

# 贻贝养殖重构浮游细菌的群落结构与功能

席颖力, 徐恩泽, 曹睿泽, 宋乐石, 吴健玲, 何建瑜, 王健鑫, 鲜文东\*

浙江海洋大学 海洋科学与技术学院, 浙江 舟山

席颖力, 徐恩泽, 曹睿泽, 宋乐石, 吴健玲, 何建瑜, 王健鑫, 鲜文东. 贻贝养殖重构浮游细菌的群落结构与功能[J]. 微生物学报, 2026, 66(7): 3468-3486.

XI Yingli, XU Enze, CAO Ruize, SONG Leshi, WU Jianling, HE Jianyu, WANG Jianxin, XIAN Wendong. Mussel aquaculture restructures the community structure and function of planktonic bacteria[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2026, 66(7): 3468-3486.

**摘要:** 【目的】浮游细菌对海洋生态系统健康至关重要, 但贻贝养殖如何影响海洋浮游微生物群落尚不明确。本研究旨在探讨贻贝养殖活动对海洋浮游细菌群落结构、多样性及群落组装机制的影响。【方法】于 2024 年夏季在浙江嵊泗贻贝养殖区及外围水域采集 68 个水样, 基于 16S rRNA 基因扩增子测序数据与环境因子进行综合分析。【结果】养殖区内颗粒附着型细菌 (particle-attached bacteria, PAB) 的  $\alpha$  多样性显著降低, 而自由生活型细菌 (free-living bacteria, FLB) 的  $\alpha$  多样性虽无显著变化, 但其  $\beta$  多样性及系统发育结构发生显著改变。随机森林分析识别出假单胞菌目 (*Pseudomonadales*) 与蛭弧菌科 (*Bdellovibrionaceae*) 为养殖区内的指示微生物, 其群落变化可能与养殖活动导致的有机物输入、营养结构改变等因素密切相关。功能预测显示, 养殖区内细菌介导的氮循环功能 (特别是硝化作用与好氧氨氧化) 显著增强, 碳循环以还原性乙酰辅酶 A 途径为主导, 而产甲烷功能受到抑制。微生物群落组装过程在养殖区内由确定性过程 (如异质选择) 主导, 而养殖区外则以随机性过程为主。【结论】本研究系统揭示了贻贝养殖在重塑微生物群落结构、功能与群落构建机制方面的重要影响, 为评估海水养殖的生态效应提供了理论与数据支撑。

**关键词:** 贻贝养殖区; 浮游细菌; 自由生活型; 颗粒附着型; 群落组装

资助项目: 国家自然科学基金 (32570016); 浙江省教育厅科研项目 (Y202353944); 浙江省自然科学基金重大项目 (D26D060007)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32570016), the Department of Education Scientific Research Project of Zhejiang Province (Y202353944), and the Major Program of Zhejiang Provincial Natural Science Foundation (D26D060007).

\*Corresponding author. E-mail: xianwd@zjou.edu.cn

Received: 2025-12-17; Accepted: 2026-02-11; Published online: 2026-03-11

# Mussel aquaculture restructures the community structure and function of planktonic bacteria

XI Yingli, XU Enze, CAO Ruize, SONG Leshi, WU Jianling, HE Jianyu, WANG Jianxin, XIAN Wendong\*

Marine Science and Technology College, Zhejiang Ocean University, Zhoushan, Zhejiang, China

**Abstract:** [Objective] Planktonic bacteria are essential for marine ecosystem health, yet how mussel aquaculture influences planktonic microbial communities remains unclear. This study aims to clarify the effects of mussel aquaculture on the community structure, diversity, and assembly mechanisms of marine planktonic bacteria. [Methods] Sixty-eight water samples were collected from a mussel aquaculture area and surrounding areas in Shengsi, Zhejiang, during summer 2024. Integrated analyses of 16S rRNA gene amplicon sequencing data and environmental factors were performed. [Results] The alpha diversity of particle-attached bacteria (PAB) significantly reduced in the aquaculture area, whereas free-living bacteria (FLB) showed no significant change in alpha diversity but exhibited clear shifts in beta diversity and phylogenetic structure. Random forest analysis identified *Pseudomonadales* and *Bdellovibrionaceae* as indicator taxa within the aquaculture area, and their changes might be associated with organic matter inputs and altered nutrient conditions. Functional prediction indicated enhanced nitrogen cycling (especially nitrification and aerobic ammonia oxidation) and a shift toward reductive acetogenesis in carbon cycling, alongside suppressed methanogenesis in the aquaculture area. Microbial community assembly was governed mainly by deterministic processes (e.g., heterogeneous selection) in the aquaculture area but by stochastic processes in surrounding waters. [Conclusion] This study demonstrates that mussel aquaculture can reconfigure the structures, functions, and assembly mechanisms of planktonic bacterial communities, providing insights for ecological impact assessment of mariculture.

**Keywords:** mussel aquaculture; planktonic bacteria; free-living bacteria; particle-attached bacteria; community assembly

海洋浮游细菌是海洋细菌的重要组成部分, 在海洋生物地球化学循环、能量流动以及生态系统稳定性维持等方面发挥着重要作用<sup>[1]</sup>。海洋浮游细菌不仅能够为海洋生态系统提供大量的生产力<sup>[2]</sup>, 还能作为分解者, 吸收和利用海洋中消费者产生的大部分有机物以满足自身生命活动所需<sup>[3]</sup>。浮游细菌将来自水体中的颗粒有机物 (particulate organic matter, POM) 和溶解有机物 (dissolved organic matter, DOM) 转化为自身生物

量, 并通过食物网将能量和碳转移到更高的营养级<sup>[4]</sup>。根据细菌与环境颗粒物的关系, 浮游细菌传统上被分为 2 种类型: 自由生活型 (free-living bacteria, FLB) 和颗粒附着型 (particle-attached bacteria, PAB), 它们在组成结构、生理代谢及生态功能方面均存在显著差异<sup>[5]</sup>。PAB 常形成高密度聚集群落, 尤其在受水流、潮汐和沉积物再悬浮影响的河口区域, 其群落结构表现出高度的适应性和功能上的特化<sup>[6]</sup>。相比之

下, FLB 由于细胞尺寸较小, 且未附着在颗粒物表面, 因此在水体中具备更强的扩散能力<sup>[7]</sup>。在群落组成上, 假单胞菌门(*Pseudomonadota*)是 PAB 中的优势类群, 而 FLB 则以放线菌门(*Actinobacteria*)为主<sup>[8]</sup>。在生态功能上, PAB 通过定殖和降解下沉 POM 参与碳与营养盐的垂直输送<sup>[9]</sup>, 并在此过程中释放 DOM, 为 FLB 提供能量来源<sup>[10]</sup>。在生理与形态方面, PAB 通常具有更大的细胞体积和更高的局部丰度<sup>[11]</sup>, 细菌碳生产测量显示, 在自然水体中 PAB 的活性明显高于 FLB<sup>[12]</sup>。

贻贝是中国最重要的海洋经济贝类之一, 自 2016 年以来连续 5 年产量达 85 万 t<sup>[13]</sup>。嵊泗列岛贻贝海水养殖面积约 24 000 hm<sup>2</sup>, 2024 年贻贝年产量超过 24 万 t, 占全国产量 70% 以上<sup>[14]</sup>。贻贝除了具有重要的经济价值, 其在沿海与河口生态系统中也扮演着关键角色<sup>[15]</sup>, 它们通过滤食行为从海水中摄取颗粒性食物, 排放假粪和粪便, 并在海水自然沉降过程中为细菌的生长与繁殖提供了有利的微环境条件<sup>[16]</sup>。然而, 在贻贝养殖业发展的过程中, 贝类排泄物输入的增加会改变水体的理化性质, 进而产生一系列生态影响, 如诱发有害藻华<sup>[17]</sup>或改变相关的海洋微生物群落<sup>[18]</sup>。研究表明, 厚壳贻贝养殖活动会显著改变其周围海域的微生物群落结构、多样性和组成<sup>[13,19]</sup>, 养殖活动还对好氧不产氧光合细菌(aerobic anoxygenic phototrophic bacteria, AAPB)的丰度产生显著影响<sup>[13]</sup>, 贻贝体内会富集与环境中的特定菌群<sup>[19]</sup>。然而, 目前对自由生活型和颗粒附着型微生物群落的影响尚缺乏深入认识。

目前, 研究发现有机物的输入和人类活动会对微生物的群落多样性和结构产生重要影响<sup>[13]</sup>, 但贻贝养殖如何影响 FLB 和 PAB 群落, 以及造成这种差异的驱动机制仍不清楚。基于前期研究, 我们在舟山嵊泗枸杞岛贻贝养殖区采集水体微生物样品并开展研究, 旨在回答如下科学问题: (1) 贻贝养殖区与非养殖区浮游细

菌群落组成和结构的差异; (2) 养殖区内外浮游细菌群落的环境驱动因素是什么? (3) 贻贝养殖对微生物代谢通路的富集有何影响? (4) 养殖区内浮游细菌群落组装机制由哪些因素主导? 通过解决上述科学问题, 为贻贝养殖以及有机物富集条件下的微生物生态研究提供有价值的视角, 并揭示其群落组装机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 样点设置及样品采集

2024 年夏季(6 月和 8 月), 利用便携式有机玻璃采水器在舟山嵊泗枸杞岛(30°42'N, 122°46'E)贻贝养殖区与非养殖区的 17 个样点进行原位海水水样采集, 每个站位分别在 1 m 和 5 m 深度进行独立采样, 共采集 34 份水样。每份水样均分为 2 份, 分别用于 PAB 和 FLB 的收集, 共获得 68 份样品。

### 1.2 浮游细菌收集及环境因子测定

水样采集后, 每个站位的水样均分为 2 份, 一份 100 mL, 干冰保存至实验室进行环境因子分析; 另一份 1 L 用于微生物收集。所有样品置于冰盒中转移至实验室, 当天完成过滤处理。使用真空过滤法收集颗粒附着型和自由生活型细菌, PAB 和 FLB 的收集分别采用 3 μm 和 0.22 μm 滤膜(Millipore 公司), 过滤真空压力上限为 33.3 kPa。样品过滤设置 2 个重复, 所有滤膜立即装入铁丝无菌采样袋(sterile sampling bag, BKMANN Biotechnology 公司)后放入低温冰箱内储存, 随后转移至实验室-80 °C 冰箱保存备用。使用 YSI 多参数水质测定仪(YSI ProQuatro 公司)检测原位海水样品的温度(Temperature, T)、盐度、pH 及溶解氧(dissolved oxygen, DO)。常规阴、阳离子(F<sup>-</sup>, Cl<sup>-</sup>, NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, Br<sup>-</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, Li<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Ca<sup>2+</sup>)在实验室利用离子色谱仪(ThermoFisher Scientific 公司)测定。总氮(total nitrogen, TN)、总磷(total phosphorus, TP)和活性磷(labile phosphate, LP)分

别采用碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法测定<sup>[20-22]</sup>。所有物理化学参数均符合《海洋监测规范》(GB 17378—2007)<sup>[23]</sup>的要求。

### 1.3 DNA 提取及测序

使用 DNA 提取试剂盒[生工生物工程(上海)股份有限公司]按照说明书提取样品总 DNA, 用 NanoDrop One 分光光度计(ThermoFisher Scientific 公司)测定 DNA 浓度和纯度。PCR 扩增由北京诺禾致源科技股份有限公司完成, 并使用 Illumina 公司 NovaSeq 6000 平台生成 250 bp 的双端配对序列(北京诺禾致源科技股份有限公司)。

### 1.4 扩增子分析

原始双端序列已保存在美国国家生物技术信息中心(National Center for Biotechnology Information, NCBI)数据库中, BioProject 编号为 PRJNA1364861, 登录号为 SRP646804。

使用 VSEARCH (v11.0.667\_i8) 对双端 FASTQ 序列进行合并。通过 fastx\_filter 命令去除原始序列中的标签和引物序列(左端切除 22 bp, 右端切除 20 bp), 并控制错误率在 0.01 以下, 获得高质量序列用于后续分析。使用 cluster\_otus 命令对去冗余后的序列进行 97% 相似性聚类, 生成操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)。基于 VSEARCH 和 Silva 数据库(silva v138)对序列进行去嵌合处理, 获得高质量非嵌合序列。通过 VSEARCH 的 usearch\_global 命令生成特征表(相似性阈值设为 97%), 用于后续多样性分析。所有分析均在 Linux 环境下完成。

### 1.5 统计分析

采用 picante 程序包<sup>[24]</sup>计算群落的  $\alpha$  多样性指数。使用 ggsignif 程序包<sup>[25]</sup>中的双侧 Wilcoxon 符号秩检验分析组间  $\alpha$  多样性指数的统计学差异。基于 uniFrac 和 Bray-Curtis 相异距离矩阵, 分别采用主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA)与非度量多维标度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)可视

化样本间的群落结构差异, PCoA 和 NMDS 分析均通过 vegan 程序包<sup>[26]</sup>完成。使用 R 包 picante<sup>[27]</sup>计算平均最近种间距离(mean nearest taxon distance, MNTD), 分析群落的系统发育结构, 采用丰度加权的“taxa.labels”零模型, 运行 999 次随机化以获得 MNTD 的标准效应值, 标准效应值的绝对值大于 2 表示系统发育结构呈现显著的聚类。使用 vegan 包进行 PERMANOVA 和 Mantel 检验分析。使用 pheatmap 包<sup>[28]</sup>生成热图以可视化环境因素之间的 Spearman 相关性。采用 tidymodels 程序包<sup>[29]</sup>基于 ranger 引擎进行随机森林模型分类, ranger 引擎通过参数 oob.error=TRUE 启用袋外评估, 最终结果取自训练完成后的输出模型通过自助采样(bootstrap)生成袋外样本(out of bag, OOB), 分类性能通过测试集特征曲线下面积(area under the roc curve, AUC)和袋外误差(OOB error)共同衡量。使用 randomForest 包(v4.7-1.2)<sup>[30]</sup>构建随机森林分类器, 以样本分组作为响应变量, 所有 OTUs 作为特征变量, 依据平均精度下降值(mean decrease accuracy, MDA)计算各 OTU 的变量重要性。采用 FAPROTAX (functional annotation of prokaryotic taxa)方法<sup>[31]</sup>预测微生物生态功能, 参考 KEGG 数据库, 利用 PICRUST2<sup>[32]</sup>分析群落中代谢通路种类和丰度。所有统计结果均通过 ggplot2 (v4.0.1)程序包<sup>[33]</sup>进行可视化, 所有统计分析均在 R (v4.4.1)软件环境<sup>[34]</sup>中完成。

微生物群落构建中随机性过程的相对重要性采用中性模型评估<sup>[35]</sup>。使用非线性最小二乘法拟合中性模型, 通过拟合获得迁移率  $m$  值, 并计算  $Nm$  值(群落大小与迁移率的乘积)作为扩散强度的指标。模型拟合优度由决定系数  $R^2$  评估。根据观测频率与模型预测置信区间的相对位置, 将 OTUs 划分为 3 类: 预测范围内(中性分布)、预测范围下(低频物种)和预测范围上(高频物种)。通过散点图展示物种出现频率与相对丰度的关系, 其中包含模型拟合曲线、95% 置信区间及 3 类物种的分布, 并以内嵌饼图展示

3 类物种的相对比例。微生物群落构建机制基于系统发育零模型<sup>[27]</sup>分析。通过计算观测的  $\beta$ MNTD 矩阵, 并采用独立交换算法进行 999 次随机化生成零模型分布, 进而计算  $\beta$ -最近分类群指数( $\beta$ NTI)。参考 Stegen 等<sup>[27]</sup>的方法, 基于 Bray-Curtis 距离计算 Raup-Crick 指数(RC)。根据  $\beta$ NTI 和 RC 值的组合, 将群落构建过程精确划分为 5 类: 异质选择( $\beta$ NTI>2)、同质选择( $\beta$ NTI<-2)、扩散限制( $|\beta$ NTI| $\leq$ 2 且 RC>0.95)、同质扩散( $|\beta$ NTI| $\leq$ 2 且 RC<-0.95)以及漂变与其他过程( $|\beta$ NTI| $\leq$ 2 且 |RC| $\leq$ 0.95)。所有计算均采用并行处理以提高效率。

使用 iCAMP R 包(v1.5.12)中基于系统发育分箱(phylogenetic bin-based)的零模型, 推断各细菌系统发育类群在群落构建机制中所占比例<sup>[36]</sup>。利用 `pdist.big` 函数计算 OTU 间的系统发育距离矩阵, 并使用 `dniche` 函数基于环境因子计算物种间的生态位差异, 使用 `taxa.binphy.big` 函数构建系统发育箱(bin), 信号阈值为 0.2, 最小 OTU 数量(bin.size.limit)为 20。使用 `ps.bin` 函数评估分箱效果。在 Mantel 检验中, 若一个箱内 OTU 的系统发育距离与生态位差异的 Spearman 相关系数  $R>0.1$  且  $P<0.05$ , 则认为该箱具有显著的系统发育信号。基于上述分箱结果, 使用 `icamp.big` 函数进行主要的 iCAMP 分析以推断确定性选择和随机性过程对群落构建的相对贡献。其中, 系统发育随机化的尺度设定为“within.bin”, 零模型随机化次数为 1 000 次, 并采用“confidence”指数来识别主要的生态过程。

## 2 结果与分析

### 2.1 FLB 和 PAB 群落的多样性

所有样品共获得 6 182 402 条高质量序列, 平均序列长度为 242 bp, 经序列质控后最终获得 1 173 个 OTUs 特征序列。在  $\alpha$  多样性水平上, 养殖区内外细菌群落结构存在显著差异。与养殖区外相比, 养殖区内浮游细菌的 Richness、

Shannon 和 Simpson 指数均显著降低( $P<0.001$ , 图 1A); 对于 PAB, 养殖区内的 Shannon 和 Simpson 指数下降显著( $P<0.001$ , 图 1B), Richness 也显著降低( $P<0.01$ , 图 1B), 而 FLB 在养殖区内外无显著差异。在  $\beta$  多样性水平上, 养殖区内外细菌群落同样存在差异。NMDS 分析表明, 2 个区域的细菌群落存在明显差异(stress=0.087) (图 1C); 进一步通过 PCoA 分析表明, 养殖区内外细菌群落具有显著差异( $R^2=0.43$ ,  $P<0.001$ )。PAB 和 FLB 在 2 个区域之间均表现出显著差异( $R^2=0.47$ ,  $P<0.001$ ;  $R^2=0.59$ ,  $P<0.001$ ) (图 1D), 但在 2 个区域内 FLB 与 PAB 之间的差异并不显著。

虽然养殖区内外 FLB 在  $\alpha$  多样性水平上未表现出显著差异, 但 PCoA 和 NMDS 分析结果显示 2 个区域中的 FLB 存在显著差异。进一步基于系统发育结构分析显示, FLB 的平均最近种间距离(mean nearest taxon distance, MNTD)的标准效应绝对值大于 2 ( $|MNTD|>2$ ), 表明其系统发育结构呈现显著的聚类模式(图 1E)。该结果表明, FLB 群落中的共存物种在系统发育上的亲缘关系比随机期望的更近, 存在显著的系统发育聚集。

### 2.2 主要浮游细菌在科水平上的群落结构

在物种组成方面(图 2), 养殖区内群落主要由黄杆菌科(*Flavobacteriaceae*)、红杆菌科(*Rhodobacteraceae*)、弧菌科(*Vibrionaceae*)、假交替单胞菌科(*Pseudoalteromonadaceae*)和莫拉克斯氏菌科(*Moraxellaceae*)组成; 养殖区外则主要以 *Rhodobacteraceae*、*Flavobacteriaceae*、Marine\_Group\_II、SAR11 分支(SAR11\_clade)和硝化螺菌科(*Nitrincolaceae*)为主。对养殖区内 FLB 和 PAB 的丰度进行比较, 发现 *Flavobacteriaceae* 和 *Vibrionaceae* 在 FLB 中丰度更高, 而 *Moraxellaceae*、动性球菌科(*Planococcaceae*) 和微小杆菌科

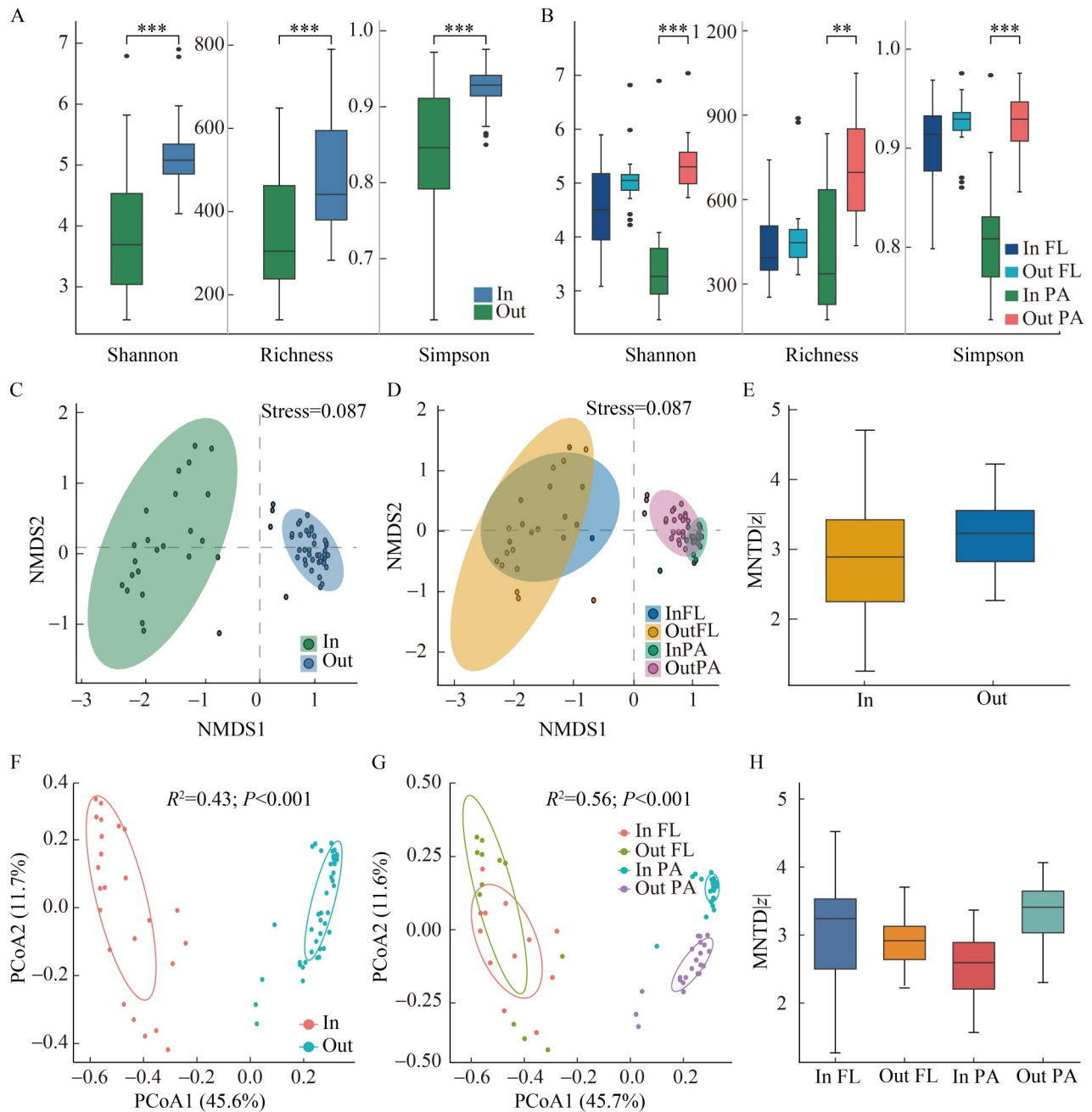


图1 贻贝养殖区内外自由生活与颗粒附着细菌群落的多样性与系统发育结构比较

Figure 1 Comparison of diversity and phylogenetic structure of free-living and particle-attached bacterial communities inside and outside a mussel aquaculture area. A: Alpha diversity of all bacteria; B: Alpha diversity of FLB and PAB; C, F: Beta diversity of all bacterial communities between inside and outside of mussel aquaculture area; D, G: Beta diversity of PAB and FLB between inside and outside of mussel aquaculture area; E, H: Standardized effect sizes (Z-scores) of the mean nearest taxon distance (MNTD) for bacterial communities inside versus outside the mussel farming area and for free-living (FL) versus particle-attached (PA) bacteria. Absolute Z-scores greater than 2 ( $|Z|>2$ ) indicate significant phylogenetic clustering. \*\*:  $P<0.01$ ; \*\*\*:  $P<0.001$ .

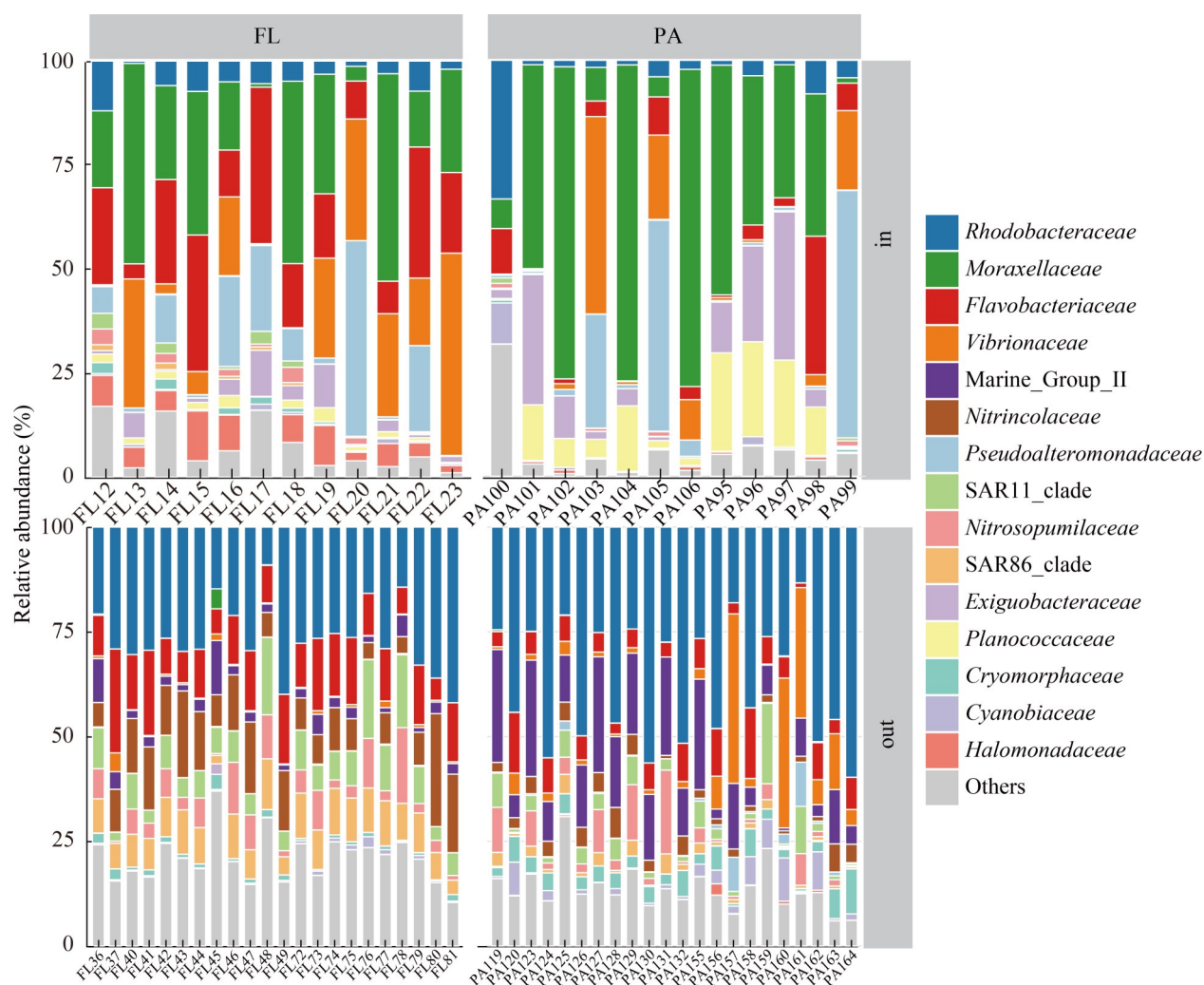


图2 养殖区内外的细菌物种丰度

Figure 2 Bacteria species abundance inside and outside the aquaculture area. The figure respectively represents the species composition at the family level for in FL, in PA, out FL, and out PA.

(*Exiguobacteraceae*) 在 PAB 中丰度更高。在养殖区外, *Rhodobacteraceae*、*Marine\_Group\_II* 和 *Vibrionaceae* 为 PAB 中的优势类群, *Flavobacteriaceae*、*Nitrincolaceae* 和 SAR86 分支(SAR86\_clade)在 FLB 中丰度更高。

单因素方差分析(ANOVA)结果(表 1)显示, 所有 16 个检测到的细菌科在组间均表现出极显著差异( $P < 0.01$ ) (表 1)。效应量分析( $\eta^2$ )进一步揭示了不同细菌科对养殖活动的响应强度差异, 其中 SAR86\_clade ( $\eta^2 = 0.64$ ,  $F = 114.46$ ,  $P < 0.001$ )

和 *Nitrincolaceae* ( $\eta^2 = 0.62$ ,  $F = 106.52$ ,  $P < 0.001$ ) 的变化最为显著, 其丰度变异中分别有 64.1% 和 62.5% 可由分组因素解释。此外, 盐单胞菌科 (*Halomonadaceae*) ( $\eta^2 = 0.50$ )、*Rhodobacteraceae* ( $\eta^2 = 0.46$ )、*Marine\_Group\_II* ( $\eta^2 = 0.46$ ) 和 *Moraxellaceae* ( $\eta^2 = 0.45$ ) 也表现出比其他类群较大的效应量( $\eta^2 > 0.45$ ), 表明这些类群对养殖活动较为敏感。相比之下, *Flavobacteriaceae* ( $\eta^2 = 0.17$ )、*Vibrionaceae* ( $\eta^2 = 0.10$ ) 和 蓝藻科 (*Cyanobiaceae*) ( $\eta^2 = 0.08$ ) 虽然也表现出统计显著

表1 科水平浮游细菌丰度的ANOVA分析结果  
Table 1 ANOVA results of family-level planktonic bacterial abundance

| Family                 | F value | P value | $\eta^2$ |
|------------------------|---------|---------|----------|
| SAR86_clade            | 114.46  | <0.001  | 0.64     |
| Nitrincolaceae         | 106.52  | <0.001  | 0.62     |
| Halomonadaceae         | 64.78   | <0.001  | 0.50     |
| Rhodobacteraceae       | 54.36   | <0.001  | 0.46     |
| Marine_Group_II        | 53.79   | <0.001  | 0.46     |
| Moraxellaceae          | 53.38   | <0.001  | 0.45     |
| Planococcaceae         | 48.33   | <0.001  | 0.43     |
| Cryomorphaceae         | 34.72   | <0.001  | 0.35     |
| SAR11_clade            | 31.57   | <0.001  | 0.33     |
| Exiguobacteraceae      | 25.29   | <0.001  | 0.28     |
| Flavobacteriaceae      | 13.01   | <0.001  | 0.17     |
| Nitrosopumilaceae      | 11.64   | <0.001  | 0.15     |
| Pseudoalteromonadaceae | 9.84    | <0.001  | 0.13     |
| Vibrionaceae           | 7.02    | <0.001  | 0.10     |
| Cyanobiaceae           | 5.37    | <0.01   | 0.08     |

性, 但效应量相对较小。  
2.3 环境因子和细菌关联性分析

在科水平上对微生物相对丰度与环境因子的相关性进行分析, 结果表明贻贝养殖(mussel)、 $\text{PO}_4^{3-}$ 、TP、LP、T、DO 与细菌群落结构显著相关(图 3), 具体而言, *Exiguobacteraceae*、*Moraxellaceae* 和 *Halomonadaceae* 3 个类群与贻贝养殖显著相关( $P<0.001$ )。Mantel 检验表明, 贻贝养殖活动与 LP、 $\text{PO}_4^{3-}$ 、 $\text{NO}_2^-$ 、TN、pH、DO 呈显著正相关( $P<0.01$ ,  $0.36<R<0.77$ ), 但与 SAL、T、 $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Br}^-$ 、 $\text{Cl}^-$ 呈显著负相关( $P<0.05$ ,  $-0.82<R<0.0.29$ )。 *Moraxellaceae* 与贻贝养殖活动强相关( $P<0.001$ ), SAR11\_clade 与 DO 相关 ( $P<0.001$ ), *Flavobacteriaceae* 与  $\text{PO}_4^{3-}$ 相关( $P<0.01$ )。

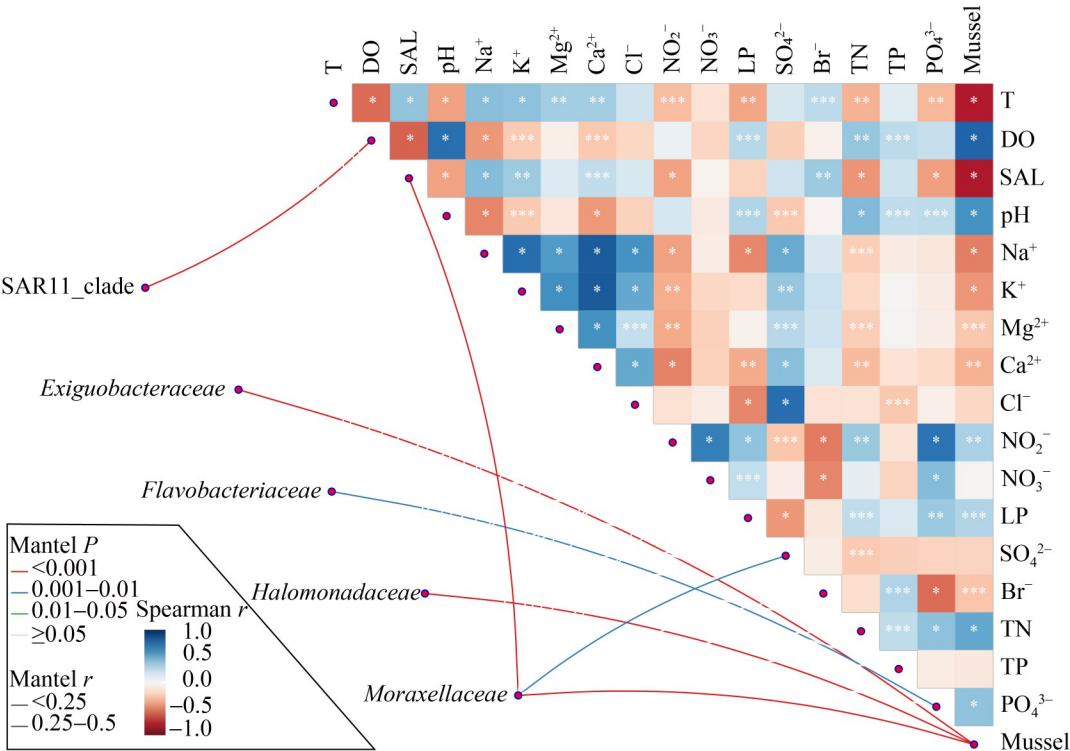


图3 环境因子与微生物丰度的相关性  
Figure 3 Correlation between environmental factors and microbial abundance. Only correlations with  $P<0.05$  and absolute  $|\text{Mantel } r| \geq 0.25$  are displayed to emphasize key environmental drivers; \* indicates significant correlation ( $P<0.05$ ), \*\* indicates highly significant correlation ( $P<0.01$ ), \*\*\* indicates extremely significant correlation ( $P<0.001$ ).

进一步对 FLB 和 PAB 进行科水平上微生物群落相对丰度与环境因子的相关性分析(表 2)。养殖区内, FLB 中 *Nitrosopumilaceae* 和 *Exiguobacteraceae* 的相对丰度与 T 显著相关( $P<0.05$ ); *Halomonadaceae* 和 *Nitrincolaceae* 的相对丰度与  $\text{PO}_4^{3-}$  显著相关( $P<0.05$ ), PAB 中 *Cyanobiaceae* 和 *Nitrincolaceae* 的相对丰度与 TP 显著相关( $P<0.01$ )。养殖区外的 FLB 中, *Cyanobiaceae* 和冷型菌科(*Cryomorphaceae*)的相对丰度与 T 显著相关( $P<0.01$ ); PAB 中 *Nitrosopumilaceae*、*Cyanobiaceae*、Marine\_Group\_II 和 SAR11\_clade 的相对丰度与 SAL 显著相关( $P<0.01$ ), *Nitrosopumilaceae*、Marine\_Group\_II 和 *Flavobacteriaceae* 的相对丰度与 T 显著相关( $P<0.01$ )。

## 2.4 标志性微生物分析

基于养殖区内外的细菌丰度特征, 随机森林模型 ROC 曲线下面积(area under the ROC

curve, AUC)为 0.98, 模型整体袋外(out-of-bag, OOB)错误率为 3.29%, 表明所建立的模型可有效预测细菌在不同海水环境中的分布。基于随机森林的 MDA 分析表明(图 4A), 假单胞菌目(*Pseudomonadales*)、蛭弧菌科(*Bdellovibrionaceae*)和根瘤菌目(*Rhizobiales*)是区分养殖区内外群落最重要的微生物标志物。在养殖区内, 区分 FLB 与 PAB 的微生物标志物为黄杆菌属(*Flavobacterium*)、独岛菌属(*Dokdonia*)和不滑动菌属(*Nonlabens*), 且这些类群主要出现在 FLB 中; 爱琴海-169 海洋类群(AEGEAN-169\_marine\_group)、海球形菌属(*Halioglobus*)和 Marine\_Group\_II 是区分养殖区外 FLB 与 PAB 的生物标志物, 其丰度在 PAB 中更高(图 4B)。对每个样本相对丰度的分析表明, 区分养殖区内外的生物标志物在 2 个区域的丰度也存在差异, 例如 *Pseudomonadales* 在养殖区外丰度更高, 而 *Bdellovibrionaceae* 在养殖区内丰度更高。

表2 基于Spearman系数的群落相似性与环境因素之间相关性的Mantel检验

Table 2 Mantel test based on Spearman's coefficient for the correlation between community similarity and environmental factors

| Family                   | Environmental factors | In FL <i>R</i> ( <i>P</i> ) | Out FL <i>R</i> ( <i>P</i> ) | In PA <i>R</i> ( <i>P</i> ) | Out PA <i>R</i> ( <i>P</i> ) |
|--------------------------|-----------------------|-----------------------------|------------------------------|-----------------------------|------------------------------|
| <i>Flavobacteriaceae</i> | Mg                    | –                           | 0.29 (*)                     | –                           | –                            |
|                          | $\text{NO}_3^-$       | 0.32 (*)                    | 0.13 (*)                     | –                           | –                            |
|                          | K                     | –                           | 0.23 (*)                     | –                           | –                            |
|                          | Na                    | –                           | 0.20 (*)                     | –                           | –                            |
|                          | T                     | –                           | –                            | –                           | 0.26 (**)                    |
| <i>Exiguobacteraceae</i> | T                     | 0.39 (*)                    | –                            | –                           | –                            |
| <i>Moraxellaceae</i>     | pH                    | –                           | –                            | 0.28 (*)                    | –                            |
|                          | SAL                   | –                           | –                            | –                           | 0.18 (*)                     |
| <i>Halomonadaceae</i>    | $\text{PO}_4^{3-}$    | 0.49 (**)                   | –                            | –                           | –                            |
|                          | $\text{NO}_3^-$       | 0.32 (*)                    | –                            | –                           | –                            |
| SAR11_clade              | SAL                   | –                           | –                            | –                           | 0.25 (**)                    |
|                          | TP                    | 0.37 (*)                    | 0.17 (*)                     | –                           | 0.37 (**)                    |
|                          | DO                    | –                           | 0.18 (*)                     | –                           | –                            |
|                          | $\text{SO}_4^{2-}$    | –                           | 0.26 (*)                     | –                           | –                            |
|                          | $\text{NO}_3^-$       | –                           | –                            | 0.45 (*)                    | –                            |
|                          | T                     | –                           | –                            | –                           | 0.20 (*)                     |

\* indicates significant correlation ( $P<0.05$ ), \*\* indicates highly significant correlation ( $P<0.01$ ); *R* represents the strength of correlation between the two distance matrices, with values ranging from –1 to 1; – indicates no significance.

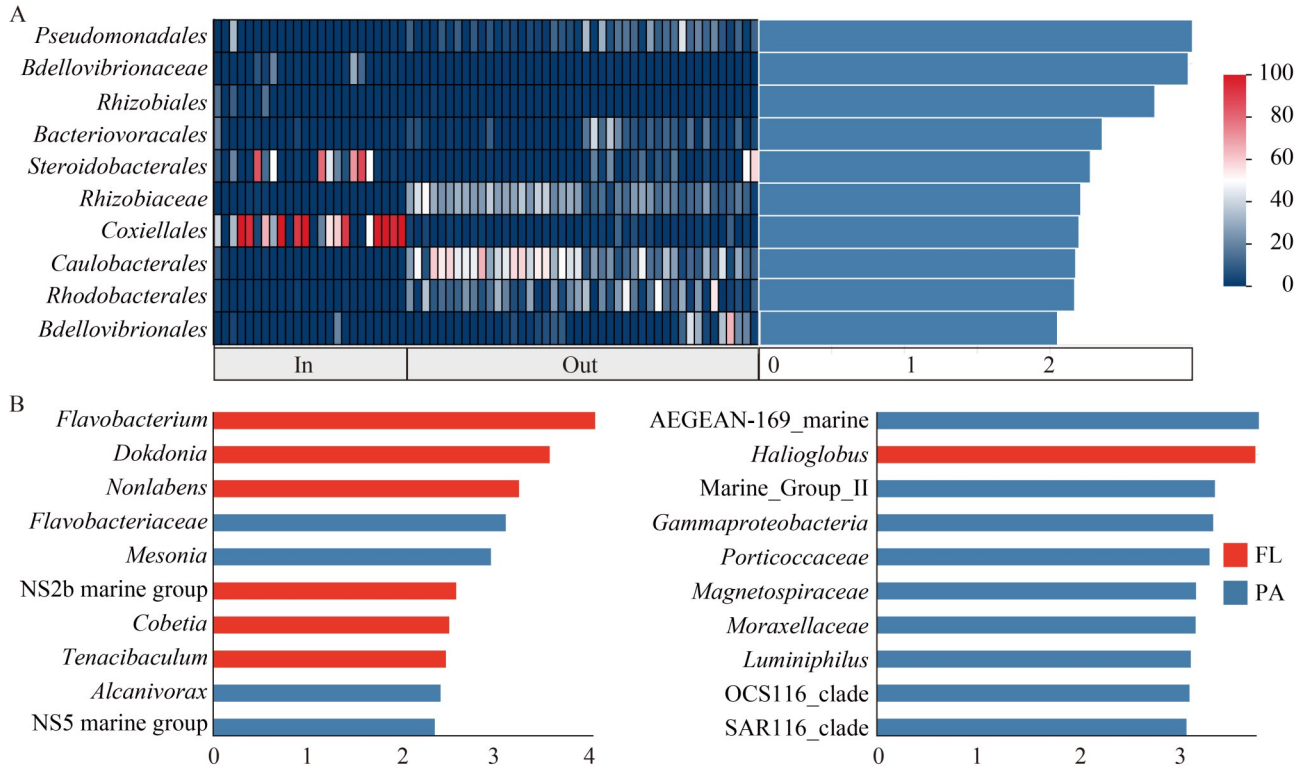


图4 养殖区内外差异关键物种和总体丰度

Figure 4 Key species differences and overall abundance between inside and outside the aquaculture area. A: Heatmap of mean decrease accuracy (MDA) and biomarker abundance, with the bar chart on the right indicating the magnitude of abundance; B: Bar chart of MDA importance inside and outside the aquaculture area, where red and blue denote higher importance in the FLB and PAB communities, respectively.

## 2.5 功能预测

为评估贻贝养殖活动对细菌群落生态功能的影响,首先采用FAPROTAX对微生物群落代谢功能进行预测,共检测到29个功能,以下重点描述丰度前10的功能(图5)。在养殖区内,氮循环相关功能变化最为显著,硝化作用(nitrification)及好氧氨氧化(aerobic ammonia oxidation, AAO)类群丰度最高,且这些类群在FLB中的丰度比PAB高2.4倍,差异显著( $P < 0.05$ )。碳循环相关功能中,还原性乙酰生成(reductive acetogenesis)菌在FLB中丰度较高( $P < 0.01$ ),而产甲烷功能(methanogenesis)和氢营养型产甲烷功能(hydrogenotrophic methanogenesis)在养殖区内丰度较低。光异养

(photoheterotrophy)在FLB中丰度较高。在养殖区外,FLB在多个关键功能上具有更高的丰度,其中还原性乙酰生成在FLB中丰度最高,产甲烷功能在FLB中更为活跃,亚硝酸盐氨化(nitrite ammonification)在FLB中丰度更高,该过程与缺氧环境相关。养殖区内PAB的硝化作用、光异养和植物致病性功能均高于养殖区外。

为从代谢功能层面进一步评估高于养殖区外的PAB,利用PICRUST2对丰度前10的功能进行分析(图6)。养殖区内的硫辛酸代谢(lipoic acid metabolism)、脂肪酸生物合成(FA biosynthesis)、D-谷氨酰胺与D-谷氨酸代谢(D-Gln/Glu metabolism)、生物素代谢(biotin metabolism)、鞭毛组装(flagellar assembly)和细

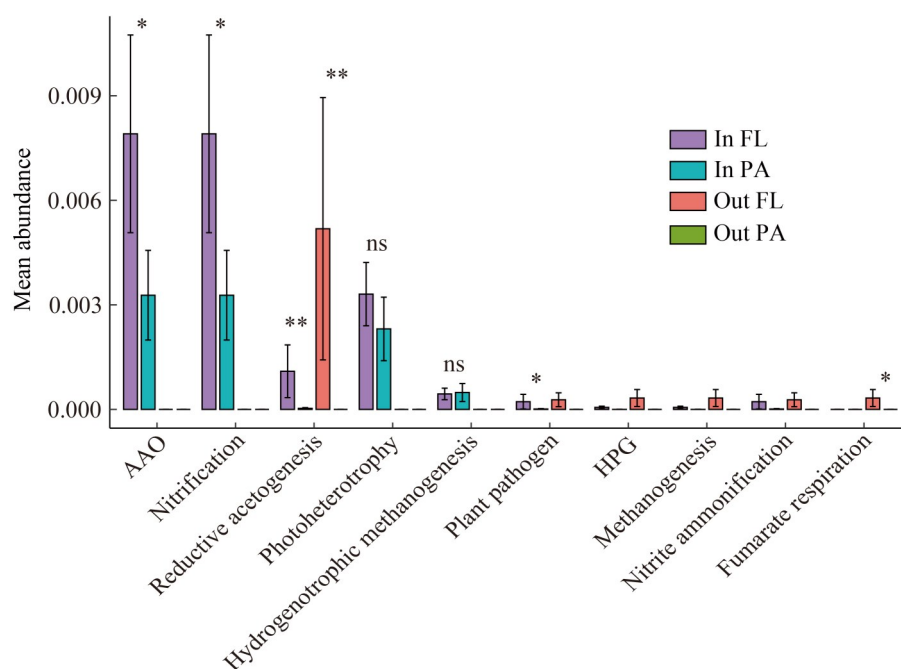


图5 养殖区内外FLB和PAB的功能差异

Figure 5 Functional differences of FLB and PAB inside and outside the aquaculture area. The figure presents the FAPROTAX-based predictions of the top ten most abundant functions. AAO: Aerobic ammonia oxidation; HPG: Human pathogens gastroenteritis. \* indicates significant correlation ( $P < 0.05$ ); \*\* indicates highly significant correlation ( $P < 0.01$ ); ns indicates not significant correlation ( $P \geq 0.05$ ).

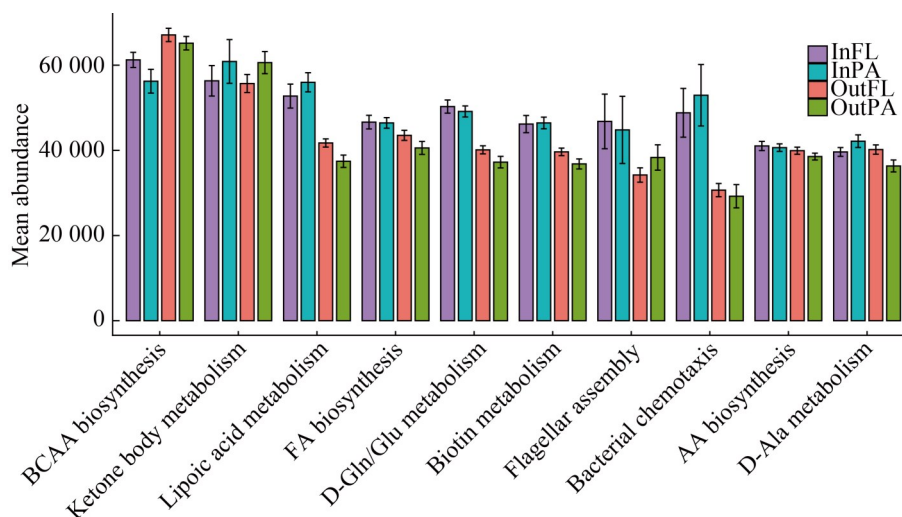


图6 养殖区内外FLB和PAB的功能差异

Figure 6 Functional differences of FLB and PAB bacteria inside and outside the aquaculture area. The figure presents the PICRUSt2-based predictions of the top ten most abundant functions. BCAA: Branched-chain amino acid; FA: Fatty acid; AA: Amino acid.

菌趋化性(bacterial chemotaxis)均高于养殖区外, 而支链氨基酸生物合成(BCAA biosynthesis)低于养殖区外。养殖区内 FLB 的 BCAA biosynthesis 高于 PAB, PAB 的酮体代谢(ketone body metabolism)、lipoic acid metabolism 和 flagellar assembly 高于 FLB。

## 2.6 微生物群落组装机制

首先采用 NCM 分析了 OTU 出现频率与其平均相对丰度之间的关系(图 7A)。细菌分类群的 Nm 值在养殖区内(Nm=2 489.56–5 504.65)高于养殖区外(Nm=6 688.48–14 205.89), 表明浮游细菌物种在养殖区外的扩散程度高于养殖区内。对于 FLB, NCM 分别解释了养殖区内外群落变异的 60.7% 和 64.0%; 对于 PAB, NCM 分别解释了养殖区内外群落变异的 66.8% 和 77.6%。此外, NCM 分析还显示, 养殖区内浮游群落可解释的变异比例(63.6%)低于养殖区外(72.8%)。

为进一步印证 NCM 分析结果, 基于零模型分析探索了确定性和随机性过程对养殖区内外细菌群落组装的相对贡献。养殖区内异质选择(heterogeneous selection, HeS) (44.93%)和同质选择(homogeneous selection, HoS) (12.68%)所占比例较大, 表明确定性过程对养殖区内群落的影响较强(图 7A)。养殖区外群落中随机漂变(drift and others, DR)所占比例较高(24.63%), 表明随机性过程在控制群落构建方面发挥了更大的作用(图 7A)。FLB 和 PAB 群落均主要受异质选择的影响(图 7B, 7C), 养殖区内随机过程的贡献降低, 确定性过程的贡献增强。

养殖区内群落构建以扩散限制(dispersal limitation, DL)和 DR 为主导, 其中 DL 主导 bin 3、7、8、11、13 等分箱, DR 主导 bin 4、6、14、15 分箱, 同时 HoS 等确定性过程在 bin 2、5、10、12、14、16 等分箱中也具有较强贡献。HeS 与均质扩散(homogeneous dispersal, HD)的整体占比均较低。在优势类群中, *Rhodobacteraceae* 在 bin 2、12、14 中丰度较高, *Nitrincolaceae* 在 bin 3 中丰度较高,

*Cyanobiaceae* 和 *Moraxellaceae* 的丰度在多个分箱中均较为突出。养殖区外群落主要受 DR 控制, 多数分箱由其驱动, 部分分箱受 HoS 和 DL 的影响较强, HeS 与 HD 的贡献维持在较低水平。优势类群中 *Rhodobacteraceae* 在 bin 6、15、25 中丰度较高, Marine\_Group\_II 在大部分分箱中均有分布, SAR86\_clade 和 *Nitrincolaceae* 也在多个分箱中存在。对比养殖区内外, *Nitrincolaceae* 在养殖区内受到的 HoS 增强; *Rhodobacteraceae* 在养殖区外的多数分箱中受 DL 和 DR 主导, 但在养殖区内均受到 HoS 的强烈影响; *Moraxellaceae* 在养殖区外的所有分箱中受 DL 和 DR 主导, 而在养殖区内则全部受到 HoS 的强烈影响。

## 3 讨论

### 3.1 贻贝养殖重塑了养殖区的浮游细菌群落

双壳贝类的选择性滤食习性使其对特定浮游生物具有摄食偏好, 导致养殖区浮游生物群落组成简化<sup>[37]</sup>。之前的研究表明, 贻贝生长主要受温度影响<sup>[38]</sup>, 夏季水文稳定时养殖活动造成的空间差异是主导因素。本研究于夏季稳定期在养殖区与对照区的垂直梯度(表层 1 m 和次表层 5 m)采样, 发现在养殖区内 PAB 的  $\alpha$  多样性显著低于养殖区外(图 1), 这与之前的研究结论一致<sup>[39]</sup>, 原因是其依赖颗粒物, 对环境变化敏感, 贻贝滤食等使颗粒型有机质富集<sup>[40]</sup>, 颗粒有机质被细菌分解后反过来改变相关的海洋微生物群落<sup>[18]</sup>, 对 PAB 形成环境选择压力, 致使其物种丰富度和均匀度下降。FLB 的  $\alpha$  多样性在区内外无显著变化, 但  $\beta$  多样性水平差异显著(图 1D), 其 MNTD|Z|值显示存在系统发育聚类(图 1E), 养殖区环境改变筛选了特定系统发育分支, FLB 物种组成区内外差异明显, 因此 FLB 的物种组成在养殖区内外仍然表现出了明显差异。

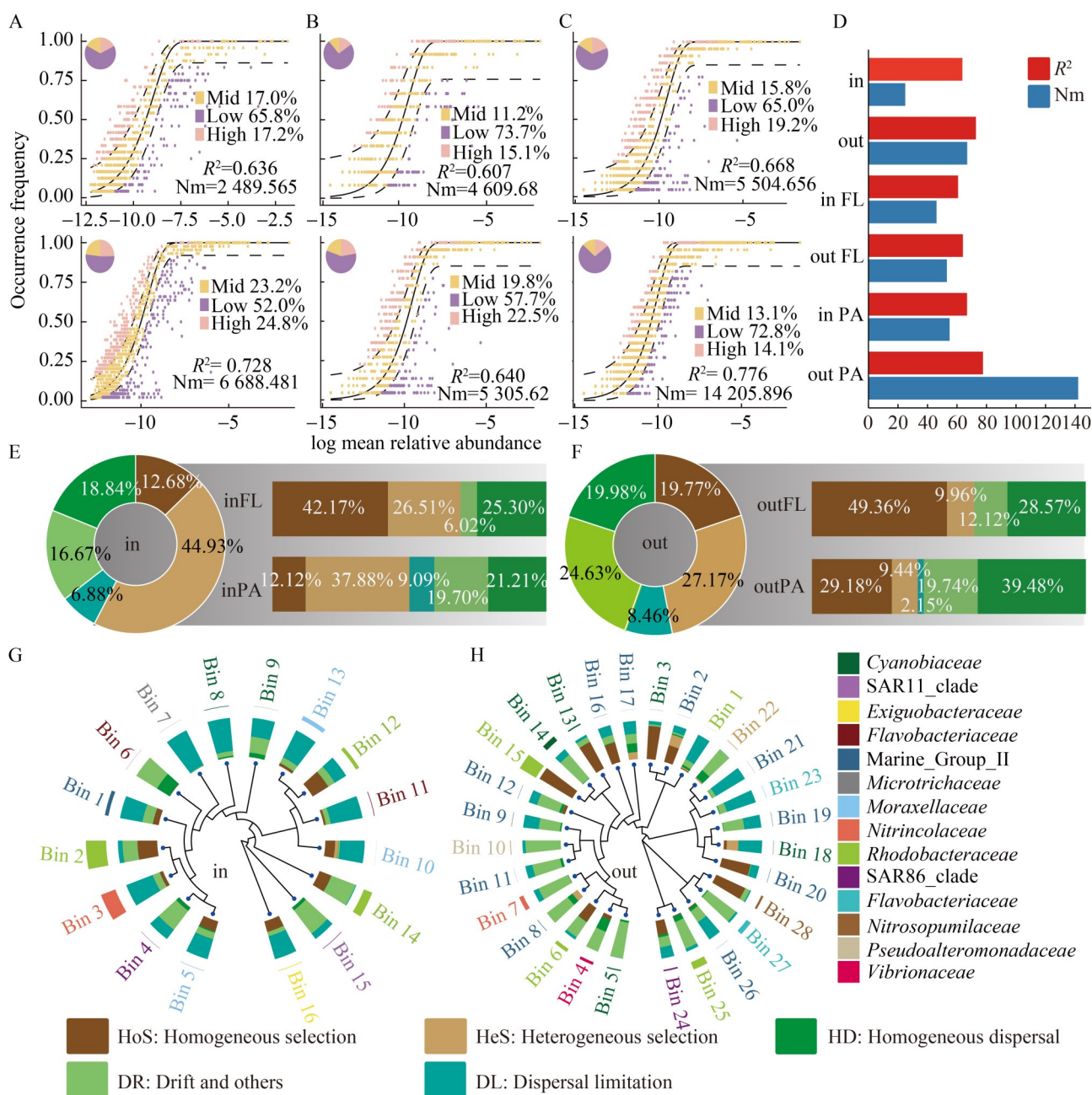


图7 养殖区内外不同群落组装模型和生态过程差异

Figure 7 Differences in community assembly models and ecological processes inside and outside the aquaculture area. A: All bacteria inside and outside the farming area; B: inFL and outFL; C: inPA and outPA; D: The  $R^2$  and Nm values for each group; E: All bacteria inside the farming area along with FLB & PAB; F: All bacteria outside the farming area along with FLB & PAB; G, H: Phylogenetic-bin null model analysis of community assembly processes of aquaculture area and non-aquaculture area. The circular plots display: inner ring, phylogenetic topology; middle ring, contributions of five assembly processes per bin; outer ring, the relative abundances of the top 14 family-level taxa within each bin, denoted by distinct colors. The ecological processes indicated in the figure are: deterministic processes (homogeneous selection and heterogeneous selection) and stochastic processes (dispersal limitation, drift and others, and homogenizing dispersal).

群落结构分析表明, 养殖活动改变了细菌群落组成及生态位分配。养殖区内环境可能促进了与有机物降解和条件致病相关的类群(如 *Flavobacteriaceae*、*Vibrionaceae*), 而养殖区外则保留了更多典型的海洋自由生活类群(如 *Rhodobacteraceae*、*SAR11\_clade*)。此外, 同一环境下 FLB 与 PAB 的类群分化反映了微生境对细菌功能分工的塑造作用。有研究对地中海贻贝养殖场的水体微生物群落分析发现, 弧菌属和假交替单胞菌属是该海域的主要优势微生物<sup>[41]</sup>。李思远等<sup>[19]</sup>在厚壳贻贝生长海域以及厚壳贻贝体内组织中均鉴定到了 *Pseudoalteromonas* 和 *Vibrio*。养殖区内外不仅在物种组成上存在显著差异, 其群落结构也可能存在截然不同的生态功能, 表明养殖活动带来了有机富营养化效应。综上所述, 养殖区外物种组成更为多样化, 养殖区内则筛选出了更为特异的物种。

### 3.2 环境因子驱动不同的微生物类群

贻贝养殖活动是驱动养殖区内外微生物群落差异的核心环境因素<sup>[13]</sup>。本研究表明, 贻贝养殖与  $\text{LP}$ 、 $\text{PO}_4^{3-}$ 、 $\text{NO}_2^-$ 、 $\text{TN}$  等关键营养盐呈显著正相关, 这可能是因为贻贝的代谢活动(如排泄物、假粪及有机碎屑的分解)向水体中输入了大量的营养物质及有机颗粒<sup>[42-43]</sup>。与贻贝养殖显著相关的微生物类群包括 *Exiguobacteriaceae*、*Moraxellaceae* 和 *Halomonadaceae*, 它们均是有机质富集环境中的典型代谢类群。例如, *Moraxellaceae* 的成员[如不动杆菌属(*Acinetobacter*)]具有广泛的底物利用能力和强大的有机物降解潜力, 能够快速响应并转化养殖活动输入的不稳定有机颗粒<sup>[44]</sup>; *Halomonadaceae* 在养殖区内自由生活细菌中与磷酸盐、硝酸盐显著相关<sup>[37]</sup>, 表明该类群在养殖富营养化环境中具有特异性适应。*Flavobacteriaceae* 与  $\text{PO}_4^{3-}$  显著相关, 该类群是已知的复杂有机物(如藻源多糖)的重要降解者, 其富集可能与贻贝滤食活动促进的微藻生长及有机质释放有关<sup>[44-45]</sup>。

进一步对不同生活方式细菌的细化分析显示, 养殖活动输入的营养物质(尤其是磷与氮)通过不同途径(溶解态与颗粒态)和不同微环境对 FLB 和 PAB 类群实施了差异化的选择, 塑造了其功能特化的群落结构。相比之下, 在养殖区外, 细菌群落的分布则更多地受到温度、盐度等区域性物理环境因子的自然调控。在海洋生态研究中, 环境因子与生物群落间的弱关联普遍存在, 这与海洋生境的复杂性(如水流交换快、环境因子波动缓冲能力强)密切相关。科水平微生物与环境因子的 Mantel 检验结果表明(表 2), 尽管部分类群与环境因子存在统计显著关联, 但小效应量特征及分组特异性关联模式均说明环境因子并非驱动本研究区域微生物群落结构差异的绝对主导因素。

### 3.3 养殖活动导致特定功能细菌富集

贻贝养殖可能通过改变水体基质与营养条件筛选具有特定代谢潜力的微生物类群, 从而影响局部微生物生态系统的组成与功能潜能。在群落结构层面, 随机森林分析识别出养殖区内如 *Pseudomonadales* 等标志类群, 其富集与养殖区有机质降解、氮转化等环境过程密切相关, 反映了微生物群落对养殖环境的响应。研究发现, 养殖环境筛选出以 *Pseudomonadales* 为代表的微生物类群, 并推动了群落功能向以有机质降解为核心的方向演变<sup>[46]</sup>, 这些细菌被养殖区丰富的氨氮(来自贻贝排泄)所刺激, 成为 FLB 中的优势功能菌。*Bdellovibrionaceae* 作为专性捕食细菌, 其类群增加有助于加速整个微生物环的物质循环效率<sup>[47]</sup>。*Flavobacterium* 是 FLB 的标志物, 该属以其强大的有机物降解能力闻名, 主要负责利用水体中的溶解性和颗粒性有机物<sup>[48]</sup>, 养殖活动可能导致部分微生物功能发生改变<sup>[49]</sup>。本研究通过比较养殖区内外浮游细菌(FLB)和颗粒附着细菌(PAB)的功能预测发现, 养殖区内硝化作用增强, 这与养殖活动主要通过影响氨氮含量来调节氨氧化微生物的丰度<sup>[50]</sup>相符。养殖区外 FLB 中亚硝酸盐还原为

氨的过程增强,这可能是养殖活动导致水体形成缺氧或低氧微环境所致<sup>[51]</sup>,并富集了具反硝化功能的微生物类群<sup>[52]</sup>。还原性乙酰生成在养殖区内外的 FLB 中均保持较高丰度,表明这一功能可能是 FLB 的核心代谢特征之一。能量代谢方面,养殖区内 PAB 的光异养功能增强,表明这部分微生物能够同时利用光能和有机碳源,这种混合营养策略在养分波动较大的养殖环境中可能具有竞争优势。

基于 PICRUST2 的分析发现,养殖区内与能量代谢核心辅因子合成(硫辛酸、生物素代谢)、膜系统构建(脂肪酸生物合成)及独特氨基酸转化(D-型谷氨酰胺/谷氨酸代谢)相关的功能显著增强,表明养殖区富集的溶解性与颗粒性有机质为异养微生物群落提供了充足的底物,这与富营养化环境普遍激活异养微生物基础代谢的规律一致<sup>[53]</sup>。细菌趋化性与鞭毛组装功能在养殖区的同步增强,表明养殖活动产生的化学梯度(如有机质、排泄物)形成了强烈的环境信号<sup>[54]</sup>。养殖区内 BCAA 功能的相对较低,表明在有机质丰富的养殖区,水体中可能直接存在或由其他生物(如贻贝、浮游植物)降解产生大量的游离氨基酸,使得微生物更倾向于通过外源吸收来获取<sup>[55]</sup>。酮体代谢作为一条替代性的能量产生途径,可能在缺氧条件下更具优势。硫辛酸代谢的活跃表明了其在多变环境下的能量代谢活性。鞭毛组装对其附着生活方式影响更大。FLB 在 BCAA 合成上的相对优势表明,FLB 无法直接从颗粒物获取有机物质,因此仍需维持较高的自主合成能力<sup>[56]</sup>。

综上所述,贻贝养殖活动作为一种强大的环境过滤器,筛选出具有特定代谢功能的微生物类群(如有机降解菌和硝化菌),并通过改变基质的类型和丰度,重塑了近海微生物生态系统的结构与功能。

### 3.4 细菌群落组装过程

贻贝养殖通常通过生物沉积物的沉积和贻贝的养分再生来影响当地环境的养分循环,从

而导致溶解性有机和无机养分释放到水体中<sup>[57-59]</sup>。贻贝生长过程中通过假粪和排泄产生的颗粒有机物会对养殖水中细菌产生影响。养殖区内、外站点在枸杞岛海域空间交错分布,未受物理屏障阻隔,表明研究区域水动力条件整体连通,这为群落组装分析提供了良好的前提。本研究中,我们分别基于中性模型和零模型<sup>[36,60-61]</sup>研究了不同环境中细菌群落的组装过程,零模型和 NCM 分析均表明养殖区内微生物群落的组装主要由确定性过程主导,而养殖区外主要由随机性过程控制。

在群落构建过程中,同质选择<sup>[62]</sup>与异质选择是 2 种由环境特征主导的生态过程。前者发生在环境条件稳定的生境中,一致的选择压力使得群落系统发育结构趋于相似;后者则出现于环境波动剧烈的生境中,变化的选择压力促进了系统发育多样性的增加<sup>[63-64]</sup>。扩散可分为均匀扩散和限制扩散:高分散性使群落同质化,导致分类变异较小;而有限的分散增加了分类多样性。若二者均不占主导地位,则“不受支配”或“漂移”支配着群落的形成<sup>[63-64]</sup>。基于零模型的分析表明,确定性过程和随机过程分别主导了养殖区内和养殖区外的细菌群落组装,这与 NCM 分析的结果一致(图 7)。养殖动物排泄等原因使得养殖活动会增加邻近海域营养物质(有机碳、氮、磷等)及营养盐的浓度,造成水体富营养化<sup>[65]</sup>,因此养殖区内扩散限制对细菌群落的影响较小。人类养殖活动使得养殖区环境因子分布不均匀<sup>[66]</sup>,长江口海域接收长江冲淡水输入的大量营养盐,增强了该区域的环境异质性,从而可能强化了以确定性过程为主的“同质/异质选择”对微生物群落的塑造作用<sup>[67]</sup>。NCM 分析解释养殖区内外所有细菌群落方差分别为 63.6% 和 72.8%,表明养殖区内外细菌群落主要受到随机过程的影响。然而,对养殖区内外区域的详细分析揭示了不同的结果:对于 FLB,养殖区内和养殖区外区域的解释群落方差分别为 60.7% 和 64.0%;而对于 PAB,养殖区

内和养殖区外区域的解释群落方差分别为 66.8% 和 77.6%。这表明养殖区内 PAB 群落受确定性过程影响较强, 而养殖区外 FLB 群落受随机过程影响显著。零模型分析的结果提供了进一步的证据。养殖区内 HeS 占比的显著升高(9.44% 提升至 37.88%)是驱动 PAB 群落构建的关键转变。这一变化表明, 养殖活动通过增加饵料输入、生物排泄等过程强化了环境过滤作用, 使 PAB 群落结构趋向于由少数优势物种主导以适应富营养化的水体条件。同时, FLB 中 HeS 贡献的增加(9.96% 至 26.51%), 虽其主导过程仍为 HoS, 但也印证了养殖环境对微生物群落塑造作用的普遍性。这很可能源于养殖活动导致的水体化学条件(如氮、有机碳浓度)在空间上趋于均质化, 从而增强了确定性过程对 FLB 群落的筛选压力。

基于 iCAMP 零模型的对比分析结果表明, 养殖区内氮循环关键类群 *Nitrincolaceae* 在扩散限制主导的 bin 3 中丰度较高, 这与其适应贻贝排泄物和生物沉积形成的高氮微生境密切相关<sup>[68]</sup>。*Rhodobacteraceae* 在利用复杂溶解有机物方面具有竞争优势<sup>[13]</sup>, 在同质选择作用较强的 bin 2、12、14 中丰度较高, 印证了该同质化环境的定向筛选效应。*Rhodobacteraceae* 与 *Moraxellaceae* 在养殖区外受 DL 和 DR 主导, 在养殖区内则全部受 HoS 强烈控制, 说明养殖区形成的同质化环境<sup>[20]</sup>对这 2 类群产生了定向筛选。*Nitrincolaceae* 在硝化作用中扮演关键角色<sup>[68]</sup>, 其在养殖区内受到 HoS 增强, 表明养殖区高氮环境的筛选驱动其向适应高氮环境的方向组装, 这也反映了微生物群落对养殖区营养循环的功能适配。此外, *Cyanobiaceae* 能利用富营养环境中的氮磷营养盐进行光合作用<sup>[69]</sup>, 而 *Moraxellaceae* 是异养型微生物, 可分解贻贝代谢产生的有机碎屑<sup>[13]</sup>, 二者的广泛共存体现了均质选择对群落功能结构的塑造作用。*Marine\_Group\_II* 作为具有强扩散能力的广布类群<sup>[70]</sup>, 在绝大多数分箱中的普遍存在表明其在

均质环境中的分布更可能受随机性过程支配。*SAR86\_clade* 等类群的分布则与开阔海域光层特有的溶解有机物组成及光照条件相关联<sup>[71]</sup>。

总之, 养殖活动通过改变资源可用性和环境条件显著增强了同质化选择在微生物群落组装中的作用, 尤其对附着于颗粒物的微生物影响更为强烈。这从群落构建机制的角度揭示了养殖活动对近海微生物生态确定性调控的深化。养殖活动导致的水体富营养化<sup>[65]</sup>对细菌群落造成了强烈的环境选择压力, 因此不论 FLB 还是 PAB, 在养殖区内均受到了确定性选择过程的影响。

## 4 结论

本研究通过对贻贝养殖区内外微生物及环境因子的分析, 系统阐明了贻贝养殖活动对海洋浮游细菌群落的多层次影响, 主要得出以下结论。(1) 养殖活动显著塑造了微生物群落结构, 养殖区内 PAB 的  $\alpha$  多样性显著降低, 而 FLB 虽在物种丰富度上未发生显著变化, 但其系统发育结构发生了显著改变, 物种亲缘关系更近且功能特化。(2) 微生物群落组成和功能发生转变, *Pseudomonadales* 和 *Bdellovibrionaceae* 作为养殖区的关键生物标志物, 养殖区内氮循环(特别是硝化作用)类群显著增加, 碳循环从养殖区外潜在的产甲烷过程转向了还原性乙酰生成。(3) 群落组装机制由随机性过程转向确定性过程主导。综上所述, 贻贝养殖并非简单地改变微生物的数量或种类, 而是通过输入有机物、改变营养盐结构从而重塑了生境条件, 驱动了从群落结构、代谢功能到生态构建机制的全方位、系统性演变, 这一认识为科学评估和管理海水养殖的生态影响提供了重要的微生物生态学视角。

## 致谢

感谢浙江海洋大学汤昌盛博士在样品采集过程中提供的重要帮助。

## 作者贡献声明

席颖力：样品采集，实验安排、调查，初稿撰写；徐恩泽：环境因子检测；曹睿泽：现场样品采集；宋乐石：现场环境参数测定；吴健玲：收集微生物样本；何建瑜：图片内容意见修改；王健鑫：论文研究意义修改；鲜文东：项目支持，论文修改，论文思想、构架指导，撰写与修改。

## 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] 王毅波. 渤海、南黄海、西太平洋特定海域微生物群落分布格局及驱动因素研究[D]. 烟台: 中国科学院大学(中国科学院烟台海岸带研究所), 2019.  
Wang YB. Distribution patterns and driving factors of microbial communities in specific areas of the Bohai Sea, the southern Yellow Sea and the western Pacific[D]. Yantai: Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, 2019 (in Chinese).
- [2] Joint I, Mühling M, Querellou J. Culturing marine bacteria-an essential prerequisite for biodiversity[J]. *Microbial Biotechnology*, 2010, 3(5): 564-575.
- [3] Fazli M, Bjarnsholt T, Høiby N, Givskov M, Tolker-Nielsen T. PNA-based fluorescence *in situ* hybridization for identification of bacteria in clinical samples[M]// Nielsen BS. *In Situ Hybridization Protocols*. New York: Springer New York, 2014: 261-271.
- [4] Thibault A, Derenne S, Parlanti E, Anquetil C, Sourzac M, Budzinski H, Fuster L, Laverman A, Roose-Amsaleg C, Viollier E, Huguet A. Dynamics of organic matter in the Seine Estuary (France): bulk and structural approaches[J]. *Marine Chemistry*, 2019, 212: 108-119.
- [5] DeLong EF, Franks DG, Alldredge AL. Phylogenetic diversity of aggregate-attached vs. free-living marine bacterial assemblages[J]. *Limnology and Oceanography*, 1993, 38(5): 924-934.
- [6] Manning AJ, Langston WJ, Jonas PJC. A review of sediment dynamics in the Severn Estuary: influence of flocculation[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2010, 61(1/2/3): 37-51.
- [7] Liu KS, Hou JZ, Liu YQ, Hu AY, Wang MD, Wang F, Chen YY, Gu ZQ. Biogeography of the free-living and particle-attached bacteria in Xizang lakes[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2019, 95(7): f088.
- [8] Suzuki S, Kaneko R, Kodama T, Hashihama F, Suwa SH, Tanita I, Furuya K, Hamasaki K. Comparison of community structures between particle-associated and free-living prokaryotes in tropical and subtropical Pacific Ocean surface waters[J]. *Journal of Oceanography*, 2017, 73(3): 383-395.
- [9] Nagata T, Yamada Y, Fukuda H. Transparent exopolymer particles in deep oceans: synthesis and future challenges[J]. *Gels*, 2021, 7(3): 75.
- [10] Azam F, Malfatti F. Microbial structuring of marine ecosystems[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(10): 782-791.
- [11] Caron DA, Davis PG, Madin LP, Sieburth JM. Heterotrophic bacteria and bacterivorous protozoa in oceanic macroaggregates[J]. *Science*, 1982, 218(4574): 795-797.
- [12] Crump BC, Baross JA, Simenstad CA. Dominance of particle-attached bacteria in the Columbia River estuary, USA[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1998, 14: 7-18.
- [13] He JY, Jia MX, Wang JX, Wu ZQ, Shao S, He YT, Zhang XL, Buttino I, Liao Z, Yan XJ. *Mytilus* farming drives higher local bacterial diversity and facilitates the accumulation of aerobic anoxygenic phototrophic related genera[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 856: 158861.
- [14] 王健鑫. 长江口及邻近海域浮游细菌群落结构变化及环境影响比较研究[D]. 宁波: 宁波大学, 2023.
- [15] Lockwood BL, Somero GN. Invasive and native blue mussels (genus *Mytilus*) on the California coast: the role of physiology in a biological invasion[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2011, 400(1/2): 167-174.
- [16] Musella M, Wathsala R, Tavella T, Rampelli S, Barone M, Palladino G, Biagi E, Brigidi P, Turrone S, Franzellitti S, Candela M. Tissue-scale microbiota of the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) and its relationship with the environment[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 717: 137209.
- [17] Díaz PA, Álvarez G, Varela D, Pérez-Santos I, Díaz M, Molinet C, Seguel M, Aguilera-Belmonte A, Guzmán L, Uribe E, Rengel J, Hernández C, Segura C, Figueroa RI. Impacts of harmful algal blooms on the aquaculture industry: Chile as a case study[J]. *Perspectives in Phycology*, 2019, 6(1/2): 39-50.
- [18] Martínez-Porchas M, Vargas-Albores F. Microbial metagenomics in aquaculture: a potential tool for a deeper insight into the activity[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2017, 9(1): 42-56.
- [19] 李斯远, 何治江, 吕泓玥, 汤秋晗, 廖智, 王健鑫, 严小军, 张晓林. 厚壳贻贝(*Mytilus coruscus*)养殖海域与天然生长海域的微生物群落比较研究[J]. *海洋与湖沼*, 2021, 52(1): 196-205.  
Li SY, He ZJ, Lyu HY, Tang QH, Liao Z, Wang JX, Yan XJ, Zhang XL. Comparative study on microbial community in mussel *Mytilus coruscus* body and seawater of its natural and cultured sea area in Zhoushan, Zhejiang[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2021, 52(1): 196-205 (in Chinese).
- [20] 毕波. 碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法在水质总氮测定中的应用[J]. *山西化工*, 2025, 45(10): 164-165, 170.  
Bi B. Application of the alkaline potassium persulfate digestion-UV spectrophotometry method in total nitrogen measurement of water quality[J]. *Shanxi Chemical Industry*, 2025, 45(10): 164-165, 170 (in Chinese).
- [21] 余俊好, 高俊, 邵耀翔, 凌宇霏, 徐旻, 谭志文, 张凯龙. 在线紫外光直接活化过硫酸钾消解-磷钼蓝分光光度法测定环境水样中总磷的含量[J]. *理化检验-化学分册*, 2024, 60(11): 1093-1097.  
Yu JY, Gao J, Shao YX, Ling YF, Xu M, Tan ZW, Zhang KL. Online determination of total phosphorus in

- environmental water samples by phosphomolybdate blue spectrophotometry with ultraviolet direct activated potassium persulfate for digestion[J]. *Physical Testing and Chemical Analysis Part B (Chemical Analysis)*, 2024, 60(11): 1093-1097 (in Chinese).
- [22] 朱燕. 钼蓝分光光度法测定污水中总磷的研究[J]. *山东化工*, 2023, 52(2): 209-211.  
Zhu Y. Determination of total phosphorus in wastewater by molybdenum blue spectrophotometry[J]. *Shandong Chemical Industry*, 2023, 52(2): 209-211 (in Chinese).
- [23] 中国国家标准化管理委员会. 海洋监测规范 第2部分: 数据处理与分析质量控制: GB 17378.2—2007[S]. 2008. Standardization Administration of China. The specification for marine monitoring-Part 2: Data processing and quality control of analysis: GB 17378.2—2007[S]. 2008.
- [24] Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology[J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(11): 1463-1464.
- [25] Ahlmann-Eltze C., & Patil, I. ggsignif: R Package for Displaying Significance Brackets for 'ggplot2' [P]. 2021.
- [26] Oksanen J, Blanchet FG., Kindt R, Legendre P, Minchin, PR, O'Hara RB., Simpson GL, Sólomos P, Stevens MHH, Wagner H. vegan: community ecology package [EB/OL]. 2012. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- [27] 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.
- [28] Forslund SK, Chakaroun R, Zimmermann-Kogadeeva M, Markó L, Aron-Wisniewsky J, Nielsen T, Moitinho-Silva L, Schmidt TSB, Falony G, Vieira-Silva S, Adirouch S, Alves RJ, Assmann K, Bastard JP, Birkner T, Caesar R, Chilloux J, Coelho LP, Fezeu L, Galleron N, et al. Combinatorial, additive and dose-dependent drug-microbiome associations[J]. *Nature*, 2021, 600(7889): 500-505.
- [29] Kuhn M, Wickham H. Tidymodels: a collection of packages for modeling and machine learning using tidyverse principles[P]. 2020.
- [30] Liaw A, Wiener MC. Classification and regression by randomForest[J]. *R News*, 2002, 2(3): 18-22.
- [31] Louca S, Parfrey LW, Doebeli M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome[J]. *Science*, 2016, 353(6305): 1272-1277.
- [32] Douglas GM, Maffei VJ, Zaneveld JR, Yurgel SN, Brown JR, Taylor CM, Huttenhower C, Langille MGI. PICRUSt2 for prediction of metagenome functions[J]. *Nature Biotechnology*, 2020, 38(6): 685-688.
- [33] Wickham H. ggplot2: elegant graphics for data analysis[J]. *Biometrics*, 2011, 67(2): 678-679.
- [34] Null RCTR, Team R, Null RCT, Core Writing T, Null R, Team R, Null RDCT, core R, Team R, Team RDC. R: a language and environment for statistical computing[J]. *Computing*, 2011, 1: 12-21.
- [35] Sloan WT, Lunn M, Woodcock S, Head IM, Nee S, Curtis TP. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure[J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(4): 732-740.
- [36] Ning DL, Yuan MT, Wu LW, Zhang Y, Guo X, Zhou XS, Yang YF, Arkin AP, Firestone MK, Zhou JZ. A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 4717.
- [37] 刘绪博. 双壳贝类滤食对浮游植物—沉水植物种间关系的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [38] 梁泽玮, 李伟业, 殷小龙, 徐焱, 孙闻婧, 王雪儿, 陈传悦, 廖智, 严小军, 张晓林. 温度对厚壳贻贝 (*Mytilus coruscus*) 鳃组织纤毛结构及摄食率的影响机制研究[J]. *海洋与湖沼*, 2024, 55(2): 471-478.
- [39] Liang ZW, Li WY, Yin XL, Xu X, Sun WJ, Wang Xueer, Chen CY, Liao Z, Yan XJ, Zhang XL. Effect of temperature on feeding rate and gill *Cilia* of *Mytilus coruscus*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2024, 55(2): 471-478 (in Chinese).
- [40] Wang J, Lai MY, Tong MM, Yuan YP, Zhang WS, Liu Q. Multi-omics insights into seasonal dynamics and interaction networks underpinning planktonic community stability in a subtropical mussel aquaculture system[J]. *Water Research*, 2025, 285: 124142.
- [41] Martinez-Porchas M, Martinez-Cordova LR. World aquaculture: environmental impacts and troubleshooting alternatives[J]. *The Scientific World Journal*, 2012, 2012: 389623.
- [42] Vezzulli L, Stagnaro L, Grande C, Tassistro G, Canesi L, Pruzzo C. Comparative 16S rDNA gene-based microbiota profiles of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) from a shellfish farm (Ligurian sea, Italy)[J]. *Microbial Ecology*, 2018, 75(2): 495-504.
- [43] Pollet T, Cloutier O, Nozais C, McKindsey CW, Archambault P. Metabolic activity and functional diversity changes in sediment prokaryotic communities organically enriched with mussel biodeposits[J]. *PLoS One*, 2015, 10(4): e0123681.
- [44] Van Broekhoven W, Troost K, Jansen H, Smaal A. Nutrient regeneration by mussel *Mytilus edulis* spat assemblages in a macrotidal system[J]. *Journal of Sea Research*, 2014, 88: 36-46.
- [45] Pontiller B, Martínez-García S, Joglar V, Amnebrink D, Pérez-Martínez C, González JM, Lundin D, Fernández E, Teira E, Pinhassi J. Rapid bacterioplankton transcription cascades regulate organic matter utilization during phytoplankton bloom progression in a coastal upwelling system[J]. *The ISME Journal*, 2022, 16(10): 2360-2372.
- [46] Liu JW, Xue CX, Sun H, Zheng YF, Meng Z, Zhang XH. Carbohydrate catabolic capability of a *Flavobacteriia* bacterium isolated from hadal water[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2019, 42(3): 263-274.
- [47] Wang H, Zhang SF, Pratush A, Ye XY, Xie JL, Wei H, Sun CR, Hu Z. Acclimation of culturable bacterial communities under the stresses of different organic compounds[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 225.
- [48] Davidov Y, Huchon D, Koval SF, Jurkevitch E. A new  $\alpha$ -proteobacterial clade of *Bdellovibrio*-like predators: implications for the mitochondrial endosymbiotic theory[J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(12): 2179-2188.
- [49] Crawford RL, Mohn WW. Microbiological removal of pentachlorophenol from soil using a *Flavobacterium*[J]. *Enzyme and Microbial Technology*, 1985, 7(12): 617-620.
- [49] 黄勇, 王宝杰, 刘梅, 任子文, 蒋克勇, 仲晨, 徐科凤, 高

- 焱, 王雷. 不同产量水平下凡纳滨对虾小棚模式水质、颗粒相关细菌及周围细菌结构和功能差异[J]. 中国水产科学, 2024, 31(12): 1484-1496.
- Huang Y, Wang BJ, Liu M, Ren ZW, Jiang KY, Zhong C, Xu KF, Gao Y, Wang L. Differences in water quality, bacterial structure and function of particle-associated bacteria and surrounding bacteria in small greenhouse farms of *Litopenaeus vannamei* under different yield levels[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2024, 31(12): 1484-1496 (in Chinese).
- [50] 储瑜, 何肖微, 曾巾, 赵大勇, 孙强, 曹萍, 吴庆龙. 东太湖水产养殖对沉积物中氨氧化原核生物的影响[J]. 环境科学, 2018, 39(9): 4206-4214.
- Chu Y, He XW, Zeng J, Zhao DY, Sun Q, Cao P, Wu QL. Effects of aquaculture on ammonia-oxidizing prokaryotes in sediments of eastern Lake Taihu[J]. Environmental Science, 2018, 39(9): 4206-4214 (in Chinese).
- [51] 尧诚. 近海养殖区沉积物固氮及氧化亚氮源汇过程对季节性低氧的响应探究[D]. 烟台: 中国科学院大学(中国科学院烟台海岸带研究所), 2023.
- [52] Zheng XF, Yan ZN, Zhao CX, He L, Lin ZH, Liu MH. Homogeneous environmental selection mainly determines the denitrifying bacterial community in intensive aquaculture water[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1280450.
- [53] Moran MA. The global ocean microbiome[J]. Science, 2015, 350(6266): aac8455.
- [54] Wadhams GH, Armitage JP. Making sense of it all: bacterial chemotaxis[J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology, 2004, 5(12): 1024-1037.
- [55] Lauro FM, McDougald D, Thomas T, Williams TJ, Egan S, Rice S, DeMaere MZ, Ting L, Ertan H, Johnson J, Ferreira S, Lapidus A, Anderson I, Kyrpides N, Munk AC, Detter C, Han CS, Brown MV, Robb FT, Kjelleberg S, et al. The genomic basis of trophic strategy in marine bacteria[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(37): 15527-15533.
- [56] Dang HY, Lovell CR. Microbial surface colonization and biofilm development in marine environments[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2016, 80(1): 91-138.
- [57] Holmer M, Thorsen SW, Carlsson MS, Kjerulf PJ. Pelagic and benthic nutrient regeneration processes in mussel cultures (*Mytilus edulis*) in a eutrophic coastal area (skive fjord, Denmark)[J]. Estuaries and Coasts, 2015, 38(5): 1629-1641.
- [58] Jansen HM, Strand, Strohmeier T, Krogness C, Verdegem M, Smaal A. Seasonal variability in nutrient regeneration by mussel *Mytilus edulis* rope culture in oligotrophic systems[J]. Marine Ecology Progress Series, 2011, 431: 137-149.
- [59] Nizzoli D, Welsh DT, Viaroli P. Seasonal nitrogen and phosphorus dynamics during benthic clam and suspended mussel cultivation[J]. Marine Pollution Bulletin, 2011, 62(6): 1276-1287.
- [60] Burns AR, Stephens WZ, Stagaman K, Wong S, Rawls JF, Guillemin K, Bohannan BJM. 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.
- [61] Roguet A, Laigle GS, Thieria C, Bressy A, Soullignac F, Catherine A, Lacroix G, Jardillier L, Bonhomme C, Lerch TZ, Lucas FS. Neutral community model explains the bacterial community assembly in freshwater lakes[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2015, 91(11): fiv125.
- [62] Xu LL, Zhang BW, Liu FL, Wang ZS, Gao WX, Gan WX, Chen HX, Song ZB. Deterministic processes dominate microbial community assembly in artificially bred *Schizothorax wangchiachii* juveniles after being released into wild[J]. Integrative Zoology, 2023, 18(6): 1072-1088.
- [63] Stegen JC, Lin XJ, Fredrickson JK, Konopka AE. Estimating and mapping ecological processes influencing microbial community assembly[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 370.
- [64] Stegen JC, Lin XJ, Fredrickson JK. Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities[J]. The ISME Journal, 2012, 6(9): 1653-1664.
- [65] 李宏亮, 陈建芳, 卢勇, 金海燕, 王奎, 张海生. 长江口水体溶解氧的季节变化及底层低氧成因分析[J]. 海洋学研究, 2011, 29(3): 78-87.
- Li HL, Chen JF, Lu Y, Jin HY, Wang K, Zhang HS. Seasonal variation of DO and formation mechanism of bottom water hypoxia of Changjiang River Estuary[J]. Journal of Marine Sciences, 2011, 29(3): 78-87 (in Chinese).
- [66] Bittleston LS. Connecting microbial community assembly and function[J]. Current Opinion in Microbiology, 2024, 80: 102512.
- [67] 刘敏, 林莉, 董磊, 赵良元. 长江下游干流水体中氮的空间分布特征[J]. 长江科学院院报, 2015, 32(6): 65-69.
- Liu M, Lin L, Dong L, Zhao LY. Spatial distribution characteristics of nitrogen in mainstream Lower Yangtze River[J]. Journal of Yangtze River Scientific Research Institute, 2015, 32(6): 65-69 (in Chinese).
- [68] 杜杭涛, 徐睿, 徐慧, 施文卿, 邓皓元, 何俊龙, 朱琳. 不同生境来源硝化细菌群对氨氮的去除性能[J]. 环境工程技术学报, 2022, 12(1): 81-91.
- Du HT, Xu R, Xu H, Shi WQ, Deng HY, He JL, Zhu L. Ammonia nitrogen removal by nitrifying bacteria from different habitats[J]. Journal of Environmental Engineering Technology, 2022, 12(1): 81-91 (in Chinese).
- [69] Yuan HT, Li TC, Li HF, Wang C, Li L, Lin X, Lin SJ. Diversity distribution, driving factors and assembly mechanisms of free-living and particle-associated bacterial communities at a subtropical marginal sea[J]. Microorganisms, 2021, 9(12): 2445.
- [70] Pereira O, Hochart C, Auguet JC, Debros D, Galand PE. Genomic ecology of marine group II, the most common marine planktonic archaea across the surface ocean[J]. MicrobiologyOpen, 2019, 8(9): e00852.
- [71] Sjöstedt J, Martiny JBH, Munk P, Riemann L. Abundance of broad bacterial taxa in the sargasso sea explained by environmental conditions but not water mass[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2014, 80(9): 2786-2795.