

胡晓娟, 赵秀, 杨宇峰, 等. 大型海藻龙须菜 (*Gracilaria lemaneiformis*) 藻段凋落分解对环境的影响及细菌群落演替特征[J]. 海洋学报, 2023, 45(8): 130–142, doi:10.12284/hyxb2023102

Hu Xiaojuan, Zhao Xiu, Yang Yufeng, et al. Effects of litter decomposition of *Gracilaria lemaneiformis* segments on environment and its succession characteristics of bacterial community[J]. Haiyang Xuebao, 2023, 45(8): 130–142, doi:10.12284/hyxb2023102

大型海藻龙须菜 (*Gracilaria lemaneiformis*) 藻段凋落分解对环境的影响及细菌群落演替特征

胡晓娟¹, 赵秀^{1,2}, 杨宇峰^{2,3*}, 曹煜成^{1,3*}

(1. 中国水产科学研究院南海水产研究所 农业农村部南海渔业资源开发利用重点实验室/广东省渔业生态环境重点实验室, 广东 广州 510300; 2. 暨南大学 水生生物研究所, 广东 广州 510632; 3. 南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海), 广东 珠海 519082)

摘要: 为解析大型海藻龙须菜 (*Gracilaria lemaneiformis*) 阴干藻段凋落分解对环境的影响及细菌群落演替规律, 本文通过室内模拟凋落实验, 分析了龙须菜凋落物分解过程中营养盐含量变化及藻体、水体、沉积物细菌群落结构特征。结果发现, 龙须菜阴干藻段在较短时间内迅速凋落分解, 50 d 时, 藻体分解率达到 83.5%。凋落过程中, 水体总有机碳、总氮、总磷的含量分别较初始时升高了 241.2%、229.8% 和 101.3%。水体溶解氧含量从初始的 1.87 mg/L 降至第 50 天的 0.32 mg/L, 降幅达 82.9%。凋落过程中, 龙须菜藻体附着细菌数量维持在 10^7 copy/g。凋落物藻体附着细菌丰富度与多样性在凋落分解过程中持续升高。优势菌群结构变化受水体总有机碳、总氮、总磷和溶解氧含量影响显著, 其中浮霉菌门、螺旋体门、厚壁菌门、 δ -变形菌相对丰度不断上升, 拟杆菌门、 α -变形菌、 γ -变形菌相对丰度不断下降。凋落过程中, 凋落物藻体附着细菌中与代谢相关的功能基因丰度持续下降。结果表明, 龙须菜藻体凋落会导致水体营养盐浓度升高, 浮霉菌门、螺旋体门、厚壁菌门、 δ -变形菌等细菌对龙须菜的凋落分解具有重要作用。

关键词: 龙须菜; 凋落; 环境因子; 细菌群落

中图分类号: P735; Q949.29

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2023)08-0130-13

1 引言

大型海藻是指分布在潮间带及潮下带, 形态较大, 可肉眼观察并分辨其个体形态结构, 且大多具有假根、假茎或假叶形态特征的藻类^[1]。大型海藻不仅具有食品^[2]、工业用品^[3]、医用材料及药源^[4]、饲料^[5]等经济价值, 还具有固碳增汇、吸收水体氮、磷^[6-7]等生态效益。

海藻的生长可成为吸收水体营养的“汇”, 而海藻凋落则会成为释放水体营养的“源”^[8]。海藻栽培和收获过程中由于藻体衰败、风浪、鱼类啃食、藻体收获掉落等原因可能导致藻体脱落分解, 对海洋环境造成影响^[9-10]。一方面, 凋落前的大型海藻从水体中吸收了大量碳、氮、磷, 而凋落后在较短时间内分解释放富集的碳、氮、磷, 会引起水体富营养化或导致沉积

收稿日期: 2022-12-05; 修订日期: 2023-04-03。

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(41977268); 南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海)创新团队建设项目(31102211); 中国水产科学研究院基本科研业务费(2020TD54); 中国水产科学研究院南海水产研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费(2021SD08); 国家现代农业产业技术体系项目(CARS-48)。

作者简介: 胡晓娟(1984—), 女, 湖南省沅陵县人, 副研究员, 研究方向为养殖微生物生态调控。E-mail: xinr129@163.com

* **通信作者:** 杨宇峰, 教授, 研究方向为海洋环境与水生生物学。E-mail: tyf@jnu.edu.cn; 曹煜成, 研究员, 研究方向为水产健康养殖与环境调控。E-mail: cyc_715@163.com

物中有机质的积累^[11]。王云祥等^[12]研究了江篱脱落物对上覆水水质的影响,发现海藻脱落物分解后导致水体氮、磷浓度上升,可能引起水体富营养化和有害藻华的暴发。戴晓娟等^[13]研究发现,干龙须菜(*Gracilaria lemaneiformis*)凋落过程中,水体总氮、总磷浓度分别较对照组上升了161.78%和759.93%。另一方面,这些凋落物分解后继续参与海洋养分循环,为海洋异氧微生物提供能量来源。刘雨蒙等^[14]认为,大型海藻凋落物分解为海藻有机、无机碎屑,参与海藻场碳、氮等养分循环,对维持海藻场较高的净初级生产力有着重要作用。

如上所述,微生物是海藻凋落分解过程的重要参与者^[10]。海藻场中的微生物将脱落的大型海藻分解为海藻有机、无机碎屑,参与海藻场碳、氮等营养元素的物质循环^[14],这些物质不仅能够通过生物体自身或者其他途径传递到水体,进而影响水质,还可作为营养物质提供给沉积物中的微生物,影响微生物的种类和数量^[15]。王晓妍^[16]研究认为,变形菌门(Proteobacteria)的脱硫弧菌属(*Desulfovibrio*)是江篱属大型海藻龙须菜和菊花心江篱(*Gracilaria lichenoides*)凋落物附着细菌的优势属。当凋落物分解环境相似时,不同种大型海藻凋落物附着细菌的 α -多样性和群落复杂性表现出相同的趋势。

龙须菜是我国人工栽培的大型海藻之一^[17],具有重要的经济、环境和社会效益^[6,18]。刘之威等^[19]研究表明,龙须菜规模栽培能有效去除氮磷营养盐,防治海洋富营养化;提高栽培区域的pH和溶解氧含量,有利于防治海洋酸化和低氧问题;降低浮游植物密度,抑制有害藻华的发生。已有的研究多关注龙须菜生长栽培期的生态环境效应^[20-21],而对龙须菜凋落分解生态过程的研究较少,目前只知道藻体凋落过程中会引起水体氮磷营养浓度的大幅升高,但微生物作为重要的分解者,在其凋落分解过程中的演替与功能少见报道。本文采用凋落物袋法,研究了龙须菜藻段凋落分解过程中环境因子的变化和细菌群落演替特征,以期了解微生物在大型海藻龙须菜凋落过程中的作用,评测藻体凋落过程对近海环境的影响提供数据支持。

2 材料与方法

2.1 实验材料

大型海藻龙须菜于2021年11月采自广东省汕头市南澳县龙须菜栽培区,将龙须菜剪碎成3 cm左右藻段后于室内阴干3 d备用。实验用水为经三级沙滤池过滤的深圳大亚湾海域海水,实验初始所用过滤海

水的水温为(18.34 ± 0.09) $^{\circ}\text{C}$,盐度为 29.73 ± 0.02 ,pH为 7.74 ± 0.08 。实验用沉积物采自中国科学院南海海洋研究所大亚湾海洋生物综合实验站废弃养殖池塘表层沉积物,清除沉积物中的杂物,充分混合均匀后使用。初始所用沉积物的总碳、总氮和总磷含量分别为(61.52 ± 0.78)mg/g、(7.33 ± 0.10)mg/g、(0.82 ± 0.01)mg/g。本研究于2021年12月至2022年2月在中国科学院南海海洋研究所大亚湾海洋生物综合实验站开展。

2.2 实验设计

本研究采用凋落物袋法,设置对照组和龙须菜组。根据实验设计,对照组于第0天和第50天取样时间取样,共2个取样点,设6个平行,每次随机取3个平行样;龙须菜组设计5个取样时间点,共设15个平行,每次随机取3个平行样。龙须菜组在每个10 L的黑色塑料桶内投加密度为12 g/L的龙须菜藻段,平均分装入2个孔径为1 mm的尼龙凋落物网袋(长 \times 宽=20 cm \times 20 cm)。将凋落物袋沉入装有8.5 L过滤海水的塑料黑桶,沉积物厚度为3 cm左右,使用黑色塑料桶盖将桶遮光,模拟海底黑暗环境。

根据龙须菜藻段的凋落分解情况,于第0天、第5天、第20天、第35天、第50天在龙须菜组取样,于第0天和第50天在对照组采集沉积物样品。每次取样时,原位测定水体盐度、溶解氧含量、水温、pH等理化指标。用已灭菌的取样瓶在水面以下约20 cm处采集水样,取样后用0.2 μm Millipore GTTP滤膜过滤500 mL水样用于细菌群落结构分析,15 mL水样装入无菌离心管用于细菌数量测定,500 mL水样装入聚乙烯瓶用于水体总氮、总磷和总有机碳含量测定。使用已灭菌的金属镊子取两个凋落物袋,分别装入无菌取样袋。其中1个凋落物样品用于测定龙须菜分解率与藻体碳、氮、磷含量变化,1个凋落物样品用于检测凋落物藻体附着细菌数量及菌群结构。使用已灭菌的烧杯采集表层沉积物样品,取50 g沉积物样品装入无菌离心管用于细菌数量和群落结构分析,取500 g沉积物样装入取样袋用于总氮、总碳和总磷含量测定。所有样品于4 $^{\circ}\text{C}$ 保存并尽快带回实验室测定。

2.3 环境因子测定

用YSI 556多参数水质分析仪测定水温、溶解氧含量和盐度,用pH计测定水体pH,依据《海洋调查规范》(GB/T 12763.4-2007)和《海洋监测规范》(GB 17378.4-2007)测定水体总氮、总磷和总有机碳含量。采用电感耦合等离子体发射光谱仪(英国,Thermo Scientific, iCAP 7000 SERIES)测定沉积物总磷

含量,采用有机元素分析仪(德国,Elementar, vario EL cube)测定沉积物总氮和总碳含量。

2.4 藻体指标检测

龙须菜藻体干重采用 65℃ 烘干至恒重,干燥冷却后于分析天平测定。采用电感耦合等离子体发射光谱仪(英国,Thermo Scientific, iCAP 7000 SERIES)测定藻体总磷含量,采用有机元素分析仪(德国,Elementar, vario EL cube)测定藻体总氮和总碳含量^[22]。

2.5 细菌群落结构分析

分别取 5~10 g 龙须菜凋落物,采用 50 W 功率超声洗脱 1.5 min,洗脱液备用。使用德国 QIAGEN 公司的 DNA 提取试剂盒和厦门智汇联丰生物科技有限公司的细菌数量检测试剂盒,采用聚合酶链式反应(Polymerase Chain Reaction, PCR)结合荧光探针技术,测定水体、沉积物及龙须菜凋落物藻体附着细菌总数^[23]。PCR 扩增反应参数设置为:95℃ 2 min;而后 94℃ 10 s,60℃ 30 s,共 40 个循环。根据标准曲线,可定量检测出每毫升水样、每毫克沉积物和龙须菜凋落物所含的细菌数。

水体、沉积物、龙须菜凋落物藻体附着微生物群落组成由明科生物技术(杭州)有限公司进行高通量测序分析。选择 16S rDNA 的 V4-V5 区为扩增区间,扩增引物为:515F(5'-GTGCCAGCMGCCGCGG-3')和 907R(5'-CCGTC AATTCMTTTRAGTTT-3')。扩增体系为 20 μL,模板添加量为 20 ng。扩增程序为:98℃ 预变性 2 min;98℃ 变性 10 s,55℃ 复性 10 s,72℃ 延伸 30 s,循环 30 次;72℃ 延伸 10 min。将纯化后质量合格的 PCR 产物使用 TruSeq@DNA PCR-Free Sample Preparation Kit 文库试剂盒进行文库构建。构建好的文库经过 Qubit 和 Q-PCR 定量,文库合格后,使用明科生物技术(杭州)有限公司的 Illumina Novaseq 平台测序。

对测序得到的原始数据,进行拼接、过滤,得到有效数据,然后利用 Uparse 软件(V10)对有效数据进行聚类,默认以 97% 的一致性将序列聚类为操作分类单元(Operational Taxonomic Units, OTUs),依据算法原则,筛选 OTUs 中出现频率最高的序列作为 OTUs 的代表序列。对 OTUs 代表序列进行物种注释,用 QIIME 软件(V1.9.1)中的 BLAST 方法与 Silva132 数据库进行物种注释分析,获得分类学信息和不同阶元的细菌群落组成。运用 QIIME 软件计算样本 Ace 指数、Chao1 指数、Shannon 指数和 Simpson 指数等 α-多样性指数。采用 R 语言(V4.1.0)统计并制作物种组成相对丰度图等。基于 KEGG 代谢途径,使用 PICRUST2 软件预测凋落过程中龙须菜组藻体附

着细菌群落功能基因组成。

2.6 数据统计分析

实验数据以平均值±标准差表示,利用 R 语言进行数据统计和方差分析,*p* 值小于 0.05 为差异性显著。

参照 Zhou 等^[24]的方法,失重率计算公式为

$$D_w(\%) = \frac{M_0 - M_t}{M_0} \times 100, \quad (1)$$

式中, D_w 为失重率; M_0 、 M_t 分别为龙须菜凋落物被投放初始以及投放 t d 后的干重(单位: g)。

凋落物营养盐释放率^[25]为

$$N(\%) = \left(1 - \frac{M_t \times C_t}{M_0 \times C_0}\right) \times 100, \quad (2)$$

式中, N 为营养盐释放率; M_0 、 M_t 为龙须菜凋落物投放初始以及投放 t d 后的干重(单位: g); C_0 、 C_t 为龙须菜凋落物投放初始以及投放 t d 后的藻体营养盐含量(单位: mg/g)。

采用 CANOCO 5.1 软件对优势菌群与环境因子进行相关性分析,根据除趋势对应分析(Detrended Correspondence Analysis, DCA)结果中的排序轴的梯度长度(length of gradient)值大小,选择冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)(梯度长度小于 3 时)或典型相关分析(Canonical Correspondence Analysis, CCA)(梯度长度大于 4 时),梯度长度值介于 3~4 之间时,RDA 与 CCA 均适用。

3 结果

3.1 凋落过程龙须菜干重、凋落物藻体碳、氮、磷含量变化

实验初始时,50 g 龙须菜藻段经 65℃ 烘干至恒重后,测得其平均干重为(6.17 ± 0.4) g。第 5 天、第 20 天、第 35 天和第 50 天藻体的分解率分别为 24.4%、66.8%、76.0%、83.5%,前 20 d 为快速分解期,而后分解速率减缓。

龙须菜藻体碳、氮、磷含量变化规律与其干重变化规律一致(图 1)。经过 50 d 的凋落过程,藻体总碳含量由初始的 1 669.4 mg 降至 342.7 mg,分解量达 1 326.7 mg,释放率达 79.5%;藻体总氮含量由初始的 262.6 mg 降至 58.8 mg,分解量达 203.8 mg,释放率达 77.6%;藻体总磷含量由初始的 14.7 mg 降至 3.2 mg,分解量达 11.5 mg,释放率达 78.2%。

3.2 龙须菜凋落过程中水体、沉积物理化指标变化

龙须菜组与对照组水温呈现先升高后降低的趋势,在 16.79~21.27℃ 之间;水体盐度在 29.53~30.25 之间;水体 pH 在 50 d 凋落期内呈先降后升趋势,龙须菜组水体 pH 在 6.73~7.68 之间,对照组水体 pH

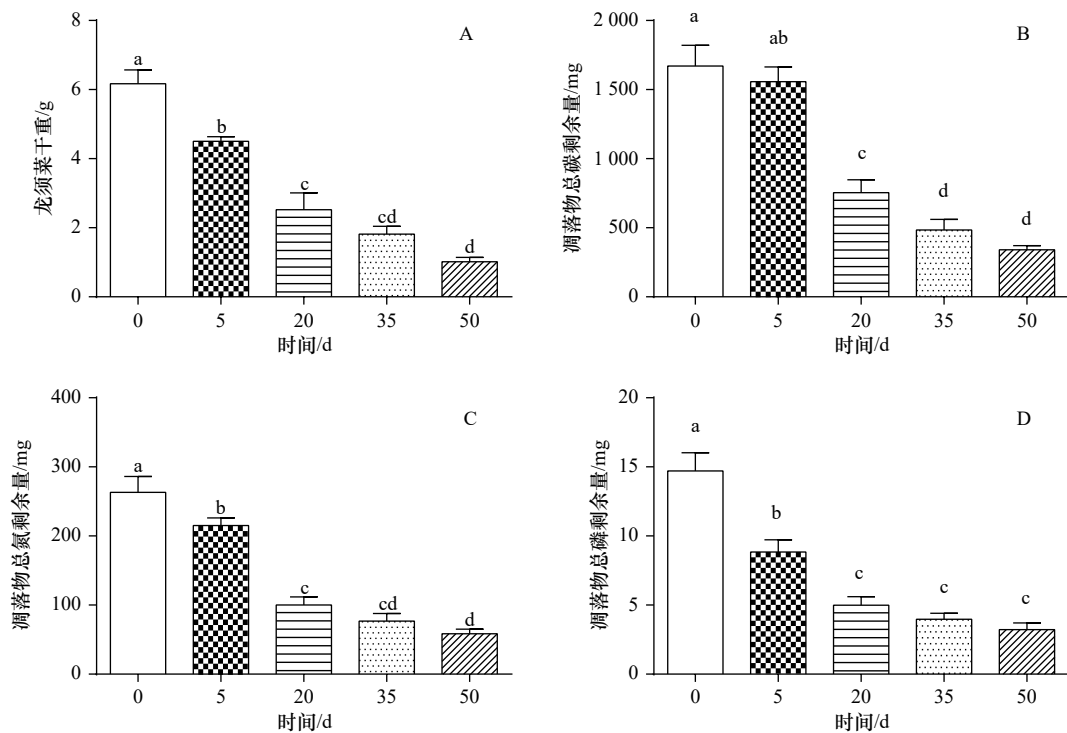


图1 龙须菜凋落物干重(A)、藻体总碳(B)、总氮(C)、总磷(D)剩余量变化情况

Fig. 1 Changes of dry weight (A), total carbon (B), total nitrogen (C), and total phosphorus (D) remaining contents of the *Gracilaria lemaneiformis* litter

不同小写字母表示龙须菜组不同时间点的数据差异显著($p < 0.05$)

Different lowercase letters indicated significant difference in data at different time points in the *Gracilaria lemaneiformis* group ($p < 0.05$)

在 7.37~7.80 之间。随着凋落的进行,龙须菜组水体溶解氧含量显著降低($p < 0.05$),从初始的 1.87 mg/L 降至第 50 天时为 0.32 mg/L。对照组水体溶解氧含量显著上升($p < 0.05$),从初始的 2.06 mg/L 上升至第 50 天的 3.47 mg/L(表 1)。

50 d 后龙须菜组水体碳、氮、磷含量均显著升高($p < 0.05$),其中总有机碳浓度升高了 241.2%,总氮浓度升高了 229.8%,总磷浓度升高了 101.3%。对照组水体总有机碳浓度无显著变化,总氮浓度呈现先升高后降低趋势,在 4.65~11.23 mg/L 之间。总磷浓度呈现显著下降趋势,从初始的 0.23 mg/L 降至第 50 天时的 0.09 mg/L。

龙须菜组沉积物总碳、总氮和总磷含量在凋落过程的 5 个取样点内均无显著性差异($p > 0.05$),但总碳和总氮含量整体呈下降趋势,第 50 天时其平均值较初始时分别下降了 18.6% 和 15.4%。对照组沉积物总碳、总氮、总磷含量无显著变化($p > 0.05$)。

3.3 龙须菜凋落过程中细菌群落变化特征

3.3.1 龙须菜凋落实验始末系统不同介质细菌群落特征

(1) 细菌总数

实验初始龙须菜组水体的细菌数量($2.25 \times$

10^6 copy/mL)显著($p < 0.05$)高于对照组(2.26×10^4 copy/mL),凋落 50 d 后龙须菜组水体细菌数量(5.29×10^4 copy/mL)显著下降($p < 0.05$),对照组水体细菌数量(3.20×10^4 copy/mL)无显著性变化($p > 0.05$)(图 2)。

龙须菜组沉积物细菌数量在 50 d 凋落期内无显著变化($p > 0.05$),维持在 $1.25 \times 10^8 \sim 1.30 \times 10^8$ copy/g 之间。对照组沉积物细菌数量显著下降($p < 0.05$),由初始时的 2.78×10^8 copy/g 下降至 1.35×10^8 copy/g。

凋落始末龙须菜凋落物藻体附着细菌数量无显著性差异($p > 0.05$),维持在 $8.42 \times 10^7 \sim 5.27 \times 10^7$ copy/g 之间。

(2) 细菌群落结构组成分析

在门水平上,龙须菜组藻体凋落始末,水体优势菌门由变形菌门(相对丰度为 75.2%,其中 α -变形菌 52.4%, γ -变形菌 22.5%, δ -变形菌 0.2%)和拟杆菌门(20.5%)变为变形菌门(相对丰度为 63.0%,其中 α -变形菌 37.4%, γ -变形菌 9.7%, δ -变形菌 14.9%)、Cloacimonetes(7.4%)和拟杆菌门(5.5%)。对照组实验始末,水体优势菌门由变形菌门(相对丰度为 35.8%,其中 α -变形菌 18.1%, γ -变形菌 10.1%, δ -变形菌 6.0%)、蓝细菌门(13.0%)、厚壁菌门(8.0%)、放线菌门

表 1 龙须菜凋落过程中水体和沉积物理化环境特征

Table 1 Physicochemical properties of the water and sediment during *Gracilaria lemaneiformis* litter decomposition periods

环境特征	第0天		第5天		第20天		第35天		第50天	
	对照组	龙须菜组	对照组	龙须菜组	对照组	龙须菜组	对照组	龙须菜组	对照组	龙须菜组
水温/℃	18.40 ± 0 ^B	18.27 ± 0.12 ^b	21.20 ± 0 ^A	21.27 ± 0.06 ^a	21.09 ± 0.08 ^A	21.08 ± 0.07 ^a	16.79 ± 0.07 ^D	16.86 ± 0.08 ^c	17.98 ± 0.03 ^C	18.06 ± 0.04 ^b
盐度	29.74 ± 0.05 ^A	29.71 ± 0.16 ^a	29.59 ± 0.08 ^A	29.53 ± 0.17 ^a	29.77 ± 0.12 ^A	29.87 ± 0.21 ^a	29.94 ± 0.12 ^A	30.09 ± 0.28 ^a	29.93 ± 0.13 ^A	30.25 ± 0.18 ^a
pH	7.80 ± 0.02 ^A	7.68 ± 0.05 ^a	7.59 ± 0.02 ^B	6.73 ± 0.12 ^c	7.59 ± 0.02 ^B	6.89 ± 0.14 ^{bc}	7.37 ± 0.06 ^D	6.90 ± 0.10 ^{bc}	7.50 ± 0 ^C	7.13 ± 0.12 ^b
溶解氧含量/(mg·L ⁻¹)	2.06 ± 0.03 ^C	1.87 ± 0.06 ^a	2.53 ± 0.14 ^B	0.07 ± 0.02 ^c	2.56 ± 0.30 ^B	0.14 ± 0.02 ^c	3.63 ± 0.36 ^A	0.29 ± 0.04 ^b	3.47 ± 0.20 ^A	0.32 ± 0.03 ^b
水体总有机碳含量/(mg·L ⁻¹)	2.10 ± 0.28 ^A	2.62 ± 0.36 ^c	2.39 ± 0.32 ^A	6.24 ± 0.58 ^b	2.07 ± 0.18 ^A	10.25 ± 0.48 ^a	2.41 ± 0.41 ^A	8.57 ± 1.19 ^a	2.38 ± 0.23 ^A	8.94 ± 0.48 ^a
水体总氮含量/(mg·L ⁻¹)	4.65 ± 0.11 ^B	12.67 ± 0.68 ^c	11.23 ± 2.50 ^A	16.83 ± 1.95 ^{dc}	9.04 ± 1.80 ^A	22.23 ± 2.28 ^c	5.18 ± 0.79 ^B	31.38 ± 4.55 ^b	5.10 ± 0.51 ^B	41.78 ± 2.54 ^a
水体总磷含量/(mg·L ⁻¹)	0.23 ± 0 ^A	0.75 ± 0.06 ^c	0.17 ± 0 ^B	0.74 ± 0.33 ^c	0.18 ± 0.04 ^{AB}	1.57 ± 0.23 ^a	0.08 ± 0.03 ^C	1.29 ± 0.07 ^{ab}	0.09 ± 0.02 ^C	1.51 ± 0.26 ^a
沉积物总碳含量/(mg·g ⁻¹)	60.97 ± 2.22 ^A	62.07 ± 1.17 ^a	\	59.37 ± 1.62 ^a	\	58.77 ± 1.65 ^a	\	58.80 ± 2.65 ^a	57.63 ± 2.15 ^A	50.50 ± 9.28 ^a
沉积物总氮含量/(mg·g ⁻¹)	7.33 ± 0.21 ^A	7.33 ± 0.15 ^a	\	7.57 ± 0.12 ^a	\	6.97 ± 0.21 ^a	\	7.20 ± 0.35 ^a	7.03 ± 0.42 ^A	6.20 ± 1.13 ^a
沉积物总磷含量/(mg·g ⁻¹)	0.81 ± 0.03 ^A	0.82 ± 0.02 ^a	\	0.78 ± 0.01 ^a	\	0.76 ± 0.02 ^a	\	0.80 ± 0.04 ^a	0.81 ± 0.06 ^A	0.81 ± 0.22 ^a

注: 同行不同大写字母表示对照组间不同时间点的数据差异显著($p < 0.05$), 同行不同小写字母表示龙须菜组间不同时间点的数据差异显著($p < 0.05$); “\”代表未测定。

(5.4%)、浮霉菌门(5.1%)变为变形菌门(相对丰度为49.6%, 其中 α -变形菌34.5%, γ -变形菌12.9%, δ -变形菌1.6%)、放线菌门(20.7%)、拟杆菌门(11.7%)和浮霉菌门(7.4%)(图3)。

实验始末龙须菜组沉积物各主要优势菌门相对丰度无显著变化, 对照组沉积物细菌厚壁菌门相对丰度下降显著。龙须菜组凋落始末, 沉积物优势菌门为变形菌门(第0天和第50天相对丰度分别为30.8%和29.1%, 其中 α -变形菌分别为5.7%和5.5%, γ -变形菌分别为10.7%和9.6%, δ -变形菌分别为12.6%和24.1%)、蓝细菌门(第0天和第50天相对丰度分别为18.8%和16.8%)、拟杆菌门(第0天和第50天相对丰度分别为8.5%和9.1%)、浮霉菌门(第0天和第50天相对丰度分别为7.4%和9.0%)、绿弯菌门(第0天和第50天相对丰度分别为7.3%和6.7%)、放线菌门(第0天和第50天相对丰度分别为6.6%和6.1%)。对照组实验始末, 优势菌门由变形菌门(相对丰度为26.9%, 其中 α -变形菌为6.3%, γ -变形菌为9.0%, δ -变形菌为10.3%)、蓝细菌门(20.2%)、厚壁菌门(10.6%)、拟杆菌门(7.8%)、浮霉菌门(6.7%)、绿弯菌门(6.1%)变为变形菌门(相对丰度为29.2%, 其中 α -变形菌为5.4%, γ -变形菌为9.8%, δ -变形菌为12.5%)、蓝细菌门(18.8%)、拟杆菌门(9.6%)、浮霉菌

门(8.4%)、绿弯菌门(6.7%)、放线菌门(5.8%)。

龙须菜凋落过程中, 藻体附着优势菌门变化显著。龙须菜凋落始末, 藻体附着优势菌门由变形菌门(相对丰度为68.6%, 其中 α -变形菌为47.5%, γ -变形菌为21.0%, δ -变形菌为0.1%)和拟杆菌门(29.4%)变为变形菌门(相对丰度为31.8%, 其中 α -变形菌为5.9%, γ -变形菌为1.6%, δ -变形菌为24.1%)、厚壁菌门(23.3%)、拟杆菌门(13.4%)和浮霉菌门(12.2%)。

3.3.2 龙须菜凋落过程中藻体附着细菌群落变化特征

(1) 龙须菜藻体附着细菌总数

在50 d凋落期内, 龙须菜凋落物藻体附着细菌数量无显著性波动($p > 0.05$), 基本维持在 $3.86 \times 10^7 \sim 8.42 \times 10^7$ copy/g(图4)。但在第5天时, 龙须菜凋落物藻体附着细菌数量降至 1.94×10^7 copy/g($p > 0.05$)。

(2) 龙须菜藻体附着细菌群落 α 多样性分析

Ace指数与Chao1指数结果表现趋势一致, 在50 d凋落期内, 龙须菜凋落物藻体附着细菌丰富度呈持续上升趋势(图5)。Shannon指数呈持续上升趋势, 由第0天的3.12升至第50天的4.96。Shannon指数和Simpson指数变化趋势相反。

(3) 龙须菜藻体附着细菌群落结构组成分析

在门水平上, 50 d凋落期内, 龙须菜凋落物藻体

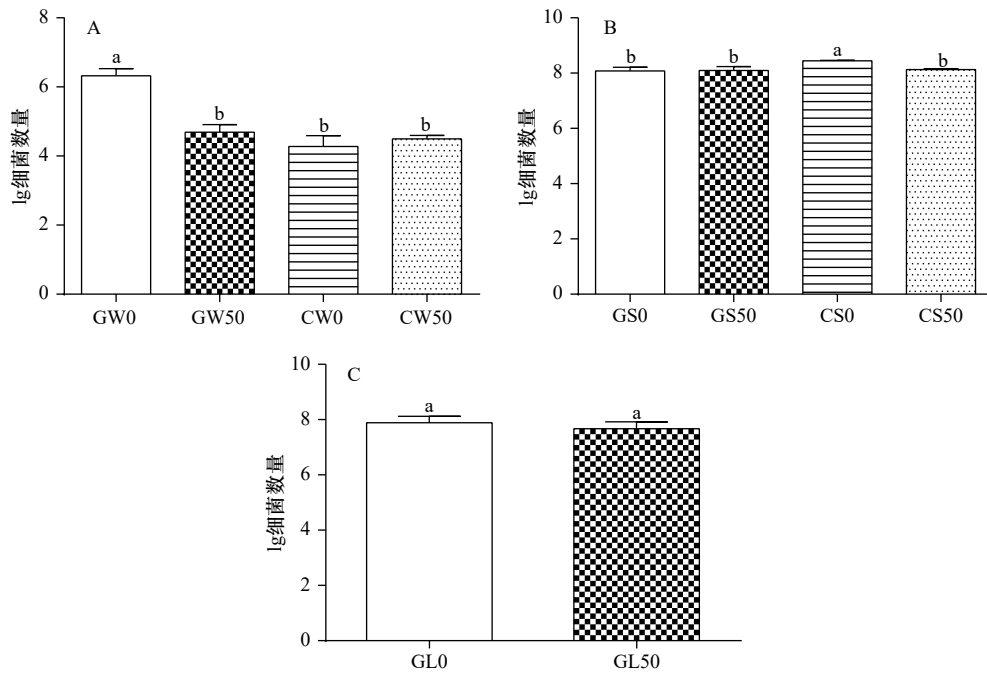


图2 实验始末水体(A)、沉积物(B)、龙须菜藻体附着(C)细菌数量的比较

Fig. 2 Composition of bacterial number in water (A), sediment (B) and surface of *Gracilaria lemaneiformis* litter (C) at the beginning and end of the experiment

GW0和GW50分别表示第0天和第50天龙须菜组的水体样本;CW0和CW50分别表示第0天和第50天对照组的水体样本;GS0和GS50分别表示第0天和第50天龙须菜组的沉积物样本;CS0和CS50分别表示第0天和第50天对照组的沉积物样本;GL0和GL50分别表示第0天和第50天的凋落物藻体附着样本;图A细菌数量单位为copy/mL,图B、C细菌数量单位为copy/g

GW0 and GW50 represent water samples from *Gracilaria lemaneiformis* group at 0 d and 50 d; CW0 and CW50 represent water samples from control group at 0 d and 50 d; GS0 and GS50 represent sediment samples from *Gracilaria lemaneiformis* group at 0 d and 50 d; CS0 and CS50 represent sediment samples from control group at 0 d and 50 d; GL0 and GL50 represent the samples from surface of *Gracilaria lemaneiformis* litter at 0 d and 50 d, respectively; the unit of bacteria number in Fig A is copy/mL, the unit of bacteria number in Fig B, C is copy/g

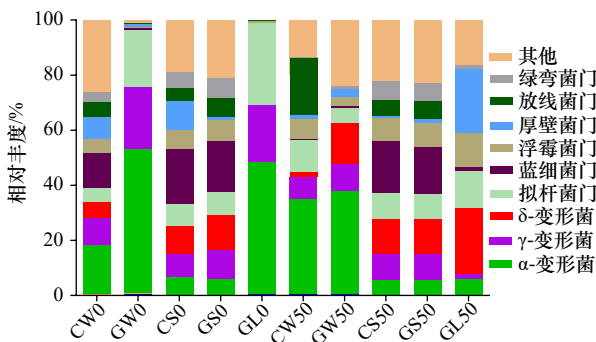


图3 实验始末系统水平细菌群落相对丰度

Fig. 3 Relative abundance of bacteria community structure at the phylum level at the beginning and end of the experiment

附着细菌多样性逐渐增加,优势菌门有:变形菌门、拟杆菌门、厚壁菌门、浮霉菌门、螺旋体门,其中变形菌门相对丰度持续下降,由初始时相对丰度68.6%(其中α-变形菌47.5%,γ-变形菌21.0%,δ-变形菌0.1%)下降至第50天时的31.8%(其中α-变形菌5.9%,γ-变形菌1.6%,δ-变形菌24.1%),凋落分解过程中α-变形菌、γ-变形菌相对丰度呈显著下降趋势,δ-

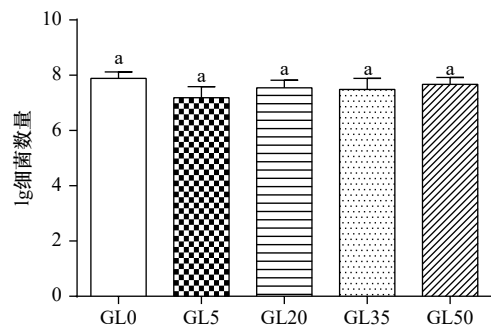


图4 龙须菜凋落过程藻体附着细菌数量 (单位: copy/g)

Fig. 4 Number of bacteria attached to *Gracilaria lemaneiformis* litter (unit: copy/g)

GL0、GL5、GL20、GL35和GL50分别表示第0天、第5天、第20天、第35天和第50天的凋落物藻体附着样本
GL0, GL5, GL20, GL35 and GL50 represent the samples from surface of *Gracilaria lemaneiformis* litter at 0 d, 5 d, 20 d, 35 d and 50 d, respectively

变形菌相对丰度呈显著上升趋势。拟杆菌门在凋落期内相对丰度呈持续下降趋势,由初始的33.3%下降

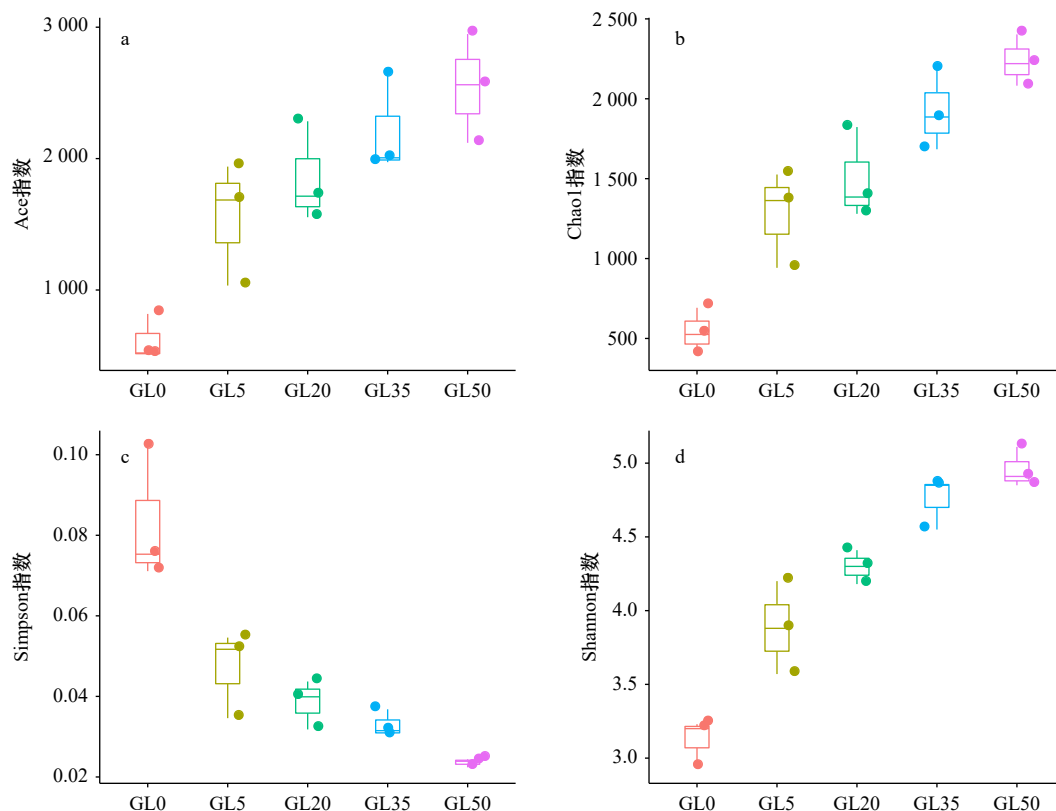


图 5 龙须菜藻体附着细菌 Ace 指数(a)、Chao1 指数(b)、Simpson 指数(c)、Shannon 指数(d)变化情况
Fig. 5 Variation of Ace index (a), Chao1 index (b), Simpson index (c), Shannon index (d) of bacteria attached to *Gracilaria lemaneiformis* litter

至第 50 天时的 13.4%。第 5 天开始,厚壁菌门开始成为优势菌门之一,厚壁菌门相对丰度由第 5 天的 8.0% 上升至第 50 天时的 23.2%。第 20 天开始,浮霉菌门成为优势菌门之一,并且在第 20 天至第 50 天内,浮霉菌门的相对丰度基本维持在 12.0%~17.5% 之间。螺旋体门从第 20 天开始,相对丰度略微上升,相对丰度由第 20 天的 2.1% 上升至第 50 天时的 3.9%。综上所述,龙须菜在凋落过程中浮霉菌门、厚壁菌门、螺旋体门相对丰度增加,变形菌门、拟杆菌门相对丰度下降(图 6)。

在属水平上,50 d 凋落期内,龙须菜凋落物藻体附着细菌优势菌属丰富度与多样性逐渐升高,且在 20 d 后优势菌属群落结构逐渐趋于一致。初始时主要优势菌属有科贝特氏菌属(*Cobetia*, 相对丰度为 17.1%)、亚硫酸盐杆菌属(*Sulfitobacter*, 相对丰度为 16.2%)、噬纤维素菌属(*Cellulophaga*, 相对丰度为 7.9%)、副球菌属(*Paracoccus*, 相对丰度为 6.8%)、深海菌属(*Thalassobius*, 相对丰度为 6.7%)、鲁杰氏菌属(*Ruegeria*, 相对丰度为 6.3%)、速生杆菌属(*Celeribacter*, 相对丰度为 5.2%)、海研站菌属(*Mesononia*, 相对丰度为 4.8%)。第 5 天主要优势菌属为副球菌属(相对丰度为 10.3%)、深海菌属(相对丰度为 9.9%)、速生杆

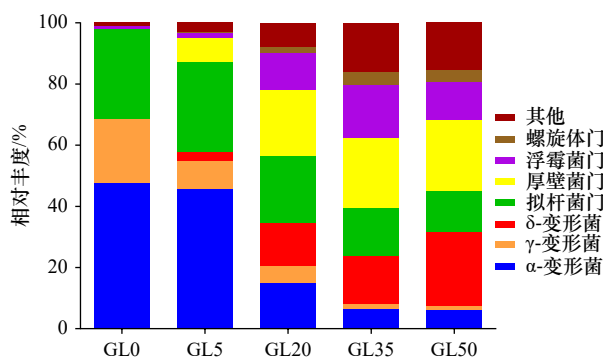


图 6 龙须菜凋落过程藻体附着细菌群落门水平相对丰度

Fig. 6 Relative abundance of bacteria community at the phylum level attached to *Gracilaria lemaneiformis* litter

菌属(相对丰度为 8.9%)、噬纤维素菌属(相对丰度为 6.9%)、卓贝尔氏菌属(*Zobellia*, 相对丰度为 6.1%)、海杆菌属(*Maribacter*, 相对丰度为 4.8%)。第 20 天时藻体附着细菌主要优势菌属有脱硫弧菌属(*Desulfovibrio*, 相对丰度为 10.6%)、未分类的 vadinHA49(相对丰度为 10.5%)、海线菌属(*Marinifilum*, 相对丰度为 9.0%)。第 35 天藻体附着细菌主要优势菌属为未分类的 vadinHA49(相对丰度为 14.7%)、脱硫弧菌属(相对丰度为 8.3%)、海线菌属(相对丰度为 6.5%)、未分

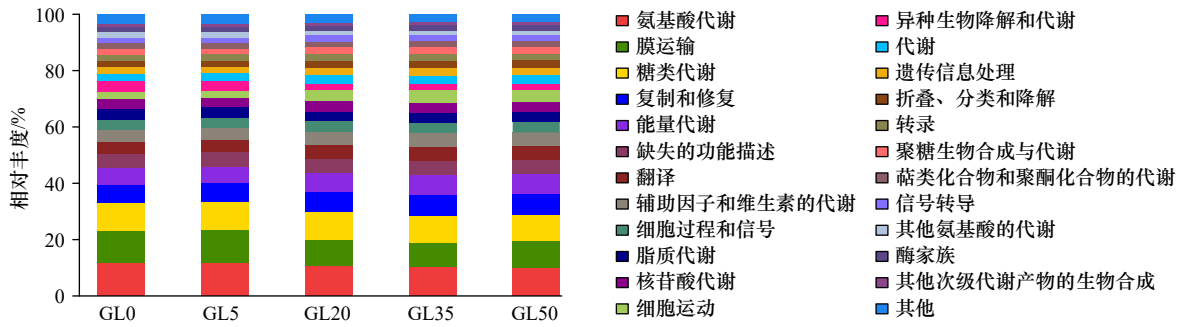


图 8 龙须菜凋落过程藻体附着细菌基因簇在第 2 层级 KEGG 功能预测分类

Fig. 8 The predicted KEGG function at level 2 classification of bacterial communities attached to *Gracilaria lemaneiformis* litter

谢”(Energy Metabolism)、“脂质代谢”(Lipid Metabolism)、“其他氨基酸的代谢”(Metabolism of Other Amino Acids)、“萜类化合物和聚酮化合物的代谢”(Metabolism of Terpenoids and Polyketides)、“聚糖生物合成与代谢”(Glycan Biosynthesis and Metabolism)等。凋落过程中,龙须菜组藻体附着细菌功能基因总丰度以及与代谢相关的功能基因丰度呈持续下降趋势(图 9)。

(5) 龙须菜藻体附着细菌群落组成与环境因子的 RDA

龙须菜凋落物藻体附着细菌群落组成与环境因子的 RDA 得出,前两个排序轴与细菌群落组成变化解释程度为 95.7%(图 10)。龙须菜凋落物藻体附着优势菌群落结构受环境因子影响较大。藻体附着优势菌门与环境因子的 RDA 表明,浮霉菌门、螺旋体门、厚壁菌门与水体盐度、总氮、总磷、总有机碳含量呈正相关关系,与水体 pH、溶解氧含量和水温呈负相关关系。变形菌门、拟杆菌门与水体 pH、溶解氧含量和水温呈正相关关系。

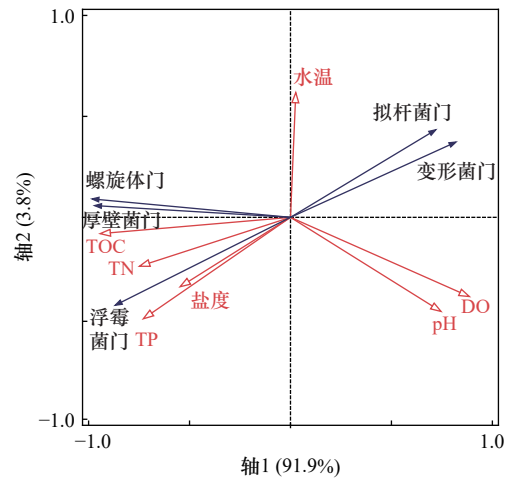


图 10 龙须菜凋落过程藻体附着优势菌门与环境因子的 RDA

Fig. 10 RDA ordination of dominant bacteria attached to *Gracilaria lemaneiformis* litter with environmental factors

4 讨论

4.1 龙须菜凋落过程中藻体及环境因子变化

本研究结果表明,龙须菜藻段迅速进入了凋落分解状态,前 20 d 为快速分解期,藻体干重显著减小,

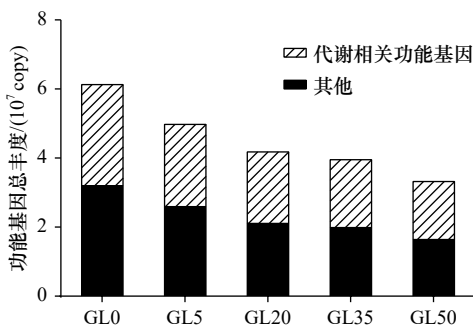


图 9 基因簇在第 2 层级 KEGG 功能预测基因总丰度

Fig. 9 Abundance of prediction gene by KEGG function of gene cluster at level 2

降至 2.52 g, 分解率达 66.8%。20 d 后分解有所减缓,藻体干重呈非显著性($p > 0.05$)下降;在第 50 天时,藻体干重降至 1.02 g, 分解率达 83.5%。这与戴晓玲等^[26]对芋根江篱 (*Gracilaria blodgettii*) 和异枝江篱 (*Gracilaria heteroclada*) 的分解研究中得出的大型海藻分解过程呈现先快后慢两个阶段的结果一致。戴晓娟等^[13]的研究表明,鲜龙须菜和干龙须菜经过 45 d 的凋落过程,其藻体分解率分别为 62.5% 和 81.0%。干龙须菜和龙须菜藻段的可溶性化合物淋溶作用加速^[27],从而导致凋落物分解速率加快。此外,凋落分解的快慢也可能与凋落物自身的碳/氮(C/N)、氮含量有关^[28-30]。研究表明,低 C/N 值^[31]和含氮量高的凋落物相对分解更快^[30]。本研究中初始 C/N 值为 6.58, 初始干重 7.59 g 的藻体含氮量为 247.63 mg, 其初始 C/N 值较新鲜的龙须菜藻体低, 而其含氮量则高于新鲜的龙须菜藻体^[32]。

龙须菜的凋落实验结果显示,凋落过程中水体溶解氧含量持续下降,至后期分解速率较慢时保持稳定。王云祥等^[12]研究表明,大型海藻江篱腐烂分解打

破了水体溶解氧和大气氧气的动态平衡,导致水体溶解氧含量下降。Wu等^[33]在水生植物凋落研究中发现,植物分解过程水体溶解氧含量迅速下降,至后期分解速率较慢时保持稳定。水体pH在凋落分解期间出现显著下降($p < 0.05$),后期分解速率较慢时pH缓慢回升。曹勋等^[34]研究认为,水生植物凋落物分解初期厌氧分解产生有机酸导致水体pH下降。龙须菜藻段凋落分解周期短,前20d为快速分解期,在较短时间内释放产生的有机酸导致水体pH下降显著。此外,本研究龙须菜凋落始末,水体碳、氮、磷含量均显著升高,其中总有机碳含量升高了241.2%,总氮浓度升高了229.8%,总磷浓度升高了101.3%。植物分解时,释放体内不稳定有机物到水体中,刺激微生物分解释放CO₂^[35]。植物分解初期释放大量有机氮,微生物迅速进行氨化作用^[36],微生物通过反硝化作用将水体中的氮转化为气体并释放到大气中^[34]。沉积物是水生生态系统中磷库的重要组成部分,其作为营养盐的“源”与“汇”,同时又是磷迁移转化、再生的主要场所^[37]。龙须菜凋落沉积物碳、氮、磷含量变化幅度较小的原因可能与碳、氮的气化和沉积物的“源”“汇”作用有关,具体原因有待进一步探究分析。

4.2 龙须菜凋落过程中细菌数量和微生物群落的变化规律

龙须菜迅速进入凋落分解状态,凋落始末水体细菌数量显著下降($p < 0.05$),但始终高于对照组始末水体细菌数量。沉积物、藻体附着细菌数量无显著变化($p > 0.05$),沉积物细菌数量维持在10⁸ copy/g左右,凋落物藻体附着细菌数量维持在10⁷ copy/g左右。龙须菜凋落实验中初始水体细菌数量偏高,可能是因为凋落物在水体环境中为微生物提供了充足营养物质而导致水体细菌大量繁殖生长。

本研究发现,龙须菜凋落分解过程中厚壁菌门、浮霉菌门、螺旋体门相对丰度不断上升。厚壁菌门细菌作为土壤腐生菌闻名,是海洋沉积物中的主要菌群^[38]。浮霉菌门是一类广泛存在于厌氧环境中的厌氧氨氧化细菌^[39],在异氧碳循环和海洋氮素生物地球化学循环中发挥重要作用^[38,40]。浮霉菌门细菌还与“海洋雪”的形成具有密切关系^[38]。螺旋体门是一类存在于海洋沉积物中的厌氧菌群,是海洋动物肠道中的重要菌群^[38],具有发酵特异性^[41]。此外,在凋落分解过程中, α -变形菌、 γ -变形菌相对丰度下降, δ -变形菌相对丰度上升;拟杆菌门的相对丰度持续下降。变形菌门是细菌域中最大的门类,其中相对丰度不断上

升的 δ -变形菌为化能异养菌,能在厌氧条件下将硫酸盐和硫还原成硫化物,并能氧化有机物^[38]。龙须菜组在凋落中后期出现的藻体附着优势菌属——脱硫弧菌属,为硫酸盐还原细菌,属于 δ -变形菌纲,对硫物质循环具有重要意义^[42]。齐明明等^[43]研究发现,脱硫弧菌在沉积物环境的富集有机物降解中发挥较大的作用。拟杆菌门多为好氧菌,拟杆菌门相对丰度持续下降可能与水体溶解氧含量的持续下降有关。凋落中后期出现的优势菌 *Marinifilum* 隶属于 *Marinifilaceae* (MF)科,被认为是分布全球的重要厌氧有机物降解菌^[44]。基于KEGG功能预测发现,与代谢相关的功能基因丰度几乎占功能基因总丰度的50%以上,凋落过程中,凋落物藻体附着细菌与代谢相关的功能基因丰度呈现持续下降趋势。这可能是因为在凋落过程中,藻体的碳、氮、磷含量显著减小,藻体附着细菌群落组成差异显著,凋落后代谢相关菌减少,故相关基因相对丰度降低^[45]。

4.3 龙须菜凋落过程优势菌与环境因子的关系

环境因子对微生物群落结构具有重要影响^[46]。龙须菜凋落过程中在较短的时间周期内迅速释放藻体自身的营养元素,导致水体碳、氮、磷含量在短期内迅速上升,同时有机质分解过程中,水体溶解氧含量下降^[8]。有机质的分解源自多种细菌的作用,而溶解氧含量的变化直接关系到细菌群落的演替,好氧菌群丰度降低,厌氧菌群丰度升高。RDA显示,凋落物分解过程中,变形菌门、拟杆菌门与水体pH、溶解氧含量和水温呈正相关关系;而浮霉菌门、螺旋体门、厚壁菌门与水体盐度、总氮、总磷、总有机碳含量都呈正相关关系,与水体pH、溶解氧含量和水温呈负相关关系。其中,变形菌门和拟杆菌门的相对丰度在凋落过程中不断降低,浮霉菌门、螺旋体门、厚壁菌门的相对丰度则不断升高。研究表明,浮霉菌门是一类广泛存在于厌氧环境中的厌氧氨氧化细菌^[39];螺旋体门为多存在于海洋沉积物中的厌氧菌群^[38];而厚壁菌门细菌则是一类重要的有机质降解菌和腐生菌^[38]。龙须菜凋落过程中,水体溶解氧含量持续下降,浮霉菌门^[39]、螺旋体门^[38]等厌氧型菌群及拟杆菌门等好氧菌群的丰度均受水体溶解氧含量影响变化显著。水体溶解氧含量、总有机碳、总氮、总磷含量成为凋落过程中藻体附着细菌群落结构组成的重要环境因子。

5 结论

(1)大型海藻龙须菜阴干藻段在较短时间内迅速凋落分解,凋落50d,藻体分解率达到83.5%。龙须菜

藻体凋落会导致水体营养盐含量升高。凋落过程中, 水体总有机碳、总氮、总磷含量迅速上升, 分别较初始时升高了 241.2%、229.8% 和 101.3%。水体溶解氧浓度下降, 降幅达 82.9%。

(2) 凋落过程中, 藻体附着细菌丰富度与多样性

在凋落分解过程中持续升高。优势菌群落结构变化受水体总有机碳、总氮、总磷和溶解氧含量影响显著, 凋落物藻体附着细菌中与代谢相关的功能基因丰度持续下降。浮霉菌门、螺旋体门、厚壁菌门、 δ -变形菌等细菌对龙须菜的凋落分解具有重要作用。

参考文献:

- [1] 王秀良, 张全斌, 段德麟. 经济海藻繁育、养殖及综合利用的回顾与展望[J]. 海洋科学, 2020, 44(7): 10–15.
Wang Xiuliang, Zhang Quanbin, Duan Delin. Perspective on propagation, cultivation and utilization of economical seaweeds[J]. Marine Sciences, 2020, 44(7): 10–15.
- [2] Hwang E K, Yotsukura N, Pang S J, et al. Seaweed breeding programs and progress in eastern Asian countries[J]. *Phycologia*, 2019, 58(5): 484–495.
- [3] Hurtado A Q, Neish I C, Critchley A T. Phyconomy: the extensive cultivation of seaweeds, their sustainability and economic value, with particular reference to important lessons to be learned and transferred from the practice of eucheumatoid farming[J]. *Phycologia*, 2019, 58(5): 472–483.
- [4] 吴飞燕. 大型海藻脆江蓠与龙须菜多糖抗炎抗肿瘤活性研究[D]. 广州: 暨南大学, 2018.
Wu Feiyan. Anti-inflammatory and anticancer activity of polysaccharides from the seaweeds *Gracilaria chouae* and *G. lemaneiformis*[D]. Guangzhou: Jinan University, 2018.
- [5] 李雅婷, 陈明, 曾帅霖, 等. 饲料中添加龙须菜对眼斑拟石首鱼生长、脂肪酸组成、免疫及肠道的影响[J]. 南方水产科学, 2016, 12(1): 85–93.
Li Yating, Chen Ming, Zeng Shuailin, et al. Effect of dietary *Gracilaria lemaneiformis* on growth performance, fatty acid composition, immunity and intestinal histology of red drum (*Sciaenops ocellatus*)[J]. *South China Fisheries Science*, 2016, 12(1): 85–93.
- [6] 杨宇峰, 罗洪添, 王庆, 等. 大型海藻规模栽培是增加海洋碳汇和解决近海环境问题的有效途径[J]. 中国科学院院刊, 2021, 36(3): 259–269.
Yang Yufeng, Luo Hongtian, Wang Qing, et al. Large-scale cultivation of seaweed is effective approach to increase marine carbon sequestration and solve coastal environmental problems[J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2021, 36(3): 259–269.
- [7] 王首吉, 杜虹, 梅志平, 等. 春季深澳湾龙须菜固碳量及其影响因素[J]. 海洋环境科学, 2016, 35(3): 343–348.
Wang Shouji, Du Hong, Mei Zhiping, et al. Carbon fixation of *Gracilaria lemaneiformis* and its environmental regulation in Shen'ao Bay in spring[J]. *Marine Environmental Science*, 2016, 35(3): 343–348.
- [8] Mawi S, Krishnan S, Din M F, et al. Bioremediation potential of macroalgae *Gracilaria edulis* and *Gracilaria changii* co-cultured with shrimp wastewater in an outdoor water recirculation system[J]. *Environmental Technology & Innovation*, 2020, 17: 100571.
- [9] 何培民, 刘媛媛, 张建伟, 等. 大型海藻碳汇效应研究进展[J]. 中国水产科学, 2015, 22(3): 588–595.
He Peimin, Liu Yuanyuan, Zhang Jianwei, et al. Research progress on the effects of macroalgae on carbon sink[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(3): 588–595.
- [10] 邹敏. 不同环境要素影响下大型海藻碎屑分解研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.
Zou Min. Study on decomposition of macroalgae debris under different environment factors[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017.
- [11] Blomster J, Back S, Fewer D P, et al. Novel morphology in *Enteromorpha* (Ulvophyceae) forming green tides[J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89(11): 1756–1763.
- [12] 王云祥, 李正, 秦传新, 等. 不同季节江蓠脱落物对大型海藻场上覆水的影响[J]. 南方水产科学, 2016, 12(2): 13–20.
Wang Yunxiang, Li Zheng, Qin Chuanxin, et al. Effect of *Gracilaria confervoides* after falling off on overlying water of seaweed field in different seasons[J]. *South China Fisheries Science*, 2016, 12(2): 13–20.
- [13] 戴晓娟, 胡韧, 罗洪添, 等. 大型海藻龙须菜凋落物分解对水质的影响[J]. 热带海洋学报, 2021, 40(1): 91–98.
Dai Xiaojuan, Hu Ren, Luo Hongtian, et al. Effects of the decomposition of *Gracilaria lemaneiformis* on seawater quality[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2021, 40(1): 91–98.
- [14] 刘雨蒙, 章守宇, 周曦杰, 等. 枸杞岛海藻场大型海藻凋落物碳氮稳定同位素分析[J]. 上海海洋大学学报, 2016, 25(3): 438–444.
Liu Yumeng, Zhang Shouyu, Zhou Xijie, et al. C/N stable isotope analysis of macro algae litters in kelp bed in Gouqi Island[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2016, 25(3): 438–444.
- [15] O'mullan G D, Juhl A R, Reichert R, et al. Patterns of sediment-associated fecal indicator bacteria in an urban estuary: Benthic-pelagic coupling and implications for shoreline water quality[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 656: 1168–1177.
- [16] 王晓妍. 大型海藻及其凋落物附着生物多样性研究[D]. 广州: 暨南大学, 2021.
Wang Xiaoyan. Biodiversity studies of epiphytic organisms on seaweeds and their litter[D]. Guangzhou: Jinan University, 2021.
- [17] 何培民, 段元亮, 刘巧, 等. 我国近海大型海藻生态修复策略与典型案例[J]. 应用海洋学学报, 2021, 40(4): 557–563.
He Peimin, Duan Yuanliang, Liu Qiao, et al. Strategy of macroalgae eco-remediation with cases in nearshore China[J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2021, 40(4): 557–563.

- [18] Yang Y F, Chai Z Y, Wang Q, et al. Cultivation of seaweed *Gracilaria* in Chinese coastal waters and its contribution to environmental improvements[J]. *Algal Research*, 2015, 9: 236–244.
- [19] 刘之威, 罗洪添, 武宇辉, 等. 汕头南澳龙须菜规模栽培对水质和浮游植物的影响[J]. *中国水产科学*, 2019, 26(1): 99–107.
Liu Zhiwei, Luo Hongtian, Wu Yuhui, et al. Large-scale cultivation of *Gracilaria lemaneiformis* in Nan'ao Island of Shantou and its effects on the aquatic environment and phytoplankton[J]. *Journal of Fishery Science of China*, 2019, 26(1): 99–107.
- [20] Luo Hongtian, Wang Qing, Liu Zhiwei, et al. Potential bioremediation effects of seaweed *Gracilaria lemaneiformis* on heavy metals in coastal sediment from a typical mariculture zone[J]. *Chemosphere*, 2020, 245: 125636.
- [21] Xie Xinfei, He Zhili, Hu Xiaojuan, et al. Large-scale seaweed cultivation diverges water and sediment microbial communities in the coast of Nan'ao Island, South China Sea[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 598: 97–108.
- [22] 戴晓娟. 大型海藻龙须菜和菊花心江篱凋落物分解过程及其对水环境的影响[D]. 广州: 暨南大学, 2021.
Dai Xiaojuan. Litter decomposition process of seaweed *Gracilaria lemaneiformis* and *Gracilaria lichenoides* as well as their effects on water environment[D]. Guangzhou: Jinan University, 2021.
- [23] 赵秀, 胡晓娟, 任丽娟, 等. 汕头南澳海域龙须菜栽培系统细菌群落结构特征[J]. *中国水产科学*, 2022, 29(9): 1312–1325.
Zhao Xiu, Hu Xiaojuan, Ren Lijuan, et al. Characteristics of bacterial community structure in the cultivation system of *Gracilaria lemaneiformis* in the Nan'ao area, Shantou[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2022, 29(9): 1312–1325.
- [24] Zhou Xiaohong, He Zhenli, Ding Fenghua, et al. Biomass decaying and elemental release of aquatic macrophyte detritus in waterways of the Indian River Lagoon Basin, South Florida, USA[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 635: 878–891.
- [25] Wang Weiqi, Wang Chun, Sardans J, et al. Storage and release of nutrients during litter decomposition for native and invasive species under different flooding intensities in a Chinese wetland[J]. *Aquatic Botany*, 2018, 149: 5–16.
- [26] 戴晓玲, 李文红, 章增林, 等. 芋根江篱和异枝江篱早期腐解过程及其氮磷释放规律的研究[J]. *上海海洋大学学报*, 2016, 25(4): 582–590.
Dai Xiaoling, Li Wenhong, Zhang Zenglin, et al. The early decomposition process and the law of nutrient release of *Gracilaria blodgettii* and *Gracilaria bailinae*[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2016, 25(4): 582–590.
- [27] Gessner M O, Chauvet E, Dobson M. A perspective on leaf litter breakdown in streams[J]. *Oikos*, 1999, 85(2): 377–384.
- [28] Melin E. Biological decomposition of some types of litter from North American forests[J]. *Ecology*, 1930, 11(1): 72–101.
- [29] Bockock K L. Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna[J]. *The Journal of Ecology*, 1964, 52(2): 273–284.
- [30] Flanagan P W, Van Cleve K. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic-matter quality in taiga ecosystems[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1983, 13(5): 795–917.
- [31] Hill H H. Decomposition of organic matter in soil[J]. *Journal of Agricultural Research*, 1926, 33(1): 77–99.
- [32] 赵秀. 大型海藻龙须菜生长和凋落过程中细菌群落演替特征[D]. 广州: 暨南大学, 2022.
Zhao Xiu. Characteristics of bacterial community succession during growth and litter decomposition of seaweed *Gracilaria lemaneiformis*[D]. Guangzhou: Jinan University, 2022.
- [33] Wu Suqing, He Shengbing, Zhou Weili, et al. Decomposition characteristics of three different kinds of aquatic macrophytes and their potential application as carbon resource in constructed wetland[J]. *Environmental Pollution*, 2017, 231: 1122–1133.
- [34] 曹勋, 韩睿明, 章婷曦, 等. 冬季水生植物分解过程及其对水质的影响研究[J]. *农业环境科学学报*, 2015, 34(2): 361–369.
Cao Xun, Han Ruiming, Zhang Tingxi, et al. Decomposition of aquatic plants during winter and its influence on water quality[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2015, 34(2): 361–369.
- [35] 张来甲, 叶春, 李春华, 等. 沉水植物腐解对水体水质的影响[J]. *环境科学研究*, 2013, 26(2): 145–151.
Zhang Laijia, Ye Chun, Li Chunhua, et al. The effect of submerged macrophytes decomposition on water quality[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2013, 26(2): 145–151.
- [36] 王博, 叶春, 杨劭, 等. 腐解黑藻生物量对高硝态氮水体氮素的影响[J]. *环境科学研究*, 2009, 22(10): 1198–1203.
Wang Bo, Ye Chun, Yang Shao, et al. Effect of *Hydrilla verticillata* decomposition biomass on nitrogen content in water containing high concentration of nitrate[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2009, 22(10): 1198–1203.
- [37] 唐金勇, 尹月鹏, 曹熙, 等. 沉积物磷形态空间分布特征及释放风险评估——以沱江流域为例[J]. *中国环境科学*, 2022, 42(9): 4264–4273.
Tang Jinyong, Yin Yuepeng, Cao Xi, et al. Spatial distribution characteristics and release risk assessment of phosphorus forms in sediments: a case study of the Tuojiang River Basin[J]. *China Environmental Science*, 2022, 42(9): 4264–4273.
- [38] 张晓华. 海洋微生物学[M]. 2版. 北京: 科学出版社, 2016: 97–102.
Zhang Xiaohua. Marine Microbiology[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2016: 97–102.
- [39] 刘冬英, 刘奕, 门学慧, 等. 浮霉菌门严格厌氧产氢细菌(*Thermopirellula anaerolimosa*)的分离及其生理特性[J]. *微生物学报*, 2012, 52(8): 994–1001.
Liu Dongying, Liu Yi, Men Xuehui, et al. Isolation and characterization of *Thermopirellula anaerolimosa* gen. nov., sp. Nov., an obligate anaerobic hydrogen-producing bacterium of the phylum *Planctomycetes*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2012, 52(8): 994–1001.
- [40] 魏亚茹, 王怡静, 马巧丽, 等. 粉粒氮氮和水分影响浮霉菌门群落的空间分化[J]. *微生物学通报*, 2020, 47(9): 2732–2745.
Wei Yaru, Wang Yijing, Ma Qiaoli, et al. Effects of silt particles, ammonia nitrogen and water content on structural and functional differentiation of *Planctomycetes* communities[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(9): 2732–2745.

- [41] 王彤, 刘倩, 严慧, 等. 基于Meta分析解析羊肠道细菌优势菌群[J]. *中国畜牧杂志*, 2021, 57(10): 183–189.
Wang Tong, Liu Qian, Yan Hui, et al. Analysis of dominant bacterial community in sheep intestinal tract based on meta-analysis[J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 2021, 57(10): 183–189.
- [42] 张琪, 邓晔, 邵宗泽, 等. 潮间带沉积物厌氧烃降解细菌的多样性及*Desulfovibrio subterraneus* ND17的分离鉴定[J]. *海洋学报*, 2022, 44(8): 78–86.
Zhang Qi, Deng Ye, Shao Zongze, et al. Diversity of anaerobic hydrocarbon-degrading bacteria in intertidal sediments and isolation and identification of *Desulfovibrio subterraneus* ND17[J]. *Haiyang Xuebao*, 2022, 44(8): 78–86.
- [43] 齐明明, 李建洋, 刘宪华, 等. 近海沉积物与水体中天然大分子聚合物降解菌的原位富集与多样性分析[J]. *应用海洋学学报*, 2020, 39(4): 566–573.
Qi Mingming, Li Jianyang, Liu Xianhua, et al. *In situ* enrichment and diversity analysis of natural macromolecular polymer degrading bacteria in offshore sediments and water bodies[J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2020, 39(4): 566–573.
- [44] Li Jianyang, Dong Chunming, Lai Qiliang, et al. Frequent occurrence and metabolic versatility of *Marinifilaceae* bacteria as key players in organic matter mineralization in global deep seas[J]. *mSystems*, 2022, 7(6): e0086422.
- [45] 张梦思, 汤海青, 欧昌荣, 等. 采用Illumina MiSeq测序技术比较日本鲭和大黄鱼冷藏期间的腐败特性[J]. *水产学报*, 2019, 43(4): 1220–1233.
Zhang Mengsi, Tang Haiqing, Ou Changrong, et al. Comparative analysis of the spoilage characteristics of *Scomber japonicus* and *Larimichthys crocea* during refrigerated storage by Illumina Miseq sequencing technology[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(4): 1220–1233.
- [46] Sun Fulin, Wang Youshao, Wu Meilin, et al. Spatial and vertical distribution of bacteria in the Pearl River estuary sediment[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2012, 11(9): 2256–2266.

Effects of litter decomposition of *Gracilaria lemaneiformis* segments on environment and its succession characteristics of bacterial community

Hu Xiaojuan¹, Zhao Xiu^{1,2}, Yang Yufeng^{2,3}, Cao Yucheng^{1,3}

(1. Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment, South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China; 2. Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China; 3. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhuhai), Zhuhai 519082, China)

Abstract: In order to clarify the effects of litter decomposition of *Gracilaria lemaneiformis* segments on environment and the succession of bacterial community, the characteristics of nutrient content in seaweed, water and sediment, and succession characteristics of bacterial community attached to the seaweed, water and sediment were carried out by the simulation experiment. The results showed that its decomposition rate reached 83.5% after 50 d. The content of total organic carbon (TOC), total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) in water increased by 241.2%, 229.8% and 101.3%, respectively, compared with the initial period. The content of dissolved oxygen (DO) in water decreased by 82.9%, which from 1.87 mg/L to 0.32 mg/L. In addition, the number of bacteria attached to *G. lemaneiformis* remained at 10^7 copy/g, while the richness and diversity of bacteria continued to increase during the decomposition processes. The bacteria community structure was significantly affected by total organic carbon, total nitrogen, total phosphorus and DO in water. The relative abundances of Planctomycetes, Spirochaetae, Firmicutes and δ -Proteobacteria increased, while that of Bacteroidetes, α -Proteobacteria and γ -Proteobacteria decreased. During the process of decomposition, the functional gene abundance of metabolism attached to *G. lemaneiformis* continued to decline. Briefly, the results indicated that decomposition of *G. lemaneiformis* segments would lead to the increasing of nutrient concentration in water. And Planctomycetes, Spirochaetae, Firmicutes and δ -Proteobacteria played important roles in the process of decomposing of *G. lemaneiformis*.

Key words: *Gracilaria lemaneiformis*; decompose; environmental factors; bacterial community