

漳江口红树林沉积物可培养细菌多样性、产酶潜力及优势芽孢杆菌特征

史怀, 刘国红*

福建省农业科学院资源环境与土壤肥料研究所, 福建省植物营养与肥料重点实验室, 福建 福州

史怀, 刘国红. 漳江口红树林沉积物可培养细菌多样性、产酶潜力及优势芽孢杆菌特征[J]. 微生物学报, 2026, 66(4): 1658-1674.

SHI Huai, LIU Guohong. Cultivable bacterial diversity, enzyme-producing capacity, and characteristics of dominant *Bacillus sensu lato* in mangrove sediments from the Zhangjiang Estuary[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(4): 1658-1674.

摘要:【目的】解析漳江口红树林沉积物中可培养细菌的多样性格局与产酶能力, 重点探究其中优势芽孢杆菌类群的分布特征及其环境驱动机制。【方法】采用稀释涂布法分离细菌, 基于16S rRNA基因测序进行鉴定; 利用平板法检测8种胞外酶活性。【结果】共分离获得1392株菌株, 隶属于4门97属, 其中芽孢杆菌类群为绝对优势群(占比57.8%)。初筛发现263株(18.9%)潜在新分类单元, 多集中于芽孢杆菌(*Bacillus*)及喜盐芽孢杆菌(*Halobacillus*)等属。统计分析表明, 可培养细菌整体Shannon多样性在核心区和出海口均显著高于入海口($P < 0.05$), 群落结构存在显著空间差异($P < 0.05$), 主要受盐度及金属离子驱动; 而芽孢杆菌群落结构在空间上相对稳定, 主要受pH及碳氮营养因子影响。酶活筛选显示, 分离菌株在蛋白酶(64.2%)与脂酶(52.6%)上的阳性率最高; 芽孢杆菌类群在多种酶类上的阳性率均高于群落平均水平, 显示出广谱代谢潜力。【结论】漳江口红树林沉积物蕴藏着丰富的可培养细菌资源。除优势的芽孢杆菌外, 假单胞菌门和拟杆菌门是维持群落多样性的关键组分。芽孢杆菌类群凭借其高生态稳定性与多底物降解能力, 与其他类群共同驱动红树林沉积物的元素循环。

关键词: 红树林沉积物; 芽孢杆菌; 可培养细菌; 多样性; 环境因子; 潜在新分类单元; 酶活

资助项目: 国家自然科学基金(42007221); 福建省农业科学院国基延伸项目(GJYS202203)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42007221) and the Agricultural Science and Technology Project of Fujian Academy of Agricultural Sciences (GJYS202203).

*Corresponding author. E-mail: liuguohong624@163.com

Received: 2025-10-14; Accepted: 2026-01-07; Published online: 2026-01-26

Cultivable bacterial diversity, enzyme-producing capacity, and characteristics of dominant *Bacillus sensu lato* in mangrove sediments from the Zhangjiang Estuary

SHI Huai, LIU Guohong*

Fujian Key Laboratory of Plant Nutrition and Fertilizer, Institute of Resources, Environment and Soil Fertilizer, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou, Fujian, China

Abstract: [Objective] To characterize the cultivable bacterial diversity patterns and extracellular enzyme-producing capacity in mangrove sediments from the Zhangjiang Estuary, with a particular focus on the distribution of dominant *Bacillus sensu lato* and the environmental factors shaping their assemblages. [Methods] Bacterial isolates were obtained by dilution plating. Taxonomic identification was performed by 16S rRNA gene sequencing. Plate-based assays were used to evaluate the activities of eight extracellular enzymes. [Results] In total, 1 392 isolates were obtained, representing 97 genera of 4 phyla. *Bacillus sensu lato* constituted the dominant assemblage (57.8%). Preliminary screening suggested 263 isolates (18.9%) as putative novel taxa, largely concentrated in *Bacillus* and allied genera such as *Halobacillus*. The Shannon diversity of cultivable bacteria was higher in the core mangrove zone and at the estuarine outlet than at the inlet ($P < 0.05$), and the community composition differed among sites ($P < 0.05$), being mainly associated with salinity and metal ions. By contrast, the community structure of *Bacillus sensu lato* was comparatively stable across space and was primarily associated with pH and carbon-nitrogen nutrient variables. Enzyme screening showed the highest positive rates for proteases (64.2%) and lipases (52.6%). Isolates affiliated with *Bacillus sensu lato* displayed higher positive rates than the overall community across multiple enzymes, indicating broad metabolic potential. [Conclusion] Mangrove sediments from the Zhangjiang Estuary harbor abundant cultivable bacterial resources. In addition to the dominant *Bacillus*-related taxa, *Pseudomonadota* and *Bacteroidota* appear to be key components underpinning overall community diversity. The high ecological stability and multi-substrate degradation capacity of *Bacillus sensu lato*, together with other bacterial groups, contribute to element cycling in mangrove sediments.

Keywords: mangrove sediments; *Bacillus sensu lato*; cultivable bacteria; diversity; environmental factor; putative novel taxa; enzyme activity

红树林是一类分布于海陆交汇地带的典型滨海生态系统, 约占全球海岸线总长度的 75% 以上^[1]。作为连接海洋与陆地的重要界面, 红树林在全球碳氮储存、营养固定和气候调节等方面发挥着关键作用^[2-4], 其复杂的根系结构为多种动植物提供栖息地, 能有效缓解潮汐与风浪

的冲击, 维系沿海生态安全与生物多样性^[5-6]。因此, 红树林常被誉为“海上森林”, 在全球生态安全格局中具有不可替代的战略地位。

作为陆海交互作用的典型生态系统, 红树林长期处于高温、高盐、高湿、低氧以及潮汐周期性扰动的复杂环境中, 多样的生理条件和

植被类型共同塑造了其独特的微生物群落结构, 该结构在有机质分解、营养盐转化及元素循环等生态过程中发挥着核心作用^[7-8]。这种独特的群落结构不仅体现了微生物对极端环境的适应能力, 也为探索发掘新型功能菌提供了重要资源^[9-10]。已有研究表明, 细菌是红树林生态系统中最主要的微生物类群, 不同地区的优势细菌类群虽有所差异, 但整体上多以假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、绿屈挠菌门(*Chloroflexota*)、芽孢杆菌门(*Bacillota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)为主^[11-13]。

在可培养的红树林细菌群落中, 芽孢杆菌门的芽孢杆菌(*Bacillus* spp.)常占据显著比例。芽孢杆菌的产孢特性使其能够在沙漠、深海、盐碱湖以及红树林沉积物等多种极端环境下生存并协同进化^[14-15]。这种生态适应性赋予了芽孢杆菌生理和代谢多样性, 使其能够产生多种具有应用价值的代谢产物, 在农业、工业和医学领域展现出广阔的应用前景^[16-17]。因此, 系统研究红树林生态系统中芽孢杆菌多样性与功能潜力, 不仅有助于深入理解其在红树林生态系统中的生态学角色, 也为新型微生物资源的发掘与利用提供重要科学依据。

福建省漳江口红树林是北回归线以北树种最丰富、群落最完整、生态功能最典型的天然红树林湿地之一, 是中国第二大、福建省最重要的湿地生态系统^[18], 是微生物多样性研究和资源发掘的理想研究平台。本研究以漳江口红树林为研究对象, 在3个具有不同生态特征的代表性沉积环境中, 系统开展可培养细菌的分离与鉴定工作, 重点解析在本研究培养条件下可培养细菌群落的组成特征、潜在新物种资源、群落多样性与环境因子的驱动机制, 并对其产酶能力进行系统测定。研究旨在: (1) 系统揭示漳江口红树林沉积物中可培养细菌群落的多样性及其空间分布特征; (2) 在此基础上, 解析其中优势芽孢杆菌类群(*Bacillus sensu lato*, 含近缘属)的群落组成及其与环境因子的关系, 并与整

体可培养菌群进行比较; (3) 测定可培养细菌的多种胞外底物降解酶活性, 初步评估其代谢功能潜力, 为后续资源开发与应用评价提供基础数据。本研究以期理解红树林生态系统微生物多样性、挖掘功能菌株以及后续的生态修复与可持续利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验样地特征与样品采集

试验样地位于漳江口红树林国家级自然保护区(福建省漳州市东山县境内, 地理坐标约为117°24'–117°30'E, 23°53'–23°56'N), 属亚热带海洋性季风气候, 年平均气温21.2 °C, 年平均降雨量为1 715 mm。根据红树林植被分布和潮汐梯度, 将研究区划分为入海口(Z)、核心区(M)和出海口(C)3个功能区。

于2019年5月(春季)、8月(夏季)和11月(秋季)的低潮期间以及2020年2月(冬季)共进行了4次样品采集。退潮后在各采样点用无菌工具去除地表凋落物, 采集表层沉积物(0–20 cm), 每点采集≥3个平行样本合并为1份, 合计样本144份。样品信息包括样品温度、采集地点、日期、经纬度。每个沉积物样品被分为2份: 一份约5 g, 在运输过程中用干冰冷冻, 并在实验室中于–80 °C保存, 用于DNA提取; 另一份于4 °C保存, 用于进一步物理化学性质分析。

沉积物pH和盐度采用电位法测定(土水比1:2.5); 总碳(total carbon, TC)和总氮(total nitrogen, TN)利用元素分析仪测定; NH_4^+ 和 NO_3^- 采用氯化钾浸提-流动分析仪测定; 主要金属离子(K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+})采用电感耦合等离子体发射光谱仪测定; Cl^- 采用硝酸银滴定法测定。关于采样点具体的地理坐标、植被分布及理化性质分析结果等详细信息参见本课题组Liu等^[19]前期文献。

1.2 可培养细菌的分离与鉴定

本研究采用2216E海洋细菌培养基和统一

培养条件进行分离, 以获得红树林沉积物中具有代表性、易培养的异养细菌资源。该分离策略不可避免地会对芽孢杆菌门等易培养类群存在偏好, 所得群落结构仅代表在此条件下可培养细菌的多样性。

采用稀释涂布法分离红树林沉积物中的可培养细菌, 具体参照刘国红等^[20]的方法。称取 10 g 沉积物样本, 加至装有 90 mL 无菌水的三角瓶中, 于振荡器上振荡 10 min 以上, 使其充分悬浮, 再于 30 °C、170 r/min 下摇匀 30 min。所得悬浮液按 10 倍系列梯度稀释, 取 200 μ L 涂布至 2216E 平板, 于 30 °C 恒温培养箱中培养 2–3 d。挑取菌落形态差异明显的单菌落, 采用不连续划线法多次纯化, 直至获得纯培养物。

刮取新鲜菌体, 采用酚-氯仿法提取基因组 DNA。PCR 反应体系及程序参照刘国红等^[20]扩增细菌 16S rRNA 基因, 所用通用引物为 27F (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') 和 1492R (5'-TACGGCTACCTTGTTACGACTT-3')。引物由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。PCR 产物送至福州博尚生物技术有限公司进行测序。所得 16S rRNA 基因序列上传至 EzBioCloud 数据库(<https://www.ezbiocloud.net/>)进行序列相似性比对, 依据相似性结果确定菌株的系统发育地位。

1.3 细菌胞外酶活性测定

酶活检测方法参考 Ren 等^[21]、Singh 等^[22], 并对培养条件和检测体系进行了优化。鉴于分离菌株多为中温、耐盐菌株, 且在基础培养基中生长良好, 本研究将培养温度统一设定为 30 °C, 培养时间标准化为 48 h, 以确保菌株充分生长并产酶。同时, 基于预实验结果调整了部分底物浓度以及显色剂的染色时间以提高水解圈的清晰度。木聚糖酶测定: 采用含酵母提取物 10.0 g/L、NaCl 5.0 g/L、胰蛋白胨 10.0 g/L、木聚糖 5.0 g/L、琼脂 15.0 g/L 的培养基(pH 7.5), 培养后加入无水乙醇, 阳性菌株在木聚糖降解区形成透明圈。纤维素酶测定: 培养基配方与

木聚糖酶测定相似, 但以羧甲基纤维素钠 (10.0 g/L) 为底物, 培养后加入碘液(2.0 g KI+1.0 g I₂ 溶于 300 mL H₂O)染色, 水解区呈透明圈。脂酶测定: 在 LB 琼脂中添加 1% Tween-80, 阳性菌落周围形成乳化晕圈。蛋白酶测定: 在 LB 琼脂中添加 1% 脱脂奶粉(分开灭菌), 产酶菌株形成透明圈。木质素降解酶测定: 在基本培养基中加入 1% 苯胺蓝母液(每 100 mL 基础培养基加 1.0 mL), 产木质素过氧化物酶或锰过氧化物酶的菌株形成脱色圈。鞣酸酶测定: 在 LB 平板表面涂布 0.1 g/mL 单宁酸溶液, 形成白色不透明薄层, 透明圈表示阳性。谷氨酰胺酶测定: 在 LB 培养基中添加 1% L-谷氨酰胺和 0.009% 酚红指示剂, 37 °C 培养后产酶使培养基由黄变粉红。天冬酰胺酶测定: 使用专用培养基(g/L) (Na₂HPO₄ 6.0、KH₂PO₄ 2.0、NaCl 0.5、L-天冬酰胺 20.0、甘油 2.0、MgSO₄·7H₂O 0.2、CaCl₂·2H₂O 0.005、琼脂 20.0, pH 5.5), 并添加 0.007% 溴百里酚蓝指示剂, 产酶菌株引起颜色变化或形成水解圈。

将纯化后的单菌落点接至各检测平板, 培养后以菌落周围是否出现透明圈、水解圈或变色圈为标准, 判断菌株是否具备产酶能力。出现明显特征圈的记录为阳性(+), 否则为阴性(-)。基于阳性结果占测试菌株总数的百分比统计不同菌群在各底物上的产酶阳性率以评估其代谢功能潜力。

1.4 数据处理与统计分析

所有统计分析均使用 R 软件(v4.3.0)完成, 绘图使用 ggplot2 包。利用 vegan 包计算 Shannon、Simpson 等 α 多样性指数, 并采用方差分析(analysis of variance, ANOVA)检验不同采样点间的显著性差异。基于 Bray-Curtis 距离进行非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)以评估群落结构差异, 并通过置换多元方差分析(permutational

multivariate analysis of variance, PERMANOVA) 结合 999 次置换, 检验不同采样地点对群落结构的整体影响。为解析环境驱动作用, 先利用 Mantel 检验分析细菌群落结构与沉积物理化性质之间的整体相关性, 再通过冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 量化具体环境因子的贡献; RDA 模型的显著性经置换检验验证, 结果以排序图可视化。除特殊说明外, 统计检验的显著性水平设为 $P < 0.05$, 所有 P 值均采用错误发现率 (false discovery rate, FDR) 法进行校正。

2 结果与分析

2.1 红树林沉积物可培养细菌的分离概况与鉴定结果

从漳江口红树林生态系统的 144 份沉积物中共分离获得 1 392 株细菌纯培养物, 其中入海口 359 株、保护区核心区 846 株、出海口 187 株。

基于 16S rRNA 基因序列相似性分析, 这些细菌隶属于假单胞菌门 (*Pseudomonadota*)、拟杆菌门 (*Bacteroidota*)、芽孢杆菌门 (*Bacillota*) 和放线菌门 (*Actinomycetota*) 共 4 个门, 涵盖 97 个属、328 个种 (图 1)。

在门水平上, 芽孢杆菌门菌株数量最多 (817 株, 占总分离株的 58.7%), 其次为假单胞菌门 (453 株、55 个属)、拟杆菌门 (86 株、7 个属)、放线菌门 (36 株、8 个属)。属水平上, 优势属包括芽孢杆菌属 (*Bacillus*, 41.6%)、嗜碱盐芽孢杆菌属 (*Alkalihalobacillus*, 4.7%)、喜盐芽孢杆菌 (*Halobacillus*, 4.5%)、伪芽孢杆菌属 (*Fictibacillus*, 2.4%), 微泡菌属 (*Microbulbifer*, 9.6%)、假单胞菌属 (*Pseudomonas*, 4.0%)、弧菌属 (*Vibrio*, 3.8%)、海小杆菌属 (*Marinobacterium*, 2.2%) 以及黏着杆菌属 (*Tenacibaculum*, 2.8%) (图 1)。

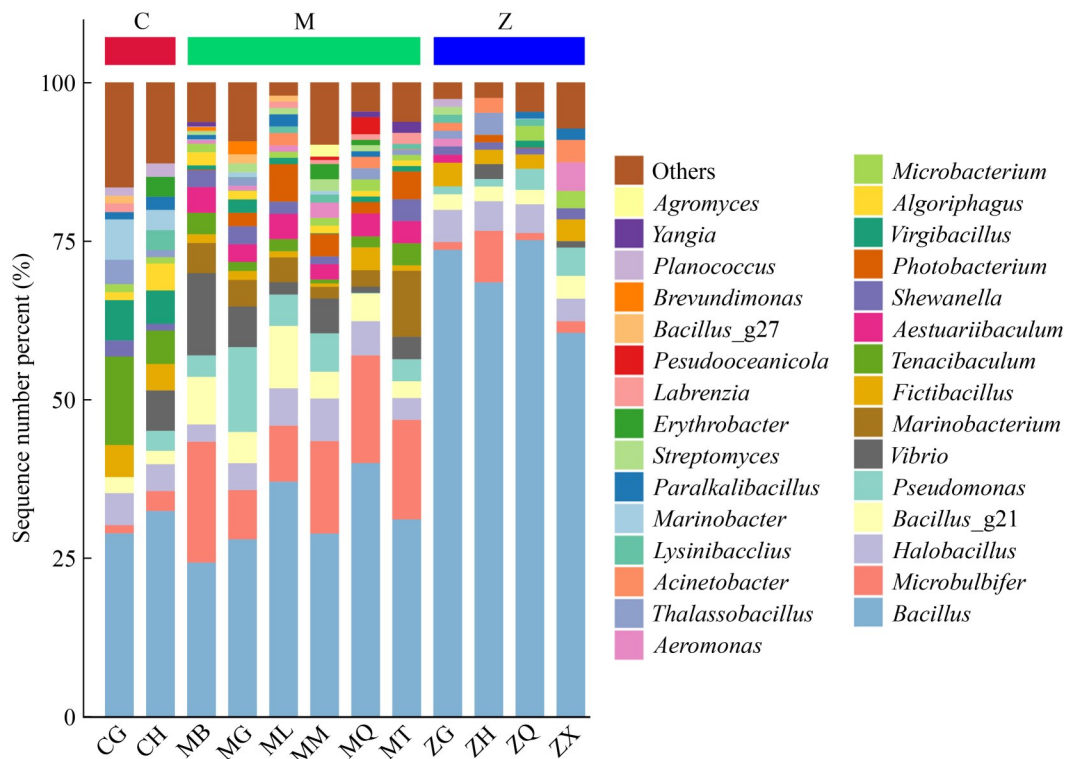


图1 红树林生态系统细菌属水平的相对含量

Figure 1 Relative abundance of bacterial genera in the mangrove ecosystem. C: Exit; M: Core area; Z: Entrance.

不同采样生境间的细菌群落组成存在显著差异。核心区分离到的物种数最多(230种), 出海口和入海口分别为 113 种和 119 种。韦恩图分析显示, 仅在核心区、出海口、入海口发现的物种数分别为 139、45 和 40 种(图 2) [原始数据存储在 ScienceDB (<https://cstr.cn/31253.11.sciencedb.j00231.00037>), DOI 为 10.57760/sciencedb.j00231.00037]。

2.2 芽孢杆菌类群的优势地位

在漳江口红树林沉积物中分离获得的可培养细菌中, 芽孢杆菌类群(*Bacillus sensu lato*)占据显著优势。共分离得到芽孢杆菌及其近缘菌株 804 株, 占全部分离菌株的 57.8%, 在芽孢杆菌门中占 98.4%。这些菌株隶属于芽孢杆菌属及其近缘属共 17 个属(表 1)。

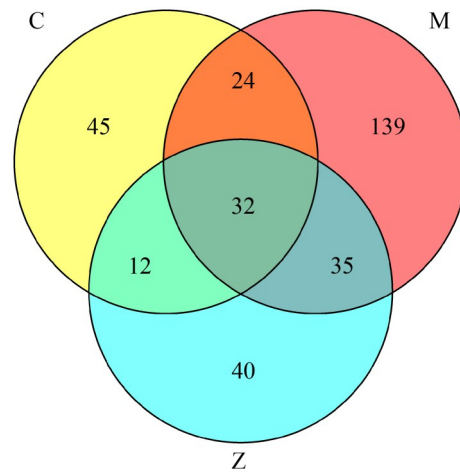


图2 红树林生态系统3个采集地点细菌种类分布
Figure 2 Distribution of bacterial species at three sampling sites in the mangrove ecosystem. C: Exit; M: Core area; Z: Entrance.

表1 红树林生态系统沉积物中芽孢杆菌群落分布特征

Table 1 Distribution of *Bacillus* community in the sediments of mangrove ecosystem

Sites	Core area						Exit		Entrance				Total
	MM	MT	MB	MQ	ML	MG	CH	CG	ZH	ZG	ZX	ZQ	
<i>Bacillus</i>	48	37	36	46	63	42	33	26	54	62	66	69	579
<i>Alkalihalobacillus</i>	7	3	12	5	15	7	3	2	3	2	4	3	66
<i>Brevibacillus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Cytobacillus</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	3
<i>Fictibacillus</i>	1	1	2	4	4	2	4	4	2	3	4	2	33
<i>Halobacillus</i>	11	4	4	6	8	6	4	5	4	4	3	4	63
<i>Jeotgalibacillus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2
<i>Lysinibacillus</i>	2	1	0	0	2	0	3	0	1	1	0	1	11
<i>Mesobacillus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Oceanobacillus</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
<i>Paenibacillus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Paucisalibacillus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Psychrobacillus</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	4
<i>Solibacillus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2
<i>Terribacillus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Thalassobacillus</i>	0	1	0	2	0	2	1	3	3	1	0	0	13
<i>Virgibacillus</i>	1	1	0	2	0	2	2	3	3	2	4	0	20
Total strains	71	48	55	65	94	62	51	47	71	76	88	76	804

Codes denote the microhabitat of sediment collection, e. g., *Bruguiera gymnorrhiza* rhizosphere (MM), *Aegiceras corniculatum* rhizosphere (MT), *Avicennia marina* rhizosphere (MB), *Kandelia obovata* rhizosphere (MQ/ZQ), *Acanthus ilicifolius* rhizosphere (ML), bare mudflat (MG/CG/ZG), *Spartina alterniflora* rhizosphere (CH/ZH), *Cyperus malaccensis* rhizosphere (ZX).

三个采样点(入海口、核心区、出海口)均以 *Bacillus* 属为主要优势类群, 其次为 *Alkalihalobacillus* 和 *Halobacillus*。其中, 核心区样品中 *Alkalihalobacillus* 和 *Halobacillus* 的丰度相对较高。

2.3 潜在新分类单元分析

参照 Kim 等^[23]提出的 16S rRNA 基因相似性 98.65% 物种划分参考阈值, 本研究对分离菌株进行初步筛选, 共有 263 株(占总分离菌株的 18.9%)显示出较低的序列相似性, 据此暂推测为潜在新分类单元(表 2), 其真实分类地位仍需结合基因组学和多相分类学证据进一步确认。这些潜在新分类单元分别隶属于假单胞菌门、拟杆菌门、芽孢杆菌门和放线菌门等 4 个门。其中, 假单胞菌门数量最多(185 株, 37 个属), 其次为拟杆菌门(41 株, 7 个属)、芽孢杆菌门(29 株, 6 个属)和放线菌门(8 株, 5 个属)。

在芽孢杆菌门中, 潜在新分类单元主要集中在芽孢杆菌类群, 分布于 6 个属(图 3)。其中, *Bacillus* 属菌株数量最多(17 株), 占全部潜在新

分类单元的 6.5%, 其次为 *Halobacillus* (6 株)和海水女神芽孢杆菌属(*Thalassobacillus*, 3 株), 泡状芽孢杆菌属(*Cytobacillus*)、*Fictibacillus* 和嗜冷芽孢杆菌属(*Psychrobacillus*)各 1 株。根据 16S rRNA 基因相似性分析, 芽孢杆菌属潜在新种的最相近参考种包括红树林芽孢杆菌(*Metabacillus mangrovi*)、霞浦芽孢杆菌(*Bacillus xiapuensis*)、岸滨芽孢杆菌(*Metabacillus litoralis*)、巴基斯坦芽孢杆菌(*B. pakistanensis*)等, *Halobacillus* 属潜在新种与 *H. marinus*、达班湖喜盐芽孢杆菌(*H. dabanensis*)、沉积物喜盐芽孢杆菌(*H. sediminis*)等呈较近亲缘关系; *Thalassobacillus* 属潜在新种的近缘种为食有机物海水女神芽孢杆菌(*T. devorans*)、黄岛海水女神芽孢杆菌(*T. hwangdonensis*)等。红树林沉积物中潜在新分类单元比例较高, 且在厚壁菌门内呈明显富集, 表明红树林生态系统是芽孢杆菌类群新种的重要潜在来源地, 具有较高的系统发育多样性与资源开发潜力。

表2 潜在新分类单元在门和属水平的分布

Table 2 Distribution of potential novel taxa at the phylum and genus levels

Phylum	Genus	Strain numbers	Total	Nearest type strain	Similarity (%)
<i>Actinomycetota</i>	<i>Agromyces</i>	1	8	<i>Agromyces humatus</i>	97.64
	<i>Microbacterium</i>	2		<i>Microbacterium arthrosphaerae</i>	98.21
	<i>Promicromonospora</i>	1		<i>Promicromonospora kroppenstedtii</i>	98.60
	<i>Pseudarthrobacter</i>	1		<i>Pseudarthrobacter niigatensis</i>	98.26
	<i>Streptomyces</i>	3		<i>Streptomyces kebangsaanensis</i>	98.43
<i>Bacteroidota</i>	<i>Aestuariibaculum</i>	26	41	<i>Aestuariibaculum suncheonense</i>	98.46
	<i>Algoriphagus</i>	1		<i>Algoriphagus halophilus</i>	98.39
	<i>Gramella</i>	2		<i>Gramella gaetbulicola</i>	96.60
	<i>Lacinutrix</i>	1		<i>Lacinutrix gracilariae</i>	98.50
	<i>Robertkochia</i>	1		<i>Robertkochia marina</i>	94.11
	<i>Snuella</i>	1		<i>Snuella lapsa</i>	97.90
	<i>Tenacibaculum</i>	9		<i>Tenacibaculum lutimaris</i>	98.49
<i>Bacillota</i>	<i>Bacillus</i>	17	29	<i>Bacillus hwajinpoensis</i>	98.49
	<i>Cytobacillus</i>	1		<i>Cytobacillus praedii</i>	97.04

(待续)

(续表2)

Phylum	Genus	Strain numbers	Total	Nearest type strain	Similarity (%)
	<i>Fictibacillus</i>	1		<i>Fictibacillus solisalsi</i>	98.59
	<i>Halobacillus</i>	6		<i>Halobacillus andaensis</i>	98.61
	<i>Psychrobacillus</i>	1		<i>Psychrobacillus lasiicapitis</i>	98.57
	<i>Thalassobacillus</i>	3		<i>Thalassobacillus hwangdonensis</i>	98.57
<i>Pseudomonadota</i>	<i>Acinetobacter</i>	9	185	<i>Acinetobacter modestus</i>	98.10
	<i>Aeromonas</i>	1		<i>Aeromonas taiwanensis</i>	98.27
	<i>Bowmanella</i>	5		<i>Bowmanella pacifica</i>	98.12
	<i>Celeribacter</i>	1		<i>Celeribacter ethanolicus</i>	97.95
	<i>Croceicoccus</i>	1		<i>Croceicoccus pelagius</i>	97.94
	<i>Defluviimonas</i>	2		<i>Defluviimonas aquaemixtae</i>	97.85
	<i>Erythrobacter</i>	6		<i>Erythrobacter nanhaisediminis</i>	98.63
	<i>Ferrimonas</i>	1		<i>Ferrimonas balearica</i>	98.28
	<i>Gaetbulibacter</i>	1		<i>Gaetbulibacter saemankumensis</i>	97.12
	<i>Labrenzia</i>	2		<i>Labrenzia aggregata</i>	98.56
	<i>Limimanicola</i>	1		<i>Limimanicola hongkongensis</i>	96.45
	<i>Mangrovicoccus</i>	4		<i>Mangrovicoccus ximenensis</i>	98.19
	<i>Marinibacterium</i>	27		<i>Marinibacterium nitratireducens</i>	98.57
	<i>Maritimibacter</i>	1		<i>Maritimibacter alkaliphilus</i>	96.88
	<i>Meridianimarinicoccus</i>	1		<i>Meridianimarinicoccus roseus</i>	97.34
	<i>Microbulbifer</i>	42		<i>Microbulbifer variabilis</i>	98.63
	<i>Nitratireductor</i>	2		<i>Nitratireductor aquimarinus</i>	98.56
	<i>Novosphingobium</i>	2		<i>Novosphingobium panipatense</i>	97.32
	<i>Paracoccus</i>	1		<i>Paracoccus aestuariivivens</i>	98.58
	<i>Pararhizobium</i>	1		<i>Pararhizobium herbae</i>	96.82
	<i>Photobacterium</i>	12		<i>Photobacterium halotolerans</i>	98.30
	<i>Pseudoalteromonas</i>	2		<i>Pseudoalteromonas tetraodonis</i>	97.78
	<i>Pseudomonas</i>	19		<i>Pseudomonas alcaligenes</i>	98.64
	<i>Pseudoceanicola</i>	4		<i>Pseudoceanicola nitratireducens</i>	97.05
	<i>Psychrobacter</i>	1		<i>Psychrobacter piscatorii</i>	98.08
	<i>Rheinheimera</i>	2		<i>Rheinheimera muenzenbergensis</i>	98.48
	<i>Rhizobium</i>	1		<i>Pararhizobium herbae</i>	96.82
	<i>Rhodobacter</i>	1		<i>Rhodobacter lacus</i>	98.49
	<i>Rhodococcus</i>	1		<i>Rhodococcus hoagii</i>	98.17
	<i>Ruegeria</i>	1		<i>Ruegeria intermedia</i>	98.27
	<i>Salinovum</i>	1		<i>Salinovum rubellum</i>	96.32
	<i>Serratia</i>	1		<i>Serratia oryzae</i>	96.50
	<i>Shewanella</i>	10		<i>Shewanella litorisediminis</i>	98.16
	<i>Simiduia</i>	1		<i>Simiduia aestuariiviva</i>	97.94
	<i>Thalassobius</i>	2		<i>Thalassobius gelatinovorus</i>	97.06
	<i>Vibrio</i>	13		<i>Vibrio plantisponsor</i>	98.51
	<i>Yangia</i>	2		<i>Yangia pacifica</i>	98.46
Total		263	263		

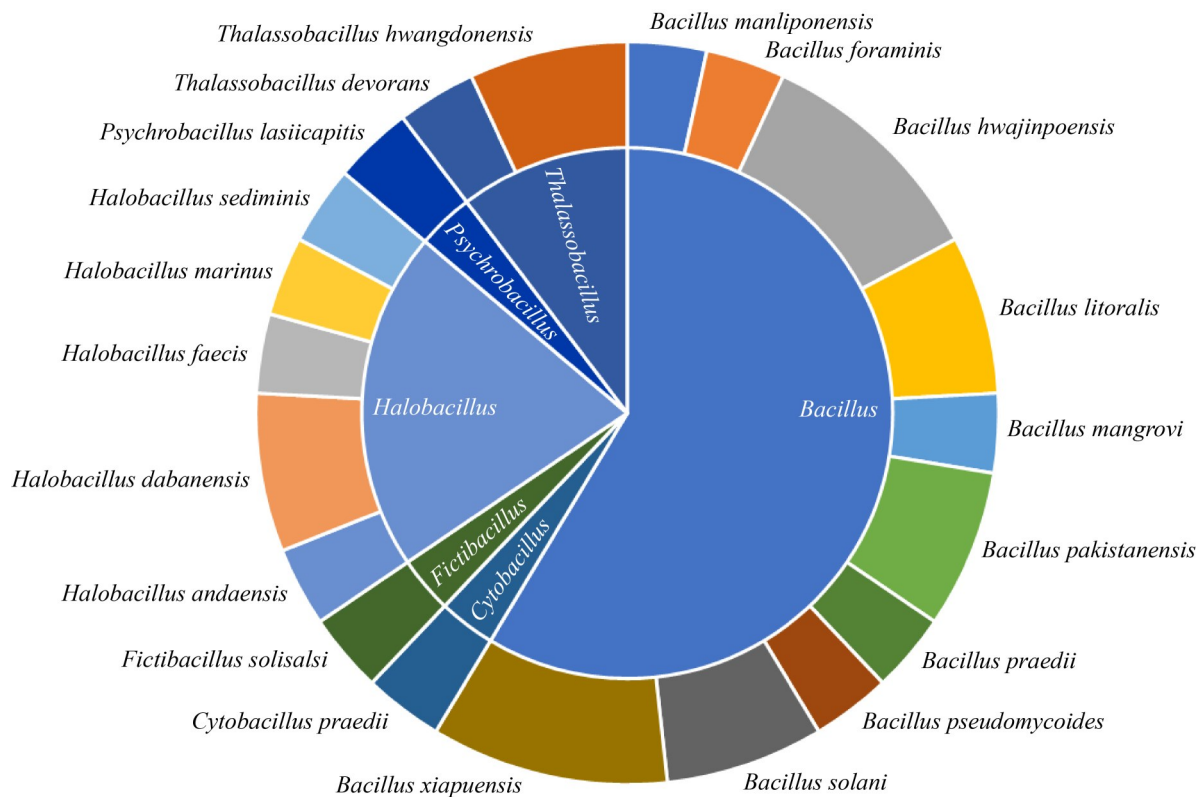


图3 红树林沉积物芽孢杆菌潜在新种分布

Figure 3 Distribution of potential novel species of *Bacillus* in mangrove sediments.

2.4 群落多样性及其环境因子驱动

α 多样性分析表明, 红树林沉积物 3 个采样点的细菌 Shannon 多样性存在显著差异 (ANOVA, $P < 0.05$)。其中, 出海口和核心区的 Shannon 指数均显著高于入海口 (图 4A)。 β 多样性分析基于 Bray-Curtis 距离的非度量多维尺度分析 (NMDS) 表明, 3 个采集点的细菌群落组成在二维排序空间中存在明显分离 (图 5A)。PERMANOVA 检验进一步证实, 不同采样点间整体细菌群落结构差异显著 ($P < 0.01$), 表明群落组成具有统计学意义上的地理分布差异。相比之下, 芽孢杆菌群落的多样性变化趋势与整体细菌群落存在差异, 其 Shannon 指数在核心区最低、出海口最高 (图 4B)。与整体细菌群落 β 多样性不同, 芽孢杆菌群落未呈现地理分布差异 (图 5B), 说明其群落结构在空间上较为稳定,

受地理分布影响较小。

Mantel test 结果表明, 沉积物理化性质与整体细菌群落结构之间存在显著相关性 ($P < 0.05$)。冗余分析 (RDA) 进一步解析了各理化因子的作用方向, 基于置换检验的 RDA 模型显著 ($P < 0.05$)。如图 6A 所示, 盐度、 Cl^- 及 Ca^{2+} 、 K^+ 、 Na^+ 等离子浓度与整体细菌群落结构呈显著正相关, 是主要的驱动因子, 而 pH 的影响最小。相比之下, 芽孢杆菌类群的群落结构 (图 6B) 主要受 pH 和 NH_4^+ 驱动, 其次为 TC、TN 与 Na^+ (图 6B)。pH 和 Na^+ 对出海口和保护区核心区的芽孢杆菌分布呈正相关, 而与入海口的呈负相关。相反, TC、TN、温度和 NH_4^+ 与入海口的芽孢杆菌分布呈正相关, 与其余 2 个地点则呈负相关。 Mg^{2+} 、 NO_3^- 、 Ca^{2+} 、 K^+ 、 Cl^- 等因子与芽孢杆菌组成相关性较低。

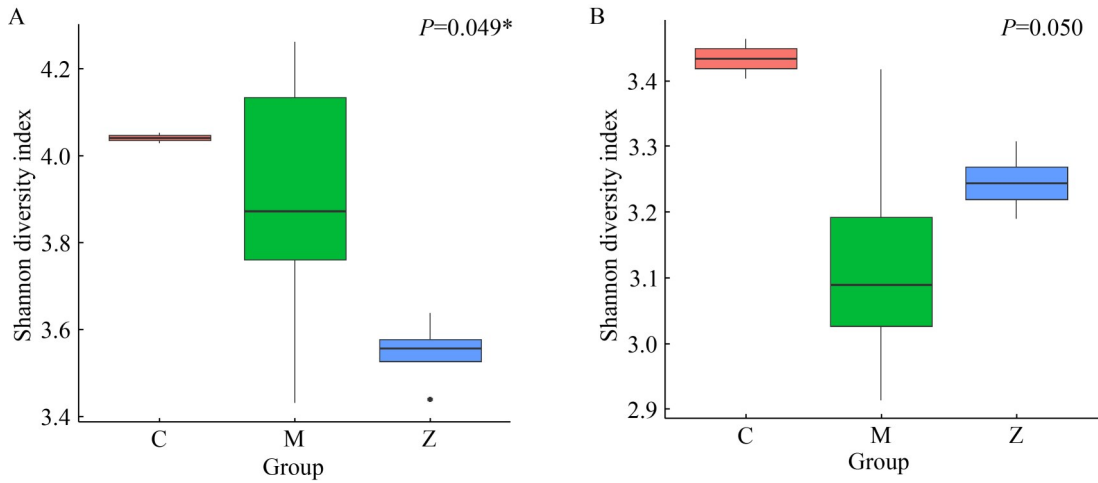


图4 红树林生态系统细菌Shannon多样性指数

Figure 4 Shannon diversity index of bacteria in the mangrove ecosystem. A: Total bacterial community; B: *Bacillus* community. C: Exit; M: Core area; Z: Entrance.

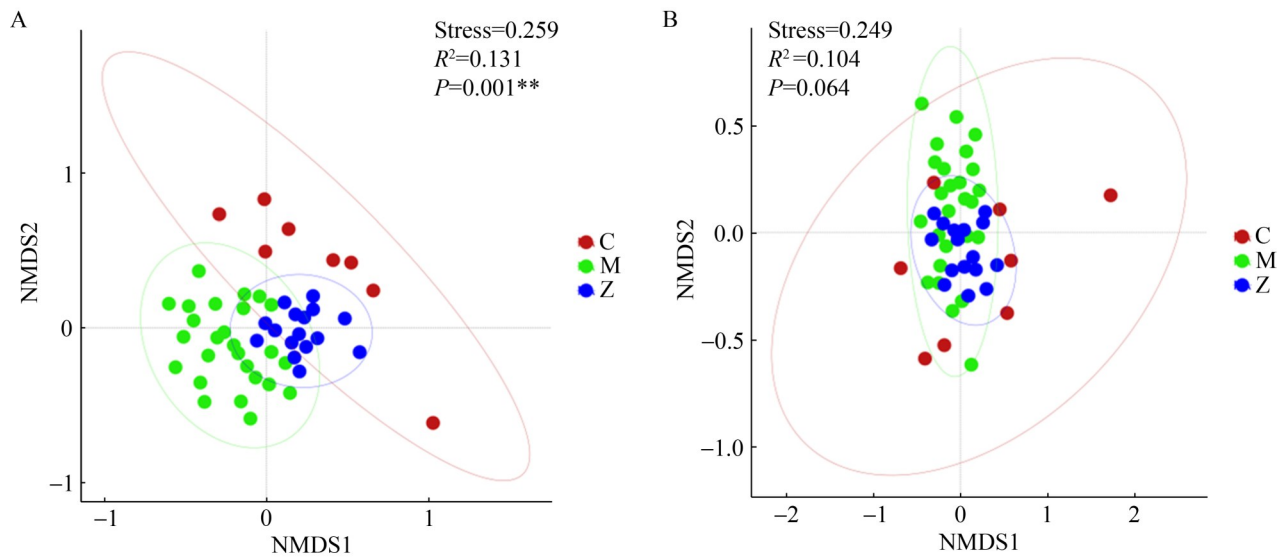


图5 红树林生态系统细菌NMDS分析

Figure 5 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of bacterial communities in the mangrove ecosystem. A: Total bacterial community; B: *Bacillus* community. C: Exit; M: Core area; Z: Entrance.

2.5 可培养细菌胞外酶活性的筛选与评估

从红树林沉积物分离获得的 1 392 株菌株中, 具备产蛋白酶能力的菌株所占百分比最高(阳性率为 64.2%), 其次分别为脂酶(52.6%)、纤维素酶(41.8%)、木聚糖酶(38.4%)、鞣酸酶(33.1%)、

谷氨酶(30.7%)、天冬酶(28.9%), 而木质素酶阳性比例最低(22.5%)。总体上, 分离菌株中具备蛋白质与脂类底物降解功能的类群分布最为广泛, 而能够降解多糖及芳香族底物的菌株比例相对较低。

不同属群间的产酶特征存在明显差异,

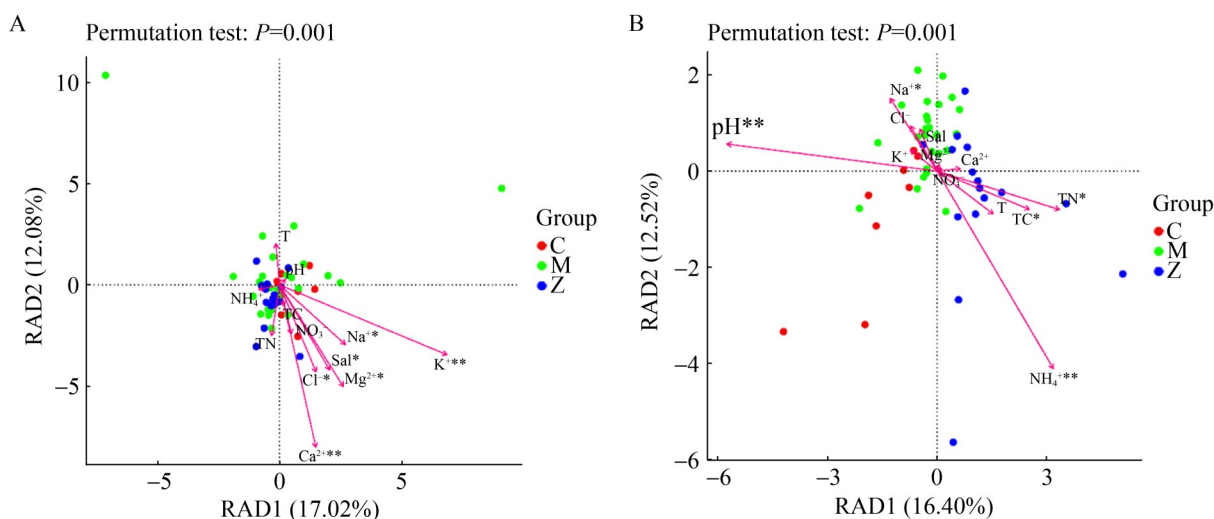


图6 环境因子与红树林生态系统组成相关性

Figure 6 Correlation between environmental factors and bacterial community composition in the mangrove ecosystem. A: Total bacterial community; B: *Bacillus* community. C: Exit; M: Core area; Z: Entrance. Arrows represent environmental factors, and factors with asterisks have a significant effect on community structure (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, based on 999 permutation tests).

Microbulbifer 属在纤维素酶和木聚糖酶阳性检出率方面表现突出, *Halobacillus* 和 *Virgibacillus* 属则在产脂酶方面表现出较高的功能丰度。热图分析显示, 蛋白酶和脂酶阳性菌株分布最广, 多糖降解相关酶次之(图 7)。值得注意的是, 芽孢杆菌类群(包括 *Bacillus*、*Fictibacillus*、*Virgibacillus* 等)在 8 种酶类中均呈现较高的阳性率, 具有明显的广谱产酶特征。其中, 该类群的蛋白酶和脂酶阳性率分别为 72.4% 和 63.8%, 且纤维素酶和木聚糖酶阳性率也超过整体平均水平。由此表明, 芽孢杆菌类群在各类底物降解酶中均具有较强的代谢响应潜力, 体现了该类群在种群水平上普遍具备的代谢多样性与广谱产酶特征。

3 讨论

3.1 红树林沉积物中可培养细菌群落的组成特征

福建漳江口红树林沉积物中蕴藏着丰富多样的可培养细菌资源, 共分离获得 1 392 株菌

株, 隶属于假单胞菌门、拟杆菌门、芽孢杆菌门和放线菌门 4 门 97 属 328 种。总体群落结构与以往红树林沉积物的研究结果一致^[24-26], 表明红树林沉积物可培养细菌在门水平上具有相对稳定的群落组成特征。然而, 不同地区的优势门类排序存在一定差异。本研究中芽孢杆菌门菌株数量最多, 而假单胞菌门在种类多样性上占优, 这与中国深圳及印度尼西亚塔拉坎红树林的结果相似^[25,27]。相较之下, 海南北港岛和三亚青梅港红树林中假单胞菌门为主要优势菌群^[28-29], 而广西茅尾海红树林则以放线菌门为主^[30]。这种区域性差异可能源于采样环境、沉积物理化性质及分离培养策略的不同。

本研究基于 2216E 培养基和统一的好氧培养条件, 仅获得了红树林沉积物中在该条件下可培养的细菌群落, 难以覆盖大量难培养或不可培养的环境细菌, 因此对群落结构的刻画存在一定偏好性。随着宏基因组测序和 16S rRNA 扩增子高通量测序技术的广泛应用, 环境样本整体微生物多样性的解析已成为主流。本研究

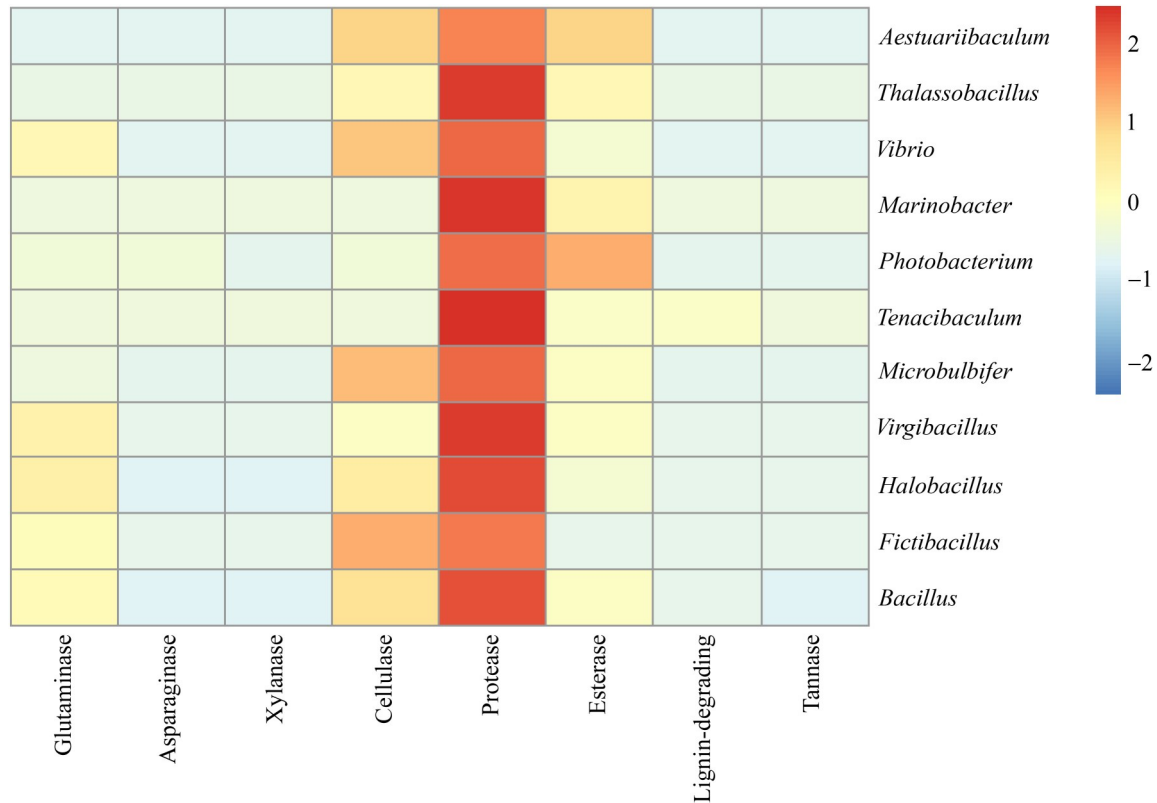


图7 红树林沉积物细菌产酶资源分布特征

Figure 7 Distribution of enzyme-producing capabilities of bacteria isolated from mangrove sediments.

的分离培养工作旨在为功能菌株获取和后续多相分类学研究提供基础, 可视为对高通量测序结果的有益补充。后续研究有必要将多培养基、多培养条件的分离策略与宏/元基因组和扩增子测序相结合, 深入解析红树林沉积物中可培养与不可培养微生物的多样性及其功能。

3.2 芽孢杆菌类群在漳江口沉积物中的生态适应性与功能优势

本研究显示, 芽孢杆菌类群在漳江口红树林沉积物中占据绝对优势(57.8%), 且在3个环境梯度迥异的采样点间保持了相对稳定的群落结构(图5B)。这种“高丰度-高稳定性”的分布模式, 结合RDA分析中该类群主要响应pH和营养因子而非盐度梯度的结果, 表明其已高度适应了红树林频繁的潮汐扰动与盐度波动。这一现象与深圳、塔拉坎等红树林中基于分离培养

的研究结果相似, 后者也报道芽孢杆菌在可培养菌群中占据优势地位^[25,27,31-32], 而与高通量测序通常观察到其在整体群落中比例有限的结果形成对比^[11-13]。这说明, 芽孢杆菌类群可能代表了红树林沉积物中“易培养、抗逆性强”的一类典型功能菌群。

本研究的酶活筛选证实, 芽孢杆菌类群在蛋白酶(72.4%)和脂酶(63.8%)等多类酶的阳性率上均优于群落平均水平, 纤维素酶和木聚糖酶阳性率也较高, 显示出广谱底物利用能力。已有研究表明, 来源于红树林和盐沼环境的*Bacillus* 通常具备较强的蛋白酶、脂酶及多糖酶活性, 在凋落物分解和有机质矿化中发挥重要作用^[33-34]。与这些报道相一致, 本研究的结果进一步表明, 芽孢杆菌类群不仅在丰度上占据优势, 而且在功能上具有明显的代谢宽度和生

态位宽度,使其能够在富含动植物残体的红树林生境中长期保持优势,并可能成为驱动碳氮循环的关键功能类群。

3.3 潜在新分类单元及其资源挖掘潜力

红树林沉积物环境复杂、盐度梯度大、营养条件多变,通常蕴藏着大量尚未被描述的细菌类群^[35-36]。本研究基于 16S rRNA 基因相似性初步筛选出 263 株潜在新分类单元,占总菌株数的 18.9%,提示漳江口红树林沉积物中可能蕴藏较丰富的未描述类群,是重要的微生物新种富集环境之一。

本研究初筛获得的 263 株潜在新分类单元中,芽孢杆菌门候选株高度集中于 *Bacillus*、*Halobacillus* 和 *Thalassobacillus* 等属,暗示漳江口红树林特殊的生境条件(如高盐、厌氧交替)可能促进了这些类群的特异性演化。现有研究从红树林、盐碱地及其他高盐环境中已分离出多株耐盐、耐碱的 *Bacillus* 和 *Halobacillus* 新种或新记录,且常伴随具有特殊的蛋白酶、脂酶或多糖酶活性^[37-39]。本研究中这些属同样在酶活筛选中表现出较高的阳性检出率。综合来看,漳江口红树林沉积物中大量未被描述的芽孢杆菌类群不仅是系统分类学研究的重要对象,也很可能是挖掘耐逆、特异性酶制剂和功能代谢途径的关键基因资源库,值得进行后续的深度开发。

3.4 群落多样性格局与环境因子驱动

红树林沉积物微生物群落在空间分布上表现出显著的环境响应,受盐度、有机质含量、植被类型等驱动^[9,40]。3 个采样点(入海口、核心区及出海口)的整体可培养细菌群落组成存在明显分化,符合环境梯度对群落结构塑造的预期影响。相比之下,芽孢杆菌群落 α 多样性在核心区最低、出海口最高,呈现与整体群落相反分布格局;而 β 多样性无显著空间分化,群落结构更为稳定。这种稳定性可能源于芽孢杆菌较强的生态适应能力和保守的生理生态位^[41]。

在入海口和出海口等扰动强烈区域,其他细菌的生长受抑,而芽孢杆菌凭借其卓越的抗逆优势获得更高的局部多样性^[15,42]。这一特性表明,芽孢杆菌类群在红树林中可能充当“功能种子库”的角色,在环境胁迫下维持微生态稳定性^[43]。

RDA 分析显示,整体细菌群落分布主要受盐度、 Cl^- ,以及 Ca^{2+} 、 K^+ 、 Na^+ 等金属离子影响,表明从淡水(入海口)到咸水(核心区和出海口)的盐度梯度是驱动群落更替的关键因子^[40,44-45]。本研究中 pH 的影响相对较弱,而现有研究普遍认为 pH 是塑造土壤细菌群落结构的重要因子^[46]。这可能与本研究采用的培养方法偏向耐培养类群有关^[47]。不同生境对相同环境因子的响应方向不一,可能源于各区域微生物群落在长期演化中形成的差异化生态适应性^[48]。例如,出海口频繁的潮汐扰动和盐度波动筛选出了具有离子稳态调节机制的微生物^[49],而在环境相对稳定的核心区,群落结构更多受有机质积累和根际作用的影响^[50]。相较于整体细菌群落,芽孢杆菌群落组成与 pH 和 NH_4^+ 相关性最大,其次为 C、N 等营养因子。这说明芽孢杆菌的群落构建更依赖于养分可利用性与局部化学环境,呈现以资源响应为主的生态策略^[51-52]。

3.5 功能酶资源与生态功能启示

可培养细菌的产酶能力系统筛查揭示了红树林沉积物微生物群落功能型多样性。分离菌株在蛋白质和脂类底物降解方面活性最高,与红树林沉积物中富含凋落物和有机碎屑的生态特征相吻合,体现了微生物群落在长期资源选择压力下的适应性演化^[53]。这些酶活为沉积体系的碳氮循环提供了微生物驱动基础^[54-55]。不同属群的酶活分布存在功能分化,表明群落内部形成了生态位互补和代谢协同,有助于资源高效利用与群落稳定性^[56]。芽孢杆菌类群展现出显著的酶活分布多样性,在碳氮底物上的酶活阳性率普遍高于群落平均水平,反映出其广泛的营养利用能力与生态位宽度。结合其群落

稳定性,可推测芽孢杆菌在红树林生态系统中通过功能冗余与代谢多样性维持生态平衡。此外,源于红树林的芽孢杆菌在高盐、高有机质、高波动环境中表现出优异的产酶与抗逆能力,显示其在工业发酵、污染修复与生态工程中具有广阔的应用前景。

4 结论

本研究系统解析了福建漳江口红树林沉积物中可培养细菌和芽孢杆菌的群落组成、潜在新种资源、环境因子驱动机制及功能酶资源潜力,主要结论如下。

(1) 红树林沉积物中可培养细菌多样性丰富,共分离获得 1 392 株菌株,隶属 4 门 97 属 328 种。其中,芽孢杆菌类群占全部分离菌株数的 57.8%,在芽孢杆菌门中占比接近 98.4%。基于 16S rRNA 基因相似性初步筛选出 263 株潜在新分类单元,其中芽孢杆菌类群候选新种最为集中,部分为首次在红树林生态系统中记录。该结果反映了在本研究培养条件下可培养细菌群落的特征,揭示了该区域作为潜在新种资源富集地的可能性。

(2) 细菌群落在空间上呈显著分化,整体群落主要受盐度及金属离子梯度驱动,而芽孢杆菌群落结构相对稳定,其分布主要受 pH、NH₄⁺ 及碳氮营养因子调控,体现了对复杂环境的高度生态适应性与资源响应特征。

(3) 沉积物细菌群落具备较强的蛋白质与脂类代谢潜力。假单胞菌门和拟杆菌门在多糖降解方面表现出特定优势,而芽孢杆菌类群凭借其广谱的产酶特性及在环境扰动下的稳定性,在有机质矿化及生态修复中具有重要的储备功能与应用前景。

作者贡献声明

史怀:数据分析及可视化,论文撰写与修改;刘国红:项目管理,提供资源,实验设计,指导数据分析,论文写作与修改。

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] Giri C. Recent advancement in mangrove forests mapping and monitoring of the world using earth observation satellite data[J]. *Remote Sensing*, 2021, 13(4): 1-6.
- [2] 朱格格,黄安书,覃盈盈.基于 Web of Science 的国际红树林研究发展态势分析[J]. *广西师范大学学报(自然科学版)*, 2024, 42(5): 1-12.
Zhu GG, Huang AS, Qin YY. Analysis of development trend of international mangrove research based on Web of Science[J]. *Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition)*, 2024, 42(5): 1-12 (in Chinese).
- [3] Zeng YW, Friess DA, Sarira TV, Siman K, Koh LP. Global potential and limits of mangrove blue carbon for climate change mitigation[J]. *Current Biology*, 2021, 31(8): 1737-1743.e3.
- [4] Steinmuller HE, Breithaupt JL, Rovai AS, Engelbert KM, Smoak JM, Chambers LG, Radabaugh KR, Moyer RP, Chappel A, Vaughn DR, Bianchi TS, Twilley RR, Pagliosa PR, Cifuentes-Jara M, Torres D. Using loss-on-ignition to estimate total nitrogen content of mangrove soils[J]. *Geoderma*, 2024, 448: 116956.
- [5] Sievers M, Brown CJ, McGowan J, Turschwell MP, Buelow CA, Holgate B, Pearson RM, Adame MF, Andradi-Brown DA, Arnell A, Mackey BG, Ermgassen PSEZ, Gosling J, McOwen CJ, Worthington TA, Connolly RM. Co-occurrence of biodiversity, carbon storage, coastal protection, and fish and invertebrate production to inform global mangrove conservation planning[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 904: 166357.
- [6] 陈新平,王斌,尹子祺,程珺,林鹏智,国志兴,朱俊宁,赵明利,姜彦琪,王宇星,鲍献文.红树林防灾减灾功能研究进展及保护修复建议[J]. *海洋通报*, 2023, 42(4): 469-480.
Chen XP, Wang B, Yin ZQ, Cheng J, Lin PZ, Guo ZX, Zhu JN, Zhao ML, Jiang YQ, Wang YX, Bao XW. Research progress on mangrove forest disaster prevention and mitigation functions and suggestions for protection and restoration[J]. *Marine Science Bulletin*, 2023, 42(4): 469-480 (in Chinese).
- [7] Yu XL, Tu QC, Liu JH, Peng YS, Wang C, Xiao FS, Lian YL, Yang XQ, Hu RW, Yu H, Qian L, Wu DM, He ZY, Shu LF, He Q, Tian Y, Wang FM, Wang SQ, Wu B, Huang ZJ, et al. Environmental selection and evolutionary process jointly shape genomic and functional profiles of mangrove rhizosphere microbiomes[J]. *mLife*, 2023, 2(3): 253-266.
- [8] 马巧丽,杜欢,刘杨,李猛.红树林湿地硫酸盐还原菌的多样性及其参与驱动的元素耦合机制[J]. *微生物学报*, 2022, 62(12): 4606-4627.
Ma QL, Du H, Liu Y, Li M. Sulfate-reducing prokaryotes

- in mangrove wetlands: diversity and role in driving element coupling[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(12): 4606-4627 (in Chinese).
- [9] Mai ZM, Ye M, Wang YS, Foong SY, Wang L, Sun FL, Cheng H. Characteristics of microbial community and function with the succession of mangroves[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 764974.
- [10] 林筱岚, 杨姝悦, 田蕴. 环境微生物的资源挖掘、代谢机制及其群落代谢功能的研究进展[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2022, 61(3): 470-483.
Lin XL, Yang SY, Tian Y. Progress on resource exploration, metabolic mechanism and community metabolic function of environmental microorganisms[J]. *Journal of Xiamen University (Natural Science Edition)*, 2022, 61(3): 470-483 (in Chinese).
- [11] Wainwright BJ, Millar T, Bowen L, Semon L, Hickman KJE, Lee JN, Yeo ZY, Zahn G. The core mangrove microbiome reveals shared taxa potentially involved in nutrient cycling and promoting host survival[J]. *Environmental Microbiome*, 2023, 18(1): 47.
- [12] Pan SJ, Du H, Zheng RQ, Zhang CJ, Pan J, Yang XL, Wang C, Lin XL, Li JH, Liu W, Zhou HK, Yu XL, Mo SM, Zhang GQ, Zhao GP, He ZL, Tian Y, Jiang CJ, Qu W, Liu Y, Li M. A holistic genome dataset of bacteria and archaea of mangrove sediments[J]. *GigaScience*, 2025, 14: g1af081.
- [13] 吴清娟, 黄惠琴, 许嘉芮, 胡永华, 莫坤联. 红树林沉积物细菌群落多样性及功能预测[J]. 海南大学学报(自然科学版中英文), 2025, 43(2): 128-136.
Wu QJ, Huang HQ, Xu JR, Hu YH, Mo KL. Diversity of bacteria communities and prediction of ecological functions in mangrove sediments[J]. *Natural Science of Hainan University*, 2025, 43(2): 128-136 (in Chinese).
- [14] Nicholson WL, Munakata N, Horneck G, Melosh HJ, Setlow P. Resistance of *Bacillus* Endospores to extreme terrestrial and extraterrestrial environments[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2000, 64(3): 548-572.
- [15] 邓杰, 尚楠. 芽孢杆菌群体感应系统研究进展[J]. 生物加工过程, 2024, 22(5): 492-499.
Deng J, Shang N. Research progress on the quorum sensing system of *Bacillus*[J]. *Chinese Journal of Bioprocess Engineering*, 2024, 22(5): 492-499 (in Chinese).
- [16] Zhang N, Wang ZQ, Shao JH, Xu ZH, Liu YP, Xun WB, Miao YZ, Shen QR, Zhang RF. Biocontrol mechanisms of *Bacillus*: improving the efficiency of green agriculture[J]. *Microbial Biotechnology*, 2023, 16(12): 2250-2263.
- [17] 范田田, 王傲雪, 刘禹彤, 张淑梅, 宋正峰, 陈秀玲. 芽孢杆菌抗菌物质研究进展[J]. 生物工程学报, 2025, 41(10): 3667-3682.
Fan TT, Wang AX, Liu YT, Zhang SM, Song ZF, Chen XL. Advances in the antimicrobial substances in *Bacillus*[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2025, 41(10): 3667-3682 (in Chinese).
- [18] 张艳楠, 王娟, 刘锦炜, 薛志勇, 吴秋城, 慕芳红. 漳江口红树林湿地不同生境沉积物与凋落叶小型底栖动物的群落特征[J]. 生态学杂志, 2026, 45(1): 28-39.
- Zhang YN, Wang J, Liu JW, Xue ZY, Wu QC, Mu FH. Community characteristics of meiofauna in sediment and leaf litter of different habitats in mangrove wetland of Zhangjiang estuary[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2026, 45(1): 28-39 (in Chinese).
- [19] Liu GH, Liu DQ, Wang PD, Chen QQ, Che JM, Wang JP, Li WJ, Zhou SG. Temperature drives the assembly of *Bacillus* community in mangrove ecosystem[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 846: 157496.
- [20] 刘国红, 姚运法, 车建美, 陈倩倩, 刘波. 基于可培养法分析亚热带植物内生与根际芽孢杆菌种类分布异质性[J]. 微生物学通报, 2020, 47(9): 2934-2946.
Liu GH, Yao YF, Che JM, Chen QQ, Liu B. Distribution heterogeneity of *Bacillus*-like species in endophyte and rhizosphere of subtropical crops based on culturable method[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(9): 2934-2946 (in Chinese).
- [21] Ren W, Li PW, Wang XY, Che YH, Long H, Zhang X, Cai XN, Huang AY, Zeng YH, Xie ZY. Cross-habitat distribution pattern of *Bacillus* communities and their capacities of producing industrial hydrolytic enzymes in Paracel Islands: Habitat-dependent differential contributions of the environment[J]. *Journal of Environmental Management*, 2022, 323(1): 116252-116252.
- [22] Singh P, Singh SM, Segawa T, Singh PK. Bacterial diversity and biopotentials of Hamtah glacier cryoconites, Himalaya[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15(1): 1362678.
- [23] Kim M, Oh HS, Park SC, Chun J. Towards a taxonomic coherence between average nucleotide identity and 16S rRNA gene sequence similarity for species demarcation of prokaryotes[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2014, 64(5): 346-351.
- [24] 赵雅慧, 张舒琳, 吴家法, 黄新静, 吴霜, 张政, 杨立芳, 龙寒, 禚金彩, 姜明国. 山口红树林根际土壤可培养细菌多样性及其活性筛选[J]. 海洋学报, 2018, 40(8): 138-151.
Zhao YH, Zhang SL, Wu JF, Huang XJ, Wu S, Zhang Z, Yang LF, Long H, Xuan JC, Jiang MG. Screening the diversity and activity of culturable bacteria isolated from mangrove rhizosphere soil at Shankou[J]. *Haiyang Xuebao*, 2018, 40(8): 138-151 (in Chinese).
- [25] 龙梦, 樊慧敏, 夏洪丽, 汪志文, 喻大鹏, 夏立群, 鲁义善. 深圳红树林沉积物可培养细菌多样性及其生物活性筛选[J]. 广东海洋大学学报, 2022, 42(6): 88-96.
Long M, Fan HM, Xia HL, Wang ZW, Yu DP, Xia LQ, Lu YS. Diversity and bioactivity screening of culturable bacteria in Shenzhen mangrove sediments[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2022, 42(6): 88-96 (in Chinese).
- [26] Dias ACF, Andreote fD, Dini-Andreote F, Lacava PT, Sá ALB, Melo IS, Azevedo JL, Araújo WL. Diversity and biotechnological potential of culturable bacteria from Brazilian mangrove sediment[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2009, 25(7): 1305-1311.
- [27] Yulma, Ihsan B, Awaludin, Zainuddin, Bija S, Rani M, Andira A, Ramadani F, Sunarti. Identification of bacteria

- from mangrove forest in Mamburungan, Tarakan City[J]. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 2020, 564(1): 012020.
- [28] 孙静, 王素英, 张德超. 海南红树林根系土壤中可培养细菌的多样性分析[J]. 海洋科学, 2014, 38(7): 27-33.
Sun J, Wang SY, Zhang DC. Diversity of culturable bacteria from the soil of root system of mangrove forest of Beigang island in Hainan Province[J]. Marine Sciences, 2014, 38(7): 27-33 (in Chinese).
- [29] 刘敏, 甘霖霖, 黄小峰, 王洋, 吴昊, 孙睿. 红树林沉积物中可培养细菌的分离及其系统进化分析[J]. 海南热带海洋学院学报, 2023, 30(2): 25-31, 83.
Liu M, Gan XL, Huang XF, Wang Y, Wu H, Sun R. Isolation and phylogenetic analysis of culturable bacteria from mangrove sediments[J]. Journal of Hainan Tropical Ocean University, 2023, 30(2): 25-31,83 (in Chinese).
- [30] 李王靖, 李蜜, 徐淑芬, 黎芳婷, 易湘茜, 刘永宏, 高程海. 茅尾海红树根际土壤可培养细菌多样性及抑菌活性研究[J]. 广西植物, 2023, 43(11): 1999-2007.
Li WJ, Li M, Xu SF, Li FT, Yi XX, Liu YH, Gao CH. Research of antibacterial activity and culturable bacteria isolate from mangrove rhizosphere soil in Maowei Sea[J]. Guihaia, 2023, 43(11): 1999-2007 (in Chinese).
- [31] 李菲, 李喆, 覃仙玲, 黄庶识, 苏芯莹, 潘信利. 山口红树林土壤芽孢杆菌多样性及纤维素酶活性筛选研究[J]. 广西科学, 2021, 28(5): 473-481.
Li F, Li Z, Qin XL, Huang SS, Su XY, Pan XL. Study on diversity and screening of cellulase activity of *Bacillus* from Shankou mangrove soil[J]. Guangxi Sciences, 2021, 28(5): 473-481 (in Chinese).
- [32] Dechavez R, Calub ML, Genobata DR, Balacuit R, Jose R, Tabugo SR. Identification of culture-dependent microbes from mangroves reveals dominance of *Bacillus* including medically important species based on DNA signature[J]. Biodiversitas Journal of Biological Diversity, 2022, 23(10): 5342-5350.
- [33] Ho Thanh TCTC. Isolation and characterization of bacteria of mangrove rhizosphere in the mekong delta, vietnam[J]. International Journal of Innovations in Engineering and Technology, 2017, 9(1): 68-79.
- [34] 刘琴英. 福建近海域沉积物细菌多样性及芽孢杆菌资源的挖掘[D]. 福州: 福建师范大学, 2018.
Liu QY. Bacterial diversity and mining of *Bacillus*-like resources in offshore marine sediments of Fujian Province[D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2018 (in Chinese).
- [35] Marcial Gomes NC, Borges LR, Paranhos R, Pinto FN, Mendonça-Hagler LCS, Smalla K. Exploring the diversity of bacterial communities in sediments of urban mangrove forests[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2008, 66(1): 96-109.
- [36] Liu HJ, Tian Y. The study of microbial diversity in mangrove wetland ecological system based on a 16S rDNA library[J]. International Journal of Environmental Monitoring and Analysis, 2019, 7(2): 48.
- [37] Yin DD, Xie JJ, Liu R, Song CD, Liang Y, Huang HZ, Huang YH, Long RT, Shen NK, Yan B, Zhang HY. *Halobacillus rhizosphaerae* sp. nov., a moderately halophilic bacterium with protease activities isolated from the rhizosphere soil of the mangrove *Acanthus ebracteatus*[J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2024, 118(1): 31.
- [38] 吕伟丽. *Bacillus litoralis* C44 α -L-鼠李糖苷酶基因的克隆、表达及酶学性质研究[D]. 保定: 河北大学, 2017.
Lü WL. Cloning, expression and characterization analysis of α -L-rhamnosidase genes from *Bacillus litoralis* strain C44[D]. Baoding: Hebei University, 2017 (in Chinese).
- [39] Proca IG, Digu CF, Jurcoane T, Matei F. Screening of halotolerant bacteria producing hydrolytic enzymes with biotechnological applications. scientific bulletin series F[J]. Biotechnologies, 2020, 24(1): 197-202.
- [40] 张攀, 谢先军, 黎清华, 甘致远, 胡甜, 杨渐, 邓娅敏, 甘义群, 张彦鹏. 东寨港红树林沉积物中微生物群落结构特征及其对环境的响应[J]. 地球科学, 2022, 47(3): 1122-1135.
Zhang P, Xie XJ, Li QH, Gan ZY, Hu T, Yang J, Deng YM, Gan YQ, Zhang YP. Microbial community structure and its response to environment in mangrove sediments of Dongzhai Port[J]. Earth Science, 2022, 47(3): 1122-1135 (in Chinese).
- [41] Mandic-Mulec I, Stefanic P, van Elsas JD. Ecology of *Bacillaceae*[J]. Microbiology Spectrum, 2015, 3(2): 3.2.16.
- [42] Nicholson WL. Roles of *Bacillus* endospores in the environment[J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2002, 59(3): 410-416.
- [43] Lennon JT, Jones SE. Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy[J]. Nature Reviews Microbiology, 2011, 9(2): 119-130.
- [44] 赵华显, 阎冰, 徐悦, 莫淑名, 聂世清, 欧倩, 武波, 蒋承建. 北部湾红树林沉积物中微生物群落结构的时空变化分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2020, 39(5): 2161-2169.
Zhao HX, Yan B, Xu Y, Mo SM, Nie SQ, Ou Q, Wu B, Jiang CJ. Spatiotemporal analysis of microbial community structure in the mangrove sediments in Beibu Gulf[J]. Genomics and Applied Biology, 2020, 39(5): 2161-2169 (in Chinese).
- [45] Zhu MY, Liu ZD, Song YY, Wang XW, Yuan JB, Li MT, Lou YJ, Gao ZL, Song CC. Soil microbial functional diversity is primarily affected by soil nitrogen, salinity and alkalinity in wetland ecosystem[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 199: 105407.
- [46] Delgado-Baquerizo M, Oliverio AM, Brewer TE, Benavent-González A, Eldridge DJ, Bardgett RD, Maestre FT, Singh BK, Fierer N. A global atlas of the dominant bacteria found in soil[J]. Science, 2018, 359(6373): 320-325.
- [47] Steen AD, Crits-Christoph A, Carini P, DeAngelis KM, Fierer N, Lloyd KG, Cameron Thrash J. High proportions of bacteria and archaea across most biomes remain uncultured[J]. The ISME Journal, 2019, 13(12): 3126-3130.
- [48] 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.

- [49] Wu ZH, Li MC, Qu LP, Zhang CL, Xie W. Metagenomic insights into microbial adaptation to the salinity gradient of a typical short residence-time estuary[J]. *Microbiome*, 2024, 12(1): 115.
- [50] 许敬华, 李意敏, 丁思龙, 张秋芳, 陈永山. 泉州湾红树林人工种植过程根际微生物群落结构演变特征[J]. *湿地科学与管理*, 2023, 19(1): 9-14.
Xu JH, Li YM, Ding SL, Zhang QF, Chen YS. Characteristics of rhizosphere microbial community structure evolution during mangrove plantation[J]. *Wetland Science & Management*, 2023, 19(1): 9-14 (in Chinese).
- [51] He HH, Li YR, Zhang L, Ding ZY, Shi GY. Understanding and application of *Bacillus* nitrogen regulation: a synthetic biology perspective[J]. *Journal of Advanced Research*, 2023, 49: 1-14.
- [52] Wang Y, Wilhelm RC, Swenson TL, Silver A, Andeer PF, Golini A, Kosina SM, Bowen BP, Buckley DH, Northen TR. Substrate utilization and competitive interactions among soil bacteria vary with life-history strategies[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 914472.
- [53] Ding JJ, Liu F, Zeng JX, Gu H, Zhang DD, Yang XQ, Wu B, Shu LF, He ZL, Wang C. Homologous recombination and gene-specific selection co-shape the vertical nucleotide diversity of mangrove sediment microbial populations[J]. *Ecology and Evolution*, 2024, 14(7): e70040.
- [54] Li XY, Cheng XY, Cheng KK, Cai ZH, Feng SY, Zhou J. The influence of tide-brought nutrients on microbial carbon metabolic profiles of mangrove sediments[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 906: 167732.
- [55] Zhuang W, Yu XL, Hu RW, Luo ZW, Liu XY, Zheng XF, Xiao FS, Peng YS, He Q, Tian Y, Yang T, Wang SQ, Shu LF, Yan QY, Wang C, He ZL. Diversity, function and assembly of mangrove root-associated microbial communities at a continuous fine-scale[J]. *npj Biofilms and Microbiomes*, 2020, 6: 52.
- [56] 吴联钻. 中国东南部滨海湿地生境变化对土壤微生物群落及多功能性的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2022.
Wu LZ. Effects of habitat changes on soil microbial community and soil multi-functionality in coastal wetlands of southeastern China[D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2022 (in Chinese).