

王飞鹏, 杨靖煜, 蔡尊栋, 等. 福建三沙湾海域细菌群落结构及其形成机制[J]. 海洋学报, 2023, 45(3): 84–96, doi:10.12284/hyxb2023034
Wang Feipeng, Yang Jingyu, Cai Zundong, et al. Bacterial community structure and assembly mechanisms in Sansha Bay, Fujian[J]. Haiyang Xuebao, 2023, 45(3): 84–96, doi:10.12284/hyxb2023034

福建三沙湾海域细菌群落结构及其形成机制

王飞鹏^{1,2}, 杨靖煜¹, 蔡尊栋¹, 陈锦源¹, 田森¹, 王路^{1,2},
李荣茂³, 刘炜⁴, 穆景利^{1,2*}

(1. 闽江学院 地理与海洋学院, 福建 福州 350108; 2. 自然资源部东南生态脆弱区监测修复工程技术创新中心, 福建 福州 350108; 3. 福建省海洋渔业资源监测中心, 福建 福州 350003; 4. 国家海洋局宁德海洋环境监测中心站, 福建 宁德 352100)

摘要: 细菌群落在水生生态系统中起着非常关键的作用。基于 DNA 和 RNA 高通量测序技术研究了福建三沙湾海域细菌的群落结构及其形成机制。结果发现: (1) 三沙湾海域中共检测到细菌 1 476 个操作分类单元 (OTUs), 其中 γ -变形菌、 α -变形菌、蓝细菌和拟杆菌为多样性最高的类群; (2) 基于 DNA 和 RNA 高通量测序技术均发现这 4 种类群同时也是该海域细菌群落中的优势类群, 但其代谢活性处于不同的状态, 主要受到盐度、总氮、亚硝氮和无机磷酸盐浓度的调控; (3) 三沙湾细菌群落结构在空间尺度上的分布存在差异, 表现为地理位置上越相近的海区其细菌群落结构越相似。中性模型进一步分析发现, 三沙湾海域细菌群落的形成主要受到中性过程的调控。本研究结果可为深入理解福建三沙湾海域中细菌群落结构及其形成机制提供理论依据。

关键词: 细菌群落结构; 高通量测序; 代谢活性; 群落形成机制; 三沙湾

中图分类号: Q938

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2023)03-0084-13

1 引言

三沙湾地处福建省东北部沿海 (26.5°~26.96°N, 119.43°~120.17°E), 是我国典型的近海封闭型海湾。三沙湾由一澳 (三都澳)、二洋 (管井洋和东吾洋)、三港 (白马港、盐田港和鲈门港) 等次一级的海湾汇聚而成, 其面积约为 714 km², 湾口宽度仅为 3 km^[1-2]。三沙湾终年属于中亚热带海洋性季风气候, 海水中饵料丰富, 水质肥沃, 是我国重要的大黄鱼 (*Pseudosciaena crocea*) 养殖基地^[3-4]。

细菌具有非常高的多样性, 广泛存在于各类生态系统中, 其在海洋微生物生态系统物质循环及能量流动中起着非常关键的作用^[5], 一方面细菌可以将有机物矿化为浮游植物可利用的无机营养盐, 另一方面细

菌还可将可溶性有机物向更高营养级的生物传递。唐娅菲等^[6]在春季三沙湾海域中共鉴定出浮游植物 3 门 22 属 38 种, 硅藻是其中的优势类群, 且三沙湾浮游植物的分布主要受到温度、盐度、溶解氧浓度和活性磷酸盐浓度的调控。徐佳奕和徐兆礼^[7]研究发现三沙湾海域 4-5 月间受浙闽沿岸流影响, 浮游动物类群与长江口浮游动物群落结构相似。而在 8 月和 10 月, 该海域浮游动物多样性高于 4-5 月, 且其群落结构与南海北部海域极为相似。细菌群落结构及其形成机制在三沙湾海域的研究目前还较少。

Illumina 高通量测序技术具有测序通量高、价格低、技术成熟等优点, 目前已经被广泛应用于不同生态系统的微生物群落研究中^[8]。基于 rDNA 高通量测序技术 (DNA 测序) 虽然极大地提高了研究者对环境

收稿日期: 2022-06-07; 修订日期: 2022-09-28。

基金项目: 福建省自然科学基金 (2020J01866); 福建省海洋经济发展专项 (FJHJF-L-2022-12); 闽江学院校级科研项目 (MYK21012); 自然资源部东海局青年科学基金 (202012); 自然资源部工程技术创新中心课题 (KY-090000-04-2021-002)。

作者简介: 王飞鹏 (1987—), 男, 山西省运城市人, 博士, 副教授, 主要研究方向为环境微生物分子生态学。E-mail: 408386093@qq.com

* 通信作者: 穆景利, 研究员, 主要从事海洋生态环境污染物效应及渔业资源的损害评估研究。E-mail: jlmj@mju.edu.cn

样本中微生物群落结构的认识^[9-10]。但随着研究的深入, 研究者发现基于 DNA 测序存在以下不足: (1) 容易受到基因拷贝数的影响^[11]; (2) DNA 在胞外环境中可存活一段时间, 基于 DNA 测序的结果可能受到胞外溶解态 DNA、死亡细胞、休眠体细胞等的影响^[9]。相比于 rDNA, rRNA 在胞外环境中容易降解, 且 rRNA 序列信息可反映细胞核糖体的活跃性或蛋白质合成的潜能^[12-13]。因此, 目前微生物学家普遍接受: 基于 DNA 测序可反应环境样本中存在的类群, 而基于 rRNA 的测序技术 (RNA 测序) 可反映环境样本中活跃的类群^[14-15]。此外, RNA 与 DNA 的比例可作为细菌类群的代谢活性指标^[12]。需要注意的是, 由于细胞大小、生长周期、基因拷贝数上存在差异, 代谢活性一般仅用于同一类群在不同采样环境中的比较, 不同类群间不作比较^[16]。

本研究基于 DNA 和 RNA 高通量测序技术, 研究了三沙湾海域细菌群落多样性及其类群组成, 分析了细菌群落在三沙湾海域空间尺度上的分布, 以及细菌优势类群在该海域的代谢活性及其主要的调控因

子。此外, 本研究还通过中性模型 (Neutral Community Model, NCM) 分析了三沙湾海域细菌群落形成的主要调控机制。

2 材料与方法

2.1 水样采集

本研究采样完成于 2021 年 6 月 16 日, 共 13 个采样站位, 见图 1。每个采样站位采集表层海水 5 L, 所有站位水样收集完成后立即带回实验室, 并在当天完成水样的过滤。水样首先通过 200 μm 筛绢预过滤, 去除水体中的杂质及大粒径生物。预过滤的海水经蠕动泵进一步富集到 0.2 μm 孔径的核酸纤维膜上 (直径为 142 mm, Milipore, 美国)。由于 RNA 在胞外环境中容易降解, 为减少样本中 RNA 的丢失, 本研究控制水样的过滤速度为 0.5~1 L/min。膜样收集完成后立即放入 -80 $^{\circ}\text{C}$ 冰箱中保存。现场采样中, 基于 WTW 手持水质分析仪 (Multi3620, 德国) 观测并记录水体温度和盐度。

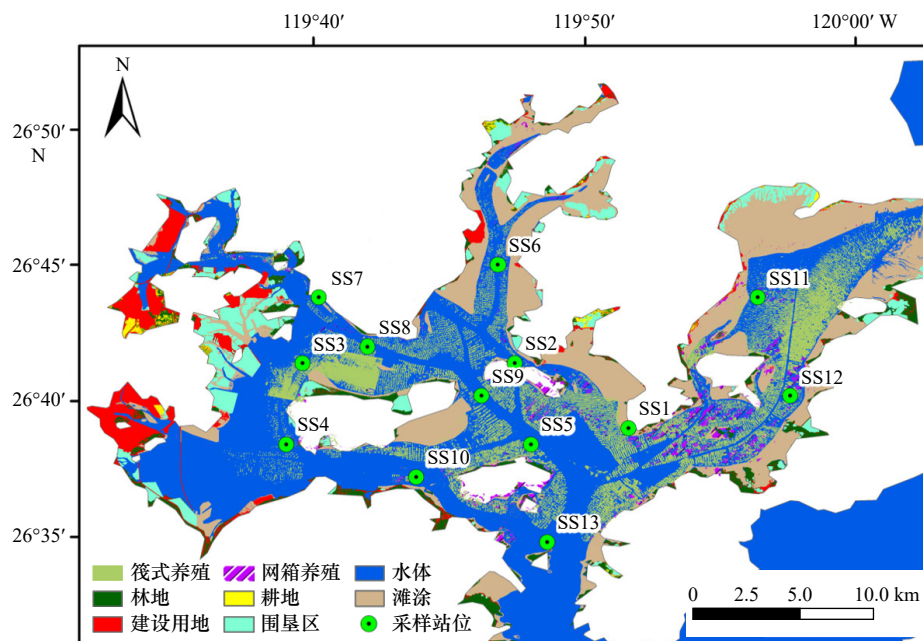


图 1 三沙湾采样站位

Fig. 1 Sampling stations at Sansha Bay

2.2 营养盐的实验室分析

水样 (0.5 L) 经 0.45 μm 孔径的玻璃纤维滤膜 (Whatman, 美国) 过滤, 收集过滤的水样保存于 -20 $^{\circ}\text{C}$ 环境中, 并尽快完成营养盐测定。本研究测定的营养盐指标包括: 总氮 (TN)、氨氮 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$)、硝态氮 ($\text{NO}_3^-\text{-N}$)、亚硝氮 (NIT)、总磷 (TP) 和正磷酸盐 (SRP)。营养盐分析方法参照文献 [17]。

2.3 细菌 DNA/RNA 共提取、PCR 扩增及 Illumina 高通量测序

通过 AllPrep DNA/RNA Mini Kit (Qiagen, 德国) 试剂盒对获得的滤膜样本进行 DNA/RNA 共提取。本研究对试剂盒操作步骤进行了适当的优化, 以确保获得高质量的 DNA 和 RNA。获得的 RNA 提取物首先通过 gDNA wipeout buffer (Qiagen, 德国) 处理, 去除

样本中可能存在的基因组 DNA。纯化的 RNA 继续经过 QuantiTect Reverse Transcription Kit (Qiagen, 德国) 试剂盒反转录为 cDNA。DNA/cDNA 浓度和质量分别通过 Nanodrop 2000 分光光度计 (Thermo Scientific, 美国) 和 1% 琼脂糖凝胶电泳检测。本研究扩增子片段为 16S V3-V4 片段, 所用引物为: 上游引物 341F (5'-CCTACGGGNGGCWGCAG-3') 和下游引物 805R (5'-GACTACHVGGGTATCTAATCC-3')^[18]。PCR 体系为 25 μ L, 其中: 12.5 μ L 2 \times Taq PCR mix (Takara, 中国), 不少于 1 μ g DNA 或 cDNA 模板, 0.1 μ mol/L 上游引物 1 μ g, 0.1 μ mol/L 下游引物 1 μ g, ddH₂O 补充至 25 μ L。PCR 扩增程序为: 95 $^{\circ}$ C 预变性 2 min; 95 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s, 该过程持续 25 个循环; 最后 72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min。扩增产物通过 2% 浓度琼脂糖凝胶电泳检测, 合格的产物进行磁珠纯化并采用酶标定量。根据 PCR 产物浓度进行等量混样, 混匀后通过 2% 浓度琼脂糖凝胶进行电泳检验。合格的目的条带通过 QIAquick Gel Extraction Kit (Qiagen, 德国) 试剂盒回收。回收的 PCR 产物寄送至诺禾致源 (Novogene) 进行测序, 本研究测序平台为 NovaSeq 6000。

2.4 序列处理及数据分析方法

原始序列下机后依据 Barcode 和引物序列拆分出各样本数据, 去掉 Barcode 和引物序列片段后经 FLASH (V1.2.7, <http://ccb.jhu.edu/software/FLASH/>)^[19] 进行拼接。拼接后的序列质量控制在 Qiime (V1.9.1 http://qiime.org/scripts/split_libraries_fastq.html) 平台上进行^[20]。质控后得到的高质量序列进一步通过 GitHub (<https://github.com/torognes/vsearch/>) 检测并去除嵌合体^[21]。最终获得的序列通过 Uparse (V7.01001, <http://www.drive5.com/uparse/>)^[22] 以 0.97 的相似度聚类形成操作分类单元 (Operational Taxonomic Units, OTUs)。OTUs 中出现频次最高的序列为其代表序列, 代表序列通过 Mothur 方法比对 SILVA138 (<http://www.arb-silva.de/>) 中的 SSUrRNA 数据库^[23] 进行物种分类注释, 阈值设为 0.8~1。进一步分析中, 去除了仅在一个样本中出现的 OTUs、只含一条序列的 OTUs 和经注释后为非细菌的 OTUs。为避免测序深度不同带来的误差, DNA 和 RNA 样本均以样本中最小序列数进行均一化处理, 处理完成后各样本序列均为 59 006 条。

细菌 α 多样性指数 (Shannon 指数和 Chao1 指数) 基于 Qiime 平台计算得到。本研究中生物信息学分析均基于 R 软件 (version 4.0.2) 完成。皮尔森相关性 (Pearson's correlation) 分析用于阐明细菌多样性与环

境因子间的相关性。主坐标分析 (Principal Coordinate Analysis, PCoA) 基于 Bray-Curtis 距离矩阵来比较细菌群落结构在空间尺度上的差异, 通过 R 软件 Vegan 包完成^[24]。典型相关分析 (Canonical Correlation Analysis, CCA) 用来表征细菌类群代谢活性与环境因子间的相关性, 通过 R 软件 Vegan 包完成。细菌 OTUs 代谢活性 (RNA : DNA) 基于 OTUs 在 RNA 及 DNA 测序结果中的相对丰度计算获得^[8, 13], 其在站位间代谢活性的变化通过热图展示。中性模型基于 OTUs 出现频率与其相对丰度间的关系分析随机过程 (中性过程) 在细菌群落形成中的潜在贡献。

3 结果与分析

3.1 各站位水质参数及营养盐浓度

本研究采样区域包含三沙湾盐田港水域、鲈门港水域、三都澳水域、东吾洋水域和官井洋水域, 涵盖筏式养殖、网箱养殖等水域。各站位水质参数及营养盐浓度见表 1。航次期间三沙湾各站位温度变化范围为 26.2~28.5 $^{\circ}$ C, 盐度变化范围为 17.1~31.3, TN 浓度变化范围为 0.401~1.907 mg/L, NH₄⁺-N 浓度变化范围为 0.203~0.766 mg/L, NO₃⁻-N 浓度变化范围为 0.311~0.643 mg/L, NIT 浓度变化范围为 0.074~0.11 mg/L, TP 浓度变化范围为 0.047~0.145 mg/L, SRP 浓度变化范围为 0.058~0.138 mg/L。三沙湾水域水质参数及营养盐浓度总体分布为: 鲈门港水体盐度较低, 硝态氮和总磷浓度较高; 三都澳水体总氮和硝态氮浓度较高; 东吾洋水体盐度最高 (>31), 且水体亚硝氮和正磷酸盐浓度较高, 而总氮浓度较低 (表 1)。

3.2 三沙湾海域细菌多样性

本研究共获得测序数据 1 654 049 条, 经数据质控及嵌合体去除, 获得高质量序列 1 534 156 条, 以 97% 的相似度聚类共获得 1 476 个 OTUs。 γ -变形菌、 α -变形菌、蓝细菌和拟杆菌为三沙湾海域细菌群落多样性 (OTU 数) 最高的类群 (图 2a, 图 2b)。基于 DNA 测序结果, γ -变形菌为 429 OTUs, 占细菌群落总多样性的 33.20%、 α -变形菌为 224 OTUs (17.34%)、蓝细菌为 108 OTUs (8.36%)、拟杆菌为 132 OTUs (10.22%) (图 2a)。基于 RNA 测序方案检测到的 γ -变形菌、 α -变形菌、蓝细菌和拟杆菌分别为 433 OTUs (33.21%)、227 OTUs (17.41%)、87 OTUs (6.67%) 和 169 OTUs (12.96%) (图 2b)。基于 DNA 测序技术表征的细菌群落 OTUs 数目在采样站位间的变化范围为 465~656, 其中 SS3 站位多样性最高, 而多样性低值出现在 SS11 站位 (图 2c)。Shannon 指数变化范围为 3.22~6.20, 其中 SS8 站位多样性最高, SS11 站位多样性最

表 1 各站位温度、盐度及营养盐浓度

Table 1 Temperature, salinity and nutrient concentrations at each sampling station

站位	温度/°C	盐度	TN浓度/(mg·L ⁻¹)	NH ₄ ⁺ -N浓度/(mg·L ⁻¹)	NO ₃ ⁻ -N浓度/(mg·L ⁻¹)	NIT 浓度/(mg·L ⁻¹)	TP 浓度/(mg·L ⁻¹)	SRP浓度/(mg·L ⁻¹)
SS1	26.7	29.1	1.165	0.306	0.393	0.089	0.111	0.073
SS2	27.1	30	1.136	0.203	0.410	0.089	0.090	0.081
SS3	26.9	21.2	1.432	0.203	0.548	0.087	0.103	0.062
SS4	27.7	22.5	1.907	0.227	0.501	0.094	0.111	0.058
SS5	27.2	27.8	1.363	0.766	0.371	0.099	0.094	0.085
SS6	28.5	23.5	1.103	0.211	0.522	0.093	0.137	0.096
SS7	26.8	17.1	1.706	0.274	0.643	0.074	0.120	0.104
SS8	27.1	22	1.218	0.243	0.541	0.087	0.103	0.096
SS9	27.2	19.6	1.515	0.258	0.558	0.082	0.107	0.092
SS10	27.4	29.9	1.304	0.227	0.366	0.089	0.098	0.104
SS11	27.8	31.1	1.492	0.227	0.387	0.110	0.145	0.138
SS12	26.8	31.3	0.546	0.227	0.399	0.104	0.090	0.134
SS13	26.2	31.3	0.401	0.243	0.311	0.096	0.047	0.107

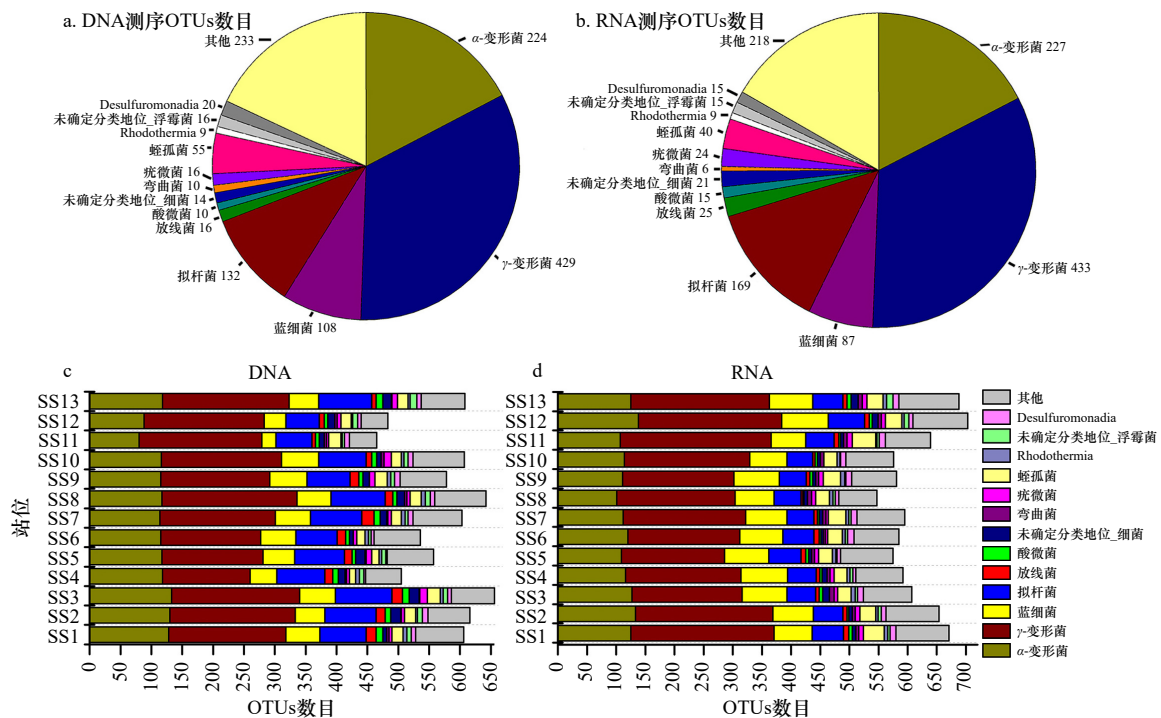


图 2 基于 DNA 和 RNA 测序方案表征的细菌(纲水平)在所有站位(a, b)及其在各站位(c, d)的 OTUs 数目

Fig. 2 The numbers of bacterial OTUs (class level) at all sampling stations (a, b) and at each sampling site (c, d) based on DNA and RNA sequencing approaches

低。Chao1 指数变化范围为 458.17~943.55, 其中在 SS4 和 SS11 站位检测到多样性的最高值与最低值(表 2)。基于 RNA 测序技术表征的细菌群落 OTUs 数目在采样站位间的变化范围为 547~703, 其中 SS12 站位为多样性最高的站位, 而 SS8 站位多样性

最低(图 2d)。Shannon 指数变化范围为 5.07~6.38, 多样性最高值与最低值分别出现在 SS6 和 SS11 站位。Chao1 指数变化范围为 579.31~792.89, 在 SS13 和 SS8 站位分别检测到多样性最高值与最低值(表 2)。然而, 皮尔森相关性分析并未发现三沙湾海域细菌多

样性(基于 DNA 和 RNA 测序)与环境因子间存在显著相关性(图 3)。

表 2 基于 DNA 和 RNA 测序数据表征的细菌群落在采样站位的 α -多样性指数

Table 2 Bacterial alpha diversity at sampling stations based on DNA and RNA sequencing data

站位	DNA		RNA	
	Shannon	Chao1	Shannon	Chao1
SS1	5.41	641.01	6.16	690.22
SS2	5.74	626.41	6.03	669.75
SS3	5.44	688.15	6.24	620.27
SS4	5.35	943.55	5.91	653.27
SS5	5.56	586.33	6.07	584.51
SS6	5.94	564.28	6.38	615.13
SS7	5.74	637.28	5.78	606.78
SS8	6.20	623.26	5.83	579.31
SS9	5.86	589.08	5.86	608.98
SS10	5.92	615.96	6.03	606.22
SS11	3.22	458.17	5.07	649.07
SS12	4.64	464.09	6.19	731.50
SS13	5.51	608.15	5.93	792.89

注:表中粗体数值为各样品中多样性指数的最高值与最低值。

3.3 三沙湾海域细菌群落组成

α -变形菌、 γ -变形菌、蓝细菌和拟杆菌为三沙湾海域细菌的优势类群(图 4a, 图 4b)。 α -变形菌在 DNA 测序结果中在各采样站位间均有着较高的序列丰度(9.77%~47.59%),在 SS9 站位其序列相对丰度高达 47.59%。基于 RNA 的测序结果, α -变形菌在各站位间的相对丰度降低,但仍为优势类群,其相对丰度变化范围为 12.61%~35.61%。 γ -变形菌在基于 DNA 测序结果中在各站位间有着较高的序列丰度(6.15%~78.04%),其中 SS11 站位其相对丰度高达 78.04%。相比于 DNA 测序结果, γ -变形菌序列丰度在 RNA 测序结果中进一步提升,变化范围为 25.38%~75.33%,其中 SS11 站位相对丰度高达 75.33%。蓝细菌序列丰度在 DNA 测序结果中变化范围较大,在 SS11 站位其序列丰度仅为 0.2%,而在 SS3 站位其序列丰度为 36.25%。相比于 DNA 测序结果,蓝细菌在 RNA 测序结果中相对丰度明显上升,其变化范围为 3.61%~42.41%。拟杆菌在 DNA 测序结果中相对丰度变化范围为 3.96%~20.94%,而其在 RNA 序列结果

中相对丰度仅占 0.65%~5.87%。放线菌和酸微菌纲在 DNA 测序结果中相对丰度分别为 1.37%~12.35%和 1.14%~9.3%,而在 RNA 测序结果中,这两种类群的序列丰度均小于 1%。弯曲菌(Campylobacteria)、疣微菌纲(Verrucomicrobiae)、蛭弧菌(Bdellovibrionia)、Rhodothermia 等类群仅占到总序列丰度的小部分(图 4)。

红杆菌科、Marinobacteraceae、黄杆菌科和 Nitrincolaceae 为三沙湾海域细菌在科级水平的优势类群(图 4c, 图 4d)。基于 DNA 测序结果,红杆菌科类群序列丰度在采样站位间变化范围为 7.55%~38.12%,其中在 SS5 站位丰度最高。Marinobacteraceae 类群在各站位间的相对丰度变化较大,从 0.32%(SS12 站位)到 32.87%(SS1 站位)。黄杆菌科类群在采样站位间的相对丰度变化为 2.67%~19.47%。Nitricolaceae 类群在 SS11 和 SS12 站位有着非常高的相对丰度,分别为 67.57%和 43.31%(图 4c)。相比于 DNA 测序结果, RNA 测序结果中红杆菌科和黄杆菌科类群在站位间的相对丰度降低,分别为 6.72%~27.59%和 0.34%~4.6%,而 Marinobacteraceae 和 Nitricolaceae 类群相对丰度则上升,分别为 3.2%~28.44%和 7.88%~51.5%(图 4d)。

3.4 三沙湾海域细菌群落空间分布

基于 Bray-Curtis 距离矩阵的各样本细菌群落结构的主坐标分析(PCoA)发现,基于 DNA 和 RNA 两种测序方案表征的细菌群落在 X 轴分为两个部分(图 5)。Y 轴方向 SS1、SS2、SS5 和 SS10 站位,SS3、SS4、SS6、SS7、SS8 和 SS9 站位细菌群落结构较为相似。地理位置上,SS1、SS2、SS4、SS5、SS9 和 SS10 站位属于三都澳水域,SS3、SS7 和 SS8 站位位于鲆门港水域,SS6 站位位于盐田港水域,SS11 和 SS12 站位位于东吾洋水域;SS13 站位位于官井洋水域。

3.5 三沙湾海域细菌群落代谢活性及其主要的调控因子

细菌在三沙湾海域基于 DNA 和 RNA 测序方案表征的群落结构在不同站位间存在较大差异(图 4)。RNA : DNA 值可作为描述细菌群落和 OTU 代谢活性的指标。三沙湾海域优势类群: γ -变形菌、 α -变形菌、蓝细菌和拟杆菌(表 3)在各站位代谢活性热图见图 6。代谢活性热图可以看出本研究期间三沙湾海域中 α -变形菌、 γ -变形菌和蓝细菌多数 OTUs 处于代谢活跃的状态,而拟杆菌多数 OTUs 处于代谢不活跃的状态。典型相关分析进一步分析发现三沙湾海域细菌优势类群的代谢活性主要受到盐度、总氮、亚硝

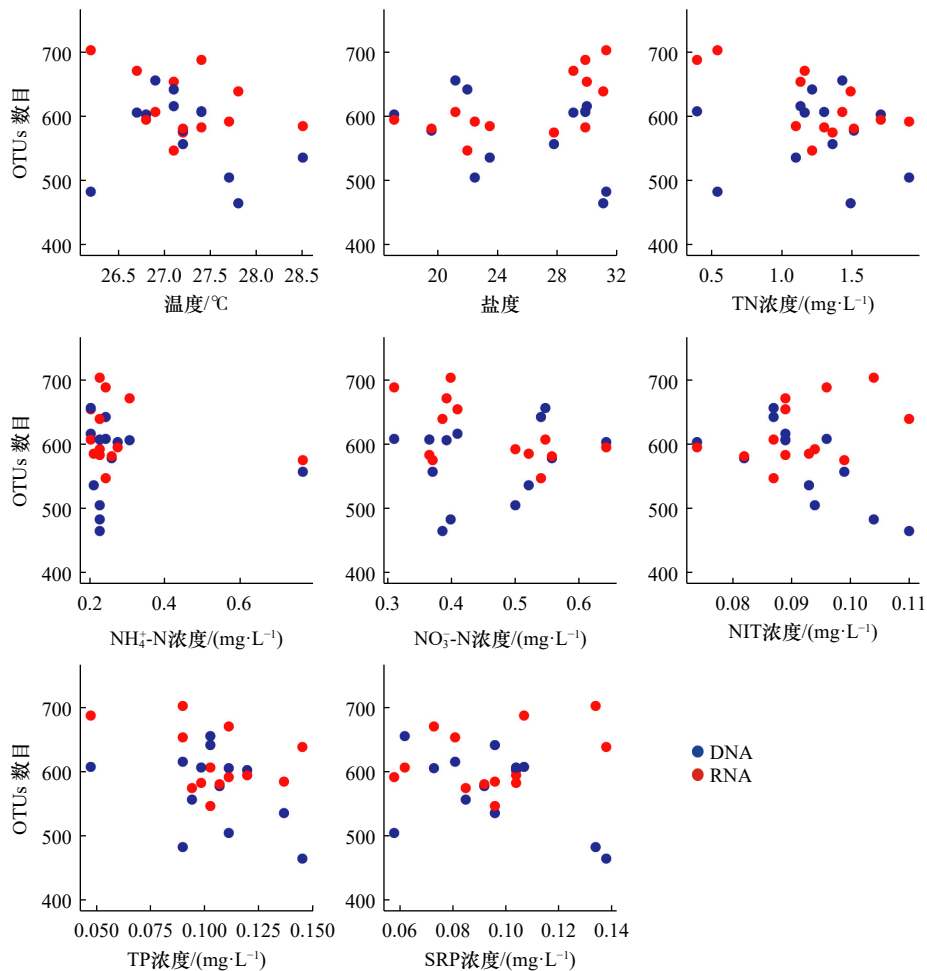


图3 基于DNA和RNA测序技术表征的三沙湾细菌OTUs数目与温度、盐度、总氮(TN)浓度、氨氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)浓度、硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$)浓度、亚硝氮(NIT)浓度、总磷(TP)浓度和正磷酸盐(SRP)浓度间的皮尔森相关性分析

Fig. 3 Pearson correlations between the numbers of OTUs of bacteria and temperature, salinity, total nitrogen (TN) concentration, ammonia nitrogen ($\text{NH}_4^+\text{-N}$) concentration, nitrate nitrogen ($\text{NO}_3^-\text{-N}$) concentration, nitrous nitrogen (NIT) concentration, total phosphorus (TP) concentration and soluble reactive phosphate (SRP) concentration based on the DNA and RNA sequencing data

氮和无机磷酸盐浓度的调控(图7)。

3.6 三沙湾海域细菌群落形成机制

三沙湾海域细菌多样性及群落结构在采样站位间存在变化(图2,图4),且其多样性在站位间的变化与环境因子间并未发现有显著相关性(图3)。为进一步研究该海域细菌群落的形成机制,基于中性模型分析发现,该模型对研究海域细菌群落的形成解释度高于84%(DNA: $R^2=0.8448$, $m=0.2617$; RNA: $R^2=0.8928$, $m=0.4175$)(图8),表明中性过程(随机过程)在三沙湾海域细菌群落形成中起着关键的作用。

4 讨论

4.1 三沙湾海域细菌群落结构及代谢活性

γ -变形菌、 α -变形菌、蓝细菌和拟杆菌为三沙湾海域中多样性和相对丰度最高的类群(图2,图4)。变形菌是一类革兰氏阴性菌,是原核生物中一支重要

的分支^[25]。本研究中, γ -变形菌主要包含海细菌属(*Marinobacterium*)、海杆菌属(*Marinobacter*)和*Nep-tuniibacter*。海细菌属能够耐受低氧环境^[26],在缺氧的环境中可高效地降解有机物^[27]。海杆菌属在降解石油污染物方面起着非常重要的作用,是脂肪族、多环芳烃和环类异戊二烯化合物的高效降解菌^[28]。*Nep-tuniibacter*属中多数种可以降解石油中的芳香烃^[29],在受石油污染的海水中经常被检测到^[30]。 α -变形菌中主要为红杆菌科(Rhodobacteraceae)。红杆菌科常存在于海水水体中,主要包含光能异养菌和化能异养菌,可在缺氧环境中进行光合作用,参与海洋生态系统碳、氮、硫的循环^[31-32]。蓝细菌又称蓝藻,是海洋中重要的初级生产者,贡献了海洋净初级生产的25%^[33]。拟杆菌的主要类群为黄杆菌科(Flavobacteriaceae)。黄杆菌科多数种在降解生物大分子(如:多糖和蛋白质)等方面起着重要的作用,促进海洋环境中碳的循

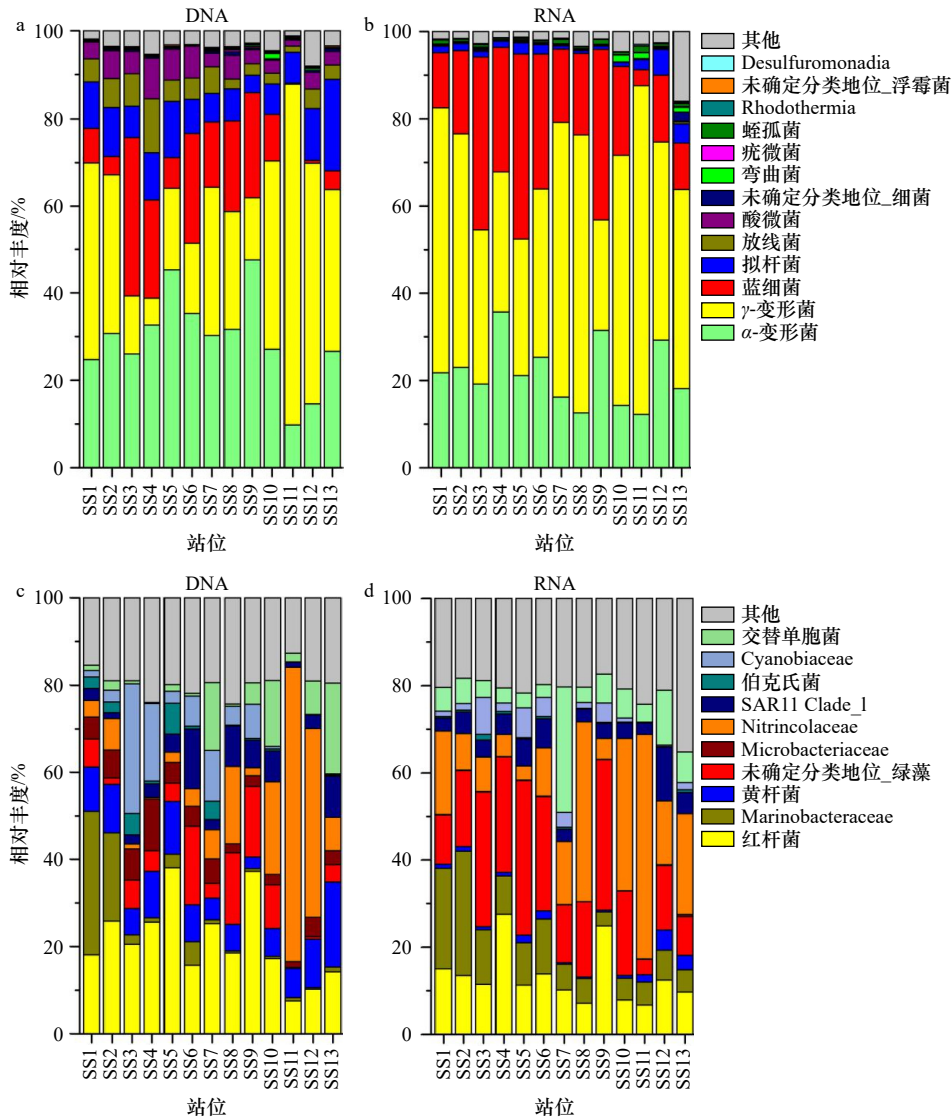


图 4 基于 DNA 和 RNA 测序表征的细菌群落在纲级水平 (a, b) 和科级水平 (c, d) 在各样本间的相对丰度分布

Fig. 4 Relative abundance of bacterial communities at class level (a, b) and family level (c, d) at each sampling site based on DNA and RNA sequencing approaches

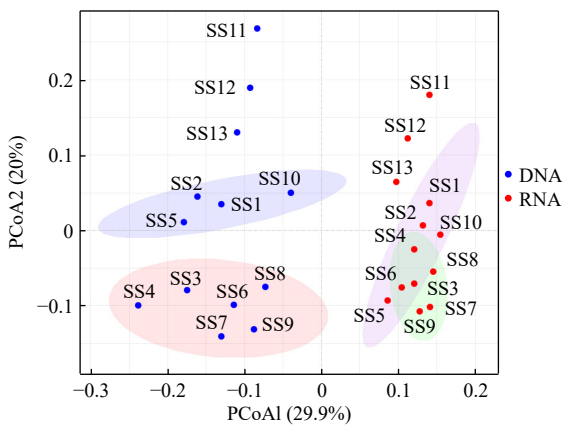


图 5 基于 Bray-Curtis 距离矩阵的各样本细菌群落的主坐标分析 (PCoA)

Fig. 5 Principal coordinate analysis (PCoA) of bacterial community in all samples based on Bray-Curtis distance matrix

环^[34]。黄亚玲等在 2021 年 4–10 月对三沙湾海域 (9 个航次, 采样站位与本研究站位一致) 水质长时间的跟踪监测发现, 该海域大部分区域水质达到富营养化状态, 多数站位溶解态无机氮 (DIN) 和活性磷酸盐 (PO₄-P) 浓度超过第四类海水水质标准 (未发表)。三沙湾海域缺氧、富营养化、石油等污染物的存在可能是本研究中检测到高丰度的 γ -变形菌、 α -变形菌、蓝细菌和拟杆菌的原因。此外, 基于 DNA 和 RNA 测序技术表征的细菌群落结构在三沙湾海域均存在空间尺度上的差异, 表现为地理位置上越相近的海域细菌群落结构越相似 (图 5)。

微生物学家普遍认为基于 DNA 测序可以反映环境样本中存在的类群, 而基于 RNA 测序则反映其中活跃的类群^[9, 12]。基于 DNA 和 RNA 测序方案表征的

表3 α -变形菌、 γ -变形菌、蓝细菌和拟杆菌 OTUs 分类信息Table 3 The OTUs classification information of α -proteobacteria, γ -proteobacteria, Cyanobacteria and Bacteroidia

纲	OTUs	分类信息	纲	OTUs	分类信息
Alphaproteobacteria	OTU_1	<i>Rhodobacteraceae bacterium</i> HIMB11	Gammaproteobacteria	OTU_2	<i>Marinobacterium marisflavi</i>
	OTU_5	<i>Asciadiaceihabitans</i>		OTU_3	<i>Marinobacter</i>
	OTU_7	SAR11_clade_Ia		OTU_4	<i>Alteromonas mediterranea</i>
	OTU_9	<i>Sulfitobacter</i>		OTU_15	<i>Neptuniibacter</i>
	OTU_14	<i>Pseudoceanicola</i>		OTU_16	<i>Limnobacter thiooxidans</i>
	OTU_28	<i>Marivivens</i>		OTU_18	Nitrincolaceae
	OTU_29	SAR11_clade_III		OTU_20	<i>Ketobacter alkanivorans</i>
	OTU_30	<i>alpha proteobacterium</i> HIMB59		OTU_23	<i>Litoricola</i>
	OTU_39	<i>Flavimaricola</i>		OTU_24	Alteromonadaceae
	OTU_41	Sphingomonadaceae		OTU_26	<i>Corallomonas stylophorae</i>
	OTU_47	Puniceispirillales		OTU_27	<i>Marinobacter</i> sp. CP1
	OTU_48	<i>Hoeflea</i>		OTU_31	<i>Marinobacterium jannaschii</i>
	OTU_52	<i>alpha proteobacterium</i> SCGC AAA015-N04		OTU_32	Methylophilaceae
	OTU_53	<i>Marivita</i>		OTU_42	SAR86_clade
	OTU_71	SAR11_clade		OTU_43	<i>Aestuariibacter</i>
	OTU_77	SAR11_clade_III		OTU_49	Nitrincolaceae
	OTU_78	SAR116_clade		OTU_50	<i>Pseudohongiella</i>
	OTU_82	Kordiimonadales		OTU_55	<i>Glacielcola</i>
	OTU_85	SAR116_clade		OTU_56	<i>OM60(NOR5)_clade</i>
	OTU_86	SAR11_clade_II		OTU_57	Gammaproteobacteria
	OTU_88	SAR116_clade		OTU_59	<i>Neptuniibacter</i>
	OTU_93	<i>Erythrobacter</i>		OTU_62	<i>RS62 marine group</i>
	OTU_94	Parvibaculaceae		OTU_64	<i>Vibrio fortis</i>
	OTU_112	Alphaproteobacteria		OTU_65	<i>Polycyclovorans</i>
	OTU_114	<i>Parvularcula</i>		OTU_66	Methylophilaceae
	OTU_125	Magnetospiraceae		OTU_67	<i>Pseudoalteromonas phenolica</i>
	OTU_132	Nisaeaceae		OTU_69	Gammaproteobacteria
	OTU_133	AEGEAN-169_marine group		OTU_73	<i>Halioglobus</i>
	OTU_147	Stappiaceae		OTU_81	SAR86_clade
	OTU_149	NRL2		OTU_83	<i>Luminiphilus</i>
	OTU_166	<i>Sulfitobacter</i>		OTU_84	<i>SUP05 cluster</i>
	OTU_168	Magnetospiraceae		OTU_90	<i>OM60(NOR5)_clade</i>
	OTU_175	<i>Planktomarina</i>		OTU_96	SAR86 clade
	OTU_178	<i>Ruegeria</i> sp.		OTU_102	Ga0077536
	OTU_190	SAR11_clade_Ib		OTU_106	Gammaproteobacteria

续表 3

纲	OTUs	分类信息	纲	OTUs	分类信息
	OTU_191	SAR116_clade		OTU_155	UBA10353 marine group
	OTU_205	<i>Brevundimonas vesicularis</i>		OTU_156	Methylophilaceae
	OTU_242	<i>Maricaulis maris</i>		OTU_169	EPR3968-O8a-Bc78
	OTU_341	Rhodobacteraceae		OTU_171	Bdellovibrionaceae
	OTU_429	<i>Candidatus Puniceispirillum</i>		OTU_210	unidentified Gammaproteobacteria
	OTU_472	Rhodobacteraceae		OTU_312	Thiotrichaceae
	OTU_588	Rhodobacteraceae		OTU_408	<i>Pontibacterium granulatum</i>
	OTU_1102	Rhodobacteraceae		OTU_642	<i>Marinobacter salarius</i>
	OTU_1104	<i>Thalassococcus</i>		OTU_681	<i>Neptuniibacter</i>
	OTU_1186	SAR11 clade_I		OTU_804	<i>Marinobacter</i>
	OTU_1239	Rhodobacteraceae		OTU_1020	<i>Pontibacterium</i>
	OTU_1382	Rhodobacteraceae		OTU_1070	Haliaceae
	OTU_1757	<i>Limimanicola</i>		OTU_1597	SAR86_clade
Cyanobacteria	OTU_6	<i>Cyanobium</i> PCC-6 307		OTU_>1689	<i>Neptuniibacter</i>
	OTU_8	<i>bacterium</i> WHC4-8		OTU_11	<i>Aureimarina</i>
	OTU_10	unidentified Chloroplast		OTU_19	NS5 marine group
	OTU_17	<i>Virgulinema fragilis</i>		OTU_37	Cryomorphaeae
	OTU_22	<i>Micromonas commoda</i>		OTU_38	NS4 marine group
	OTU_25	unidentified Chloroplast		OTU_45	Flavobacteriaceae
	OTU_33	environmental clone OCS162		OTU_46	Crocinitomicaceae
	OTU_58	<i>Minutocellus</i> sp. CCMP1701		OTU_63	Cryomorphaeae
	OTU_74	<i>Phalacroma mitra</i>		OTU_89	NS5 marine group
	OTU_199	unidentified Chloroplast		OTU_104	NS4 marine group
	OTU_247	unidentified Chloroplast	Bacteroidia	OTU_142	NS9 marine group
	OTU_606	<i>Guillardia theta</i>		OTU_151	NS9 marine group
	OTU_858	<i>Cyanobium</i> PCC-6 307		OTU_211	NS5 marine group
	OTU_1011	Bdellovibrionaceae		OTU_234	NS9 marine group
	OTU_1059	unidentified Chloroplast		OTU_933	Cryomorphaeae
	OTU_107	Nitrosococcaceae			
	OTU_110	Nitrosomonadaceae			
	OTU_111	<i>Marinobacter</i>			
	OTU_115	<i>bacterium</i> BW3SW2			
	OTU_118	<i>Oceanobacter kriegii</i>			
	OTU_123	Nitrosomonadaceae			
	OTU_131	<i>Amphritea</i>			
	OTU_134	<i>Pseudohongiella</i>			
	OTU_145	<i>Marinobacter litoralis</i>			

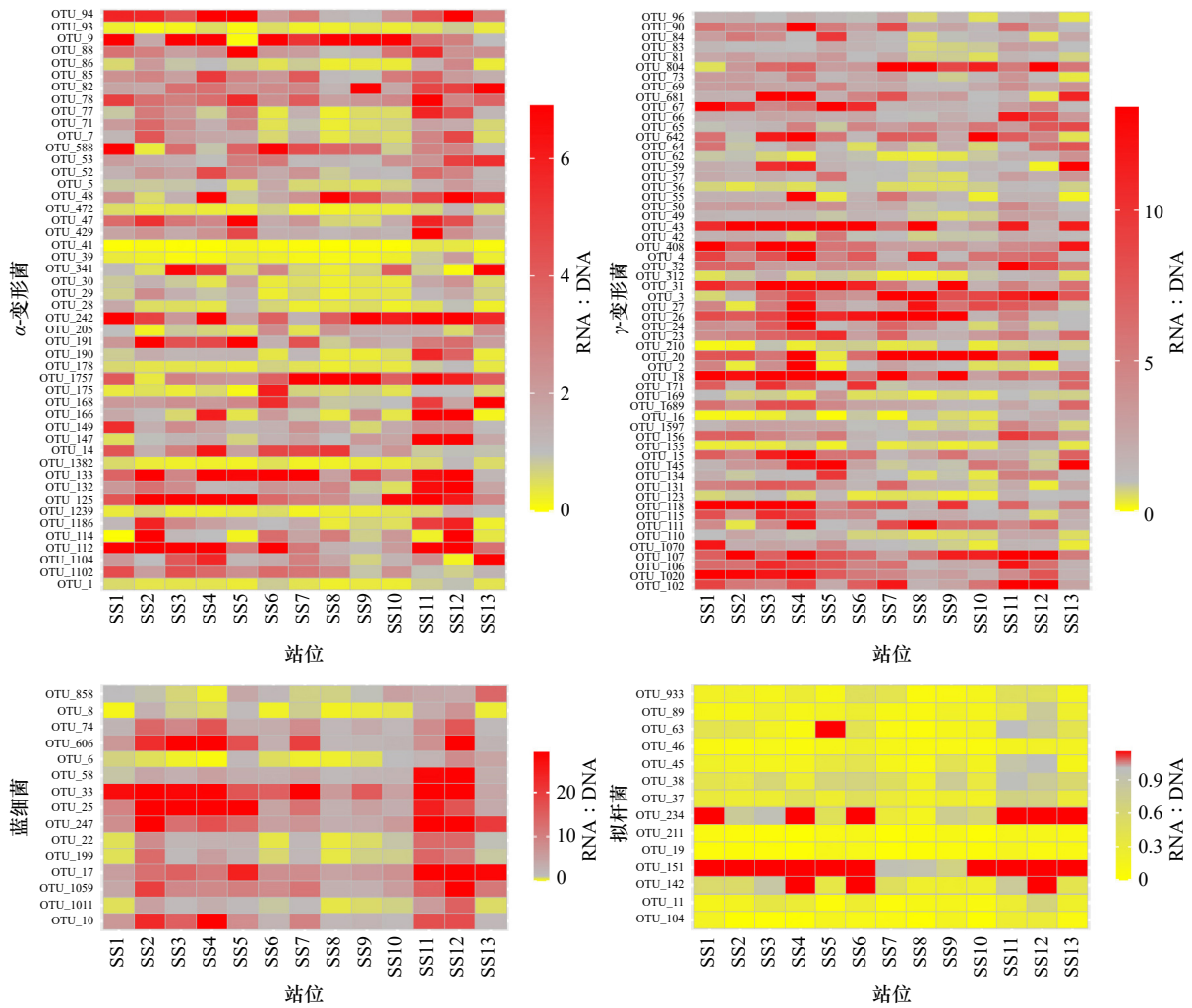


图6 α -变形菌、 γ -变形菌、蓝细菌和拟杆菌 OTUs 代谢活性(RNA : DNA)热图

Fig. 6 Heatmap of the OTUs metabolic activities (RNA : DNA) of α -proteobacteria, γ -proteobacteria, Cyanobacteria and Bacteroidia

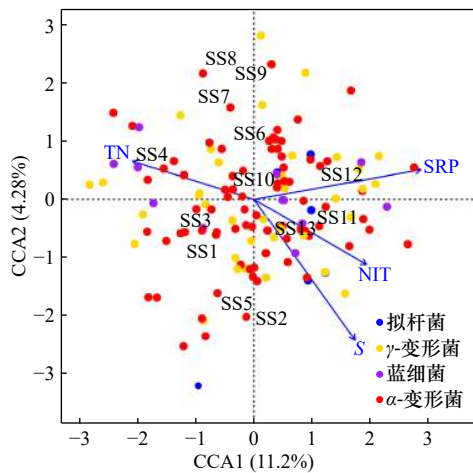


图7 基于典型相关分析(CCA)的 α -变形菌、 γ -变形菌、蓝细菌和拟杆菌代谢活性与环境因子间的相关性
Fig. 7 Plot of the canonical correlation analysis (CCA) integrating environmental factors and the metabolic activities of α -proteobacteria, γ -proteobacteria, Cyanobacteria and Bacteroidia

细菌群落结构在三沙湾采样站点间存在较大的差异(图4)。rRNA 序列信息可反映核糖体的活跃性或蛋白质合成的潜能^[16],且 RNA : DNA 值可作为微生物类群/物种代谢活性的潜在指标^[12]。在计算 RNA : DNA 值时,OTUs 必须同时满足:(1)在所有样本中均检测到;(2)在 DNA 和 RNA 测序结果中同时出现^[15]。本研究共筛选出 135 OTUs,其中 γ -变形菌 58 OTUs、 α -变形菌 48 OTUs、蓝细菌 15 OTUs 和拟杆菌 14 OTUs (表3)。微生物代谢活性通常受到环境因子的调控,如:西北太平洋微微型真核生物代谢活性主要受到硝酸盐、亚硝酸盐和硅酸盐浓度的调控^[13];曝气处理的人工湿地中细菌类群代谢活性主要受到总氮和硝态氮浓度的调控^[35]。本研究期间三沙湾海域 γ -变形菌、 α -变形菌和蓝细菌多数 OTUs 处于代谢活跃的状态,而拟杆菌多数 OTUs 处于代谢不活跃的状态(图5),且其代谢活性主要受到盐度、总氮、亚硝氮和无机磷酸盐浓度的调控(图6)。

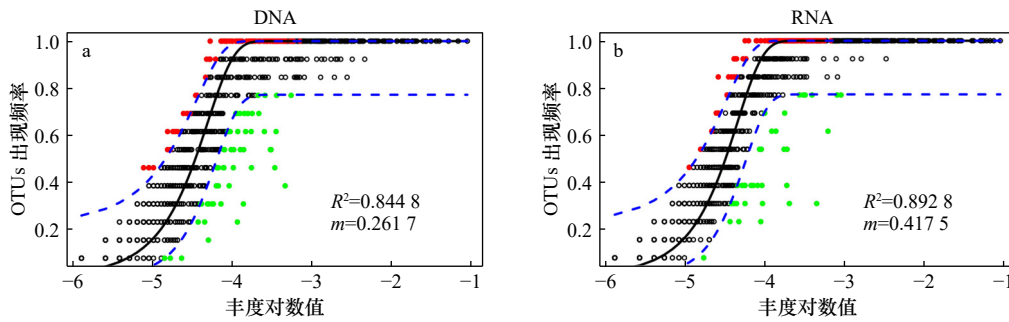


图 8 基于 DNA(a) 和 RNA(b) 表征的细菌 OTUs 出现频次和相对丰度间的中性模型预测图

Fig. 8 The neutral community model based on the relationship between bacterial OTUs occurrence and relative read abundance characterized by DNA (a) and RNA (b) approaches

频率高于模型预测值的 OTUs 显示为红色; 频率较低的 OTUs 显示为绿色; 预测范围内的 OTUs 显示为黑色;
蓝色虚线表示模型预测的 95% 置信区间

OTUs with frequencies higher than those predicted by the model are displayed in red; OTUs with lower frequencies are displayed in green; OTUs within the prediction range are displayed in black; the dotted line represents the 95% confidence interval around the model prediction (blue dotted line)

4.2 三沙湾海域细菌群落的形成机制

环境微生物的群落形成机制近年来越来越成为微生物学家关心的问题^[36-37]。Vellend^[38]提出环境微生物的群落形成主要受到选择、扩散、生态漂移和物种形成 4 种主要过程调控。该概念框架可简单反映为“确定性过程”和“随机过程”。经典的确定性过程理论认为环境微生物的群落结构主要受到决定性因素的影响,如:物种自身的特性、物种间的相互作用、环境因子(温度、盐度、pH、溶解氧浓度、营养盐浓度等)的调控。随机过程认为扩散限制、物种随机的繁殖、死亡、灭绝等过程是影响环境微生物群落结构的主要机制^[39]。近年来,随机过程在环境微生物群落形成过程中的重要性越来越被微生物学家所认识,如:热带北太平洋细菌群落结构主要受到生态漂移过程的调控^[37];随机过程在汀江丰水期和枯水期微生物群落形成中均起着非常重要的作用^[40]。

细菌类群粒径较小随着海流的运动而扩散,但因水团性质的差异(如:温度、盐度、密度等)形成的分层现象又会影响细菌群落的扩散。中性模型可用于分析随机过程在微生物群落构建中的潜在贡献,该模型基于 OTU 的出现频率与其相对丰度间的关系,预测丰度较高的类群更有可能广泛分布,而稀有类群则由于生态漂移可能会丢失^[40]。 R^2 为微生物群落结构与中性模型的整体拟合度,表示随机过程的比例。该

模型常用于评估不同生境中微生物群落的动态变化,如:Burns 等^[41]研究发现中性过程在斑马鱼(*Brachydanio rerio*)肠道微生物群落构建中起着非常重要的作用;Wang 等^[8]研究发现该模型很好地解释了南海北部微型及微微型真核生物群落的形成。本研究发现,三沙湾海域细菌群落多样性变化与环境因子间不存在显著相关性(图 3),但中性模型却能很好地解释该海域细菌群落的形成($R^2 > 0.8$, 图 8),表明中性过程(随机过程)在三沙湾海域中细菌群落的形成中起着关键的作用,细菌群落在三沙湾海域随水流的被动扩散可能是影响其群落形成的主要原因。

5 结论

(1) γ -变形菌、 α -变形菌、蓝细菌和拟杆菌为三沙湾海域多样性及丰度最高的类群。

(2) 三沙湾海域细菌群落结构在空间尺度上存在差异,在地理位置上越相近的海区,其细菌群落结构越相似。

(3) 在本研究调查期间,三沙湾海域 γ -变形菌、 α -变形菌和蓝细菌处于代谢活跃的状态,拟杆菌处于代谢相对不活跃的状态,且这 4 种优势类群代谢活性主要受到盐度、总氮、亚硝氮和无机磷酸盐浓度的调控。

(4) 中性过程是影响三沙湾海域细菌群落形成的主要机制。

参考文献:

- [1] 中国海湾志编纂委员会. 中国海湾志(第七分册)[M]. 北京: 海洋出版社, 1994: 45-50.
China Gulf Chronicles Compilation Committee. China Bay Chronicle (Volume 7)[M]. Beijing: China Ocean Press, 1994: 45-50.
- [2] 王萱, 刘义峰, 郭伟. 近十年三沙湾海水养殖区环境质量状况与变化趋势评价[J]. 渔业研究, 2019, 41(6): 519-525.
Wang Xuan, Liu Yifeng, Guo Wei. Evaluation of environmental quality and change trend in Sansha Bay mariculture area in recent ten

- years[J]. *Journal of Fisheries Research*, 2019, 41(6): 519–525.
- [3] 周进, 纪炜炜. 三都澳大型底栖动物次级生产力[J]. *海洋渔业*, 2012, 34(1): 32–38.
Zhou Jin, Ji Weiwei. Secondary productivity of macrobenthos in Sandu Bay[J]. *Marine Fisheries*, 2012, 34(1): 32–38.
- [4] 黄伟强, 纪炜炜, 付婧, 等. 三沙湾大黄鱼网箱养殖衍生有机物的沉降特征[J]. *中国水产科学*, 2020, 27(6): 709–719.
Huang Weiqiang, Ji Weiwei, Fu Jing, et al. Sedimentation characteristics of aquaculture-derived organic matter from a large yellow croaker (*Larimichthys crocea*) cage farm in Sansha Bay[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2020, 27(6): 709–719.
- [5] Freimann R, Bürgmann H, Findlay S E, et al. Bacterial structures and ecosystem functions in glaciated floodplains: contemporary states and potential future shifts[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7(12): 2361–2373.
- [6] 唐娅菲, 王金辉, 程宏, 等. 三沙湾春季浮游植物群落结构及其与环境因子的关系[J]. *上海海洋大学学报*, 2018, 27(4): 522–530.
Tang Yafei, Wang Jinhui, Cheng Hong, et al. Community structure of phytoplankton and its relationship with environmental factors of Sansha Bay in spring[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2018, 27(4): 522–530.
- [7] 徐佳奕, 徐兆礼. 三沙湾浮游动物生态类群演替特征[J]. *生态学报*, 2013, 33(5): 1413–1424.
Xu Jiayi, Xu Zhaoli. Seasonal succession of zooplankton in Sansha Bay, Fujian[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(5): 1413–1424.
- [8] Wang Feipeng, Huang Bangqin, Xie Yuyuan, et al. Diversity, composition, and activities of nano- and pico-eukaryotes in the northern South China Sea with influences of Kuroshio intrusion[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 658233.
- [9] Massana R, Gobet A, Audic S, et al. Marine protist diversity in European coastal waters and sediments as revealed by high-throughput sequencing[J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(10): 4035–4049.
- [10] De Vargas C, Audic S, Henry N, et al. Eukaryotic plankton diversity in the Sunlit ocean[J]. *Science*, 2015, 348(6237): 1261605.
- [11] Not F, del Campo J, Balagué V, et al. New insights into the diversity of marine picoeukaryotes[J]. *PLoS One*, 2009, 4(9): e7143.
- [12] Hu S K, Campbell V, Connell P, et al. Protistan diversity and activity inferred from RNA and DNA at a coastal ocean site in the eastern North Pacific[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(4): fiw050.
- [13] Wang Feipeng, Xie Yuyuan, Wu Wenxue, et al. Picoeukaryotic diversity and activity in the northwestern Pacific Ocean based on rDNA and rRNA high-throughput sequencing[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 9: 3259.
- [14] Xu Dapeng, Li Ran, Hu Chen, et al. Microbial eukaryote diversity and activity in the water column of the South China Sea based on DNA and RNA high throughput sequencing[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1121.
- [15] Wu Wenxue, Liu Hongbin. Disentangling protist communities identified from DNA and RNA surveys in the Pearl River-South China Sea continuum during the wet and dry seasons[J]. *Molecular Ecology*, 2018, 27(22): 4627–4640.
- [16] Blazewicz S J, Barnard R L, Daly R A, et al. Evaluating rRNA as an indicator of microbial activity in environmental communities: limitations and uses[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7(11): 2061–2068.
- [17] 国家环境保护总局. 《水和废水监测分析方法》编委会. 水和废水监测分析方法[M]. 4版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
State Environmental Protection Administration of China, Editorial Committee of *Water and Wastewater Monitoring and Analysis Methods*. *Water and Wastewater Monitoring and Analysis Methods*[M]. 4th Ed. Beijing: China Environmental Science Press, 2002.
- [18] He Shuiqing, Li Dan, Wang Feipeng, et al. Parental exposure to sulfamethazine and nanoplastics alters the gut microbial communities in the offspring of marine madaka (*Oryzias melastigma*)[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2022, 423: 127003.
- [19] Magoč T, Salzberg S L. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J]. *Bioinformatics*, 2011, 27(21): 2957–2963.
- [20] Caporaso J G, Kuczynski J, Stombaugh J, et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data[J]. *Nature Methods*, 2010, 7(5): 335–336.
- [21] Rognes T, Flouri T, Nichols B, et al. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics[J]. *PeerJ*, 2016, 4: e2584.
- [22] Edgar R C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads[J]. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996–998.
- [23] Wang Qiong, Garrity G M, Tiedje J M, et al. Naive Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(16): 5261–5267.
- [24] Dixon P. VEGAN, a package of R functions for community ecology[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(6): 927–930.
- [25] Esposti M D. Bioenergetic evolution in proteobacteria and mitochondria[J]. *Genome Biology and Evolution*, 2014, 6(12): 3238–3251.
- [26] Choi D H, Jang G II, Lapidus A, et al. Draft genome sequence of *Marinobacterium rhizophilum* CL-YJ9^T (DSM 18822^T), isolated from the rhizosphere of the coastal tidal-flat plant *Suaeda japonica*[J]. *Standards in Genomic Sciences*, 2017, 12: 65.
- [27] Liu Shuting, Wawrik B, Liu Zhanfei. Different bacterial communities involved in peptide decomposition between Normoxic and hypoxic coastal waters[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 353.
- [28] Barbeau K, Zhang Guangping, Live D H, et al. Petrobactin, a photoreactive siderophore produced by the oil-degrading marine bacterium *Marinobacter hydrocarbonoclasticus*[J]. *Journal of the American Chemical Society*, 2002, 124(3): 378–379.
- [29] Diéguez A L, Romalde J L. Draft genome sequences of *Neptuniibacter* sp. strains LFT 1.8 and ATR 1.1[J]. *Genome Announcements*, 2017, 5(5): e01541–16.
- [30] Tremblay J, Yergeau E, Fortin N, et al. Chemical dispersants enhance the activity of oil- and gas condensate-degrading marine bacteria[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(12): 2793–2808.
- [31] Zheng Li, Cui Zhisong, Xu Luyan, et al. Draft genome sequence of *Rhodobacteraceae* strain PD-2, an algicidal bacterium with a quorum-

- sensing system, isolated from the marine microalga *Prorocentrum donghaiense*[J]. *Genome Announcements*, 2015, 3(1): e01549–14.
- [32] Zhang Mengyu, Pan Luqing, Huang Fei, et al. Metagenomic analysis of composition, function and cycling processes of microbial community in water, sediment and effluent of *Litopenaeus vannamei* farming environments under different culture modes[J]. *Aquaculture*, 2019, 506: 280–293.
- [33] Flombaum P, Gallegos J L, Gordillo R A, et al. Present and future global distributions of the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(24): 9824–9829.
- [34] Barbeyron T, Thomas F, Barbe V, et al. Habitat and taxon as driving forces of carbohydrate catabolism in marine heterotrophic bacteria: example of the model algae-associated bacterium *Zobellia galactanivorans* Dsij^T[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(12): 4610–4627.
- [35] 王飞鹏, 黄亚玲, 张瑞瑞, 等. 不同曝气方式对人工湿地细菌多样性、代谢活性及功能的影响[J]. *环境科学*, 2022, 43(4): 2007–2017. Wang Feipeng, Huang Yaling, Zhang Ruirui, et al. Effects of different aeration treatments on bacterial diversity, metabolic activity, and function in constructed wetlands[J]. *Environmental Science*, 2022, 43(4): 2007–2017.
- [36] Xu Zhimeng, Cheung S, Endo H, et al. Disentangling the ecological processes shaping the latitudinal pattern of phytoplankton communities in the Pacific Ocean[J]. *mSystems*, 2022, 7(1): e0120321.
- [37] Kong Jie, Wang Lei, Lin Cai, et al. Contrasting community assembly mechanisms underlie similar biogeographic patterns of surface microbiota in the tropical north Pacific Ocean[J]. *Microbiology Spectrum*, 2022, 10(1): e0079821.
- [38] Vellend M. *The Theory of Ecological Communities* (MPB-57)[M]. Princeton: Princeton University Press, 2016.
- [39] Chave J. Neutral theory and community ecology[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 241–253.
- [40] Chen Weidong, Ren Kexin, Isabwe A, et al. Stochastic processes shape microeukaryotic community assembly in a subtropical river across wet and dry seasons[J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 138.
- [41] Burns A R, Stephens W Z, Stagaman K, et al. Contribution of neutral processes to the assembly of gut microbial communities in the zebrafish over host development[J]. *The ISME Journal*, 2016, 10(3): 655–664.

Bacterial community structure and assembly mechanisms in Sansha Bay, Fujian

Wang Feipeng^{1,2}, Yang Jingyu¹, Cai Zundong¹, Chen Jinyuan¹, Tian Miao¹, Wang Lu^{1,2},
Li Rongmao³, Liu Wei⁴, Mu Jingli^{1,2}

(1. College of Geography and Oceanography, Minjiang University, Fuzhou 350108, China; 2. Technology Innovation Center of Monitoring and Restoration Engineering in Southeast Ecologically Fragile Areas, Ministry of Natural Resources, Fuzhou 350108, China; 3. Fujian Provincial Marine Environment and Fishery Resources Monitoring Center, Fuzhou 350003, China; 4. Ningde Marine Environmental Monitoring Center, State Oceanic Administration, Ningde 352100, China)

Abstract: Bacteria play an important role in the aquatic ecosystem. In our work, bacterial community structure and assembly mechanisms were studied in Sansha Bay in Fujian Province based on DNA and RNA high-throughput sequencing. Our results revealed that: (1) A total of 1 476 operational taxonomic units (OTUs) were detected, and γ -proteobacteria, α -proteobacteria, cyanobacteria and bacteroidia were the most diverse bacterial groups. (2) γ -proteobacteria, α -proteobacteria, cyanobacteria and bacteroidia were also the most abundant groups in Sansha Bay both in the DNA and RNA high-throughput sequencing results. The metabolic activities of these four dominant groups were different, and their metabolic activities were mainly regulated by salinity, total nitrogen, nitrite nitrogen and inorganic phosphate concentrations. (3) The bacterial community structure in Sansha Bay was different in spatial scale, and the closer the geographical location was, the more similar the bacterial community structure was. Neutral process was the main assembly mechanism affecting the construction of bacterial community in Sansha Bay. Our results were useful for the understanding the bacterial community structure and assembly mechanism in Sansha Bay, Fujian.

Key words: bacterial community structure; high-throughput sequencing; metabolic activities; assembly mechanisms; Sansha Bay