宁波近岸海域水体和沉积物中原核与真核生物多样性和分布特征

许智慧[1]，黄海龙[2]，胡晗静[1]，孙煜阳[1]，魏永杰[3]，任敏[3]

（1. 宁波海工勘察研究院有限公司　宁波　315000；2. 宁波大学　宁波　315000；3. 自然资源部宁波海洋中心　宁波　315012）

摘要：海洋微生物在驱动海洋生态系统物质代谢及维持海洋初级生产力方面发挥着重要的作用。由于传统海洋生物调查方法常低估微生物群落多样性，文章基于 16S/18S 核糖体核糖核酸（ribosomal RNA，rRNA）基因高通量扩增子测序技术，分析了宁波近岸海域（包括杭州湾、象山港、象山东部和三门湾 4 个区域）水体和沉积物中原核和真核生物多样性。结果表明，宁波近岸海域不同生境中原核生物种类数均高于真核生物，其中三门湾沉积物中原核生物种类最为丰富。原核生物中变形菌门（Proteobacteria）占绝对优势，真核生物中甲藻门（Dinoflagellata）为第一优势门。α 多样性指数结果显示，水体环境中不同区域微生物群落多样性差异显著，象山港群落多样性最高，杭州湾最低；沉积物环境中各区域差异相对较小。β 多样性结果显示，象山东部在水体环境中与其他区域的群落结构差异显著，而沉积物中三门湾与象山港、杭州湾群落结构差异显著。MetagenomeSeq 分析表明，杭州湾与其他区域的差异主要表现为 SAR11 类群 Ⅰa 分支（SAR11 Clade Ia）在水体环境中丰度最低，反而在沉积物环境中最高。文章初步掌握了宁波近岸海域海洋微生物资源的空间分布特征，对该区域海洋生物资源的开发利用及海洋生态环境的可持续管护具有重要意义。

关键词：宁波近岸海域；原核生物；真核生物；多样性；高通量测序

中图分类号：P735　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1005-9857（2026）05-0087-11

Diversity and Distribution of Prokaryotes and Eukaryotes in Water and Sediments of Ningbo Coastal Waters

XU Zhihui[1]，HUANG Hailong[2]，HU Hanjing[1]，SUN Yuyang[1]，WEI Yongjie[3]，REN Min[3]

（1. Ningbo Marine Engineering Survey and Research Institute Co.，Ltd.，Ningbo 315000，China；
2. Ningbo University，Ningbo 315000，China；3. Ningbo Marine Center，MNR，Ningbo 315012，China）

Abstract：Marine microorganisms play a crucial role in driving material cycling within marine ecosystems and contributing to marine primary productivity. Since traditional marine biological survey methods often underestimate microbial community diversity，this study utilized high-throughput amplicon sequencing of

收稿日期：2026-03-24；**修订日期：**2026-05-15

基金项目：宁波市重点研发计划“海洋生物质资源化利用除污集成技术攻关”（2023Z045）.

作者简介：许智慧，工程师，硕士，研究方向为海洋生态环境监测与分析

通信作者：任敏，高级工程师，硕士，研究方向为海洋资源调查与海域海岛管理

16S/18S ribosomal RNA（rRNA）genes to analyze the diversity of prokaryotes and eukaryotes in the water and sediments of Ningbo coastal waters（including four regions：Hangzhou Bay，Xiangshan Bay，eastern Xiangshan，and Sanmen Bay）. The results showed that the species richness of prokaryotes was higher than that of eukaryotes in different habitats of Ningbo coastal waters，with the highest prokaryotic species richness observed in the sediments of Sanmen Bay. Proteobacteria was the absolutely dominant phylum in prokaryotes，while Dinoflagellata represented the most dominant phylum in eukaryotes. The results of the α-diversity indices indicated that there were significant differences in microbial community diversity across different regions in the water environment；Xiangshan Bay exhibited the highest diversity，while Hangzhou Bay had the lowest. In the sedimentary environment，differences among regions were relatively small. The β-diversity results showed that the community structure in the water of eastern Xiangshan differed significantly from that in other regions，whereas in the sediments，the community structure of Sanmen Bay differed significantly from those of Xiangshan Bay and Hangzhou Bay. MetagenomeSeq analysis indicated that the differences between Hangzhou Bay and other regions were primarily reflected in the abundance of SAR11 Clade Ia：it was the lowest in the water of Hangzhou Bay，whereas it was the highest in the sediments of Hangzhou Bay. This study preliminarily characterized the spatial distribution of marine microbial resources in Ningbo coastal waters，which holds great significance for the exploitation and utilization of marine biological resources and the sustainable development of the marine ecological environment in this region.

Keywords：Ningbo coastal waters；Prokaryotes；Eukaryotes；Diversity；High-throughput sequencing

0 引言

近年来，随着我国经济的快速发展，海洋生物多样性的研究和保护日益受到重视[1]。海洋微生物，包括真核微生物（如微藻、原生动物和真菌）和原核微生物（如细菌和古菌），分布广泛，贡献了全球约一半的初级生产力，并处理全球约一半的生物地球化学通量（涉及碳、氮、磷、硫和铁等重要元素），在物质循环、能量流动、生态平衡及环境净化等方面发挥着重要作用[2-6]。海洋微生物也是重要的生物资源宝库，其本身及衍生产品可应用于新型药物、材料技术和生物修复等[7]。然而，气候变化、海洋酸化和人类活动的加剧，使海洋生态系统受到影响，海洋微生物的群落结构也已发生变化[8]。

根据《联合国海洋法公约》有关规定和我国的主张，我国管辖的海域面积约 300 万 km^2，拥有海洋生物 2 万余种[9]。宁波市近岸海域面积为 7 807.95 km^2，承载着海洋渔业、海水养殖、海洋港口、滨海旅游、工业用水和电厂温排水用海等使用功能，包括杭州湾宁波段、象山港和三门湾宁波段 3 个浙江省重要海湾[10]。由于围海造田和造地，发展滩涂种植和养殖业，甬江等入海河流携带营养盐和城市点源排放等影响，宁波近岸海域环境欠佳，亟待加强海洋生态保护修复。因此，掌握宁波海域海洋微生物、浮游生物和底栖生物等海洋生物资源的分布情况是非常有必要的，可以为后续进行资源化利用奠定基础。

以往近岸海域的海洋生物监测调查是按照《海洋监测规范》（GB 17378—2007）的相关要求开展的，浮游生物、大型底栖生物主要依靠形态学分析，微生物仅进行细菌总数和粪大肠菌群检测，虽然积累了大量的资料和经验，但易低估海洋生物群落的多样性，难以深入了解其分布情况。近年来，基于分子标记的脱氧核糖核酸（DNA）宏条形码技术发展迅速，国内外多项海洋环境研究都采用了宏条形码方法开展分析[11-14]。rRNA 基因适合于微生物分类信息的确定，16S rRNA、18S rRNA 和转录间隔区（Internal Transcribed Spacer，ITS）等核糖体操纵子因具有足够的保守性，常被用作多样性调查的标

记基因[15]。李祎等[4]也指出，近海海水受有机污染使海洋微生物获得大量的营养物质，密度较大洋大。因此，对近海海洋微生物多样性的研究有利于了解微生物群落结构，有助于挖掘功能微生物和开发微生物资源。Bai 等[16]从厦门近海分离出一株能高效杀灭产毒塔玛亚历山大藻的放线菌 BS01，研究表明，海洋放线菌是潜在的抑杀藻微生物，对有毒赤潮藻的调控具有重要作用。

基于此，本研究于 2023 年 10 月采集了宁波近岸海域的水体和沉积物环境样本，利用扩增子测序和生物信息分析等技术对海洋原核和真核生物群落开展了特征解析，以了解不同区域海洋生物资源的分布情况，进而促进海洋生态保护研究。同时，理解原核和真核生物群落结构对更好地阐释海洋微生物生态学和潜在藻类暴发也至关重要。

1　材料和方法

1.1　研究区域和样本采集

根据自然地理格局，本研究将宁波近岸海域分为杭州湾（HZW）、象山港（XSG）、象山东部（XSD）和三门湾（SMW）4 个区域进行研究，在 4 个区域共成功采集了 21 个水体样本和 21 个沉积物样本，水体样本为海面下 0.5 m 表层水，沉积物取样深度为 0 ～ 3 cm 的表层泥样。表层水样首先经 200 目筛绢预过滤，以去除较大颗粒的悬浮物，然后抽滤至 0.2 μm 聚碳酸酯（PC）滤膜上，将滤膜装入冻存管后立即置于液氮中保存，直至提取 DNA。表层沉积物样本使用抓斗采泥器采集，直接装入冻存管后在液氮中冷冻保存。

1.2　DNA 提取、16S rRNA 和 18S rRNA 基因扩增和测序

DNA 提取采用十六烷基三甲基溴化铵（Cetyltrimethylammonium Bromide，CTAB）法，16S rRNA 基因的 V4 ～ V5 区使用 515F（GTGCCAGCMGCCGCGG）和 907R（CCGTCAATTCMTTTRAGTTT）扩增[17]。18S rRNA 基因的 V4 区使用 3NDF（5’-GGCAAGTCTGGTGCCAG-3’）和 V4eukR2R（5’-ACGGTATCTRATCRTCTTCG-3’）扩增[18]。对聚合酶链式反应（Polymerase Chain Reaction，PCR）产物进行混合与纯化，再经末端修复、加 A 尾、连接测序接头和纯化等步骤完成整个文库制备工作，然后基于 Illumina NovaSeq 测序平台对文库进行测序。

1.3　数据处理

对测序原始数据进行拼接、过滤和降噪后，获得最终的扩增子序列变体（Amplicon Sequence Variants，ASVs）。使用 QIIME2 软件对每个 ASV 的代表序列进行物种注释，比对数据库为 SILVA138，该数据库采用传统命名体系，个别条目与现代命名体系存在差异，为保证与测序原始注释结果一致，避免重新注释带来物种匹配偏差，本文不改动原始物种注释结果，仅作标注。由于原核和真核测序深度差异较大，因此分别以数据量最少的样本为标准，对所有样本进行均一化处理。基于均一化处理后的数据进行物种相对丰度柱形图展示和后续的 α 多样性和 β 多样性分析。使用 QIIME2 软件计算香农指数（Shannon）、Pielou 均匀度指数（Pielou_e）等 α 多样性指数，基于加权 UniFrac（Weighted Unifrac）距离进行 β 多样性分析。采用克鲁斯卡尔 - 沃利斯检验（Kruskal-Wallis 检验）分析各组间物种多样性差异是否显著（$P < 0.05$ 表示差异显著）。使用 R 软件进行箱型图可视化展示，以及 MetagenomeSeq 分析以展示组间差异显著的物种。

2　结果

2.1　宁波近岸海域生物类群组成

调查期间，宁波近岸海域沉积物环境中原核生物种类数最多，共得到 36 201 个 ASVs，其中 SMW 区域种类最为丰富（图 1）。整体而言，各区域微生物物种丰富程度由高到低依次排列为：SMW、XSG、XSD、HZW。根据物种注释结果，在门水平上选取最大相对丰度排名前 10 的类群（图 2）进行分析。原核生物水体和沉积物中变形菌门（Proteobacteria）均占绝对优势，蓝细菌门（Cyanobacteria）、泉古菌门（Crenarchaeota）、拟杆菌门（Bacteroidota）、浮霉菌门（Planctomycetota）和

绿弯菌门（Chloroflexi）为共同优势门，热原体门（Thermoplasmatota）和放线菌门（Actinobacteriota）等仅在水体环境中相对丰度较高，而脱硫杆菌门（Desulfobacterota）和酸杆菌门（Acidobacteria，最新分类学名为 Acidobacteriota）等仅在沉积物环境中相对丰度较高。真核生物在水体和沉积物中甲藻门（Dinoflagellata）为第一优势门，节肢动物门（Arthropoda）、纤毛虫门（Ciliophora）、丝足虫门（Cercozoa）、原囊泡虫类（Protalveolata）、隐藻门（Cryptophyceae，最新分类学名为 Cryptophyta）和环节动物门（Annelida）为共同优势门，绿藻门（Chlorophyta）等仅在水体环境中相对丰度较高，而线虫动物门（Nematozoa，最新分类学名为 Nematoda）等仅在沉积物环境中相对丰度较高。

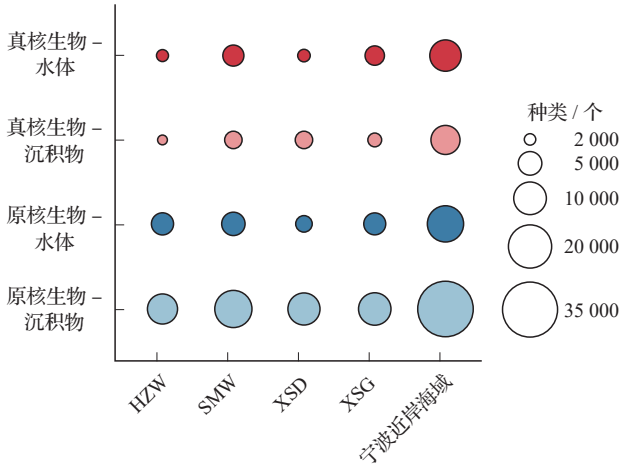


图 1 宁波近岸海域不同生境及不同区域内的生物种类数

Fig.1 Number of taxa in different habitats and regions of Ningbo coastal waters

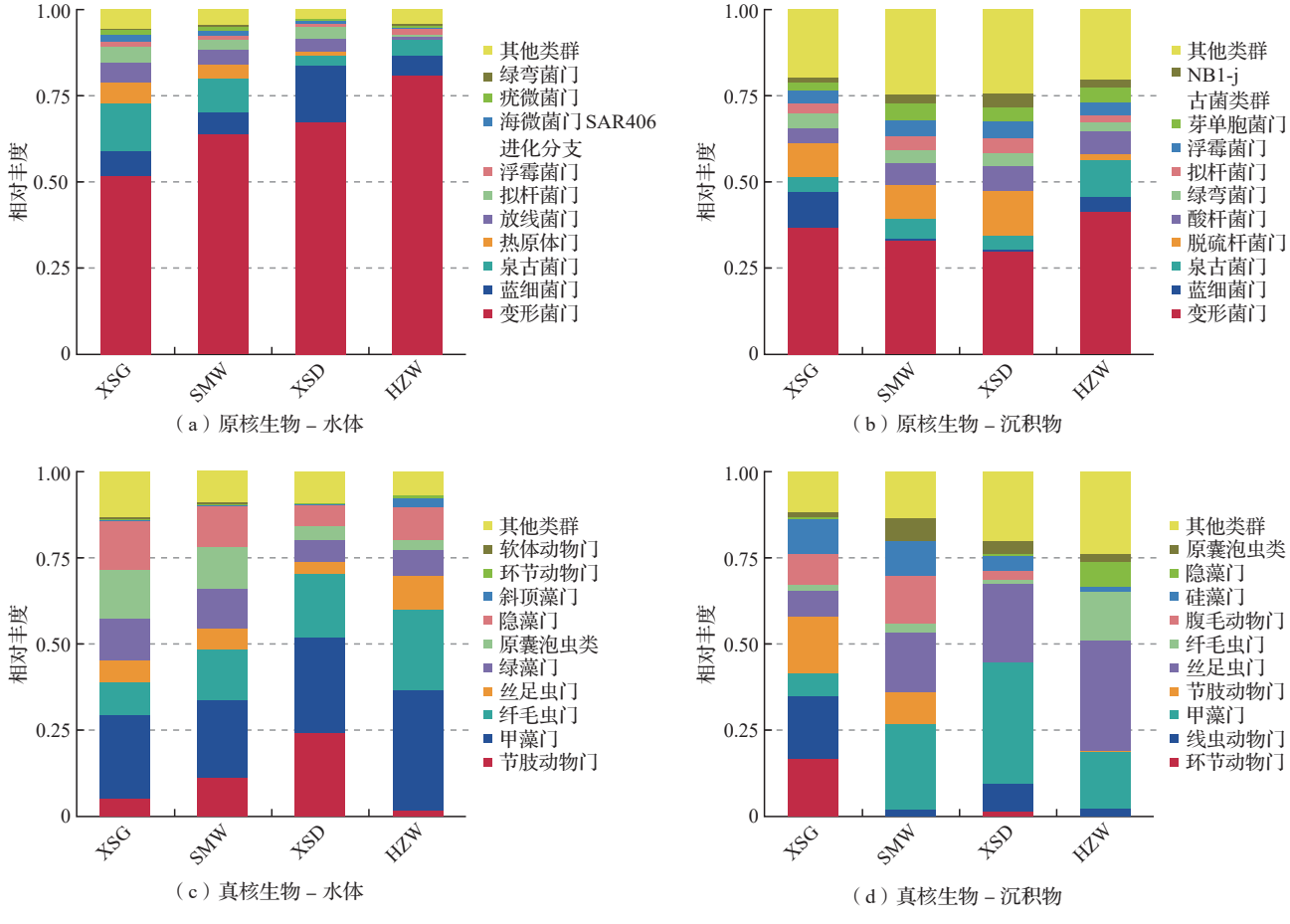
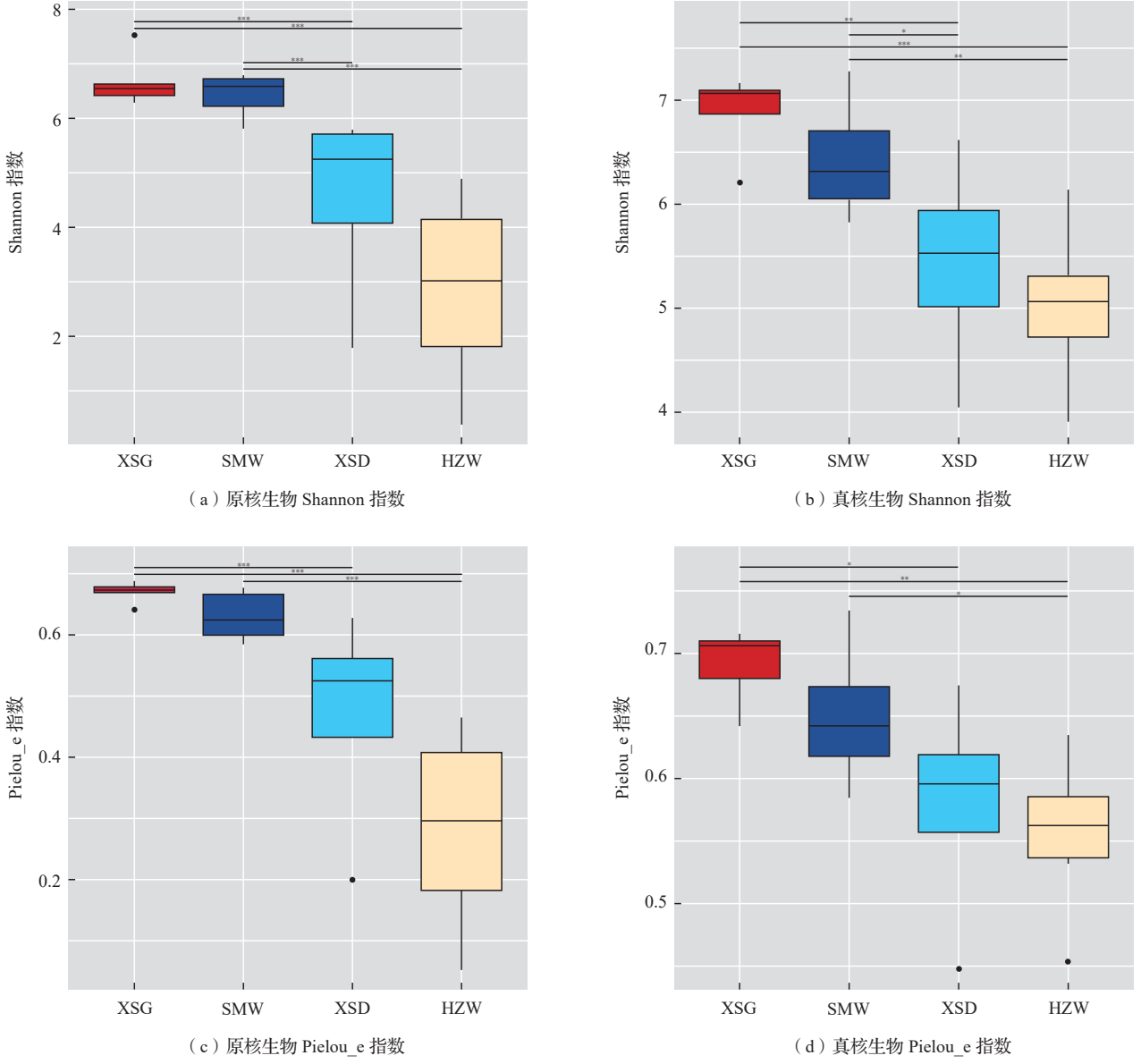


图 2 门水平的物种相对丰度

Fig.2 Relative abundance of taxa at the phylum level

2.2　宁波近岸海域生物群落多样性分析

宁波近岸海域水体环境中，生物 Shannon 指数和 Pielou_e 指数的组间物种多样性存在显著性差异（图 3），各区域 α 多样性由高到低依次排列为：XSG、SMW、XSD、HZW，表明 XSG 区域群落多样性相对更高，物种分布更均匀。相比之下，在沉积物环境中（图 4），仅真核生物群落中 SMW 区域的 Shannon 指数显著高于 XSG 区域（$P < 0.05$）；原核生物各组间 Shannon 指数和 Pielou_e 指数，以及真核生物的 Pielou_e 指数在各区域间较为相近，组间差异不大。基于 Weighted Unifrac 距离的组间 β 多样性非参数 Kruskal-Wallis 检验显示，不同生境下 XSD 区域与 XSG 区域间微生物群落结构存在显著差异（$P < 0.05$）。同时，水体环境中 XSD 与 HZW、XSD 与 SMW 组间差异显著，沉积物环境中 HZW 与 SMW、SMW 与 XSG 组间差异显著（图 5）。



（a）原核生物 Shannon 指数　　（b）真核生物 Shannon 指数

（c）原核生物 Pielou_e 指数　　（d）真核生物 Pielou_e 指数

图 3　水体环境中 α 多样性指数组间差异

Fig.3　Box plots showing the differences of α-diversity indices among groups in the water

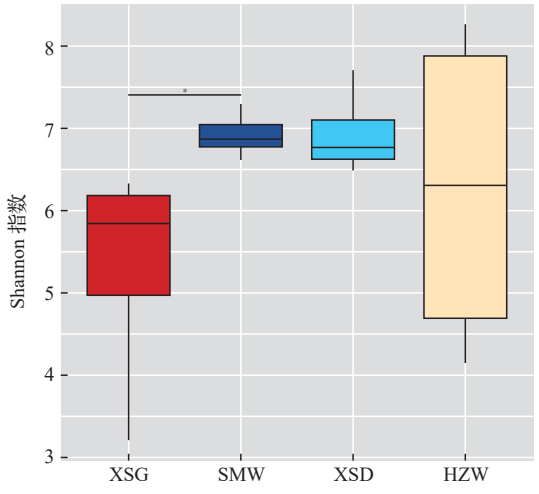


图 4 沉积物环境中真核生物 Shannon 指数的组间差异

Fig.4 Box plots showing inter-group differences in the Shannon index of Eukaryotes in sediment

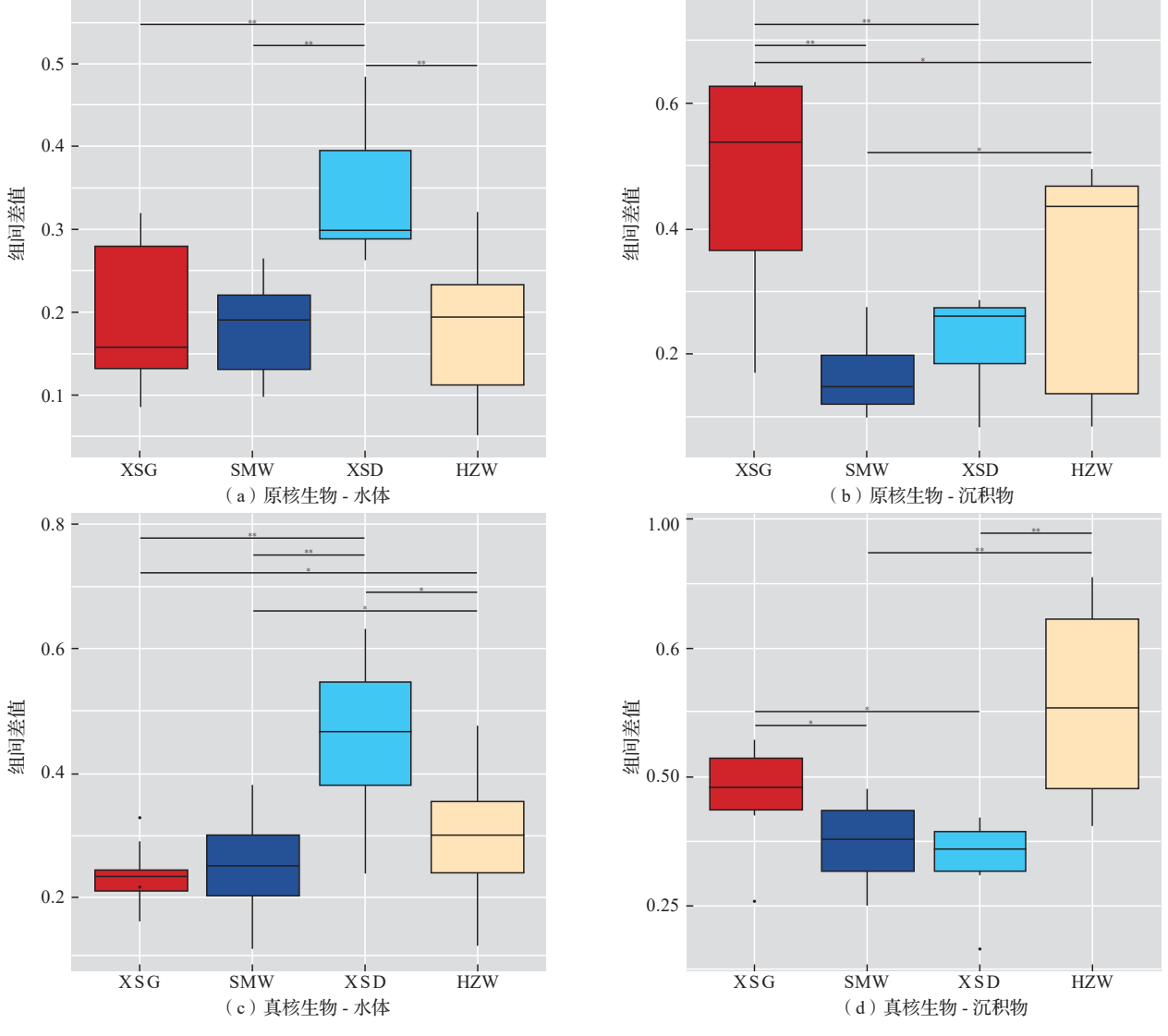
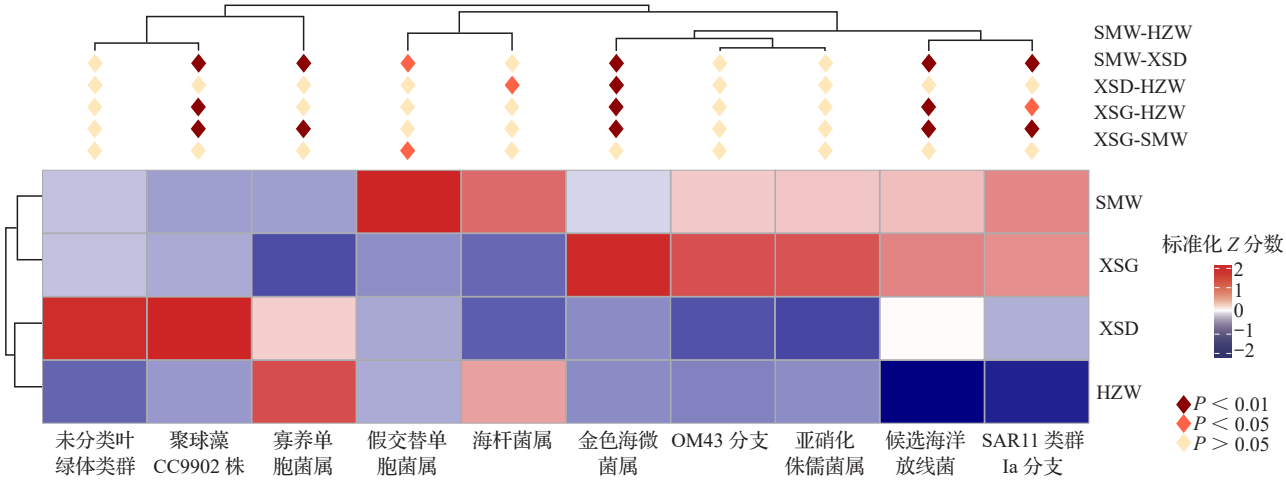


图 5 基于 Weighted Unifrac 距离的组间 β 多样性箱形图及非参数 Kruskal-Wallis 检验

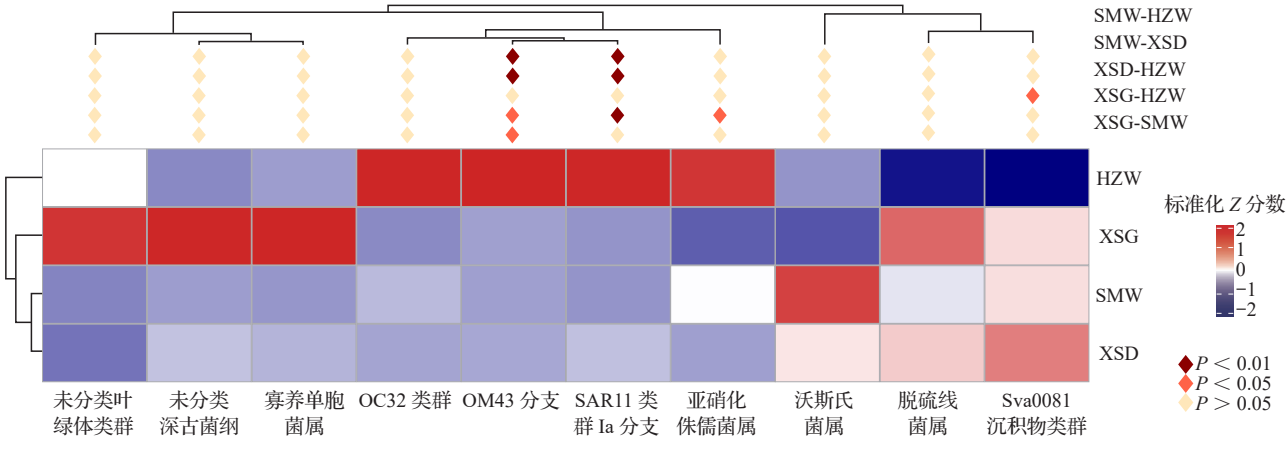
Fig.5 Box plots of inter-group β-diversity based on weighted Unifrac distance，with nonparametric Kruskal-Wallis tests

2.3　宁波近岸海域微生物属水平上的差异物种分析

将相对丰度排名前 10 位物种组合热图与差异检验开展分析（图 6），发现原核生物水体环境中各组间属水平上差异物种共 8 种，HZW 区域中寡养单胞菌属（*Stenotrophomonas*）相对丰度最高，而聚球藻 CC9902 株（*Synechococcus* CC9902）、金色海微菌属（*Aureimarina*）、候选海洋放线菌（*Candidatus Actinomarina*）和 SAR11 类群 Ia 分支（Clade Ia）相对丰度显著低于其余各组；SMW 区域中假交替单胞菌属（*Pseudoalteromonas*）、海杆菌属（*Marinobacterium*）相对丰度最高；XSG 区域中亚硝化侏儒菌属（*Candidatus Nitrosopumilus*）相对丰度最高。在原核生物沉积物环境中，各组间存在显著差异的类群仅 4 种，HZW 区域中 OM43 分支（OM43 Clade）、Clade Ia 和亚硝化侏儒菌属相对丰度最高，而 Sva0081 沉积物类群（Sva0081 sediment group）相对丰度最低。真核生物水体环境中，各组间物种注释属水平上差异物种仅 4 种，HZW 区域中未培养类群（uncultured）和环沟藻属（*Gyrodinium*）相对丰度最高，而哲水蚤目（Calanoida）相对丰度显著低于 XSD 区域；XSG 区域中变形甲藻寄生菌属（*Amoebophrya*）相对丰度最高。真核生物沉积物环境中组间优势属差异物种共 8 种，HZW 区域中中缢虫科（Mesodiniidae）、尾丝虫属（*Myrionecta*）和未分类真核生物新型分支（Novel Clade 2）相对丰度最高，而鳞足目（Chaetonotida）、中型硅藻纲（Mediophyceae）、色矛纲（Chromadorea）和哲水蚤目丰度显著低于 XSG 区域；XSG 区域中 Monhysterida 显著高于 SMW 区域。



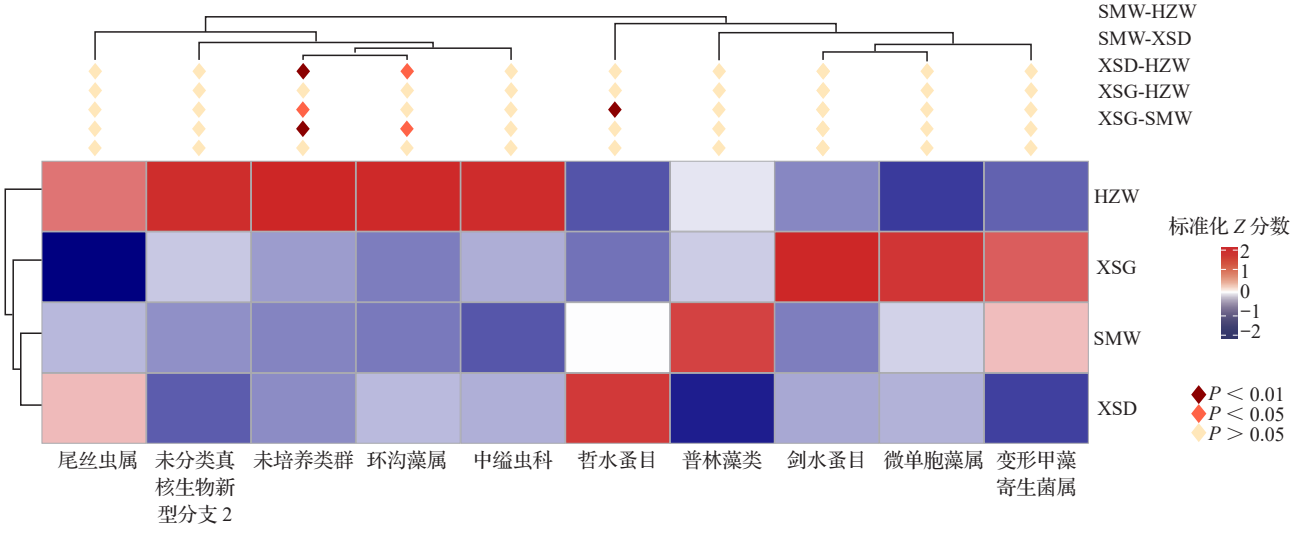
（a）原核生物 - 水体



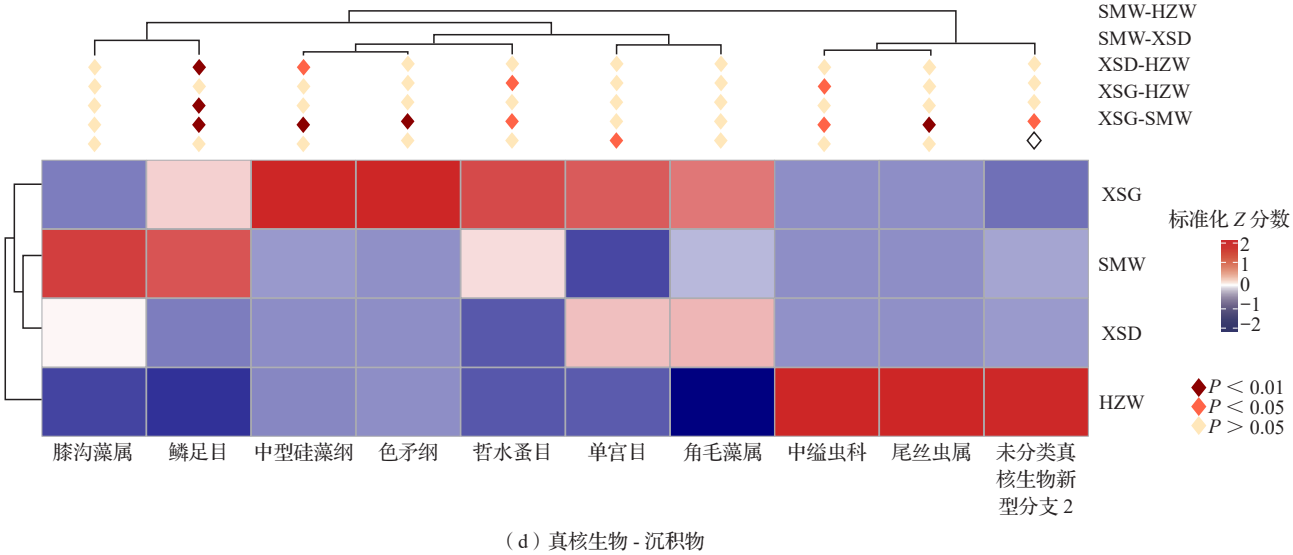
（b）原核生物 - 沉积物

图 6　属水平上丰度前 10 物种的差异显著性

Fig.6　Heatmaps of the top 10 most abundant genera showing significant differences



（c）真核生物 - 水体



（d）真核生物 - 沉积物

图 6 属水平上丰度前 10 物种的差异显著性（续图）

Fig.6 Heatmaps of the top 10 most abundant genera showing significant differences

3 讨论

本研究发现，宁波近岸海域水体和沉积物环境中原核生物物种数均高于真核生物；沉积物中原核生物物种数明显高于水体环境中原核生物。宁波近岸海域沉积物环境中 SMW 区域原核生物种类数明显高于其他区域，HZW 区域种类数最低，可能与杭州湾长期承受高强度陆源污染输入导致微生物多样性降低有关，已有研究证实，沉积物中细菌多样性会随着污染程度的加剧而显著下降[19]。胡晗静[20]在 2020 年通过研究中国 4 个重要河口（近岸海域的特殊生境）发现，原核微生物和真核微生物群落共现关系显示浮游原核微生物内部共现关系比真核微生物的更为复杂。原核微生物在维持近岸海域生态系统的稳定性和多功能性方面，可能比真核微生物更为重要[21]。徐奎栋[22]也指出，与水体环境相比，海洋底栖生境孕育了形态和功能多样性更高的微型生物。

宁波近岸海域水体环境中 XSG 区域的 α 多样性指数高，群落多样性丰富，物种分布均匀。Jiang

等[23]研究表明，象山港浮游植物丰度的增加和优势物种的演替与该海湾开发活动的增加（如沿海发电厂的运行、集约化海水养殖、滩涂填海以及工业和农业发展）相吻合，表明涉海经济的发展应谨慎。虞嘉玥等[24]研究发现，象山港海水中细菌的主要类群包括变形菌门（50.74％）、蓝细菌门（13.80％）和放线菌门（13.51％），人工鱼礁的投放改善了海域生态环境，有利于该海区细菌结构的多样性和稳定性。而泉古菌门也不容忽视，亚硝化侏儒菌属（*Candidatus Nitrosopumilus*）为水体和沉积物中共有优势属之一。Hollingsworth 等[25]研究发现，在沉积物群落中亚硝基菌属的优势属为亚硝化侏儒菌属（*Candidatus Nitrosopumilus*），它作为一种氨氧化古菌（AOA）参与碳、氮的生物地球化学循环，强调了微生物群落在沉积物生境中调节碳、氮和硫循环的重要性。氨氧化古菌是海洋和陆地生态系统中氮循环的主要驱动者。Qin 等[26]整合实验室进化与生理实验和组学大数据挖掘，拓展了对氨氧化古菌环境适应机制的认识，甄别出氨浓度、磷酸盐浓度以及压力为 3 个主要的环境变量，用于驱动氨氧化古菌在不同海洋生境中的基因型进化与环境适应性。

在宁波近岸海域中，HZW 区域微生物物种数相对较少，多样性相对较低，结合不同组间优势属差异物种可见，水体和沉积物环境中 HZW 均表现出与其他区域的不同：Clade Ⅰa 为变形菌门 *α*- 变形菌纲（Alpha proteobacteria）SAR11 分支下的一种，其在水体环境中相对丰度显著低于其他各组，而在沉积物环境中恰好相反；哲水蚤目在水体环境中的相对丰度显著低于 XSD 区域，在沉积物环境中显著低于 XSG 区域。SAR11 被认为是海洋中丰度最高的浮游细菌，遍布整个海洋，在层化的寡营养环流中数量最多，它们在新陈代谢中能够氧化并产生各种挥发性有机化合物，对 SAR11 的研究有助于深入了解可溶性有机物的生物地球化学特性[27-28]。Haro-Moreno 等[29]对 SAR11 分支开展了生态基因组学研究，发现亚分支 Ⅰa 是数量最多的类群，包含 95 个基因组，其中 Ⅰa.3/Ⅷ、Ⅰa.3/Ⅰ和 Ⅰa.4/Ⅰ等基因物种在温带地区分布广泛。HZW 区域富营养化程度较高，不适宜 SAR11 的寡营养生存偏好，使其增殖受到抑制，导致丰度相对最低；受陆源泥沙影响，水体悬浮颗粒物含量较高，可吸附部分 Clade Ⅰa 沉降至表层沉积物，造成其在 HZW 区域沉积物中富集和丰度高于其他海域。宣丽霞等[30]的研究也证实了浮游细菌多样性与悬浮颗粒的最强耦合。桡足类，尤其是占较大比例浮游动物的哲水蚤目，被认为是海洋食物链中的次级生产者[31-32]。哲水蚤目在海洋生态系统中作为能量运输者发挥着重要作用，它们在向深层运输有机物质（通过粪便和尸体，或日常垂直迁移）的过程中以及在“生物”泵中消耗了大量的初级生产力[33-34]。根据 El-Serehy 等[35]的研究，共记录到哲水蚤目 47 种，占桡足类物种总数的 64％。Abo-Taleb 等[32]研究发现，小哲水蚤（*Nannocalanus minor*）分布广泛，该物种在不同的环境条件下具有很强的耐受性，可成为需要后续研究的重点物种。

4　结论

本次调查研究表明，宁波近岸海域水体环境中，变形菌门、蓝细菌门和泉古菌门等原核生物相对丰度较高，甲藻门、纤毛虫门和节肢动物门等真核生物相对丰度较高；Shannon 指数和 Pielou_e 指数表明，象山港区域群落多样性更高，物种分布更均匀；*β* 多样性分析结果显示，象山东部区域与其他区域群落结构差异显著。宁波近岸海域沉积物环境中，原核生物物种数量显著高于真核生物，变形菌门、脱硫杆菌门和泉古菌门等原核生物相对丰度较高，甲藻门、丝足虫门和线虫动物门等真核生物相对丰度较高；*α* 多样性指数表明，不同区域差异相对较小；*β* 多样性分析结果显示，XSD 与 XSG、SMW 与 HZW、SMW 与 XSG 各区域之间群落结构差异显著。后续可通过探究宁波近岸海域不同区域生物多样性的多重胁迫因子及其交互作用，为优化宁波海洋生物多样性保护和管理提供一定的依据。

参考文献（References）：

[1] 孙军，宋煜尧，施义锋，等. 近十年中国海洋生物多样性研究进展[J]. 生物多样性，2022，30(10)：181-195.
SUN Jun，SONG Yuyao，SHI Yifeng，et al. Progress of marine biodiversity studies in China seas in the past decade[J]. Biodiversity Science，2022，30(10)：181-195.

[2] FALKOWSKI P G，FENCHEL T，DELONG E F. The microbial engines that drive earth's biogeochemical cycles[J]. Science，2008，320(5879)：1034-1039.

[3] ZEHR J P，WATERBURY J B，TURNER P J，et al. Unicellular cyanobacteria fix N_2 in the subtropical North Pacific Ocean[J]. Nature，2001，412(6847)：635-638.

[4] 李祎，郑伟，郑天凌. 海洋微生物多样性及其分子生态学研究进展[J]. 微生物学通报，2013，40(4)：655-668.
LI Yi，ZHENG Wei，ZHENG Tianling. Advances in research of marine microbial diversity and molecular ecology[J]. Microbiology China，2013，40(4)：655-668.

[5] FUHRMAN J A，CRAM J A，NEEDHAM D M. Marine microbial community dynamics and their ecological interpretation[J]. Nature Reviews Microbiology，2015，13(3)：133-146.

[6] 张帅，李晓康，刘祯祚，等. 基于高通量测序技术分析青岛市典型海滩沉积物的微生物多样性[J]. 海洋环境科学，2021，40(3)：417-424.
ZHANG Shuai，LI Xiaokang，LIU Zhenzuo，et al. Analysis of microbial community of typical beach sediments in Qingdao city using high throughput sequencing[J]. Marine Environmental Science，2021，40(3)：417-424.

[7] IMHOFF J F，LABES A，WIESE J. Bio-mining the microbial treasures of the ocean：new natural products[J]. Biotechnology Advances，2011，29(5)：468-482.

[8] HUTCHINS D A，FU Feixue. Microorganisms and ocean global change[J]. Nature Microbiology，2017，2(6)：17058.

[9] 中华人民共和国自然资源部. 2024 年中国自然资源公报[R]. 2025.
Ministry of Natural Resources of the People's Republic of China. China natural resources bulletin 2024[R]. 2025.

[10] 浙江省生态环境厅. 浙江省近岸海域环境功能区划（修编）[Z]. 2024.
Department of Ecology and Environment of Zhejiang Province. Environmental functional zoning of Zhejiang coastal waters (revised)[Z]. 2024.

[11] KOPF A，BICAK M，KOTTMANN R，et al. The ocean sampling day consortium[J]. GigaScience，2015，4：27.

[12] SER-GIACOMI E，ZINGER L，MALVIYA S，et al. Ubiquitous abundance distribution of non-dominant plankton across the global ocean[J]. Nature Ecology & Evolution，2018，2(8)：1243-1249.

[13] 王彩霞. 渤海海域微生物群落结构的时空变化及其对环境压力的响应[D]. 烟台：中国科学院大学（中国科学院烟台海岸带研究所），2018.
WANG Caixia. Spatial and temporal variation of microbial community structure in the Bohai Sea and its response to environmental pressure[D]. Yantai：Yantai Institute of Coastal Zone Research，Chinese Academy of Sciences，2018.

[14] HUANG Hailong，XU Qing，GIBSON K，et al. Molecular characterization of harmful algal blooms in the Bohai Sea using metabarcoding analysis[J]. Harmful Algae，2021，106：102066.

[15] 吴悦妮，冯凯，厉舒祯，等. 16S/18S/ITS 扩增子高通量测序引物的生物信息学评估和改进[J]. 微生物学通报，2020，47(9)：2897-2912.
WU Yueni，FENG Kai，LI Shuzhen，et al. In-silico evaluation and improvement on 16S/18S/ITS primers for amplicon high-throughput sequencing[J]. Microbiology China，2020，47(9)：2897-2912.

[16] BAI S J，HUANG L P，SU J Q，et al. Algicidal effects of a novel marine actinomycete on the toxic dinoflagellate alexandrium tamarense[J]. Current Microbiology，2011，62(6)：1774-1781.

[17] JIA Jiyu，ZHANG Jiangzhou，LI Yizan，et al. Land use intensity constrains the positive relationship between soil microbial diversity and multifunctionality[J]. Plant and Soil，2024，503(1)：141-154.

[18] BRÅTE J，LOGARES R，BERNEY C，et al. Freshwater Perkinsea and marine-freshwater colonizations revealed by pyrosequencing and phylogeny of environmental rDNA[J]. The ISME Journal，2010，4(9)：1144-1153.

[19] DAI Tianjiao，SU Zhiguo，ZENG Yufei，et al. Wastewater treatment plant effluent discharge decreases bacterial community

diversity and network complexity in urbanized coastal sediment[J]. Environmental Pollution, 2023, 322: 121122.

[20] 胡晗静. 中国重要河口原核和真核微生物群落构建过程及其共现关系研究[D]. 宁波：宁波大学，2020.
HU Hanjing. Community assembly processes and co-occurrence patterns of planktonic prokaryotes and microeukaryotes in the important estuaries of China[D]. Ningbo: Ningbo University, 2020.

[21] XU Jinxin, WANG Yu, LIU Lu, et al. Biogeography and dynamics of prokaryotic and microeukaryotic community assembly across 2600 km in the coastal and shelf ecosystems of the China Seas[J]. Science of the Total Environment, 2024, 948: 174883.

[22] 徐奎栋. 海洋微型底栖生物的多样性与地理分布[J]. 生物多样性，2011，19(6)：661-675.
XU Kuidong. Biodiversity and biogeography of marine microbenthos: progress and prospect[J]. Biodiversity Science, 2011, 19(6): 661-675.

[23] JIANG Zhibing, ZHU Xuyu, GAO Yu, et al. Spatio-temporal distribution of net-collected phytoplankton community and its response to marine exploitation in Xiangshan Bay[J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2013, 31(4): 762-773.

[24] 虞嘉玥，姜亚洲，孙鹏，等. 象山港海域不同生境细菌群落结构与多样性[J]. 生态学杂志，2021，40(9)：2842-2849.
YU Jiayue, JIANG Yazhou, SUN Peng, et al. Bacterial community structure and diversity in different habitats of Xiangshan Bay[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(9): 2842-2849.

[25] HOLLINGSWORTH A L, JONES D O B, YOUNG C R. Spatial variability of abyssal nitrifying microbes in the north-eastern clarion-clipperton zone[J]. Frontiers in Marine Science, 2021, 8: 663420.

[26] QIN Wei, ZHENG Yue, ZHAO Feng, et al. Alternative strategies of nutrient acquisition and energy conservation map to the biogeography of marine ammonia-oxidizing Archaea[J]. The ISME Journal, 2020, 14(10): 2595-2609.

[27] TRIPP H J. The unique metabolism of SAR11 aquatic bacteria[J]. Journal of Microbiology, 2013, 51(2): 147-153.

[28] GIOVANNONI S J. SAR11 bacteria: the most abundant plankton in the oceans[J]. Annual Review of Marine Science, 2017, 9: 231-255.

[29] HARO-MORENO J M, RODRIGUEZ-VALERA F, ROSSELLI R, et al. Ecogenomics of the SAR11 clade[J]. Environmental Microbiology, 2020, 22(5): 1748-1763.

[30] 宣丽霞，戴文芳，郁维娜，等. 有机污染物对杭州湾海域浮游细菌群落的影响[J]. 环境科学，2018，39(8)：3640-3648.
XUAN Lixia, DAI Wenfang, YU Weina, et al. Effects of organic pollutants on the bacterioplankton community in Hangzhou Bay[J]. Environmental Science, 2018, 39(8): 3640-3648.

[31] FERDOUS Z, MUKTADIR A K M. A review: potentiality of zooplankton as bioindicator[J]. American Journal of Applied Sciences, 2009, 6(10): 1815-1819.

[32] ABO-TALEB H, ASHOUR M, EL-SHAFEI A, et al. Biodiversity of Calanoida Copepoda in different habitats of the north-western red sea (hurghada shelf)[J]. Water, 2020, 12(3): 656.

[33] KOBARI T, STEINBERG D K, UEDA A, et al. Impacts of ontogenetically migrating copepods on downward carbon flux in the western subarctic Pacific Ocean[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2008, 55(14/15): 1648-1660.

[34] YAMAGUCHI A, MATSUNO K, HOMMA T. Spatial changes in the vertical distribution of calanoid copepods down to great depths in the North Pacific[J]. Zoological Studies, 2015, 54(1): 13.

[35] EL-SEREHY H A, ABDEL-RAHMAN N S. Distribution patterns of planktonic copepods crustaceans in the coral reefs and sandy areas along the Gulf of Aqaba, Red Sea, Egypt[J]. Egyptian Journal of Biology, 2004, 6: 126-135.