

# 北仑河口红树林沉积物微生物在潮间带的分布状况

熊小飞<sup>1</sup>, 王欣<sup>2</sup>, 周浩郎<sup>2</sup>, 吴鹏<sup>1</sup>

(1. 国家海洋局南海环境监测中心, 广东 广州 510300; 2. 广西红树林研究中心, 广西 北海 536000)

**摘要:**以 16S rRNA 基因为分子标记, 通过高通量测序方法分析了广西北仑河口高、中和低 3 个潮间带中红树林沉积物微生物群落结构。结果表明: 北仑河口潮间带红树林沉积物中微生物多样性丰富, 微生物 Shannon 指数变化范围在 10.2 ~ 10.4 之间。潮间带红树林微生物优势类群为 *Proteobacteria*, *Chloroflexi*, *Bacteroidetes*, *Planctomycetes* 和 *Acidobacteria*。OTUs 的维恩图表明 3 个潮间带中红树林微生物组成相似性较高。然而, 热图和三相图分析发现潮间带的微生物种属特异性具有差异。高通量测序还发现北仑河口红树林中存在一些微生物参与有机物污染物降解和碳氮等元素循环。

**关键词:**红树林; 潮间带; 沉积物; 微生物群落; 高通量测序

中图分类号: P736; Q178.53

文献标识码: A

文章编号: 1007-6336(2018)01-0101-06

## The distribution of mangrove bacteria in intertidal surface sediments of the Beilun estuary

XIONG Xiao-fei<sup>1</sup>, WANG Xin<sup>2</sup>, ZHOU Hao-lang<sup>2</sup>, WU Peng<sup>1</sup>

(1. South China Sea Environmental Monitoring Center, State Oceanic Administration, Guangzhou 510300, China; 2. Guangxi Mangrove Research Center, Beihai 536000, China)

**Abstract:** The mangrove bacterial composition in three intertidal zones (low, mid, high) of Beilun estuary, China was investigated by high throughput DNA pyrosequencing of the 16S rRNA gene. The results demonstrated that bacterial communities in mangrove sediments of Beilun estuary were highly diverse. Shannon index of microbial diversity from the different intertidal zones ranged from 10.2 to 10.4. Phylogenetic analysis showed that bacterial communities from mangrove sediments were dominated by *Proteobacteria*, followed by *Chloroflexi*, *Bacteroidetes*, *Planctomycetes* and *Acidobacteria*. Venn diagram of OTUs distribution suggested that bacterial composition from the different intertidal zones displayed a high similarity. However, heat map and ternary plot demonstrated that each intertidal zone was inhabited by species dominant bacterial groups. Pyrosequencing also indicated that some potential bacteria from mangrove played an important role in organic pollutant transformation and biogeochemical transformation.

**Key words:** mangrove; the intertidal zones; sediment; bacterial community; pyrosequencing

红树林是以红树植物为主体的常绿灌木或乔木组成的潮滩湿地木本植物群落; 分布于热带或亚热带潮间带, 其对维持生物多样性、净化环境、固岸护堤和平衡河口生态系统起重要作用<sup>[1-2]</sup>。

红树林由于处于海洋、陆地和大气的动态交界面, 遭受海水周期性浸淹, 造就了红树林的结构与功能上具有既不同于陆地生态系统, 也不同于海洋生态系统的特性, 是海滩上特有的森林类型。正

收稿日期: 2017-05-06, 修订日期: 2017-08-02

基金项目: 国家海洋局近岸海域生态环境重点实验室基金资助项目(201608); 广西红树林保护与利用重点实验室开放基金课题(GKLMC-201501); 广东省自然科学基金项目(2014A030310495); 国家海洋局南海分局海洋科学技术局长基金资助项目(1516)

作者简介: 熊小飞(1980-), 男, 湖北赤壁人, 硕士, 主要研究方向为海洋环境监测和研究, E-mail: xiongxiaofei124@126.com

是红树林这种独特的生境结构,使其成为世界上最高生产力的生态系统之一,并与珊瑚礁、盐沼、上升流生态系统被认为是生产力水平最高的四大海洋生态系统<sup>[3-5]</sup>。

潮间带受潮汐的周期性影响,造成该区域中盐度和营养盐等的高度差异性<sup>[6]</sup>。潮间带生物分布亦具有一定的空间异质性,王宝强等<sup>[7]</sup>发现洋山港潮间带中大型底栖生物的分布与潮区及潮位高度具有相关性,不同潮间带的底栖生物种类有所不同。红树植物在潮间带亦有明显的分带现象<sup>[8]</sup>。微生物作为生态系统不可或缺的组成部分,在推动红树林生态系统物质循环和能量流动过程中发挥重要作用。细菌是红树林沉积物微生物最主要类群,其次为真菌;细菌和真菌能共占微生物资源总数的 91%,但细菌的生物量要远高于真菌<sup>[9]</sup>。此外,随着对红树林沉积物微生物的不断挖掘,发现红树生态系统中存在功能丰富和种类众多的固氮菌、溶磷菌、硫酸盐还原菌、光合厌氧菌和甲烷细菌等<sup>[5]</sup>。已有研究表明,红树植物种类能影响潮间带沉积物中微生物群落分布<sup>[10-11]</sup>。然而,目前关于北仑河口不同潮间带中红树林沉积物微生物的分布规律还有待深入分析,不同潮间带红树林中的功能微生物群落还需进一步探讨。

本研究通过高通量测序方法探讨了北仑河口红树林沉积物微生物在潮间带的分布差异,同时分析了红树林沉积物微生物的功能类群,为阐明红树林微生物分布规律和探究红树林潮间带沉积物中微生物发挥的生态功能提供基础数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域和样品采集

于 2015 年 8 月在广西北仑河口保护区的石角沿近岸红树林分布,采集了高潮带、中潮带和低潮带的表层沉积物(站位分布见图 1)。每个潮区分别采集 3 处沉积物,然后将各潮间带样品分别混合后,装入无菌的封口袋后,置于 -20℃ 冷冻保存。

### 1.2 宏基因组 DNA 提取与 PCR 扩增

取 1.0 g 采集的沉积物按照 PowerSoil® DNA Isolation Kit 试剂盒(MOBIO, USA)操作方法提取沉积物宏基因组 DNA;然后,以提取的沉积物宏基因组 DNA 为模板,针对微生物 16S rRNA 基因

(V4 ~ V5 区)采用引物 515F(5'-GTGCCAG-CAGCCGCGTAA\3')和引物 907R(5'-CCGT-CAATTCCTTTGAGTTT-3')进行 PCR 扩增<sup>[12]</sup>。

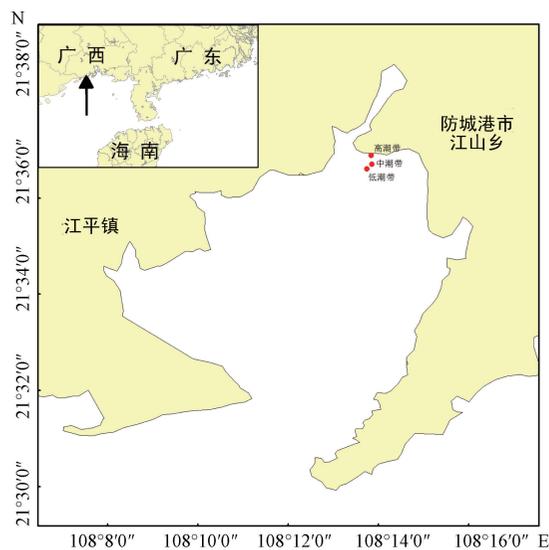


图 1 表层沉积物采样站位分布

Fig. 1 Distribution of sampling location of surface sediments

### 1.3 高通量测序数据分析

PCR 扩增产物经建库检测,将合格的文库在 IlluminaHiSeq 平台进行高通量测序。样品下机测序序列截去 Barcode 和引物序列后,使用 FLASH<sup>[13]</sup>对样品中的 Reads 进行拼接,得到原始 Tags 数据(Raw Tags);拼接得到的 Raw Tags 经过严格的过滤处理<sup>[14]</sup>得到高质量的 Tags 数据(Clean Tags)。Clean Tags 按照 Qiime<sup>[15]</sup>的 Tags 质量控制流程进行筛选后,进一步进行去除嵌合体序列([http://www.drive5.com/usearch/manual/chimera\\_formation.html](http://www.drive5.com/usearch/manual/chimera_formation.html))的处理,最后将得到的 Tags 序列通过 UCHIME Algorithm([http://www.drive5.com/usearch/manual/uchime\\_algo.html](http://www.drive5.com/usearch/manual/uchime_algo.html))<sup>[16]</sup>与数据库 Gold database([http://drive5.com/uchime/uchime\\_download.html](http://drive5.com/uchime/uchime_download.html))去除其中的嵌合体序列<sup>[17]</sup>,得到最终的 Effective Tags。

Effective Tags 利用 Uparse<sup>[18]</sup>在 97% 水平上进行操作分类单元(Operational taxonomic unit, OTU)聚类分析。选取代表性 OTUs 序列,用 RDP Classifier 方法与 GreenGene 数据库(<http://greengenes.lbl.gov/cgi-bin/nph-index.cgi>)<sup>[19]</sup>进行物种系统进化注释分析。各样品的 Shannon 指数和覆盖度(Coverage)使用 Qiime 软件<sup>[15]</sup>计算。使用 R 软件(Version 2.15.3)进行 Heatmap 图分析。将

各样品中 OTUs (>10 sequences) 通过 Origin 2015 软件进行三相图分析潮间带中微生物群落组成。

## 2 结果与讨论

### 2.1 测序结果

红树林高、中和低 3 个潮间带沉积物中微生物通过 IlluminaHiSeq 高通量测序分别获得 61663 ~ 79081 条原始 Tags 以及 52197 ~ 68687 条有效 Tags; 各样品文库间的序列有效率均较高。3 个文库间的覆盖度超过 95%, 这表明测序数量深度亦已足够(表 1)。各样品的 OTUs 数量变化范围

表 1 红树林潮间带沉积物中微生物测序信息与多样性分析

Tab. 1 Sequencing information and diversity estimates for sediment bacteria in the intertidal zones from mangrove ecosystem

样品	原始 Tags	有效 Tags	序列有效率	覆盖度	OTUs	Shannon 指数
高潮带	61663	53572	87%	98%	4630	10.4
中潮带	79081	69976	88%	97%	5020	10.3
低潮带	62928	55642	88%	98%	4598	10.2

### 2.2 微生物类群组成分析

从门的分类水平上潮间带红树林沉积物微生物有 5 大类主要类群, 分别为变形菌门 (*Proteobacteria*)、绿弯菌门 (*Chloroflexi*)、拟杆菌门 (*Bacteroidetes*)、浮霉菌门 (*Planctomycetes*) 和酸杆菌门 (*Acidobacteria*), 该 5 类群微生物占到相应样品总类群的 80.0% 以上(图 2)。同时, 隶属于古菌 (Archaea) 的广古菌门 (*Euryarchaeota*) 和泉古菌门 (*Crenarchaeota*) 也在各样品中有所发现, 但其相对丰度均较低。其中, 各样品中 *Proteobacteria* 的相对丰度最高, 变化范围在 53.6% ~ 58.8%。以此同时, 在 *Proteobacteria* 中, 各样品以 *Deltaproteobacteria* (27.4% ~ 32.2%) 居多, 其次为 *Gammaproteobacteria* (16.9% ~ 22.6%), 而 *Alphaproteobacteria* (4.2% ~ 4.4%) 和 *Betaproteobacteria* (1.0% ~ 2.1%) 相对较少(图 2)。

然而, 通过高通量测序方法发现不同地区红树林沉积物中的微生物组成有所差别。香港米埔红树林沉积物中微生物主要类群为 *Proteobacteria*, *Planctomycetes*, *Chloroflexi*, *Acidobacteria* 和 *Firmicutes* [20]。深圳福田红树林沉积物中的微生物主要类群为 *Chloroflexi*, *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Bacteroidetes* 和 *Planctomycetes* [23]。巴西圣保罗红树林区沉积物中微生物主要类群为 *Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes*, *Actinobacteria* 和 *Chlo-*

在 4598 ~ 5020 之间, 中潮带的样品中的 OTUs 数量相对最高。3 个潮间带微生物 Shannon 指数均较高, 但变化范围较小。Jiang 等 [20] 通过 Illumina 高通量测序发现在香港米埔红树林沉积物中微生物 Shannon 指数约为 7.4。Basak 等 [21] 通过 454 高通量测序发现在印度 Sundarbans 红树林沉积物中微生物 Shannon 指数变化范围在 5.9 ~ 8.1 之间。Loganathchetti 等 [22] 的研究表明红树植物 *Avicennia marina* 根际的微生物 Shannon 指数变化范围 5.0 ~ 6.0 之间。因此, 相比而言, 北仑河口红树林中微生物多样性较高。

*roflexi* [24]。印度 Sundarbans 红树林沉积物中微生物主要类群为 *Proteobacteria*, *Acidobacteria*, *Bacteroidetes*, *Planctomycetes* 和 *Actinobacteria* [21]。

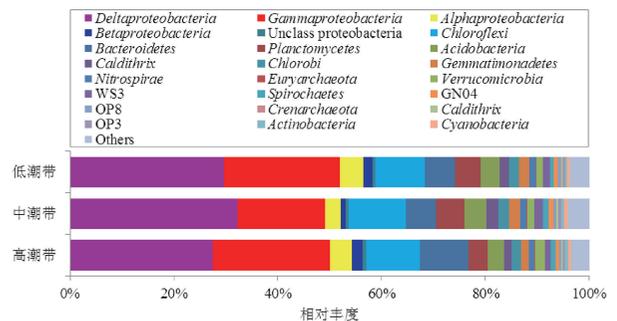


图 2 门和 *Proteobacteria* 纲分类水平下的细菌类群丰度分析

Fig. 2 Relative abundance of the dominant bacterial phyla and proteobacterial classes identified through pyrosequencing

将 3 个潮间带样品进行 OTU 韦恩图分析发现, 高、中、低 3 个潮带的微生物总 OTUs 数分别为 4630 个、5020 个和 4598 个; 其中, 有 2665 个 OTUs 在该 3 个潮带均有出现。3 个站点共有的 OTUs (2665 个) 占高、中、低 3 个潮带中总 OTUs 的比例分别达到 57.6%、53.1% 和 58.0% (图 3)。高、中、低 3 个潮带各自特有的 OTUs 数量分别为 943 个、940 个和 700 个, 其分别占相应样品总 OTUs 的比例为 20.4%、18.7% 和 15.2% (图 3)。可见, 北仑河口红树林不同潮间带沉积物中

的微生物组成具有一定的相似性。

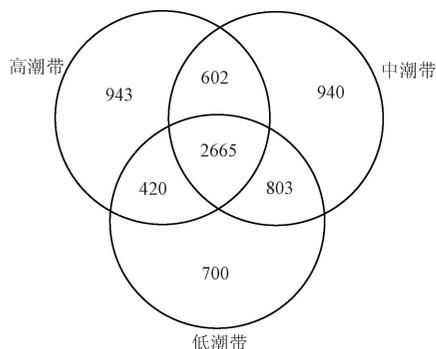


图 3 红树林潮间带微生物组成的韦恩图

Fig. 3 Venn diagram of bacterial composition in the intertidal zones from mangrove ecosystem

### 2.3 潮间带微生物的种属特异性

根据所有样品微生物在属水平的物种注释及相对丰度信息,选取相对丰度排名前 30 属的微生物,根据其在每个样品中的相对丰度信息,从物种和样品两个层面进行聚类,绘制成热图。根据热图结果表明,不同潮间带间红树林沉积物中存在相对优势菌群(图 4)。比较分析结果发现,高潮带中相对优势菌群有: *Nitrospira*, *Fluviicola*, *Desulfocapsa*, *Arcobacter*, *Marinomonas*, *Dechloromonas*, *Vibrio*, *Desulfobulbus*, *Bacteriovorax* 和 *Sulfurimonas*; 中潮带的相对优势菌群为: *Desulfococcus*, LCP-26, *Lutimonas* 和 *Fusibacter*; 低潮带的相对优势菌群为: *Flavobacterium*, *Plesiocystis*, *Robiginitalea*, *Nitrospina* 和 HTCC。在上述微生物中,部分微生物种群具有特定生理生态特性: *Nitrospira* 是参与硝化作用的重要微生物类群<sup>[25]</sup>; *Arcobacter* 是人体和动物的致病菌<sup>[26]</sup>; *Desulfococcus* 则是硫酸盐还原菌中主要类群之一<sup>[6]</sup>; *Flavobacterium* 是水体鱼类的病原菌<sup>[27]</sup>。此外,还发现一些分类和功能有待确定的微生物种类如 LCP-26 和 HTCC 等。因此,红树林潮间带沉积物中的微生物资源还有待进一步挖掘。

通过三相图分析表明各潮间带具有特定的优势 OTUs (图 5)。高潮带具有的优势 OTUs 为 OTUs(58, 79, 124, 153, 184, 538 和 1382), 中潮带的优势 OTUs 为 OTUs(11, 918), 低潮带的优势 OTUs 为 OTUs(49, 113, 166 和 342)(图 5)。将 3 个潮间带中特定的优势 OTUs 通过 NCBI 的 BLAST 功能进行分析发现,这些 OTUs 序列与海洋近岸水体、河口和红树林等生境中的非可培养

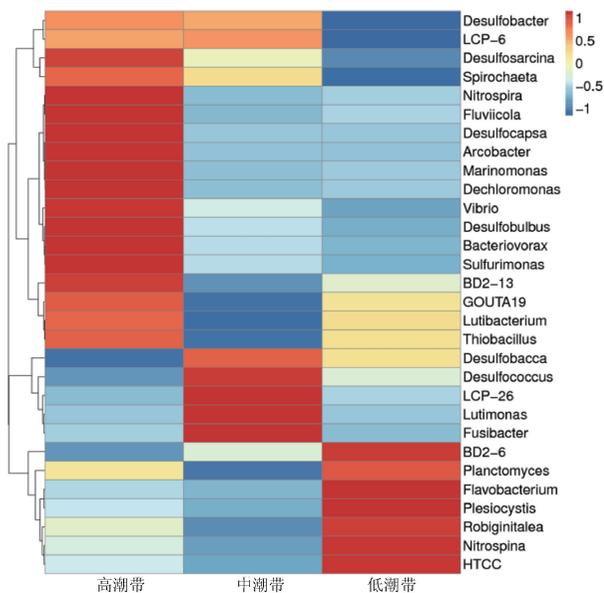


图 4 热图分析潮间带沉积物中前 30 属微生物组成

Fig. 4 Heat map showing bacterial composition (top 30 Genus) in the intertidal zones

细菌序列相似,并且相似度值在 94% ~ 100% 之间。此外,部分相似菌在有机物污染物转化(OTUs 166 和 184)和碳氮等元素循环(OTUs 49, 124 和 1382)中发挥重要作用。

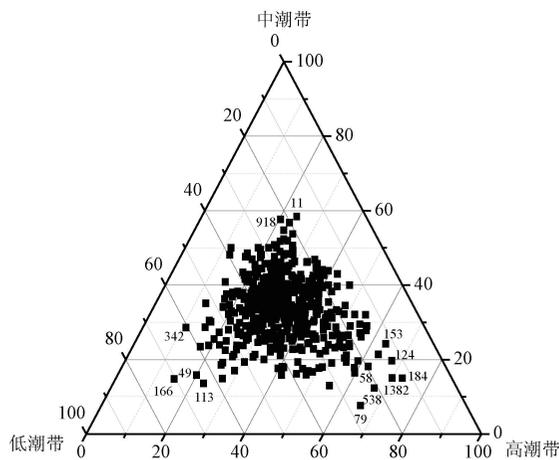


图 5 三相图分析潮间带微生物的 OTUs (≥ 10 reads) 组成

Fig. 5 Ternary plots showing the ratios of the OTUs (≥ 10 reads) about bacteria in the intertidal zones

高、中和低 3 个潮间带存在微生物种属特异性差异。高潮带中微生物特异性种属种类相对较多,其次为低潮带,而中潮带最少(图 4 和图 5)。“边缘效应”可能是造成这一现象的重要影响因素,高潮带与陆地相对距离较近,而低潮带更靠近海洋。有研究表明盐度是影响河口微生物分布的

关键因素。Liu 等<sup>[28]</sup>分析发现九龙江的微生物群落主要盐度、磷酸盐和氮浓度影响。Hou 等<sup>[29]</sup>对长江口沉积物厌氧氨氧化细菌的研究发现随盐度递增的变化,其优势类群从“*Candidatus Brocadia*”转变到“*Candidatus Scalindua*”,且在高盐度环境中只有“*Candidatus Scalindua*”存在;盐度是影响长江口区厌氧氨氧化菌分布的最主要因素。而且,

中潮带中的 OTUs(11 和 918)的相似序列来源均为红树林沉积物(表 2),这表明红树林区可能存在特定的微生物种群。红树林独特的生境的必然会造就独特而丰富的微生物种类<sup>[30]</sup>。Gomes 等<sup>[31]</sup>研究表明红树根际微生物受红树植物种类(*Avicennia chaueriana* 和 *Laguncularia racemosa*)选择的影响,具有“植物-微生物”的种属特异性。

表 2 BLAST 序列比对分析潮间带红树林沉积物中特定 OTUs

Tab. 2 Taxonomic assignment of partial OTUs obtained from the intertidal zones and their closely related sequence identified using BLAST research

OTUs	生境来源	最相似序列信息及登录号	相似度	相似序列的来源与功能特性
58	高潮带	uncultured <i>Bacteroidetes</i> bacterium (GQ979660)	97%	河口表层沉积物
79	高潮带	Uncultured bacterium (KP262609)	99%	海洋近岸水体
124	高潮带	Uncultured bacterium (LT548922)	99%	海洋无脊椎动物的共生菌/氮固定
153	高潮带	<i>Gaetbulibacter</i> sp. M13 (HM535638)	100%	红树林沉积物
184	高潮带	Uncultured <i>Gammaproteobacterium</i> (DQ421681)	97%	海洋近岸海水/转化溶解态有机物
538	高潮带	Uncultured bacterium (JX405567)	99%	湛江湾海水
1382	高潮带	Uncultured <i>Cytophagales</i> bacterium (KC009968)	97%	法国 Guiana 近岸/CO <sub>2</sub> 固定
11	中潮带	Uncultured bacterium (KR921098)	100%	巴西 <i>Rhizophora mangle</i> 红树根际
918	中潮带	Uncultured bacterium (FJ665220)	94%	印度红树林沉积物
49	低潮带	<i>Thiobacter</i> sp. SL-1 (HMI45961)	97%	火山温泉/硫化物氧化
113	低潮带	Uncultured <i>Gammaproteobacterium</i> (GU230323)	97%	海洋近岸水体
166	低潮带	Uncultured <i>Gammaproteobacterium</i> (JQ278937)	96%	地下水/转化脂肪烃污染物
342	低潮带	Uncultured <i>Rhodospirillales</i> bacterium (KF463799)	99%	海洋近岸沉积物

### 3 结 论

(1)北仑河口高、中和低 3 个潮间带红树林中微生物多样性较高,该 3 个潮间带微生物 Shannon 指数变化范围在 10.2 ~ 10.4 之间。

(2)不同地区红树林沉积物中的微生物组成有所差别。北仑河口红树林沉积物中微生物的 5 大类主要类群,分别为变形菌门(*Proteobacteria*)、绿弯菌门(*Chloroflexi*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、浮霉菌门(*Planctomycetes*)和酸杆菌门(*Acidobacteria*)。

(3)北仑河口不同潮间带红树林沉积物中存在微生物种属特异性差异。高潮带中微生物特异性种属种类相对较多,其次为低潮带,而中潮带最少。潮间带的生境环境变化可能是造成上述现象的重要原因。

### 参考文献:

[1] 张乔民,隋淑珍. 中国红树林湿地资源及其保护[J]. 自然资

源学报,2001,16(1):28-36.

- [2] 段舜山,徐景亮. 红树林湿地在海岸生态系统维护中的功能[J]. 生态科学,2004,23(4):351-355.
- [3] 林 鹏. 中国红树林生态系[M]. 北京:科学出版社,1997.
- [4] 林 鹏,张宜辉,杨志伟. 厦门海岸红树林的保护与生态恢复[J]. 厦门大学学报:自然科学版,2005,44(S):1-6.
- [5] HOLGUIN G, VAZQUEZ P, BASHAN Y. The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems; an overview[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2001, 33(4):265-278.
- [6] THATOI H, BEHERA B C, MISHRA R R, et al. Biodiversity and biotechnological potential of microorganisms from mangrove ecosystems; a review[J]. *Annals of Microbiology*, 2013, 63(1):1-19.
- [7] 王宝强,薛俊增,庄 骅,等. 洋山港潮间带大型底栖动物群落结构及多样性[J]. 生态学报,2011,31(20):5865-5874.
- [8] 叶 勇,曹长青. 潮间带红树林分带的影响因素[J]. 生态学杂志,2008,27(4):615-618.
- [9] ALONGI D M. Bacterial productivity and microbial biomass in tropical mangrove sediments[J]. *Microbial Ecology*, 1988, 15(1):59-79.
- [10] LI M, HONG Y G, CAO H L, et al. Mangrove trees affect the

- community structure and distribution of anammox bacteria at an anthropogenic-polluted mangrove in the Pearl River Delta reflected by 16S rRNA and hydrazine oxidoreductase (HZO) encoding gene analyses [J]. *Ecotoxicology*, 2011, 20 (8): 1780-1790.
- [11] WU P, XIONG X F, XU Z Z, et al. Bacterial communities in the rhizospheres of three mangrove tree species from Beilun Estuary, China [J]. *PLoS One*, 2016, 11(10): e0164082.
- [12] PEIFFER J A, SPOR A, KOREN O, et al. Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions [J]. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(16): 6548-6553.
- [13] MAGOČ T, SALZBERG S L. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies [J]. *Bioinformatics*, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [14] BOKULICH N A, SUBRAMANIAN S, FAITH J J, et al. Quality-filtering vastly improves diversity estimates from Illumina amplicon sequencing [J]. *Nature Methods*, 2013, 10(1): 57-59.
- [15] CAPORASO J G, KUCZYNSKI J, STOMBAUGH J, et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data [J]. *Nature Methods*, 2010, 7(5): 335-336.
- [16] EDGAR R C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads [J]. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996-998.
- [17] HAAS B J, GEVERS D, EARL A M, et al. Chimeric 16SrRNA sequence formation and detection in Sanger and 454-pyrosequenced PCR amplicons [J]. *Genome Research*, 2011, 21(3): 494-504.
- [18] EDGAR R C, HAAS B J, CLEMENTE J C, et al. UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection [J]. *Bioinformatics*, 2011, 27(16): 2194-2200.
- [19] DESANTIS T Z, HUGENHOLTZ P, LARSEN N, et al. Greengenes, a chimera-checked 16S rRNA gene database and workbench compatible with ARB [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(7): 5069-5072.
- [20] JIANG X T, PENG X, DENG G H, et al. Illumina sequencing of 16S rRNA tag revealed spatial variations of bacterial communities in a mangrove wetland [J]. *Microbial Ecology*, 2013, 66(1): 96-104.
- [21] BASAK P, MAJUMDER N S, NAG S, et al. Spatiotemporal analysis of bacterial diversity in sediments of Sundarbans using paralogous 16S rRNA gene tag sequencing [J]. *Microbial Ecology*, 2015, 69(3): 500-511.
- [22] LOGANATHACHETTI D S, SADAIAPPAN B, POOSAKKANNU A, et al. Pyrosequencing-based seasonal observation of prokaryotic diversity in pneumatophore-associated soil of *Avicennia marina* [J]. *Current Microbiology*, 2016, 72(1): 68-74.
- [23] ZHANG S P, LIAO S A, YU X Y, et al. Microbial diversity of mangrove sediment in Shenzhen Bay and gene cloning, characterization of an isolated phytase-producing strain of SPC09 *B. cereus* [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, 99(12): 5339-5350.
- [24] ANDREOTE F D, JIMÉNEZ D J, CHAVES D, et al. The microbiome of Brazilian mangrove sediments as revealed by metagenomics [J]. *PLoS One*, 2012, 7(6): e38600.
- [25] DAIMS H, LEBEDEVA E V, PJEVAC P, et al. Complete nitrification by *Nitrospira* bacteria [J]. *Nature*, 2015, 528(7583): 504-509.
- [26] MILLER W G, PARKER C T, RUBENFIELD M, et al. The complete genome sequence and analysis of the Epsilonproteobacterium *Arcobacter butzleri* [J]. *PLoS One*, 2007, 2(12): e1358.
- [27] BERNARDET J F, SEGERS P, VANCANNEYT M, et al. *Cutting agordian knot: Emended classification and description of the Genus Flavobacterium, emended description of the Family Flavobacteriaceae, and proposal of Flavobacterium hydatis nom. nov. (Basionym, Cytophaga aquatilis Strohl and Tait 1978)* [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 1996, 46(1): 128-148.
- [28] LIU L M, YANG J, ZHANG Y Y. Genetic diversity patterns of microbial communities in a subtropical riverine ecosystem (Jiulong River, southeast China) [J]. *Hydrobiologia*, 2011, 678(1): 113-125.
- [29] HOU L J, ZHENG Y L, LIU M, et al. Anaerobic ammonium oxidation (anammox) bacterial diversity, abundance, and activity in marsh sediments of the Yangtze Estuary [J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2013, 118(3): 1237-1246.
- [30] 曹启民, 郑康振, 陈耿, 等. 红树林生态系统微生物学研究进展 [J]. *生态环境*, 2008, 17(2): 938-845.
- [31] GOMES N C M, CLEARY D F R, PIRES A C C, et al. Assessing variation in bacterial composition between the rhizospheres of two mangrove tree species [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2014, 139: 40-45.