

广西北部湾海洋弧菌多样性研究进展

覃欣怡¹, 赵华显¹, 杨恕¹, 黄炯清², 廖能健³, 李晓丽², 姜宫凌侠⁴, 李楠^{1,4*}

(1. 南宁师范大学北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室, 地理与海洋研究院, 广西南宁 530001)

(2. 鲁东大学农学院, 山东烟台 264025) (3. 桂林理工大学环境科学与工程学院, 广西桂林 541004)

(4. 广东海洋大学近海海洋变化与灾害预警实验室, 广东省高等学校陆架及远海气候、资源与环境重点实验室, 海洋与气象学院, 广东湛江 524088)

摘要: 海洋弧菌在生物地球化学循环中发挥重要作用, 但部分致病性海洋弧菌可危害人类健康和造成水产养殖业重大经济损失。近年来, 广西北部湾海洋弧菌多样性研究取得了众多科研成果。然而, 关于广西北部湾海洋弧菌多样性系统总结的报道仍较为缺乏。为了更好地了解广西北部湾海洋弧菌物种组成、群落分布特点及其驱动机制, 该文从广西北部湾海洋弧菌群落结构特征、环境驱动因子、群落构建机制等方面对广西北部湾海洋弧菌多样性研究进行综述。结果表明, 广西北部湾海洋弧菌多样性在不同海域和季节存在显著差异, 其主要驱动因子为总溶解氮、溶解性无机氮、总溶解磷等营养盐。广西北部湾海洋弧菌群落构建过程由随机过程主导。此外, 该研究对广西北部湾海洋弧菌多样性研究前景进行了展望, 以期对致病性海洋弧菌防控提供新思路, 并为海洋弧菌生态功能多样性研究及生物资源高值化利用提供理论参考。

关键词: 海洋弧菌; 16S rRNA 基因; 多样性; 构建机制; 广西北部湾

文章编号: 1673-9078(2024)01-325-331

DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2024.1.1522

Research Progress of Marine *Vibrio* Diversity in Beibu Gulf of Guangxi

QIN Xinyi¹, ZHAO Huaxian¹, YANG Shu¹, HUANG Jiongqing², LIAO Nengjian³, LI Xiaoli²,
JIANG Gonglingxia⁴, LI Nan^{1,4*}

(1.Key Laboratory of Environment Change and Resources Use in Beibu Gulf, Ministry of Education, Nanning Normal University, Nanning 530001, China)(2.School of Agriculture, Ludong University, Yantai 264025, China)

(3.College of Environmental Science and Engineering, Guilin University of Technology, Guilin 541004, China)

(4.Laboratory for Coastal Ocean Variation and Disaster Prediction, College of Ocean and Meteorology; Key Laboratory of Climate, Resources and Environment in Continental Shelf Sea and Deep Sea of Department of Education of Guangdong Province, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China)

Abstract: Marine *Vibrio* plays a key role in the biogeochemical cycle, and certain pathogenic marine *Vibrios* can threaten human health and cause economic loss in the aquaculture industry. In recent years, a lot of achievements have been made in studying the diversity of marine *Vibrio* in Guangxi Beibu Gulf, though there are still few reports that systematically summarize them. To better understand the species composition, communities distribution characteristics and driving

引文格式:

覃欣怡,赵华显,杨恕,等.广西北部湾海洋弧菌多样性研究进展[J].现代食品科技,2024,40(1):325-331.

QIN Xinyi, ZHAO Huaxian, YANG Shu, et al. Research progress of marine *Vibrio* diversity in Beibu Gulf of Guangxi [J]. Modern Food Science and Technology, 2024, 40(1): 325-331.

收稿日期: 2022-11-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(41966005); 广西自然科学基金项目(2021JJB150087); 南宁师范大学北部湾环境变化与资源利用教育部重点实验室开放基金(NNNU-KLOP-X1914)

作者简介: 覃欣怡(1999-), 女, 在读硕士研究生, 研究方向: 海洋微生物分子生态, E-mail: xyqin0804@163.com

通讯作者: 李楠(1981-), 男, 博士, 教授, 研究方向: 海洋功能微生物多样性, E-mail: nli0417@163.com

mechanism of the marine *Vibrio* in the Beibu Gulf of Guangxi, this paper reviewed the research on the diversity of marine *Vibrio* in the Beibu Gulf of Guangxi based on the community structural characteristics, major environmental driving factors, and the community assembly mechanism. The results showed that the marine *Vibrio* diversity in Guangxi Beibu Gulf varies with sea area and season, with the main driving factors being nutrients such as total dissolved nitrogen, dissolved inorganic nitrogen, and total dissolved phosphorus. The community assembly process of the *Vibrio* community in Guangxi Beibu Gulf was dominated by random processes. In addition, this review provides an outlook for future studies on marine *Vibrio* diversity in Guangxi Beibu Gulf, aiming to provide new ideas for the prevention and control of pathogenic marine *Vibrio* outbreaks, and provide a theoretical reference for the research on the ecological function diversity of marine *Vibrios* and the high-value utilization of biological resources.

Key words: marine *Vibrio*; 16S rRNA gene; diversity; assembly mechanisms; Guangxi Beibu Gulf

弧菌 (*Vibrio*) 隶属 γ -变形菌纲 (Gammaproteobacteria), 是一类菌体短小、呈弯曲或逗点状、兼性厌氧及化能异养的革兰氏阴性细菌, 可在硫代硫酸盐-柠檬酸盐-胆盐-蔗糖 (Thiosulfate Citrate Bile Salts Sucrose Agar Culture Medium, TCBS) 弧菌分离培养基上生长^[1-3]。

弧菌在沿海地区, 包括河口、海湾, 以及沉积物和海洋动物体内普遍存在^[4], 其种群动态与季节变化、物理化学特性及生物因素多种因素密切相关。例如, Siboni 等^[5]研究揭示了悉尼港河口不同季节海洋弧菌群落组成的变化主要是由温度、盐度和亚硝酸盐驱动。Singleton 等^[6]发现霍乱弧菌 (*V. Cholerae*) 的生存和生长会受到盐度和有机养分浓度的影响。徐伟等^[7,8]研究了东山湾海洋弧菌群落结构的时空分布特征, 结果发现东山湾海洋弧菌多样性主要由温度、溶解氧、硝酸盐和亚硝酸盐驱动。深入探讨海洋弧菌多样性与环境因子之间的响应机制, 有利于阐明海洋弧菌群落的生态效应。

大量研究表明, 海洋弧菌广泛参与海洋生态系统元素循环, 并发挥重要作用。例如, 海洋弧菌通过胞外水解酶 (包括几丁质酶、琼脂酶、海带多糖酶和淀粉酶等) 降解多糖等复杂有机物的方式参与海洋中的有机碳循环^[9]。此外, Li 等^[10]发现海洋弧菌属 (*Vibrio* sp. Y1-5) 可以通过去除硝酸盐和铵盐来实现氮的固定。还有相关研究发现少数海洋弧菌具有发光特性。例如, 海洋费氏弧菌 (*V. fischeri*) 的发光程度与生物毒性浓度呈线性负相关关系^[11], 可以应用于生物毒性检测。除了降解多糖、固氮及发光能力外, 以霍乱弧菌、创伤弧菌 (*V. vulnificus*)、副溶血弧菌 (*V. parahaemolyticus*)、溶藻弧菌 (*V. alginolyticus*) 为主的部分海洋弧菌还具有致病性, 不仅会对水产养殖业造成危害, 也可通过食物

链威胁人类健康^[12-15]。海洋弧菌群落结构及其多样性研究, 对海洋弧菌资源高值化利用和致病性海洋弧菌爆发预警具有重要意义。

广西北部湾位于我国沿海西南端, 总面积约 20 000 km², 平均水深约 45 m, 有多条河流汇入, 营养物质通过河流汇入广西北部湾海域河口地区^[16,17], 使广西北部湾成为了生物富集的区域。广西北部湾海洋弧菌多样性研究, 对揭示海洋弧菌种群的生态功能和致病性海洋弧菌爆发灾害预警机制至关重要。本文根据相关研究结果, 从群落结构特征、环境驱动因子、群落构建机制等方面综述了广西北部湾海洋弧菌多样性的研究进展。

1 广西北部湾可培养海洋弧菌多样性

近年来, 噬菌体 (*Bacteriophage*)^[18]、蛭弧菌 (*Bdellovibrio and Like Organisms*, BALOs) 等^[19]微生物菌剂已应用于海洋弧菌病害防治。为了研究海洋弧菌毒力因子及致病机理, 人们仍需从海洋环境中分离培养海洋弧菌^[20-23]。因此, 可培养海洋弧菌的分类鉴定仍是研究热点之一。基于细菌表型的分类学已不适用于现代的细菌分类鉴定的需要^[24]。近年来, 随着分子生态学技术迅速发展, 核酸杂交分析技术^[25]、DNA 序列分析^[26]、聚合酶链式反应 (Polymerase Chain Reaction, PCR) 等^[27]研究方法, 已应用于广西北部湾海洋弧菌分离鉴定。广西疾病与控制中心李秀桂等^[28]采用酶触实验方法从广西北部湾海域的牡蛎样本中检测出高丰度的创伤弧菌。韦强等^[29]采用随机扩增多态性 DNA 标记 (Random Amplified Polymorphic DNA, RAPD) 技术, 对广西北部湾部分海产品中分离获得的 24 株副溶血弧菌进行基因分型研究, 结果发现广西北部湾副溶血弧菌种群间具有较高的遗传多样性。广西科学院余

庆等^[30]通过 16S rRNA 基因测序对 4 株病原菌株进行分离鉴定, 根据其表型特征、分子生物学特征和进化关系, 判定 4 株病原菌株均为溶藻弧菌。南宁师范大学唐金利等^[31]基于 *toxR* 基因对广西北部湾茅尾海副溶血弧菌进行致病性分析, 结果表明, 致病性副溶血弧菌的检出率为 18.3%。Wang 等^[32]基于 16S rRNA 基因测序技术, 在广西北部湾钦州湾检测出哈维氏弧菌 (*V. harveyi*) 和沙蚕弧菌 (*V. nereis*)。2019 年, 陈博文等^[33]于广西北部湾钦州、防城港、北海等沿海地区采集海水、海沙和红树林根际泥土样本, 分离获得需钠弧菌 (*V. natriegens*)。Chen 等^[34]从广西北部湾茅尾海、钦州湾和北部湾外湾采集海水和生物样本, 共分离

得到 1 037 株弧菌菌株, 鉴定出 18 种海洋弧菌。据文献报道^[3,28-31,34], 已知的弧菌包括 8 个属, 共计 160 余种。目前, 在广西北部湾共发现可培养海洋弧菌共 40 种, 主要来源于表层海水、沉积物等 (图 1, 表 1)。其中, 表层海水中的海洋弧菌物种最多, 溶藻弧菌、副溶血弧菌和创伤弧菌则主要来源于牡蛎样品。此外, 也有研究发现, 从广西北部湾收集的菌株中, 存在与已知海洋弧菌序列相似性低于 97% 的菌株, 表明广西北部湾海域可能存在着新的弧菌物种^[1,3]。因此, 加大可培养海洋弧菌分类鉴定的研究力度, 对进一步了解广西北部湾海洋弧菌多样性和揭示海洋弧菌致病机理至关重要。

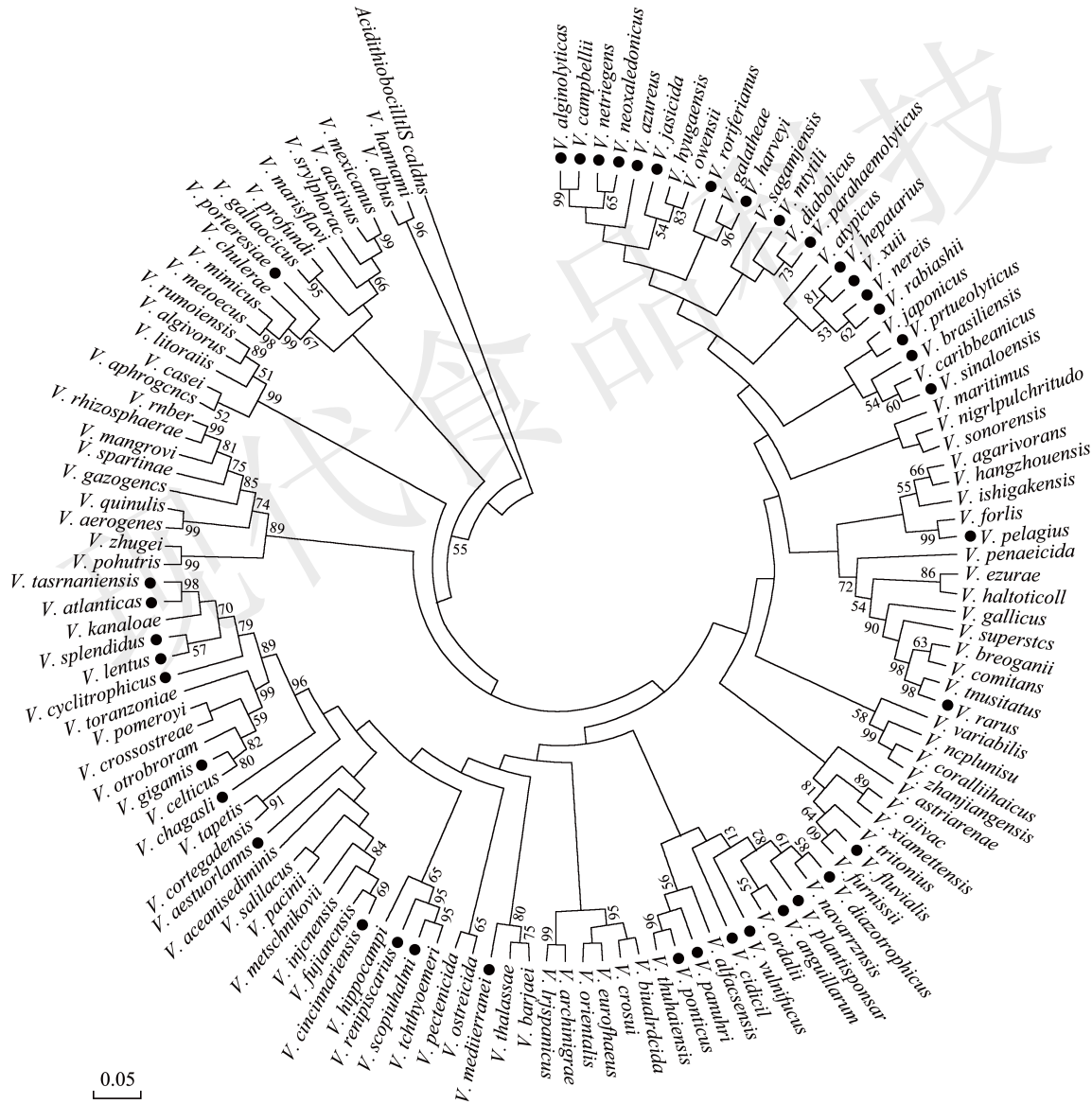


图 1 基于邻接法的可培养弧菌 16S rRNA 基因序列系统发育树

Fig.1 Phylogenetic tree of marine culturable *Vibrio* 16S rRNA gene sequences based on neighbor-joining criterion

注: 圆形实心点标记: 广西北部湾已发现的可培养海洋弧菌。

表 1 广西北部湾已发现的可培养海洋弧菌

Table 1 Marine cultivable *Vibrio* found in Guangxi Beibu Gulf.

序号	拉丁学名	中文译名	来源
1	<i>V. atlanticus</i> ^[1,3]	大西洋弧菌	海水
2	<i>V. anguillarum</i> ^[1,3]	鳃弧菌	-
3	<i>V. aestuarianus</i> ^[1,3]	河口弧菌	-
4	<i>V. alginolyticus</i> ^[1,30]	溶藻弧菌	海水、贝壳、鱼类、沉积物、牡蛎
5	<i>V. azureus</i> ^[1,3]	远青弧菌	海水
6	<i>V. brasiliensis</i> ^[1,3]	巴西弧菌	海水
7	<i>V. cyslitrophicus</i> ^[1,3]	食环芳弧菌	海水
8	<i>V. campbellii</i> ^[1,3]	坎贝氏弧菌	海水
9	<i>V. cincinnatiensis</i> ^[1,3]	辛辛那提弧菌	-
10	<i>V. chagasii</i> ^[1,3]	查格斯氏弧菌	-
11	<i>V. cidicii</i> ^[1,3]	-	-
12	<i>V. diazotrophicus</i> ^[1,3]	双氮养弧菌	-
13	<i>V. fluvialis</i> ^[1,3]	河弧菌	-
14	<i>V. gigantis</i> ^[1,3]	长牡蛎弧菌	-
15	<i>V. harveyi</i> ^[1,3,32]	哈维氏弧菌	海水
16	<i>V. hepatarius</i> ^[1,3]	肝弧菌	-
17	<i>V. jasicida</i> ^[1,3]	杀龙虾弧菌	-
18	<i>V. lentus</i> ^[1,3]	缓慢弧菌	-
19	<i>V. mediterranei</i> ^[1,3]	地中海弧菌	海水
20	<i>V. mytili</i> ^[1,3]	贻贝弧菌	-
21	<i>V. natriegens</i> ^[1,3,33]	需钠弧菌	海水、鱼类、沉积物
22	<i>V. nereis</i> ^[1,3,32]	沙蚕弧菌	-
23	<i>V. neocaledonicus</i> ^[1,3]	新喀里多尼亚弧菌	海水
24	<i>V. pelagius</i> ^[1,3]	海弧菌	海水
25	<i>V. parahaemolyticus</i> ^[1,3,29,31]	副溶血弧菌	海水、贝壳、鱼类、沉积物、牡蛎
26	<i>V. proteolyticus</i> ^[1,3]	解蛋白弧菌	-
27	<i>V. porteresiae</i> ^[1,3]	水稻弧菌	-
28	<i>V. ponticus</i> ^[1,3]	黑海弧菌	-
29	<i>V. plantisponsor</i> ^[1,3]	植物根弧菌	-
30	<i>V. panuliri</i> ^[1,3]	龙虾弧菌	-
31	<i>V. rotiferianus</i> ^[1,3]	轮虫弧菌	海水
32	<i>V. renipiscarius</i> ^[1,3]	鱼肾弧菌	-
33	<i>V. splendidus</i> ^[1,3]	灿烂弧菌	海水
34	<i>V. shilonii</i> ^[1,3]	施罗氏弧菌	海水
35	<i>V. sinaloensis</i> ^[1,3]	锡那罗州弧菌	海水
36	<i>V. scophthalmi</i> ^[1,3]	大菱鲆弧菌	-
37	<i>V. tubiashii</i> ^[1,3]	塔氏弧菌亚种	海水
38	<i>V. tasmaniensis</i> ^[1,3]	塔斯马尼亚弧菌	海水
39	<i>V. xuii</i> ^[1,3]	徐氏弧菌	-
40	<i>V. vulnificus</i> ^[1,3,28]	创伤弧菌	牡蛎

2 广西北部湾海洋弧菌群落结构

细菌在不利环境条件下,如高温^[35]、高盐^[36]、缺氧^[37]等,可进入“活的非可培养(Viable But Nonculturable, VBNC)”状态^[38,39]。在这种状态下,细菌能保持代谢活性,但不可在培养基上培养或增殖^[40]。据研究报道,海洋弧菌在一定环境胁迫条件下,也可进入VBNC状态^[41]。迄今为止,已发现的可进入VBNC状态的细菌有80余种,其中海洋弧菌约20种^[42],约占1/4。在广西北部湾已发现的海洋弧菌中,可进入VBNC状态的有9种,分别为鳗弧菌(*V. anguillarum*)、溶藻弧菌、坎贝氏弧菌(*V. campbellii*)^[3,38]、辛辛那提弧菌(*V. cincinnatiensis*)^[43]、哈维氏弧菌、需钠弧菌、解蛋白弧菌(*V. proteolyticus*)、创伤弧菌和副溶血弧菌^[3,38]。传统的纯培养方法难以检测到VBNC状态下的海洋弧菌,所以海洋弧菌多样性研究也因此受到了限制。

随着现代生物技术的快速发展,目前,高通量测序技术因其检测速度快、通量高等优点^[44],已被广泛应用于海洋弧菌多样性研究。近期,也有学者采用弧菌16S rRNA基因特异性引物,结合高通量测序方法对广西北部湾海洋弧菌群落结构组成及多样性展开研究^[1,3,34,45],结果揭示广西北部湾海洋弧菌多样性在不同海域和季节存在显著差异,营养盐为主要驱动因子。

2.1 广西北部湾海洋弧菌群落组成与多样性

陈星等^[34]从广西北部湾茅尾海采集不同季度表层海水样品,采用弧菌16S rRNA基因特异性引物,应用高通量测序方法对海洋弧菌群落结构组成进行研究。结果表明,茅尾海海洋弧菌群落结构存在显著的季节性差异。其中,夏季海洋弧菌的 α 多样性显著高于其他季节。河弧菌(*V. fluvialis*)、长牡蛎弧菌(*V. gigantis*)、河口弧菌(*V. aestuarianus*)、需钠弧菌、植物根弧菌(*V. planttisponsor*)、解蛋白弧菌与副溶血弧菌是茅尾海海域的优势类群^[34]。 β 多样性分析表明,夏季海洋弧菌群落结构与其他季节存在较大差异。李楠等^[45]于茅尾海、钦州湾、钦州外湾、广西北部湾外海、防城湾、雷州半岛、北海市近岸海域、涠洲岛附近八个海域共42个站点采集126个样本,利用弧菌16S rRNA基因特异性引物和高通量测序方法,研究了广西北部湾高度富营养化、中度富营养化和寡营养盐海域的海洋弧菌

多样性。结果表明海洋弧菌在高度富营养化海域(茅尾海海域)多样性最高,而在寡营养盐海域(远岸海域)多样性最低且不同海域的弧菌群落结构呈现极显著差异^[45]。此外,海神弧菌(*V. neptunius*)、坎贝氏弧菌和托兰佐氏弧菌(*V. toranzoniae*)丰度最高,分别占弧菌群落组成的34.21%、22.02%和7.77%^[45]。上述研究从群落水平上对广西北部湾海洋弧菌群落特征进行研究,也有学者针对广西北部湾海域单个海洋弧菌种分布特征展开研究。李秀桂等^[28]采用最大或然数法(Most Probable Number, MPN)检测广西北部湾海域牡蛎中创伤弧菌的污染水平,发现创伤弧菌的检出率具有显著的季节性差异,其中夏季的检出率最高。对广西北部湾海洋弧菌群落结构特征的研究,有利于揭示海洋弧菌对环境变化的响应机制。

2.2 广西北部湾海洋弧菌群落结构关键控制因子

以往研究表明,海洋弧菌的分布受温度、盐度及氮、磷等营养元素调控^[46-48]。2020年,南宁师范大学李楠等^[45]研究了广西北部湾海洋弧菌多样性对海洋富营养化的响应机制,发现海洋富营养化显著改变海洋弧菌群落的 α 和 β 多样性。铵盐、硝酸盐和可溶磷分别是影响高度富营养化、中度富营养化和寡营养盐海域海洋弧菌群落结构的关键因子。陈星等^[1]对广西北部湾茅尾海海洋弧菌群落结构季节性变化进行了研究,结果发现温度、盐度、总溶解氮、溶解性无机氮和总溶解磷是影响广西北部湾茅尾海海洋弧菌群落结构组成的主要影响因子。通过方差分解分析(Variance Partitioning Analysis, VPA),发现营养盐(总溶解氮、溶解性无机氮、总溶解磷等)是影响茅尾海海洋弧菌群落结构变化的主要因素^[1]。这可能是由于广西北部湾海域长期受到来自人类生产活动的扰动,众多河流(如钦江、茅岭江等)将大量营养物质汇集于此,加剧了水体的富营养程度,从而对海洋弧菌群落结构与多样性产生显著影响。因此,笔者认为,深入了解广西北部湾海洋弧菌与环境因子之间的响应机制,可为进一步揭示海洋弧菌群落的生态功能多样性提供重要线索。

3 广西北部湾海洋弧菌群落构建机制

群落构建(Community Assembly)过程是生态学研究热点之一。群落构建是确定性过程

(Deterministic Processes) 和随机过程 (Stochastic Processes) 共同作用的结果^[49]。确定性过程主要强调了物种间相互作用以及温度、盐度、pH 值等环境条件对群落结构产生的影响；而随机过程着重于出生、死亡等随机事件对群落结构造成的影响。目前，广西北部湾海洋弧菌群落的构建机制也取得了相关研究进展。Li 等^[45]于广西北部湾不同营养水平海域采集海水样品，对海洋弧菌群落构建过程进行研究。研究结果表明，广西北部湾海洋弧菌群落构建机制由随机过程主导，最主要的过程为生态漂移 (Ecology Drift)。在高度富营养化样本组中，均质扩散 (Homogenizing Dispersal) 占主导地位，但在中度富营养化和寡营养化样本组中，生态漂移是最主要的过程。通过广西北部湾海洋弧菌群落构建机制的研究，可以进一步揭示海洋弧菌多样性及其生态功能，对广西北部湾海域生态预警和生物资源高值化利用具有重要意义。

4 结论与展望

海洋弧菌是广西北部湾海洋细菌优势类群，开展海洋弧菌多样性研究对揭示海洋弧菌与地球生物化学循环过程的耦合机制及预防致病性海洋弧菌爆发具有重要意义。大量研究表明，北部湾海洋弧菌多样性较为丰富。在广西北部湾海域，共检测出了 40 种可培养海洋弧菌。广西北部湾海洋弧菌多样性在不同海域和季节存在显著差异。营养盐是广西北部湾海洋弧菌群落结构的主要驱动因子。广西北部湾海洋弧菌群落构建过程由随机过程主导。

海洋弧菌生态学研究仍在不断发展，海洋弧菌的分离鉴定技术也在不断更新。结合多组学研究手段，阐明广西北部湾海域不同生境中的海洋弧菌群落结构与多样性及其与元素循环过程之间的耦合机制，是未来北部湾海洋弧菌多样性研究的重要方向之一，这将为该海域渔业健康发展以及生物资源高值化利用提供科学依据。

参考文献

- [1] 陈星. 北部湾海洋弧菌多样性及其群落结构研究[D]. 南宁: 广西大学, 2021.
- [2] 陈星, 唐金利, 姜宫凌侠, 等. 海洋弧菌鉴定与分类相关功能基因研究进展[J]. 广东海洋大学学报, 2020, 40(1): 116-125.
- [3] CHEN X, DU H, CHEN S, et al. Patterns and drivers of *Vibrio* isolates phylogenetic diversity in the Beibu Gulf, China [J]. Journal of Microbiology, 2020, 58(12): 998-1009.
- [4] 谢文阳, 邱秀慧. 海洋弧菌多样性[J]. 世界科技研究与发展, 2005, 27(2): 34-41.
- [5] SIBONI N, BALARAJU V, CARNEY R, et al. Spatiotemporal dynamics of *Vibrio* spp. within the Sydney Harbour estuary [J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 460(7), 1-15.
- [6] SINGLETON F L, ATTWELL R W, JANGI M S, et al. Influence of salinity and organic nutrient concentration on survival and growth of *Vibrio cholerae* in aquatic microcosms [J]. Applied and Environmental Microbiology, 1982, 43(5): 1080-1085.
- [7] XU W, GONG L, YANG S, et al. Spatiotemporal dynamics of *Vibrio* communities and abundance in Dongshan Bay, South of China [J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 575287-575300.
- [8] XU W, LIN W, WANG Z, et al. Disentangling the abundance and structure of *Vibrio* communities in a semi-enclosed Bay with mariculture (Dongshan Bay, Southern China) [J]. Computational and Structural Biotechnology Journal, 2021, 19: 4381-4393.
- [9] ZHANG X, LIN H, WANG X, et al. Significance of *Vibrio* species in the marine organic carbon cycle: A review [J]. Science China Earth Sciences, 2018, 61(10): 1357-1368.
- [10] LI Y, WANG Y, FU L, et al. Aerobic-heterotrophic nitrogen removal through nitrate reduction and ammonium assimilation by marine bacterium *Vibrio* sp. Y1-5 [J]. Bioresource Technology, 2017, 230: 103-111.
- [11] 方宏达, 董燕红, 袁茵, 等. 海洋发光弧菌生长和发光条件的研究[J]. 海洋通报, 2007, 26(4): 66-70.
- [12] COLWELL R R, SPIRA W M. The ecology of *Vibrio cholerae* [M]. Cholera Springer, 1992: 107-127.
- [13] CHIANG S R, CHUANG Y C. *Vibrio vulnificus* infection: clinical manifestations, pathogenesis, and antimicrobial therapy [J]. Journal of Microbiology, Immunology, and Infectio, 2003, 36(2): 81-88.
- [14] BONNINJM, COPIN S, LE BC, et al. *Vibrio* species involved in seafood-borne outbreaks (*Vibrio cholerae*, *V. parahaemolyticus* and *V. vulnificus*): review of microbiological versus recent molecular detection methods in seafood products [J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2019, 59(4): 597-610.
- [15] SU Y C, LIU C. *Vibrio parahaemolyticus*: a concern of seafood safety [J]. Food Microbiology, 2007, 24(6): 549-558.
- [16] 李俊龙, 郑丙辉, 张铃松, 等. 中国主要河口海湾富营养化特征及差异分析[J]. 中国环境科学, 2016, 36(2): 506-516.
- [17] 姜宁. 广西北部湾海域赤潮演变趋势分析及其防控思路[J]. 海洋开发与管理, 2019, 36(11): 82-85.
- [18] 陈静, 祁露, 郑雅露, 等. 致病性弧菌及其噬菌体防治研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2020, 11(24): 9288-9294.
- [19] 李亚晨, 包永明, 吕建发, 等. 海洋水产动物弧菌病的生物防治[J]. 水产科学, 2004, 23(2): 35-38.

- [20] MACHADO H, GRAM L. The *fur* gene as a new phylogenetic marker for *Vibrionaceae* species identification [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2015, 81(8): 2745-2752.
- [21] HOSSAIN M T, KIM Y-O, KONG I-S. Multiplex PCR for the detection and differentiation of *Vibrio parahaemolyticus* strains using the *groEL*, *tdh* and *trh* genes [J]. Molecular and Cellular Probes, 2013, 27(5-6): 171-175.
- [22] NHUNG P H, SHAH M M, OHKUSU K, et al. The *dnaJ* gene as a novel phylogenetic marker for identification of *Vibrio* species [J]. Systematic and Applied Microbiology, 2007, 30(4): 309-315.
- [23] BAI Y, YANG D, WANG J, et al. Phylogenetic diversity of culturable bacteria from alpine permafrost in the Tianshan Mountains, northwestern China [J]. Research in Microbiology, 2006, 157(8): 741-751.
- [24] 张晓华,林禾雨,孙浩.弧菌科分类学研究进展[J].中国海洋大学学报(自然科学版),2018,48(8):43-56.
- [25] ABRAMSON R D, MYERS T W. Nucleic acid amplification technologies [J]. Current Opinion in Biotechnology, 1993, 4(1): 41-47.
- [26] JAY E, BAMBARA R, PADMANABHAN R, et al. DNA sequence analysis: a general, simple and rapid method for sequencing large oligodeoxyribonucleotide fragments by mapping [J]. Nucleic Acids Research, 1974, 1(3): 331-354.
- [27] SMITH C J, OSBORN A M. Advantages and limitations of quantitative PCR (Q-PCR)-based approaches in microbial ecology [J]. FEMS Microbiology Ecology, 2009, 67(1): 6-20.
- [28] 李秀桂,蒋震羚,黄彦,等.广西北部湾海域产牡蛎中创伤弧菌污染监测调查[J].中国卫生检验杂志, 2010,20(4):872-873.
- [29] 韦强,李毅财.我国北部湾部分海产品中副溶血弧菌的基因分型研究[J].现代农业科技,2014,11:273-274.
- [30] 余庆,李菲,王一兵,等.广西北部湾大宗海水养殖鱼类卵形鲳鲹感染溶藻弧菌及其致病性研究[J].广西科学, 2018,25(1):68-73.
- [31] 唐金利,李晓丽,陈星,等.北部湾茅尾海副溶血性弧菌的分离鉴定与致病性分析[J].现代食品科技,2020,36(7):75-87.
- [32] WANG R, LI B, ZHANG L, et al. Antibiotic resistance in bacterial communities of the oyster *Crassostrea rivularis* from different salinity zones in Qinzhou Bay, Beibu Gulf, China [J]. Elem Sci Anth, 2021, 9(1): 00095.
- [33] 陈博文,成鑫花,廖秋妮,等.广西北部湾近海产胞外多糖细菌多样性及其抗氧化活性分析[J].南方农业学报, 2019,50(10):2335-2342.
- [34] CHEN X, ZHAO H, JIANG G L X, et al. Responses of free-living *Vibrio* community to seasonal environmental variation in a Subtropical Inland Bay [J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 610974-610987.
- [35] 张含,王冰倩,杜逸晨,等.高温胁迫诱导水稻白叶枯病菌在病叶中进入存活但不可培养状态的研究[J].南京农业大学学报,2022,3:521-528.
- [36] GIRARD L, PEUCHET S, SERVAIS P, et al. Spatiotemporal dynamics of total viable *Vibrio* spp. in a NW Mediterranean coastal area [J]. Microbes and Environments, 2017, ME17028: 210-218.
- [37] KVICH L, FRITZ B, CRONE S, et al. Oxygen restriction generates difficult-to-culture *P. aeruginosa* [J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 1992-2007.
- [38] OLIVER J D. The viable but nonculturable state in bacteria [J]. Journal of Microbiology (Seoul, Korea), 2005, 43(spc1): 93-100.
- [39] OLIVER J D. Recent findings on the viable but nonculturable state in pathogenic bacteria [J]. FEMS Microbiology Reviews, 2010, 34(4): 415-425.
- [40] DING T, LIAO X, DENG Y, et al. Viable But Nonculturable Bacteria [M]. Stress Responses of Foodborne Pathogens. Springer. 2022: 401-431.
- [41] 张晓华,林禾雨,王晓磊,等.弧菌在海洋有机碳循环中的重要作用[J].中国科学:地球科学,2018,48(12):1527-1539.
- [42] 张晓华,钟浩辉,陈吉祥.细菌活的非可培养状态研究进展[J].中国海洋大学学报(自然科学版),2020,50(9):153-160.
- [43] ZHONG L, CHEN J, ZHANG X H, et al. Entry of *Vibrio cincinnatiensis* into viable but nonculturable state and its resuscitation [J]. Letters in Applied Microbiology, 2009, 48(2): 247-252.
- [44] REUTER JASON A, SPACEK D V, SNYDER MICHAEL P. High-throughput sequencing technologies [J]. Molecular Cell, 2015, 58(4): 586-597.
- [45] LI N, DONG K, JIANG G, et al. Stochastic processes dominate marine free-living *Vibrio* community assembly in a subtropical gulf [J]. FEMS Microbiology Ecology, 2020, 96(11): fiae198.
- [46] CECCARELLI D, COLWELL R R. *Vibrio* ecology, pathogenesis, and evolution [J]. Frontiers in Microbiology, 2014, 256(5): 1-2.
- [47] BOER S I, HEINEMEYER E A, LUDEN K, et al. Temporal and spatial distribution patterns of potentially pathogenic *Vibrio* spp. at recreational beaches of the German north sea [J]. Microb Ecol, 2013, 65(4): 1052-1067.
- [48] 陈明霞,李和阳,李刚,等.深圳海域弧菌种类组成、数量分布及其与环境因子的关系研究[J].海洋学报(中文版), 2010,32(5):117-126.
- [49] STEGEN J C, LIN X, KONOPKA A E, et al. Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities [J]. The ISME Journal, 2012, 6(9): 1653-1664.