

浙江三门湾优势浮游植物群落及其与共甲藻的关系

冯雨萌¹, 鲍真¹, 张鹏月¹, 徐怡¹, 张凤圆¹, 刘俊峰², 薛峰², 张德民¹, 张化俊^{1*}

1 宁波大学 海洋学院, 浙江 宁波

2 浙江省海洋水产养殖研究所, 浙江 温州

冯雨萌, 鲍真, 张鹏月, 徐怡, 张凤圆, 刘俊峰, 薛峰, 张德民, 张化俊. 浙江三门湾优势浮游植物群落及其与共甲藻的关系[J]. 微生物学报, 2026, 66(7): 3451-3467.

FENG Yumeng, BAO Zhen, ZHANG Liyue, XU Yi, ZHANG Fengyuan, LIU Junfeng, XUE Feng, ZHANG Demin, ZHANG Huajun. Dominant phytoplankton communities and their relationships with *Syndiniales* in Sanmen Bay, Zhejiang Province[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2026, 66(7): 3451-3467.

摘要: 浮游植物是海洋中重要的初级生产者, 其群落组成不仅受环境因素调控, 也受生物因素(如寄生生物)的影响, 但港湾中寄生性真核生物与浮游植物的关系仍有待深入研究。【目的】探究三门湾夏秋季优势浮游植物硅藻和甲藻与寄生性真核生物——共甲藻的群落组成、演替特征与互作关系。【方法】于2019年9月(夏季)和11月(秋季)在三门湾采集表层海水样品, 利用高通量测序技术对真核微生物 18S rRNA 基因 V4 区进行测序; 通过 PCoA 分析、共现网络及二分网络等方法探究硅藻、甲藻和共甲藻群落的演替特征及其相互关系。【结果】硅藻群落呈现显著的季节变化, 夏季相对丰度为 36.9%, 秋季降至 5.5%, 主要为小环藻属(*Cyclotella*)、骨条藻属(*Skeletonema*)和海链藻属(*Thalassiosira*)。甲藻夏季和秋季相对丰度接近, 分别为 28.0% 和 28.5%, 主要为环沟藻属(*Gyrodinium*)、异帽藻属(*Heterocapsa*)和裸甲藻属(*Gymnodinium*)。三门湾共检测到 4 个共甲藻类群(group I–IV), 秋季相对丰度为 10.5%, 高于夏季的 7.6%; 共甲藻夏季以 group I 占优, 占总共甲藻的 49.1%, 秋季以 group II 为主, 占 75.2%。盐度、硝酸盐、亚硝酸盐、氮磷比及硅氮比是优势浮游植物及共甲藻群落的主要驱动因素。网络分析发现, 共甲藻主要与硅藻和甲藻互作, 且秋季互作频率高于夏季; 硅藻、甲藻与共甲藻互作网络中共甲藻为关键物种。【结论】三门湾硅藻群落季节演替较甲藻更为显著, 共甲藻以 group I 和 II 为主, 且具有显著的季节演替特征。共甲藻与硅藻和甲藻存在紧密的互作关系, 且共甲藻为网络中的关键类群。本研究利用高通量测序技术弥补了传统镜检无法有效检测共甲藻的不足, 系统揭示了三门湾优势浮游植物与共

资助项目: 国家自然科学基金(42576128, 42076158); 浙江省自然科学基金(LY22D060002)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42576128, 42076158) and the Natural Science Foundation of Zhejiang Province (LY22D060002).

*Corresponding author. E-mail: zhanghuajun@nbu.edu.cn

Received: 2025-09-18; Accepted: 2026-01-25; Published online: 2026-03-13

甲藻的群落特征及潜在互作关系，为理解富营养化港湾中浮游植物的适应性及种间互作提供了重要依据。

关键词：硅藻；甲藻；共甲藻；互作关系；三门湾

Dominant phytoplankton communities and their relationships with *Syndiniales* in Sanmen Bay, Zhejiang Province

FENG Yumeng¹, BAO Zhen¹, ZHANG Liyue¹, XU Yi¹, ZHANG Fengyuan¹, LIU Junfeng², XUE Feng², ZHANG Demin¹, ZHANG Huajun^{1*}

¹ School of Marine Sciences, Ningbo University, Ningbo, Zhejiang, China

² Zhejiang Mariculture Research Institute, Wenzhou, Zhejiang, China

Abstract: Phytoplankton are key primary producers in marine ecosystems, and their community composition is influenced not only by environmental factors but also by biological factors such as parasitic organisms. However, the relationships between parasitic eukaryotes and phytoplankton in coastal bays remain poorly understood. **[Objective]** To investigate the community composition, seasonal succession, and interactions of dominant phytoplankton, including diatoms, dinoflagellates, and their parasitic eukaryotes, *Syndiniales*, in Sanmen Bay, Zhejiang Province during summer and autumn. **[Methods]** Surface water samples were collected from Sanmen Bay in September (summer) and November (autumn) 2019. High-throughput sequencing was performed for the V4 region of the 18S rRNA gene of eukaryotic microbes. Principal coordinate analysis, co-occurrence network analysis, and bipartite network analysis were employed to explore the succession and interactions of diatom, dinoflagellate, and *Syndiniales* communities. **[Results]** Diatom communities exhibited pronounced seasonal variations, with the relative abundance of 36.9% in summer and 5.5% in autumn, being dominated by *Cyclotella*, *Skeletonema*, and *Thalassiosira*. Dinoflagellates showed similar relative abundance in summer (28.0%) and autumn (28.5%), being dominated by *Gyrodinium*, *Heterocapsa*, and *Gymnodinium*. Four *Syndiniales* groups (group I–IV) were detected in Sanmen Bay, with higher relative abundance in autumn (10.5%) than in summer (7.6%). Among *Syndiniales*, group I dominated in summer (49.1%), while group II dominated in autumn (75.2%). Salinity, nitrate, nitrite, N:P ratio, and Si:N ratio were identified as the main drivers of the dominant phytoplankton and *Syndiniales* communities. Network analysis indicated that *Syndiniales* mainly interacted with diatoms and dinoflagellates, with higher interaction frequency in autumn than in summer. *Syndiniales* were identified as keystone taxa in the interaction network. **[Conclusion]** Seasonal succession of diatoms in Sanmen Bay was more pronounced than that of dinoflagellates. *Syndiniales* groups I and II exhibited significant seasonal succession and maintained close interactions with diatoms and dinoflagellates, serving as key taxa in the interaction network. High-throughput sequencing overcame the limitations of microscopy in detecting *Syndiniales*, providing systematic insights into the

community features and potential interactions of dominant phytoplankton and *Syndiniales* in Sanmen Bay. This study offers important insights into phytoplankton adaptation and interspecies interactions in eutrophic coastal bays.

Keywords: diatoms; dinoflagellates; *Syndiniales*; interactions; Sanmen Bay

浮游植物是海洋生态系统的主要初级生产者, 贡献了全球约 50% 的初级生产力^[1], 其群落变化显著影响生物地球化学循环, 尤其是微生物驱动的碳循环^[2]。浮游植物对环境变化的响应较为敏感, 温度、盐度、营养盐和光照等环境因子的季节性变化被视为近岸海域浮游植物群落演替的关键驱动因素^[3-6]。中国近海浮游植物群落主要由硅藻和甲藻主导^[7]。硅藻的分布与硅酸盐供应及氮磷比、硅氮比密切相关, 在河口及近岸硅输入充足的环境中更易占据优势^[7]; 甲藻则对无机营养盐浓度的依赖较低, 其分布更多受水体稳定性及营养盐结构变化的调控^[7]。除环境因素外, 生物因素在调控浮游植物群落结构中也发挥着关键作用, 尤其是寄生性真核微生物(如共甲藻)对群落结构的影响显著^[8-9], 但其作用机制仍缺乏系统研究。

寄生微生物在海洋生物地球化学循环中具有重要的生态功能, 其寄生过程可将高达 50% 的宿主生物量从食物网向微生物环传递, 显著影响碳、氮等元素在海洋中的再分配^[10]。海洋中, 甲藻纲的共甲藻是浮游植物的主要寄生类群之一^[11], 寄生后可导致宿主快速死亡, 并通过释放大量孢子实现群体增殖, 对甲藻等浮游植物群落具有显著的调控作用^[12]。研究表明, 共甲藻可分为 5 个类群(group I-V), 其中 group I 和 group II 为主要的寄生共甲藻类群^[12]。然而, 共甲藻因其寄生特性仍无法被有效培养^[13], 难以通过光学显微镜观察及定量^[14], 其在生态系统中的分布、季节动态及宿主互作机制仍未得到深入研究。

三门湾(28°43'-29°18'N, 121°25'-122°06'E)位于浙江省中部沿海, 属亚热带季风气候, 加

之河流淡水注入, 形成了咸淡水交汇的独特水质环境, 为水产养殖提供了优越条件。然而, 周边地区快速的城市化、工业化和沿海开发使污染物大量输入, 加剧了三门湾的富营养化程度^[15]。目前, 对三门湾浮游植物的调查研究大多基于网采及显微镜观察^[16-17], 无法有效检测共甲藻的存在。前期研究发现, 三门湾主要优势浮游植物为硅藻及甲藻, 且共甲藻在群落组成中占有较高比例^[18], 但其与优势浮游植物的互作关系仍未被阐明。目前, 部分研究利用高通量测序技术与荧光原位杂交^[19]开展了共甲藻群落组成研究, 但其与宿主的潜在关系仍有待深入探讨。基于此, 本研究于 2019 年夏、秋季在三门湾采集表层海水样品, 利用高通量测序技术开展三门湾优势浮游植物及共甲藻的群落组成与互作特征研究, 研究结果对揭示富营养化港湾浮游植物的适应机制具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 样品采集与环境参数分析

于 2019 年 9 月和 11 月, 在浙江三门湾的 34 个站点(表 1)共采集 68 个表层(0.5 m)海水水样, 站点设计与前期研究一致^[18]。采样时 9 月海水平均温度高于 28 °C, 符合夏季水温特征, 因此将该月份归为夏季, 11 月则为秋季。使用 200 μm 孔径筛绢预过滤约 1 L 海水, 再通过 0.2 μm 孔径聚碳酸酯膜(Millipore 公司)过滤收集微生物, 将滤膜保存于-80 °C 以备后续 DNA 提取。原位测量表层海水温度(sea surface temperature, SST); 盐度、硝酸盐、亚硝酸盐、磷酸盐、硅酸盐及化学需氧量(chemical oxygen demand, COD)均在实验室中按照《海洋环境监测

表1 34个站点经纬度信息

Table 1 Geographic coordinates of the 34 sampling sites

Sampling site	Longitude (E)	Latitude (N)	Sampling site	Longitude (E)	Latitude (N)	Sampling site	Longitude (E)	Latitude (N)
SM01	121°36'20.3"	29°13'18.6"	SM02	121°37'17.6"	29°11'40.9"	SM03	121°35'41.3"	29°10'20.5"
SM04	121°32'35.2"	29°8'17.1"	SM05	121°35'28.9"	29°7'51.4"	SM06	121°36'41.8"	29°8'5.1"
SM07	121°37'57.2"	29°8'55.2"	SM08	121°37'58.3"	29°10'32.3"	SM09	121°38'51.5"	29°9'34.1"
SM10	121°38'32.6"	29°8'13.9"	SM11	121°38'2.9"	29°6'55.9"	SM12	121°40'11.4"	29°8'26.6"
SM14	121°40'11.8"	29°7'45.4"	SM15	121°42'45.4"	29°7'30.1"	SM16	121°40'50.2"	29°3'4.6"
SM17	121°40'4.1"	29°5'14.8"	SM18	121°36'24.9"	29°2'24.1"	SM19	121°38'30.6"	29°3'8.3"
SM20	121°41'16.6"	29°4'17"	SM21	121°43'28.3"	29°5'14.1"	SM22	121°45'55.4"	29°7'39.7"
SM23	121°47'56.8"	29°9'25.5"	SM24	121°42'4.7"	29°2'24.7"	SM25	121°44'44"	29°4'29"
SM26	121°43'30.6"	29°3'26.9"	SM27	121°42'53.3"	29°1'9.7"	SM28	121°41'58.1"	28°59'54"
SM29	121°46'0.1"	29°2'47.4"	SM30	121°47'27.3"	29°3'39.5"	SM31	121°43'48.4"	28°59'27.2"
SM32	121°45'58.3"	29°0'27.1"	SM33	121°47'30.8"	29°1'38.1"	SM34	121°47'30.6"	29°1'38.9"

规范 第 4 部分：海水分析》(GB 17378.4—2007) 进行测定^[20]。环境因子差异采用 Mann-Whitney U 检验进行分析。

1.2 DNA 提取与测序

使用 SPINeasyTM DNA Pro 试剂盒 (MP Biomedicals 公司) 提取滤膜微生物总 DNA, 利用 NanoDrop 2000 分光光度计 (ThermoFisher Scientific 公司) 测定 DNA 浓度。以 3NDF 和 V4eukR2R 引物对真核微生物 18S rRNA 基因 V4 区进行扩增, 引物序列及 PCR 扩增参考文献^[21]。在 Illumina HiSeq 平台上进行 2×250 bp 双端扩增子测序。

1.3 数据处理

利用 QIIME 2 (v2023.7) 对原始序列进行质量控制及嵌合体去除, 使用 DADA2 算法 (v1.8) 进行降噪处理并生成扩增子序列变体 (amplicon sequence variants, ASVs)。将各 ASVs 与 PR² 数据库^[22] 比对以获取分类学信息。在下游分析前剔除线粒体、叶绿体及未分类或无法识别的 ASVs, 最终注释获得 318 个硅藻 ASVs 和 833 个甲藻 ASVs (含 379 个共甲藻 ASVs)。为避免歧义, 本研究后续分析中所指甲藻均不包含共甲

藻类群。所有原始测序数据已提交至中国科学院北京基因组研究所(国家生物信息中心)国家基因组数据中心组学原始数据归档库 (Genome Sequence Archive, GSA; <https://bigd.big.ac.cn/gsa>), 数据编号为 CRA019034。

1.4 统计分析

1.4.1 三门湾优势类群与共甲藻的群落分析

选取序列数超过 100 条的共甲藻 ASVs, 利用 MEGA 软件进行系统发育分析, 采用邻接法构建系统发育树, 将各 ASV 在整体样本中的相对丰度映射为外围热图, 并通过 iTOL 平台可视化^[23]。利用主坐标分析 (principal coordinates analysis, PCoA) 研究硅藻、甲藻和共甲藻群落的变化特征, 采用置换多元方差分析 (permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA) 评估 2 个季节间群落组成的差异。进一步, 采用 Mantel 检验分析环境变量 (基于欧氏距离) 与硅藻、甲藻及共甲藻群落结构之间的相关性。环境因子之间的成对关系通过 Pearson 相关分析进行评估, 并利用 R 包 linkET (GitHub: Hy4m/linkET) 对相关性结果进行可视化展示。除非另有说明, 所有统计分析均在 R 软件 (v4.3.1) 中完成。

1.4.2 硅藻、甲藻与共甲藻的共现网络

筛选至少存在于 1/3 样本中的 ASVs 进行浮游植物共现网络分析, 计算所有 ASVs 间的 Spearman 相关系数, 仅保留相关系数大于 0.7 且 P 值小于 0.01 的相关性用于网络分析。利用 igraph 包生成网络 GML 格式文件, 借助 Gephi 0.10.1 软件^[24]进行可视化处理, 并计算平均度、聚类系数等拓扑特征。根据所有共甲藻 ASVs 与每个季节丰度前 50 的 ASVs 之间的 Spearman 秩相关系数, 探讨共甲藻与真核微生物之间的相互作用。仅选取显著的 Spearman 秩相关性 ($P < 0.05$) 进行二分网络分析, 将相关矩阵转换为包含 1 和 0 的矩阵后, 使用二分 R 包^[25]对网络进行可视化。

2 结果与分析

2.1 夏季与秋季环境因子变化特征

夏季, 水体平均温度为 28.9 °C, 显著高于秋季的 19.1 °C。盐度、化学需氧量(chemical oxygen demand, COD)、硝酸盐、亚硝酸盐及硅酸盐在 2 个季节间均具有显著差异($P < 0.0001$), 而磷酸盐差异不显著。夏季到秋季, 氮磷比显著升高($P = 0.001$), 硅氮比无显著差异(表 2)。

表2 2019年夏季和秋季表层海水环境因子差异

Table 2 Differences in surface seawater environmental factors between summer and autumn in 2019

Environmental factors	Summer		Autumn		P -value
	Average	SD	Average	SD	
Temperature/°C	28.90	0.57	19.00	0.32	<0.0001
Salinity/‰	23.30	2.55	24.90	0.75	0.001
COD/(mg/L)	1.13	0.29	1.40	0.33	0.001
Phosphate/(mg/L)	0.02	0.01	0.02	0.01	0.89
Nitrite/(mg/L)	0.03	0.01	0.01	0.01	<0.0001
Nitrate/(mg/L)	0.28	0.09	0.51	0.06	<0.0001
Silicate/(mg/L)	1.29	0.44	2.03	0.24	<0.0001
N:P	60.10	38.70	89.00	42.40	0.001
Si:N	2.27	0.76	1.99	0.21	0.07

2.2 浮游植物优势类群的组成及分布特征

硅藻和甲藻为三门湾夏秋季浮游植物群落的主要优势类群(图 1A)。夏季硅藻的平均相对丰度为 36.9%, 秋季显著降至 5.5%。夏季甲藻的平均相对丰度为 28.0%, 秋季为 28.5%; 夏季共甲藻的平均相对丰度为 7.6%, 秋季为 10.5% (图 1A)。

硅藻中, 小环藻属(*Cyclotella*)、骨条藻属(*Skeletonema*)和海链藻属(*Thalassiosira*)为主要类群, 其丰度分别占硅藻总丰度的 27.9%、21.1% 和 19.0% (图 1B、1C), 其中小环藻属在夏季的相对丰度(30.8%)明显高于其他硅藻类群。甲藻中, 环沟藻属(*Gyrodinium*)、异帽藻属(*Heterocapsa*)和裸甲藻属(*Gymnodinium*)为主要类群, 其丰度分别占甲藻总丰度的 33.3%、21.0% 和 19.1% (图 1D、1E), 其中环沟藻属在夏季相对丰度较高(60.1%), 秋季显著降至 6.6%。

2.3 共甲藻的系统发育分析及分布特征

三门湾共检测到 4 个共甲藻类群(group I–IV), 以 group I 和 II 为主(图 2A)。系统发育分析表明(图 2A), group I 与剧毒卡尔藻(*Karlodinium veneticum*)的系统发育关系最近, group II 与阿米巴藻(*Amoebophrya*)最近, 且 group II 的系统发育多样性最高。

共甲藻群落组成呈现显著的季节性演替(图 2B、2C)。夏季优势类群由 group I 和 group II 共同构成, 分别占共甲藻总丰度的 49.0% 和 45.9%, group III 和 group IV 的平均相对丰度分别仅为 0.05% 和 0.001%。秋季 group II 为主要类群, 平均相对丰度达 75.2%, group I 降至 13.4%, group III 上升至 11.3% (图 2B)。

2.4 硅藻、甲藻与共甲藻群落结构变化及其主要驱动因素

PCoA 分析表明(图 3A–3C), 硅藻、甲藻和共甲藻群落在夏、秋季均按季节显著聚集, 季节间群落差异显著(PERMANOVA, $P < 0.05$),

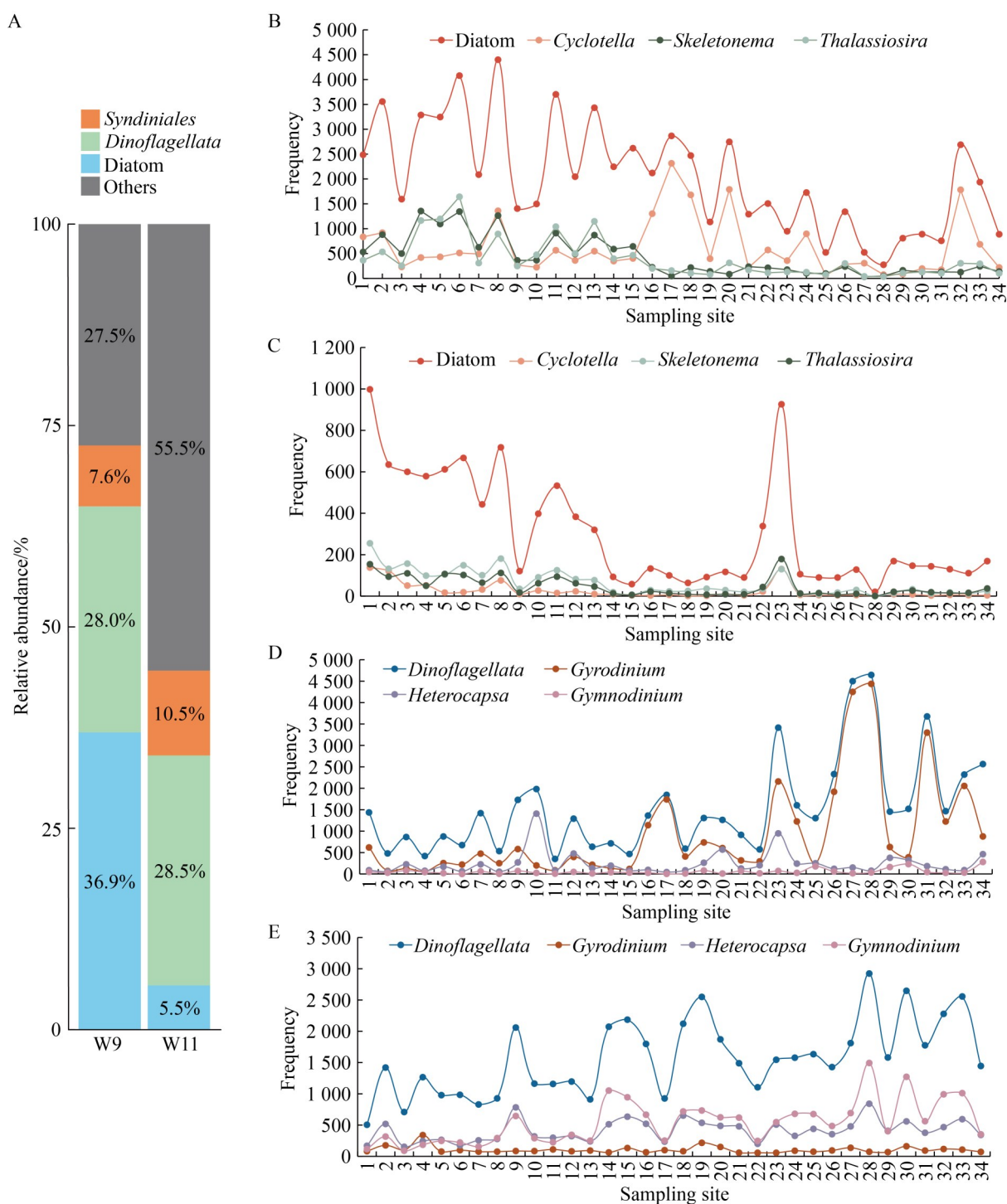
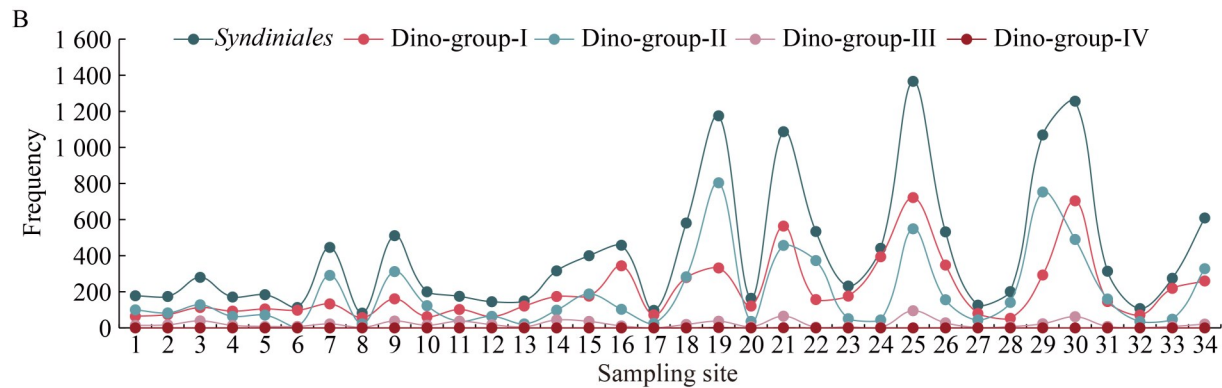
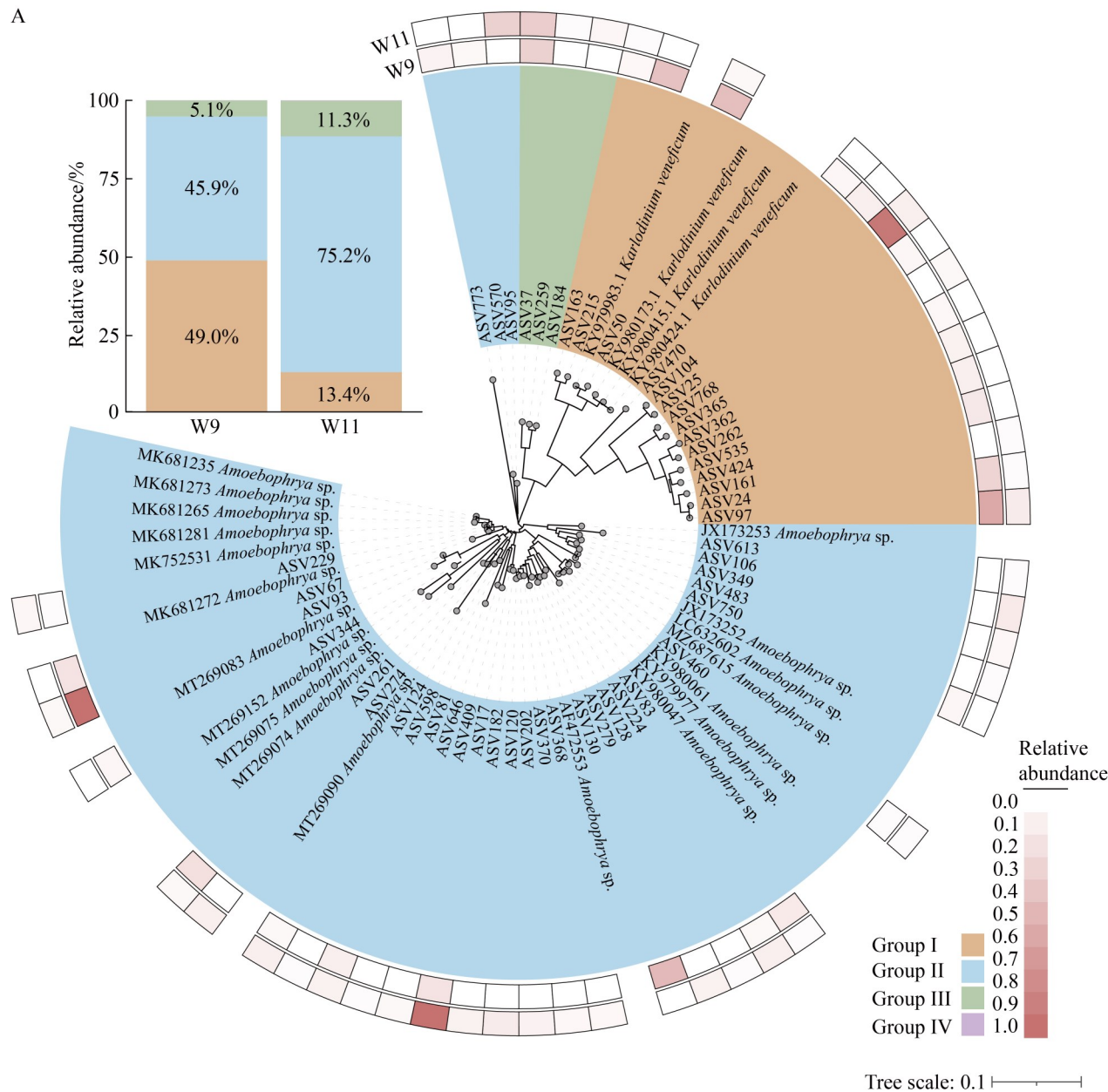


图1 三门湾中硅藻和甲藻的丰度及分布

Figure 1 Relative abundance and distribution of diatoms and dinoflagellates in Sanmen Bay. A: Relative abundance of diatoms and dinoflagellates (W9: Summer; W11: Autumn); B–C: Relative abundance of diatoms and their major genera in summer (B) and autumn (C); D–E: Relative abundance of dinoflagellates and their major genera in summer (D) and autumn (E).



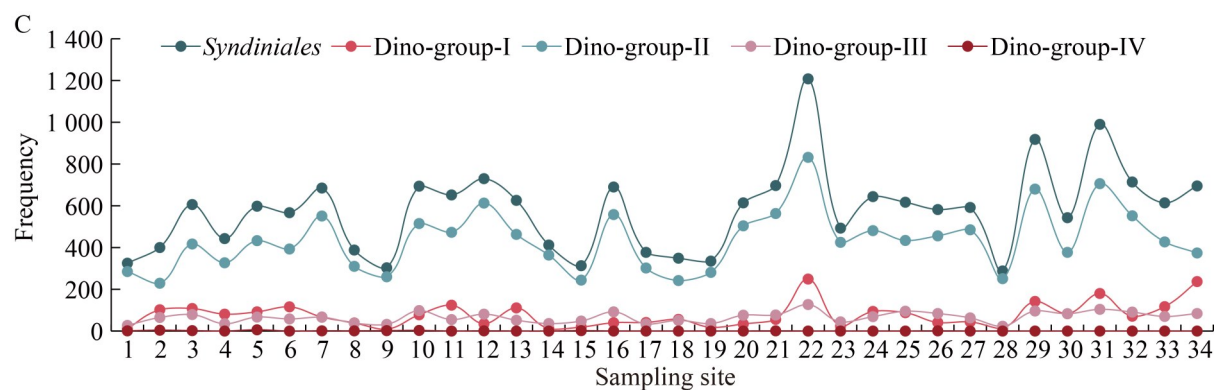
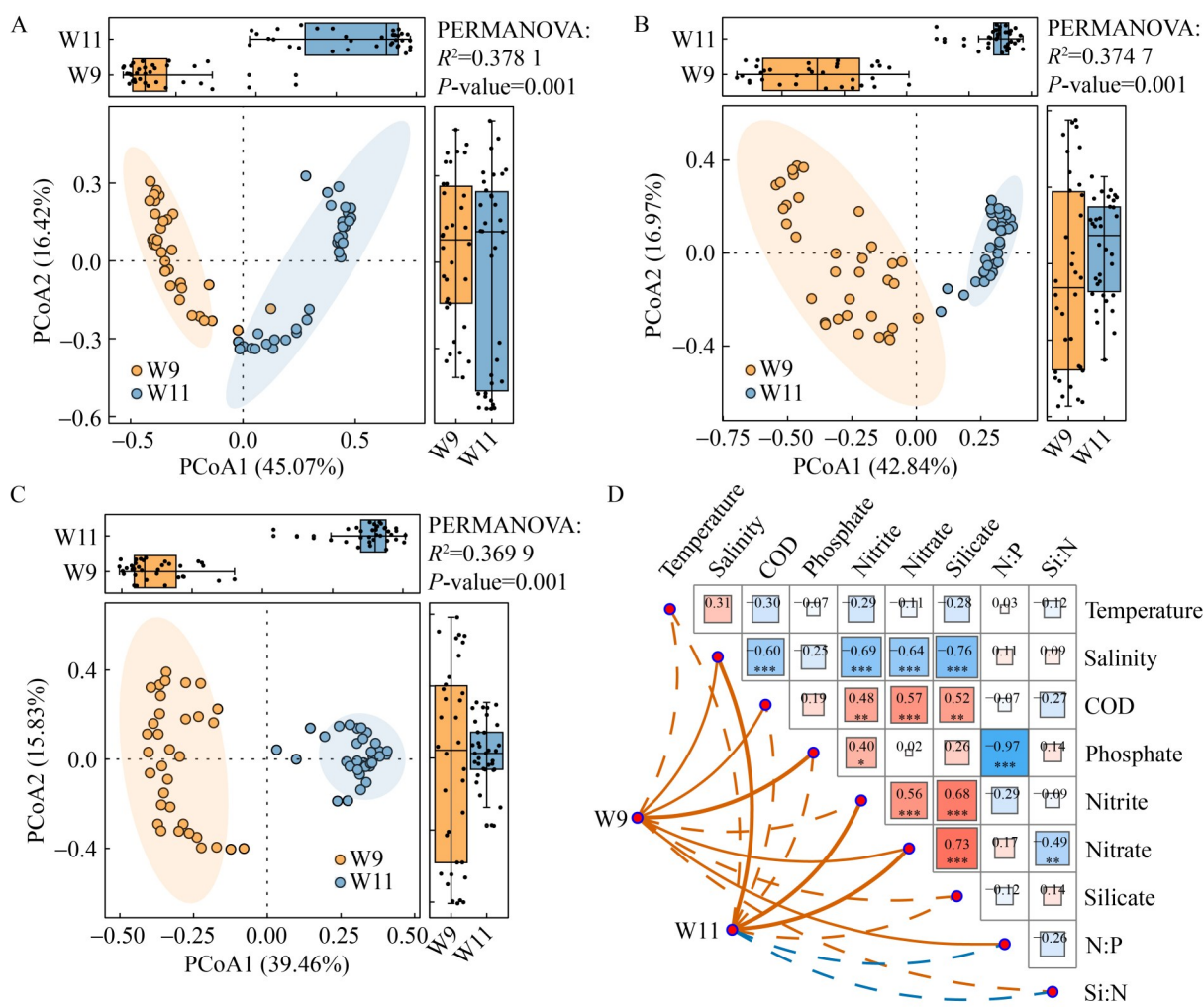


图2 三门湾共甲藻类群及空间分布特征

Figure 2 Community compositions and distribution patterns of *Syndiniales* in Sanmen Bay. A: Composition and phylogenetic analysis of *Syndiniales* (The inner and outer heatmaps indicate the relative abundance of each ASV in summer and autumn, respectively. The stacked bar chart in the upper right shows the relative abundance of the four *Syndiniales* groups within the *Syndiniales* community); B–C: Distribution of *Syndiniales* in summer (B) and autumn (C).



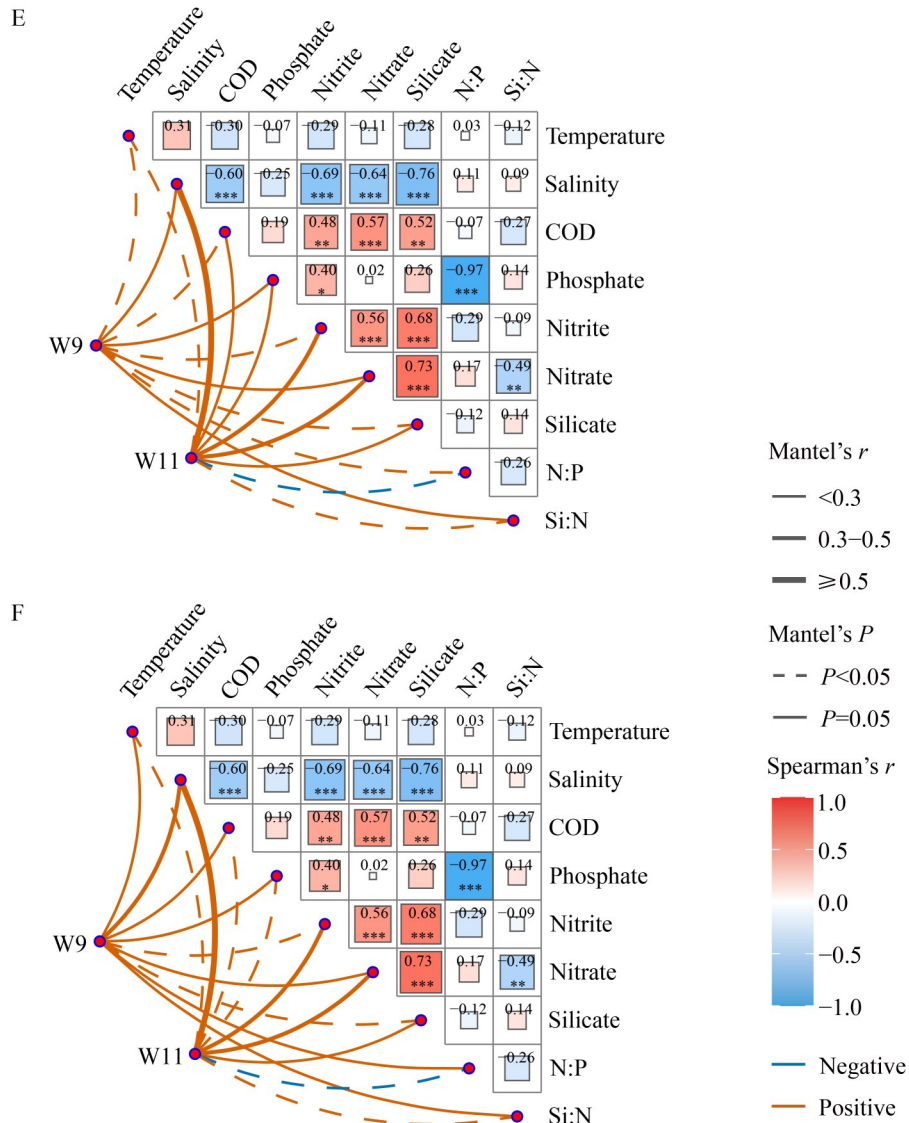


图3 硅藻、甲藻和共甲藻群落季节变化及其驱动因素

Figure 3 Seasonal variation and driving factors of diatom, dinoflagellate, and *Syndiniales* communities. A–C: PCoA analysis of community structure of diatoms (A), dinoflagellates (B), and *Syndiniales* (C) (Boxplots show the contribution of PCoA1 and PCoA2 to the variation of diatom and dinoflagellate communities); D–F: Correlation between community structure and environmental factors of diatoms (D), dinoflagellates (E), and *Syndiniales* (F). *: $P<0.05$, **: $P<0.01$, ***: $P<0.001$. W9: Summer; W11: Autumn.

PCoA 第一轴的解解释度分别为 45.07%、42.84% 和 39.46%。相关性分析表明(图 3D–3F)，夏季硅藻、甲藻和共甲藻群落均与硝酸盐和磷酸盐显著相关($P<0.05$)，硅藻群落与氮磷比显著正相关($P<0.05$)，甲藻群落与硅氮比显著正相关

($P<0.05$)，共甲藻群落与硅氮比和温度均呈显著正相关($P<0.05$)。秋季硅藻、甲藻和共甲藻群落均与硝酸盐和亚硝酸盐显著相关($P<0.05$)，甲藻群落与硅酸盐显著相关，共甲藻群落与硅酸盐、氮磷比及硅氮比显著相关；此外，3 类群落在

夏、秋两季均与盐度呈显著正相关。

2.5 共甲藻群落与真核微生物的共现关系

基于共甲藻与真核微生物总体的二分网络分析表明, 共甲藻主要与甲藻、硅藻具有潜在互作关系, 且秋季的互作频率显著高于夏季(图 4)。Group I 和 group II 是共甲藻与真核微生物互作的主要类群, group IV 与真核微生物间的互作仅出现在夏季。夏季共甲藻 group I 是与真核微生物互作最多的类群, 其次为 group II; 秋季则由 group II 主导, 主要与甲藻互作。

2.6 硅藻、甲藻和共甲藻的共现关系

共现网络分析表明(图 5A、5B), 硅藻、甲藻和共甲藻群落的共现网络在秋季较为复杂, 包含 87 个节点和 311 条边, 高于夏季的 76 个节点和 187 条边。网络中的共现关系以正相关为主, 秋季正相关比例最低, 为 79.74%。夏季网络中硅藻占 47.37%, 甲藻(去除共甲藻)占 27.63%, 共甲藻占 25.00%; 参与主要互作的是硅藻的角毛藻属(*Chaetoceros*)及共甲藻 group

I-clade 4。秋季网络中甲藻占主导地位(74.71%), 共甲藻与甲藻(去除共甲藻)分别占 36.78% 和 37.93%; 参与主要互作的是硅藻的羽纹硅藻类(*Raphid-pennate*)和甲藻的裸甲藻属。2 个网络分别包含 4 个和 5 个主要模块, 其中模块 1 的节点数量最多, 分别占夏季和秋季网络的 28.95% 和 32.18%。夏季网络中, 模块 1 以骨条藻属和角毛藻属为主, 模块 2 (21.05%) 以共甲藻 group I-clade 4 为核心; 秋季网络中, 模块 1 主要由共甲藻 group I-clade 1、3 及共甲藻 group III 组成, 模块 2 (31.03%) 以海链藻属和角毛藻属为主。

共现网络中(图 6A、6B), 夏季网络以角毛藻属(16.90%)、骨条藻属(11.82%)、海链藻属(9.63%)等硅藻为主, 甲藻中环沟藻属(25.60%)的平均相对丰度最高(图 6A); 共甲藻总体占比为 8.91% (图 6C), 其中 group I 平均丰度占 4.70%, group II 占 3.70% (图 6D)。秋季网络以裸甲藻属(27.70%)、异帽藻属(20.40%)等甲藻为主, 硅藻相对丰度较夏季大幅降低(图 6B); 共甲藻总体占比上升至 20.90% (图 6C), 其中 group II 占 17.14% (图 6D、6E)。

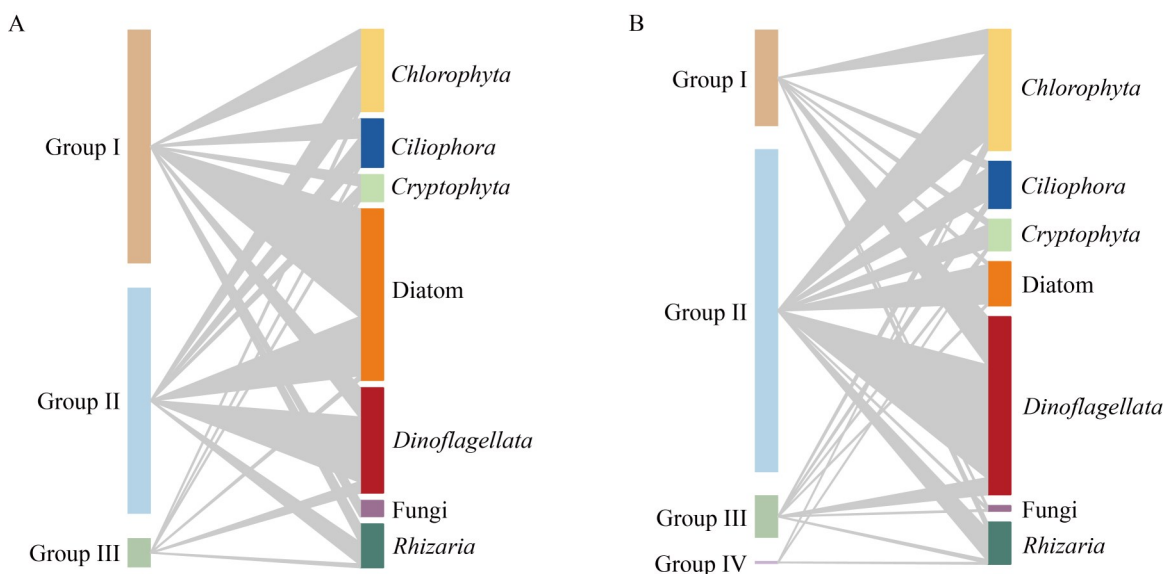
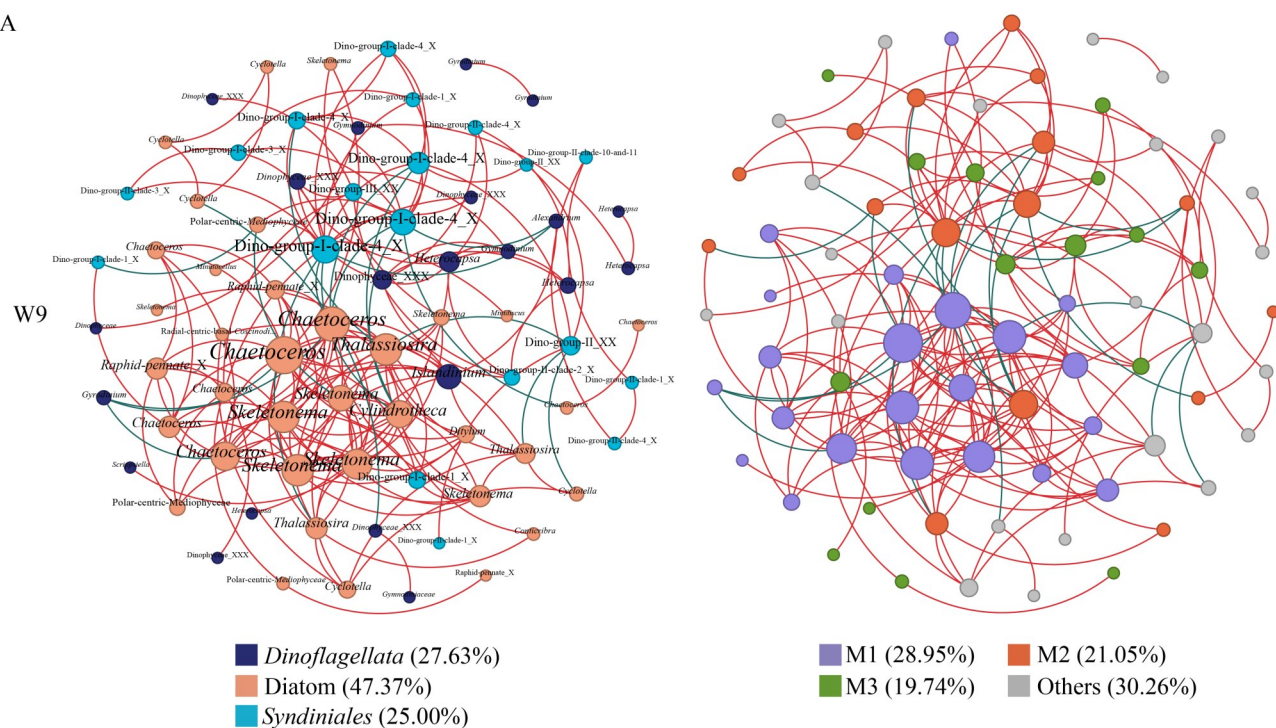


图4 共甲藻与真核微生物的互作关系

Figure 4 Interactions between *Syndiniales* and microbial eukaryotes. A–B: Bipartite networks of *Syndiniales* and microbial eukaryotes in summer (A) and autumn (B).

A



B

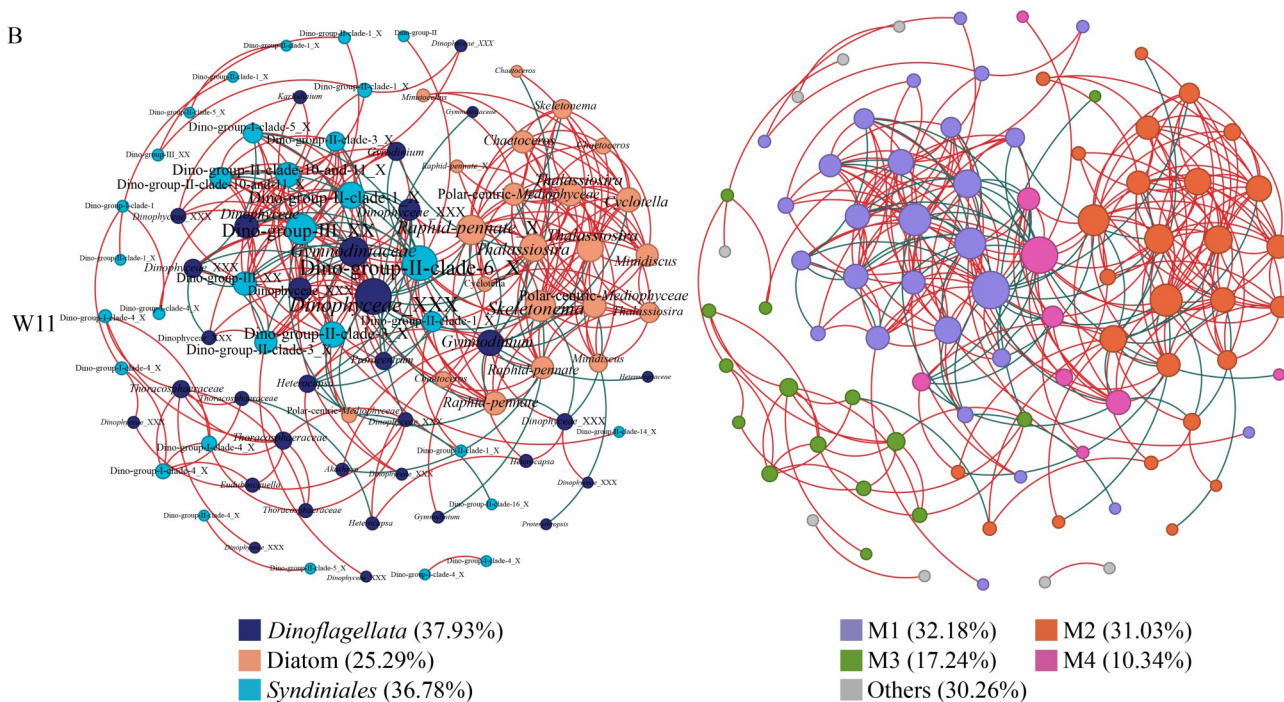
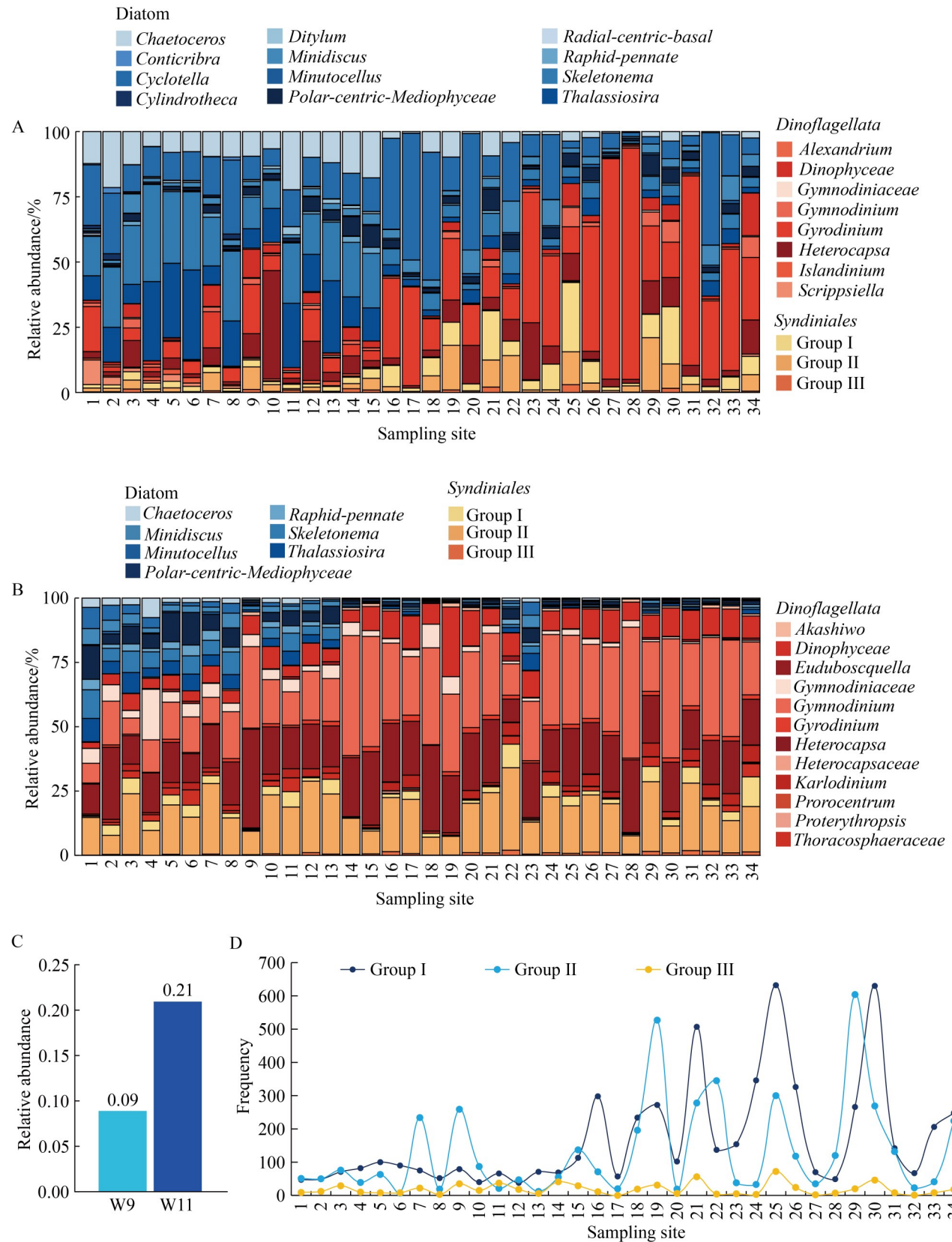


图5 硅藻、甲藻及共甲藻群落的共现网络

Figure 5 Co-occurrence networks of diatom, dinoflagellate, and *Syndiniales*. A–B: Interaction networks of diatom, dinoflagellate, and *Syndiniales* in summer (A) and autumn (B). Pink and green lines represent positive and negative interactions, respectively; Node size is proportional to node degree. W9: Summer; W11: Autumn. M1–M4: Module 1–4.



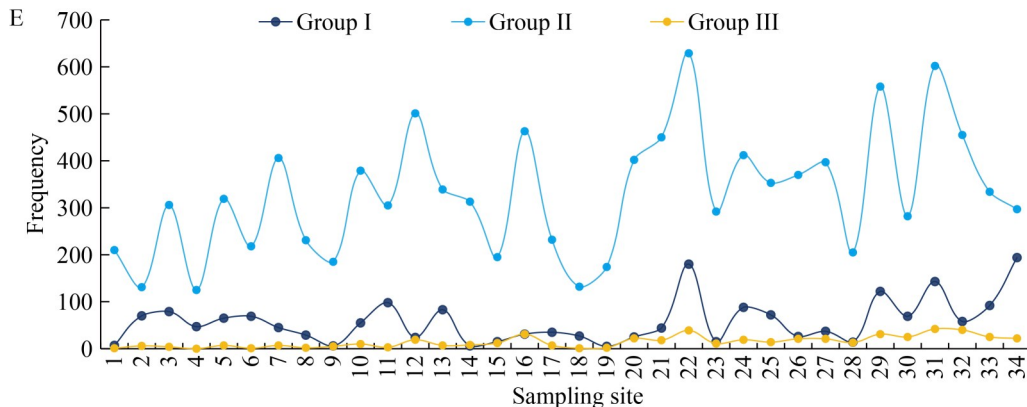


图6 共现网络中物种组成

Figure 6 Composition of co-occurrence networks. A–B: Network composition at genus-level in co-occurrence networks in summer (A) and autumn (B); C: Proportion of *Syndiniales* in summer and autumn (W9: Summer; W11: Autumn); D–E: Relative abundance trends of *Syndiniales* group I, group II, and group III in summer (D) and autumn (E).

3 讨论

高通量测序技术的应用对浮游植物的分类鉴定具有重要意义, 尤其对于无明显形态特征、体积极小的寄生性真核生物(如共甲藻)具有显著优势。Wang 等^[26]证实, 高通量测序可检测出传统镜检难以观察到的共甲藻等寄生性真核生物。本研究中三门湾硅藻的主要优势类群为骨条藻属和小环藻属, 与以往基于镜检的研究结果一致^[27-28]; 甲藻主要优势类群为环沟藻属、异帽藻属及共甲藻, 而镜检研究表明^[27-28]甲藻中的塔马亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)及角藻属(*Ceratium*)为主要优势类群。已有研究表明, 高通量测序与传统镜检法获得的物种通常存在差异, 如周志希等^[29]通过高通量测序鉴定的物种数远高于形态学方法, 且在优势类群组成上存在显著差异。

3.1 三门湾硅藻与甲藻群落组成特征

三门湾硅藻和甲藻群落组成呈现明显的季节性差异, 夏季硅藻相对丰度显著高于秋季, 甲藻则在秋季占据更高比例(图 1)。夏季降水增

强促进入海径流增加, 为沿海海域输入大量营养盐, 进而提高浮游植物的生物量^[30]。硅藻通常具有较快的生长速率和较强的营养盐竞争能力, 因此径流增强及营养盐输入增加可能是夏季硅藻为主导群落的重要原因之一。秋季硅藻相对丰度降低而甲藻比例升高可能与营养盐结构的变化密切相关。秋季较高的氮磷比及较低的硅氮比会对硅藻形成硅限制, 而甲藻对硅元素无依赖性, 其生长更易受氮、磷等营养盐水平及其比例的影响。因此, 在秋季硅氮比较低、氮磷比较高的环境条件下, 甲藻更易获得竞争优势。此外, 甲藻对盐度变化具有较高的适应能力^[30], 使其在秋季相对温和的环境条件下更具生态优势, 这可能是本研究中甲藻秋季相对丰度高于夏季的原因。

空间上, 结合采样站位的地理位置(表 1)可知硅藻和甲藻群落的相对丰度呈现出湾底与湾口的差异分布特征(图 1), 与 2015–2016 年在三门湾的调查结果类似^[31]: 硅藻的相对丰度在内湾最高、外湾最低, 而甲藻在湾口的相对丰度显著高于内湾。三门湾是半封闭海湾, 入海径

流可带来大量 N、P 等营养物质,加之半封闭海湾内外湾水交换能力的差异,导致生物的丰度和组成发生变化。在高营养输入条件下,硅藻可以保持其竞争优势,甲藻则明显受到抑制^[32],这可能是硅藻在湾底丰度较高而甲藻与之相反的原因之一。此外,低盐度环境更适合部分硅藻的生长繁殖,例如骨条藻和海链藻由于其环境适应性较高,在内湾这类低盐高营养环境中也能丰富存在^[33],骨条藻甚至在淡水径流的稀释作用达到最大时仍可形成藻华^[34]。甲藻群落在湾口丰度更高,可能与秋季冲淡水势力减弱有关^[30],外海水对三门湾影响增强,所携带的浮游植物(如甲藻)更可能在外湾出现并累积。

3.2 三门湾共甲藻群落组成及影响因素

共甲藻是一类重要的寄生性甲藻,在全球沿海生态系统中广泛分布,通常可分为 5 个类群(group I-V)^[12]。Group I 和 group II 是沿海及富营养化海域中最常见的类群,在富营养化的波罗的海^[35]、河口^[9]和南大洋^[36]中均有报道。本研究在三门湾检测到共甲藻的 4 个类群(group I-IV),以 group I 和 group II 为主要类群(图 2)。系统发育分析表明,三门湾中所检测出的 group I 与剧毒卡尔藻(*Karlodinium veneficum*)的亲缘关系最为接近,group II 与阿米巴藻(*Amoebophrya*)关系紧密,且系统发育多样性最高,与已有研究结果一致^[12]。

研究表明,共甲藻中的 group I 主要寄生于纤毛虫和硅藻,其分布变化受宿主群落动态调控^[37-38],因此当三门湾夏季硅藻丰度较高时共甲藻群落以 group I 为主。Group II 主要寄生于多种甲藻^[37,39],其时空分布特征与甲藻宿主的季节性波动高度一致^[39-40],因此秋季三门湾浮游植物群落由甲藻主导时共甲藻群落以 group II 为主。与河口研究结果相同^[41],除宿主因素外,

温度与营养盐条件也对共甲藻群落结构变化具有一定影响(图 3)。本研究发现,硝酸盐、硅酸盐以及营养盐比例(氮磷比、硅氮比)与共甲藻群落变化显著相关,这与先前在富营养化水域开展的研究结果一致^[42]。

3.3 三门湾硅藻、甲藻与共甲藻群落互作特征

共甲藻在全球广泛分布,可感染海洋中不同营养水平的各种宿主^[10,43]。物种互作的二分网络分析发现,共甲藻中的 group I 与 group II 是与真核微生物发生互作的主要类群,且与硅藻、甲藻的互作最为紧密(图 4)。

共现网络能够揭示物种之间的潜在联系,为了解物种间的关系提供了新的视角。在硅藻、甲藻与共甲藻互作的网络中,正相关关系占主导地位(图 5),这可能反映了生态位重叠或共同定殖的作用^[44]。然而,秋季网络中正相关关系比例较低,可能表明浮游植物之间的竞争或交叉取食强于夏季。与象山港的研究一致^[45],秋季硅藻与甲藻的相互作用较夏季更为密切,表明半封闭海湾中硅藻与甲藻的竞争关系可能具有普遍性。夏季网络中,硅藻和甲藻的主要属分别为角毛藻属及共甲藻 group I-clade 4,秋季网络则分别为羽纹硅藻类和裸甲藻属。其中,共甲藻是 2 个季节网络模块中的重要组成部分,也是秋季网络的关键物种。

当前研究发现,共甲藻 group I 与原生生物间的互作不局限于甲藻,还与硅藻具有潜在互作关系^[9]; group II 主要寄生于多种甲藻,包括秋季网络中丰度较高的环沟藻属、裸甲藻属等^[37,39,46]。这解释了在硅藻比例较高的夏季网络中共甲藻 group I 在模块 2 中占主导,而在甲藻占主导的秋季网络中共甲藻 group II 在模块 1 中占主导。共现网络分析(图 6)显示,从夏季到秋季,高丰度群落由硅藻转为甲藻,共甲藻

group I 与 group II 的优势地位呈现明显互换, 即秋季 group II 显著占优, 表明共甲藻丰度与宿主季节性波动高度一致, 反映其群落组成高度依赖宿主群落结构^[39-40]。

4 结论

三门湾受周边城镇工业和生活等人类活动的影响, 海水长期处于富营养化状态, 对浮游植物及其与环境和生物因子的互作产生了显著影响。本研究基于高通量测序技术系统探究了三门湾硅藻、甲藻及共甲藻群落的组成与季节演替特征, 解析了三门湾硅藻和甲藻的主要物种类群及其与环境因子和寄生性真核生物间的关系, 明确了硅藻和甲藻的季节演替特征及驱动因素。此外, 针对当前共甲藻群落研究的不足, 本研究利用高通量测序不仅弥补了传统镜检在识别寄生性浮游植物方面的局限, 还揭示了共甲藻在与优势浮游植物互作网络中的关键作用, 研究结果对揭示富营养化港湾中寄生生物对优势浮游植物组成和分布格局的影响具有重要意义。

作者贡献声明

冯雨萌: 文献查阅、数据分析与文章撰写; 鲍真: 样品处理与数据分析; 张鹏月: 样品处理; 徐怡: 样品整理; 张凤圆: 共现网络分析; 刘俊峰: 组织航次; 薛峰: 样品采集; 张德民: 项目管理; 张化俊: 项目管理, 论文框架构思及文章审阅。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, Falkowski P. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components[J]. Science, 1998, 281(5374): 237-240.
- [2] Falkowski P. Ocean science: the power of plankton[J]. Nature, 2012, 483(7387): S17-S20.
- [3] Righetti D, Vogt M, Gruber N, Psomas A, Zimmermann NE. Global pattern of phytoplankton diversity driven by temperature and environmental variability[J]. Science Advances, 2019, 5(5): eaau6253.
- [4] Sommeria-Klein G, Watteaux R, Ibarbalz FM, Pierella Karlusich JJ, Iudicone D, Bowler C, Morlon H. Global drivers of eukaryotic plankton biogeography in the sunlit ocean[J]. Science, 2021, 374(6567): 594-599.
- [5] Gameiro C, Zwolinski J, Brotas V. Light control on phytoplankton production in a shallow and turbid estuarine system[J]. Hydrobiologia, 2011, 669(1): 249-263.
- [6] Wang YH, Wu H, Lin J, Zhu JR, Zhang WX, Li C. Phytoplankton blooms off a high turbidity estuary: a case study in the Changjiang River Estuary[J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 2019, 124(11): 8036-8059.
- [7] Guo SJ, Sun XX, Zhang J, Yao QZ, Wei CJ, Wang F. Unveiling the evolution of phytoplankton communities: Decades-long insights into the southern Yellow Sea, China (1959–2023)[J]. Marine Pollution Bulletin, 2024, 201: 116179.
- [8] Sherr EB, Sherr BF. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs[J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2002, 81(1/2/3/4): 293-308.
- [9] Anderson SR, Harvey EL. Temporal variability and ecological interactions of parasitic marine syndiniales in coastal protist communities[J]. mSphere, 2020, 5(3): e00209-20.
- [10] Park MG, Yih W, Coats DW. Parasites and phytoplankton, with special emphasis on dinoflagellate Infections[J]. Journal of Eukaryotic Microbiology, 2004, 51(2): 145-155.
- [11] Moon-van der Staay SY, De Wachter R, Vaulot D. Oceanic 18S rDNA sequences from picoplankton reveal unsuspected eukaryotic diversity[J]. Nature, 2001, 409(6820): 607-610.
- [12] Guillou L, Viprey M, Chambouvet A, Welsh RM, Kirkham AR, Massana R, Scanlan DJ, Worden AZ. Widespread occurrence and genetic diversity of marine parasitoids belonging to *Syndiniales* (*Alveolata*)[J]. Environmental Microbiology, 2008, 10(12): 3349-3365.
- [13] Farhat S, Le P, Kayal E, Noel B, Bigeard E, Corre E, Maumus F, Florent I, Alberti A, Aury JM, Barbeyron T, Cai RB, Da Silva C, Istace B, Labadie K, Marie D, Mercier J, Rukwau T, Szymczak J, Tonon T, Alves-de-Souza C, Rouzé P, Van de Peer Y, Wincker P, Rombauts S, Porcel BM, Guillou L. Rapid protein evolution, organellar reductions, and invasive intronic elements in the marine aerobic parasite dinoflagellate *Amoebophrya* spp.[J]. BMC Biology, 2021, 19: 1.
- [14] Cooney EC, Leander BS, Keeling PJ. Hidden syndinian

- and perkinsid infections in dinoflagellate hosts revealed by single-cell transcriptomics[J]. *The ISME Journal*, 2024, 18: wrac188.
- [15] 庞卫文. 三门湾表层海水氮磷营养盐含量及分布特征[J]. *农业与技术*, 2014, 34(8): 2.
- [16] 刘晶晶, 江志兵, 陈悦, 曾江宁, 黄伟, 彭玲, 骆鑫. 三门湾春季网采浮游植物群落特征[J]. *海洋学研究*, 2015, 33(1): 74-80.
- Liu JJ, Jiang ZB, Chen Y, Zeng JN, Huang W, Peng L, Luo X. Community characteristics of net-phytoplankton in spring in Sanmen Bay, China[J]. *Journal of Marine Sciences*, 2015, 33(1): 74-80 (in Chinese).
- [17] 陈悦, 刘晶晶, 高月鑫, 寿鹿, 廖一波, 黄伟, 江志兵. 三门湾网采浮游植物季节变化及影响因素[J]. *海洋与湖沼*, 2017, 48(1): 101-112.
- Chen Y, Liu JJ, Gao YX, Shou L, Liao YB, Huang W, Jiang ZB. Seasonal variation and the factors on net-phytoplankton in Sanmen bay[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2017, 48(1): 101-112 (in Chinese).
- [18] Bao Z, Zhang FY, Zhao QF, Han QX, Liu JF, Xue F, Zhang DM, Hou DD, Zhang HJ. Microbial community assembly and co-occurrence patterns in Sanmen bay: a comparative analysis before and after nuclear power plant operation[J]. *Science of the Total Environment*, 2025, 959: 178189.
- [19] Rizos I, Debeljak P, Finet T, Klein D, Ayata SD, Not F, Bittner L. Beyond the limits of the unassigned protist microbiome: inferring large-scale spatio-temporal patterns of Syndiniales marine parasites[J]. *ISME Communications*, 2023, 3: 16.
- [20] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局. GB 17378.4—2007 海洋监测规范 第4部分: 海水分析[S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.
- General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China. GB17378.4—2007 The Specification for Marine Monitoring: Part 4: Seawater analysis[S]. Beijing: Standards Press of China, 2008 (in Chinese).
- [21] Yan Y, Lin TH, Xie WJ, Zhang DM, Jiang ZB, Han QX, Zhu XY, Zhang HJ. Contrasting mechanisms determine the microeukaryotic and syndiniales community assembly in a eutrophic bay[J]. *Microbial Ecology*, 2023, 86(3): 1575-1588.
- [22] Vault D, Geisen S, Mahé F, Bass D. Pr2-primers: an 18S rRNA primer database for protists[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2022, 22(1): 168-179.
- [23] Letunic I, Bork P. Interactive Tree Of Life (iTOL) v4: recent updates and new developments[J]. *Nucleic Acids Research*, 2019, 47(W1): W256-W259.
- [24] Bastian M, Heymann S, Jacomy M. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks[J]. *Proceedings of the International AAAI Conference on Web and Social Media*, 2009, 3(1): 361-362.
- [25] Bjorbaekmo MFM, Evenstad A, Røsaeg LL, Krabberød AK, Logares R. The planktonic protist interactome: where do we stand after a century of research? [J]. *The ISME Journal*, 2020, 14(2): 544-559.
- [26] Wang ZH, Liu L, Tang YL, Li AF, Liu C, Xie CL, Xiao LJ, Lu SH. Phytoplankton community and HAB species in the South China Sea detected by morphological and metabarcoding approaches[J]. *Harmful Algae*, 2022, 118: 102297.
- [27] 朱根海. 三门湾海域浮游植物种类组成的研究[C]// 2018 中国环境科学学会科学技术年会论文集. 合肥, 2018: 641-651.
- [28] 朱荣, 张玉荣, 严峻. 浙江三门湾秋季浮游植物群落结构特征及其影响因子分析[J]. *安徽农业科学*, 2020, 48(22): 90-93, 131.
- Zhu R, Zhang YR, Yan J. Analysis of structural characteristics of phytoplankton community and influencing factors in Sanmen Bay of Zhejiang Province in autumn[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2020, 48(22): 90-93, 131 (in Chinese).
- [29] 周志希, 唐汇娟, 柯志新, 刘甲星, 周伟华. 基于形态学和高通量测序的春季南澳海域浮游植物群落特征及其与环境因子关系[J]. *热带海洋学报*, 2025, 44(1): 53-65.
- Zhou ZX, Tang HJ, Ke ZX, Liu JX, Zhou WH. Phytoplankton community structure and its relationship with environmental factors in the spring coastal region of Nan'ao based on morphology and high-throughput sequencing[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2025, 44(1): 53-65 (in Chinese).
- [30] Zhou MJ, Shen ZL, Yu RC. Responses of a coastal phytoplankton community to increased nutrient input from the Changjiang (Yangtze) River[J]. *Continental Shelf Research*, 2008, 28(12): 1483-1489.
- [31] Gao YX, Jiang ZB, Chen Y, Liu JJ, Zhu YL, Liu XY, Sun ZH, Zeng JN. Spatial variability of phytoplankton and environmental drivers in the turbid Sanmen Bay (east China Sea)[J]. *Estuaries and Coasts*, 2022, 45(8): 2519-2533.
- [32] 梁英, 刘春强, 田传远, 孙明辉. 营养盐形态及输入方式对6种海洋微藻群落演替的影响[J]. *海洋湖沼通报*, 2014, 36(2): 23-30.
- Liang Y, Liu CQ, Tian CY, Sun MH. Effects of nutrient sources and input mode on the community succession of six marine microalgal species[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2014, 36(2): 23-30 (in Chinese).
- [33] Jiang ZB, Liu JJ, Chen JF, Chen QZ, Yan XJ, Xuan JL, Zeng JN. Responses of summer phytoplankton community to drastic environmental changes in the Changjiang (Yangtze River) estuary during the past 50 years[J]. *Water Research*, 2014, 54: 1-11.
- [34] He YK, Chen ZY, Feng X, Wang GY, Wang G, Zhang JB. Daily samples revealing shift in phytoplankton community and its environmental drivers during summer

- in Qinhuangdao coastal area, China[J]. *Water*, 2022, 14(10): 1625.
- [35] Zamora-Terol S, Novotny A, Winder M. Molecular evidence of host-parasite interactions between zooplankton and Syndiniales[J]. *Aquatic Ecology*, 2021, 55(1): 125-134.
- [36] Clarke LJ, Bestley S, Bissett A, Deagle BE. A globally distributed Syndiniales parasite dominates the Southern Ocean micro-eukaryote community near the sea-ice edge[J]. *The ISME Journal*, 2019, 13(3): 734-737.
- [37] Sassenhagen I, Irion S, Jardillier L, Moreira D, Christaki U. Protist interactions and community structure during early autumn in the Kerguelen Region (southern ocean)[J]. *Protist*, 2020, 171(1): 125709.
- [38] Skovgaard A. Dirty tricks in the plankton: diversity and role of marine parasitic protists[J]. *Acta Protozoologica*, 2014, 53: 51-62.
- [39] Christaki U, Skouroliaiou DI, Jardillier L. Interannual dynamics of putative parasites (Syndiniales Group II) in a coastal ecosystem[J]. *Environmental Microbiology*, 2023, 25(7): 1314-1328.
- [40] Chambouvet A, Morin P, Marie D, Guillou L. Control of toxic marine dinoflagellate blooms by serial parasitic killers[J]. *Science*, 2008, 322(5905): 1254-1257.
- [41] Stegen JC, Lin XJ, Fredrickson JK, Chen XY, Kennedy DW, Murray CJ, Rockhold ML, Konopka A. Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7(11): 2069-2079.
- [42] Hou FR, Zhang HJ, Xie WJ, Zhou XY, Zhu XY, Zhang DM. Co-occurrence patterns and assembly processes of microeukaryotic communities in an early-spring diatom bloom[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 711: 134624.
- [43] Park MG, Kim S, Shin EY, Yih W, Coats DW. Parasitism of harmful dinoflagellates in Korean coastal waters[J]. *Harmful Algae*, 2013, 30: S62-S74.
- [44] Faust K, Raes J. Microbial interactions: from networks to models[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(8): 538-550.
- [45] Miao WF, Wang SQ, Lin TH, Yan Y, Bao Z, Zhang DM, Jiang ZB, Zhang HJ. Interaction patterns and assembly mechanisms of dinoflagellates and diatoms in a coastal bay suffering from long-term eutrophication[J]. *mSphere*, 2024, 9(7): e00366-24.
- [46] Jephcott TG, Alves-de-Souza C, Gleason FH, van Ogtrop FF, Sime-Ngando T, Karpov SA, Guillou L. Ecological impacts of parasitic chytrids, syndiniales and perkinsids on populations of marine photosynthetic dinoflagellates[J]. *Fungal Ecology*, 2016, 19: 47-58.