma T J, et al. Combined nutrient and macroalgae loads lead to response in seagrass indicator properties. [Mar Pollut Bull](#), 2016, 106: 174–182

补充材料

表S1 世界不同地区微生物群落结构

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “海草床有机碳组成与微生物转化及其对富营养化的响应”

Organic carbon composition and microbial transformation of seagrass meadow and its responses to eutrophication

Hongxue Luo^{1,2,3}, Songlin Liu^{1,2,3*}, Zhijian Jiang^{1,2,3}, Yunchao Wu^{1,2,3} & Xiaoping Huang^{1,2,3*}

¹ Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China;

² College of Earth and Planetary Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

³ Hainan Key Laboratory of Tropical Marine Biotechnology, Sanya Institute of Oceanography, South China Sea Institute of Oceanology, Sanya 572100, China

* Corresponding authors, E-mail: liusonglin@scsio.ac.cn; xphuang@scsio.ac.cn

Carbon neutrality is an important concept in global climate change governance. Seagrass beds rank among the most productive autotrophic ecosystems on the planet, and are receiving increasing attention as globally-significant hotspots of organic carbon (“blue carbon”) sequestration. The blue carbon stored in seagrass beds has important implications for climate change mitigation. The protection of seagrass beds will also protect their organic carbon sequestration potential, consequently helping to achieve the goal of carbon neutrality. Unfortunately, about 29% of the world’s seagrass beds have been destroyed, with a loss rate of 7% a⁻¹ since 1990, mostly due to eutrophication. The organic carbon sequestration potential of seagrass beds could be influenced by the subsequent changes in organic carbon composition, and microbial transformation processes. We systematically reviewed the relevant local and international research to summarize the composition and microbial transformation of organic carbon and its responses to eutrophication. Organic carbon is present in various forms in seagrass beds, and can be roughly divided into primary producer living biomass carbon, litter organic carbon, water organic carbon, and sediment organic carbon according to its storage area. Organic carbon can also be divided into labile organic carbon (LOC), which is susceptible to microbial decomposition, and recalcitrant organic carbon (ROC), which is resistant to microbial decomposition. The total ROC (cellulose and lignin) content in seagrass is present in the range of 153–561 mg/g, and accounts for more than 28.7% of the organic carbon in the seagrass plants. The ROC content of seagrass plants is affected by the species, morphology, tissue and organ types, and climatic zones. In the water column, color dissolved organic matter (CDOM) and neutral sugars are indicators of LOC, while the lignin phenol and humic-like fractions of fluorescent dissolved organic matter (FDOM) are potential tracers of ROC. The DOM in water can be divided into dissolved organic carbon (DOC), dissolved organic nitrogen (DON), and dissolved organic phosphorus (DOP). The DOC/DON and DOC/DOP ratios are used to reflect DOC lability and microbial bioavailability, with high DON and DOP concentrations indicating high DOC lability. In sediments, extractable organic carbon and microbial biomass carbon are important indicators of LOC, while aromatic hydrocarbons and alkanes are indicative of recalcitrant components. There are significant differences in the sediment organic carbon contents of temperate and tropical regions. Microorganisms play a vital role in the transformation of organic carbon. There are geographic differences in microbial composition, which are mainly influenced by the available habitats and climate zones, but there are no differences between seagrass species within a fine-scale seagrass bed. Different microorganisms have different decomposition capacities. *R*-strategist microbes, including Clostridiales and Gammaproteobacteria, are able to rapidly decompose LOC, while *k*-strategists, such as Verrucomicrobiae and Anaerolineae, can break down the more recalcitrant compounds. There is a succession of *r*- to *k*-strategists microbes during the decomposition of fresh organic matter (including fresh seagrass litter, DOC, and SOC). Eutrophication may lead to the transformation of the community structure of primary producers in seagrass beds from seagrass to macroalgae, which will increase the input of labile carbon. This consequently causes an increase in LOC in the plant biomass, water column, and sediments, but a decrease in ROC. The nutrient loading can affect the microbial community structure and enzyme activity, which will affect the microbial transformation of organic carbon. Furthermore, nutrient and LOC inputs may induce a “priming effect” that promotes the remineralization of stored organic carbon. Several future research directions for determining the transformation of seagrass beds and their organic carbon were proposed. (1) Extensive studies of the organic carbon components (LOC and ROC) in seagrass beds are required. (2) There is a need to better understand the composition, function, and gene expression of microbial communities in seagrass beds. (3) The eutrophication mechanisms in microbial communities and the related extracellular enzyme activities need to be determined. (4) The response of the organic matter decomposition process to nutrient loading and the interaction of nutrients and algae need to be studied. There is also a need to strengthen local research on the carbon storage potential of seagrass beds to mitigate global climate change and provide theoretical support for achieving carbon neutrality.

seagrass meadow, labile organic carbon, recalcitrant organic carbon, microbial transformation, eutrophication

doi: [10.1360/TB-2021-0685](https://doi.org/10.1360/TB-2021-0685)