

Wang Y Q, Zhang J Q, Wang Z K, *et al.* Characteristics of structure and functions of crab gut microbiota in intertidal zone from the Yellow River Delta [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2026, 50(3): 032608. [王永琪, 张佳琦, 王志康, 等. 黄河三角洲潮间带螃蟹肠道菌群结构及功能的特征分析 [J]. 水生生物学报, 2026, 50(3): 032608.]

黄河三角洲潮间带螃蟹肠道菌群结构及功能的特征分析

王永琪 张佳琦 王志康 杨继松 王雪宏 管博 任中华 何洋

(鲁东大学滨海生态高等研究院, 烟台 264025)

摘要: 为探究潮滩生境差异对螃蟹肠道菌群结构和功能的影响, 本研究采用16S rRNA高通量测序技术, 对比分析了黄河三角洲低、中和高潮滩的螃蟹肠道菌群的多样性、组成、互作网络及潜在功能。结果发现: (1) 螃蟹肠道菌群多样性显著差异, 高潮滩的物种多样性(Shannon指数)最高, 低潮滩的物种丰富度(Chao1指数)最高; (2) 肠道优势菌群组成及丰度差异明显, LEfSe分析显示变形菌门(42.70%)和放线菌门(12.21%)为高潮滩标志类群, 厚壁菌门(57.64%)、拟杆菌门(13.28%)和脱硫杆菌门(4.23%)为低潮滩标志类群; (3) 共现网络拓扑结构明显不同, 高潮滩网络呈现出低连通性和弱模块化特征, 其平均度(2.43)、图密度(0.028)、模块系数(0.22)及关键节点数量(10个OTUs)等均显著低于中、低潮滩; (4) PICRUST2功能预测显示, 肠道菌群功能特征分化明显, 高潮滩菌群的碳氮代谢、膜运输及信号传导等功能显著富集, 其丰度明显高于中、低潮滩。综上, 本研究揭示了潮间带生境差异显著影响了螃蟹肠道菌群的结构、网络及功能, 这为深入解析黄河三角洲湿地大型底栖动物的生态适应机制提供了理论依据。

关键词: 潮间带; 螃蟹; 肠道菌群; 生境异质性; 黄河三角洲

中图分类号: Q938.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2026)03-032608-10

doi: 10.3724/1000-3207.2025.2025.0241 **CSTR:** 32229.14.SSSWXB.2025.0241



螃蟹广泛栖息于盐沼、滩涂、红树林等潮间带生境中, 是滨海湿地的重要底栖生物^[1]。研究发现, 螃蟹通过掘穴、摄食凋落物和搬运沉积物等行为显著改变了潮间带土壤微地貌、营养分布和微生物群落组成, 影响了潮间带湿地的生态功能^[2, 3]。此外, 在滨海湿地食物网中, 螃蟹是连接底栖生物与上层消费者的营养级桥梁, 其种群动态直接影响湿地生态系统的能量传递及水鸟种群动态^[4]。由此可见, 螃蟹对滨海湿地的营养循环和生态健康十分重要。

已有研究证实, 底栖动物肠道内聚集着数量庞大、种类繁多的微生物类群^[5], 积极参与宿主免疫调节、营养吸收、能量代谢等生理活动, 显著影响了宿主生长发育^[6-8]。例如, 三疣梭子蟹的肠道菌

群多样性增加可显著改善宿主营养代谢、免疫调节及繁殖能力, 尤其促进了幼蟹卵巢发育^[9]。也有研究表明, 底栖动物的肠道菌群组成和功能与栖息环境和食源类型密切相关^[10, 11]。Chen等^[12]发现不同生境的中华绒螯蟹, 其核心肠道菌群(变形菌门、拟杆菌门和厚壁菌门等)组成与多样性存在显著差异。Brown等^[13]研究潮间带藤壶时也发现, 潮区温度差异是导致其触手和肠道微生物群落结构及功能分化重要因素。卢德胤等^[14]通过饲养实验证实, 饵料成分可显著影响螃蟹肠道菌群多样性和蜕壳周期。Offret等^[15]则分析了潮间带牡蛎和蛤蜊, 发现其消化道菌群差异与潮间带沉积物特性密切相关。这些研究揭示, 环境异质性与食源差异作为驱动底栖动物肠道菌群结构和功能分化的重要生

收稿日期: 2025-07-13; **修订日期:** 2025-10-24

基金项目: 山东省自然科学基金面上项目(ZR2023MD088); 山东省高校青年创新团队项目(2022KJ118); 国家自然科学基金——山东省联合基金项目(42271055和U2106214)资助 [Supported by the Fund for Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2023 MD088); Shandong Province Universities Youth Innovation Teams Project (2022KJ118); National Natural Science Foundation of China (42271055 and U2106214)]

作者简介: 王永琪(2000—), 男, 硕士研究生; 研究方向为滨海湿地生态评估。E-mail: yq1379326027@163.com

通信作者: 王志康(1987—), 男, 副教授, 硕士研究生导师, 博士; 研究方向为湿地生态修复。E-mail: wzkmicrobiome@ldu.edu.cn

态因子, 为解析底栖动物在异质生境的生理适应策略提供了关键切入点。

黄河三角洲滨海湿地是我国重要的湿地生态功能区, 其潮间带区域因周期性水文波动和植被群落分异形成了梯度显著的螃蟹栖息生境^[16]。肠道菌群作为宿主代谢与环境适应的关键功能单元, 其结构与功能特征直接关联螃蟹的生态适应策略及在潮间带物质循环中的作用, 但目前关于潮间带生境差异对螃蟹肠道菌群结构组成和功能特征的影响尚未形成系统认知。因此, 本研究以黄河三角洲国家级自然保护区内水文-植被梯度显著的潮间带为研究区域, 通过16S rRNA高通量测序技术比较和分析低、中和高潮滩的螃蟹肠道菌群结构分异及潜在功能, 旨在为揭示螃蟹应对潮间带生境变化的适应策略提供基础数据参考。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况与样品采集

黄河三角洲国家级自然保护区是我国暖温带保存较为完整的滨海湿地, 孕育了丰富的动植物多样性^[17]。本研究所选潮间带内优势植被带状分布明显, 呈现出以怪柳(*Tamarix chinensis*)为优势植被的高潮滩(High tidal marsh, HM), 以盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)为主的中潮滩(Middle tidal marsh, MM), 以互花米草(*Spartina alterniflora*)为主的低潮滩(Low tidal marsh, LM; 图1)。实验分析表明, 潮间带不同潮区的沉积物理化性质也有明显差别。其中, 高潮滩沉积物电导率 $[(4.77 \pm 0.75) \text{ mS/cm}]$ 显著高于中潮滩 $[(3.30 \pm 0.19) \text{ mS/cm}]$ 和低潮滩 $[(3.53 \pm$

$0.12) \text{ mS/cm}]$, 而含水量则呈相反趋势。此外, 高、低潮滩沉积物的有机质、总氮和总磷含量均显著高于中潮滩, 尤其是低潮滩有机碳含量高达 $(10.79 \pm 0.45) \text{ g/kg}$, 为中潮滩的2.84倍。

本研究于2023年10月, 在低、中和高潮滩采用地笼捕获法开展螃蟹收集, 各潮滩生境以250 m间隔设置5个独立捕获点, 共设15个实验点。通过形态学鉴定(参照《中国海洋蟹类》中该物种头胸甲形状、额缘齿式等分类特征)发现, 所捕获螃蟹大部分为天津厚蟹(*Helice tientsinensis*), 这与史会剑等^[18]的研究相一致。各采样点随机挑选8只体型相近的成年天津厚蟹均为性成熟个体, 雌雄比例1:1; 头胸甲长 $\times$ 宽度为 $(2.31 \pm 0.20) \text{ cm} \times (3.4 \pm 0.33) \text{ cm}$, 体重 $(21.85 \pm 1.72) \text{ g}$, 用无菌水冲洗甲壳表面3次, 立即冰冻保存并带回实验室。在超净工作台内解剖分离完整肠道, 用无菌棉签轻拭肠道内容物, 将残留物转移至含RNA Later保护剂的无菌5 mL冻存管(每管合并同点位8份样本), 随后进行肠道微生物DNA提取。

1.2 DNA提取、扩增及高通量测序

采用DNeasy Power Soil Kit试剂盒提取螃蟹肠道菌群基因组, 选用16S rRNA基因V4—V5区通用引物515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGG-3')/907R (5'-CCGTCAATTCMTTTRAGTTT-3')进行PCR扩增, 反应程序: 95℃预变性5min; 95℃变性30s, 55℃退火30s, 72℃延伸1min, 共35个循环; 72℃延伸10min, 4℃保存。PCR产物经2%琼脂糖凝胶电泳检测后, 使用AxyPrep DNA凝胶回收试剂盒回收PCR产物。各样本PCR产物等摩尔混合, 委托上海

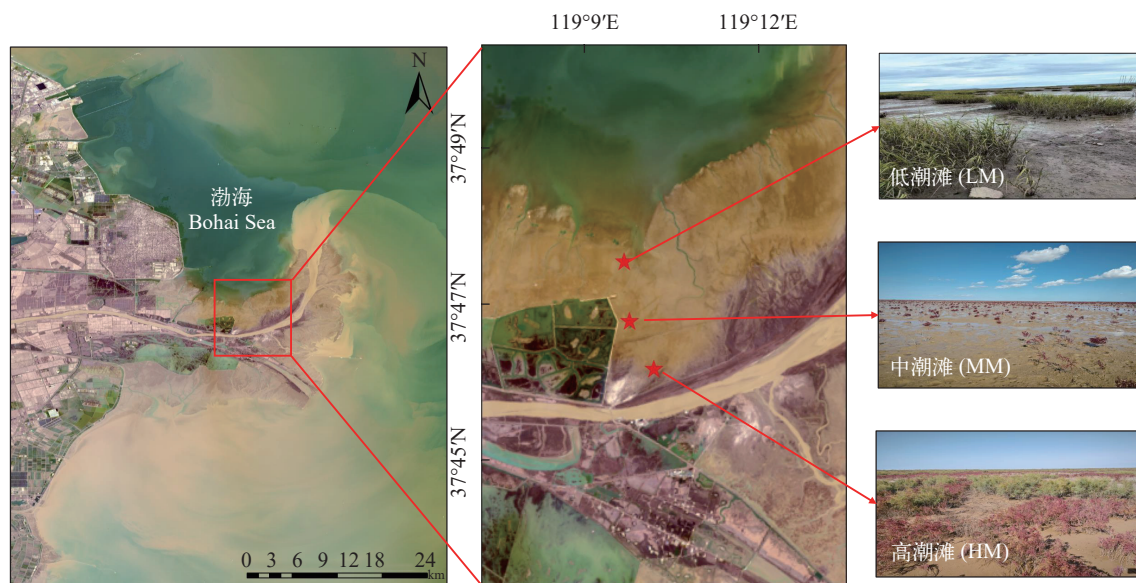


图1 研究地及采样区域

Fig. 1 Study site and sampling area

美吉生物科技有限公司采用Illumina MiSeq平台进行双端(PE 2×300 bp)高通量测序。原始测序数据经拼接、降噪、过滤等处理后,以97%的相似度阈值聚类生成OTUs数量表和丰度表。

1.3 高通量数据注释与分析

基于Silva 138数据库(<https://www.arb-silva.de/documentation/release-138/>),采用贪婪算法(Greedy algorithm)对OTUs依次进行序列聚类、比对和分类学注释(置信度阈值设为0.7)。按样本最小量抽平OTUs获取均一化数据,用于分析菌群的 α / β 多样性、物种组成、共现网络和功能预测等。使用R语言与SPSS 26软件完成后续数据分析,并采用ArcGIS 10.8、Origin 2021、Gephi和R等软件进行绘图。

α 和 β 多样性 利用R语言vegan包分析群落多样性。在 α 多样性分析中,采用Chao1指数评估肠道菌群的丰富度,Shannon指数衡量肠道菌群的多样性; β 多样性分析通过非度量多维尺度分析(NMDS)可视化各潮滩螃蟹肠道菌群的结构差异,并结合基于Bray-Curtis距离的Anosim分析验证组间群落的显著性。

菌群组成 通过维恩图展示各潮滩的螃蟹肠道菌群独有及共有OTUs;将门和属水平下平均相对丰度 $\geq 1\%$ 的物种定义为优势类群,用Kruskal-Wallis秩和检验分析各样本优势类群丰度差异显著性。采用LEfSe分析筛选组间显著差异的微生物类群(LDA >4),经ANCOM-BC校正(FDR <0.05)确定特征差异类群。

共现网络 利用R语言的igraph软件包构建共现网络,去除相对丰度 $<0.01\%$ 的OTUs,选择出现频率 $>60\%$ 、差异显著($P<0.05$)且绝对相关值 >0.6 的OTUs构建共现网络。共现网络采用Fruchterman-Reingold布局算法,并在交互式Gephi平台上进行可视化。

功能预测 基于PICRUSt2对OTUs进行功能注释并映射至KEGG数据库,通过Heatmap分析和可视化优势代谢通路,以揭示不同潮滩的螃蟹肠道菌群功能差异。

2 结果

2.1 不同潮滩生境下螃蟹肠道菌群多样性分析

基于16S rRNA高通量测序,本研究共获得1016383条有效序列(平均长度373 bp),经97%相似度聚类得到2948个OTUs,分属于45个门,128个纲,294个目,508个科,988个属及1593个种。通过Chao1指数和Shannon指数分别评估不同潮滩的螃蟹肠道菌群丰富度和多样性(图2a和2b)。结

果显示,低潮滩的肠道菌群Chao1指数(989.67 ± 149.05)明显大于中潮滩(334.03 ± 32.22)和高潮滩(408.31 ± 57.21 ; $P<0.05$),而低潮滩的Shannon指数(3.12 ± 0.35)则显著低于高潮滩(4.21 ± 0.63)但大于中潮滩(2.13 ± 0.21 ; $P<0.05$)。基于Bray-Curtis距离的NMDS分析显示,三个潮滩的螃蟹肠道菌群在二维排序空间中形成独立聚类($\text{Stress}=0.06<0.1$, $R^2=0.56$),且肠道菌群结构呈显著分离($P<0.01$; 图2c)。Anosim分析进一步证实,三个潮滩螃蟹肠道菌群的群落距离差异显著($P<0.05$; 图2d)。以上结果表明,不同潮滩生境的螃蟹肠道菌群的 α 多样性和 β 多样性均存在显著差异。

2.2 不同潮滩生境下螃蟹肠道菌群的物种组成特征分析

如图3a所示,门分类水平下,厚壁菌门(Firmicutes)和变形菌门(Proteobacteria)占比分别为59.54%和24.37%,合计占比超80%,是黄河三角洲潮间带螃蟹肠道菌群的核心优势类群,放线菌门(Actinobacteriota, 5.44%)、拟杆菌门(Bacteroidota, 4.60%)、浮霉菌门(Planctomycetota, 1.49%)、蓝藻菌门(Cyanobacteria, 1.21%)和脱硫杆菌门(Desulfobacterota, 1.07%)等占比均超过1%,为次要优势类群。维恩分析显示,潮间带的螃蟹肠道菌群共有OTUs为427个(占总OTUs的9.67%),而特有OTUs在高潮滩有528个、中潮滩有349个和低潮滩有555个,表明不同潮滩螃蟹肠道菌群的物种组成存在明显差异(图3b)。差异分析发现,高潮滩的变形菌门(42.70%)、放线菌门(12.21%)和蓝藻菌门(3.88%),中潮滩的厚壁菌门(74.68%),低潮滩的拟杆菌门(13.28%)和脱硫杆菌门(4.23%)分别显著高于其他潮滩($P<0.05$)。经LEfSe分析和ANCOM-BC检验发现,变形菌门和放线菌门为高潮滩的螃蟹肠道优势特征类群,厚壁菌门、拟杆菌门和脱硫杆菌门为低潮滩的优势特征类群(图3c)。属水平下,高潮滩的红球菌属(*Rhodococcus*, 8.71%)和罗尔斯通菌属(*Ralstonia*, 6.78%),中潮滩的杆菌质体属(*Bacilloplasma*, 67.81%)和肝浆菌属(*Hepatoplasma*, 12.24%),以及低潮滩的ZOR0006属(37.81%)分别为各潮滩的螃蟹肠道优势特征类群(图3d)。

2.3 不同潮滩生境下螃蟹肠道菌群的共现网络分析

共现网络分析发现(图4),不同潮滩的螃蟹肠道菌群互作网络差异较为明显。网络拓扑特征参数比较显示,高潮滩的肠道菌群网络平均度(2.43)、图密度(0.028)、模块系数(0.22)和平均聚类系数(0.69)均显著低于中、低潮滩($P<0.05$),表明高

潮滩的螃蟹肠道菌群网络呈低连接性、弱模块化和简单聚类的特征(表 1)。值得注意的是, 变形菌门在 3 个潮滩的肠道菌群网络占比远超其他优势菌门, 分别为 32.18% (HM)、62.13% (MM) 和 51.41% (LM), 且平均度 (HM: 1.13; MM: 6.53; LM: 5.01) 也明显较高 ($P < 0.05$), 表明该类群是维持螃蟹肠道菌群网络的关键节点。核心模块 (OTUs ≥ 5) 分析显示, 高潮滩菌群网络仅含有 1 个核心模块和 10 个关键 OTU 节点 (介数中心性 > 10), 主要是厚壁菌门 (7 个 OTUs); 中潮滩含有 3 个核心模块及 40 个关键 OTU 节点, 主要是变形菌门 (19 个 OTUs)、厚壁菌门 (9 个 OTUs)、放线菌门 (8 个 OTUs) 等; 低潮滩含有 2 个核心模块及 29 个关键 OTU 节点, 主要是变形菌门 (16 个 OTUs) 和放线菌门 (4 个 OTUs)。

2.4 不同潮滩生境下螃蟹肠道菌群的功能分析

基于 PICRUST2 的 KEGG 功能预测显示, 黄河三角洲潮间带的螃蟹肠道菌群主要参与新陈代谢 (77.71%)、遗传信息处理 (8.30%) 和环境信息处理 (6.50%) 等功能。除翻译、复制修复及核苷酸代谢

等功能外, 其余主要功能在不同潮滩的螃蟹肠道菌群中差异明显 ($P < 0.05$; 图 5a)。其中, 高潮滩的肠道菌群碳代谢和氮代谢功能富集显著, 其碳水化合物代谢 (Carbohydrate metabolism) 和氨基酸代谢 (Amino acid metabolism) 的丰度均显著高于中、低潮滩 ($P < 0.05$; 图 5b—5c)。此外, 高潮滩的肠道菌群也密切参与了膜运输和信号传导, 其丰度显著高于中、低潮滩 ($P < 0.01$), 暗示高潮滩的螃蟹肠道菌群可能具备更强的环境响应能力, 以适应剧烈的环境波动。

3 讨论

滨海潮间带湿地是连接陆地与海洋的关键生态过渡带, 受潮汐周期性涨落的影响, 潮区内水文环境、沉积物特性及优势植被类型等差异显著, 为底栖动物营造了异质化栖息生境和差异化食源供给^[16, 19—21]。现有研究多聚焦整个或特定潮间带内底栖动物肠道菌群的组成和多样性^[13, 15, 21], 缺乏对潮滩梯度驱动下环境与食源差异对肠道菌群

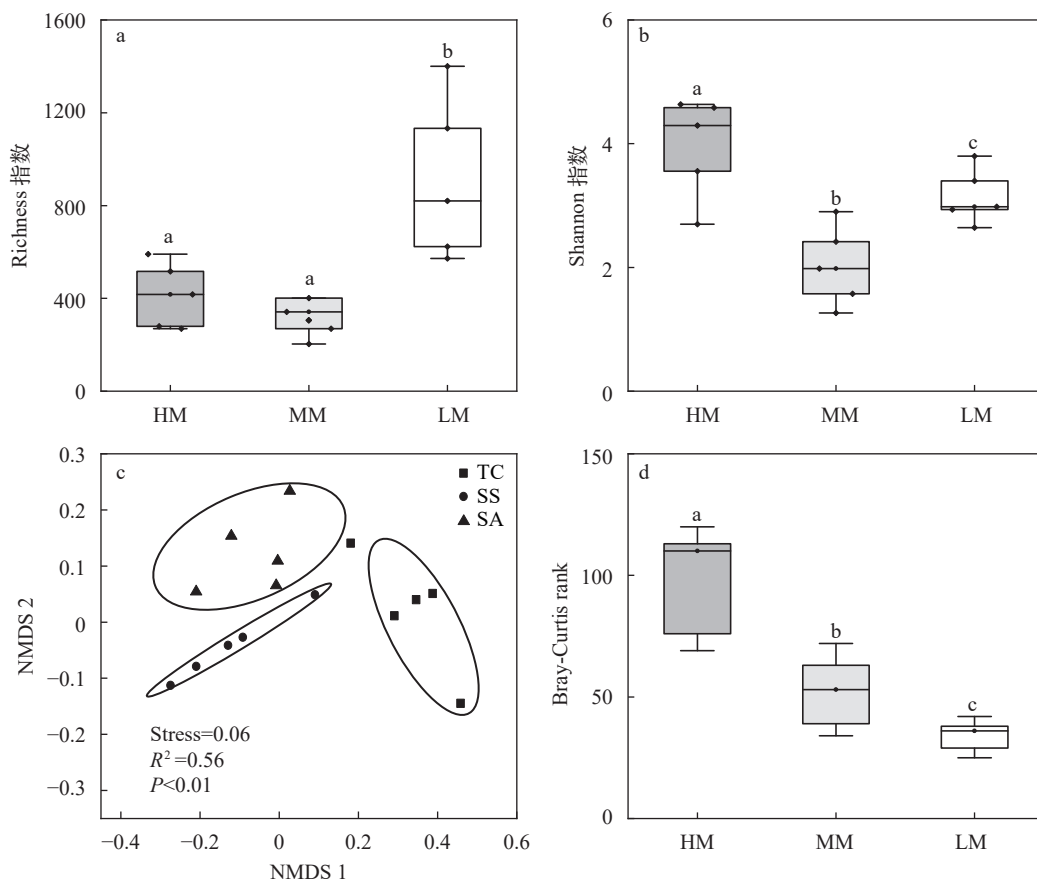


图 2 不同潮滩的螃蟹肠道菌群 α 多样性

Fig. 2 The α diversities of crab gut bacterial communities in different marshes

a. 物种丰富度指数; b. 物种多样性指数; c. 菌群 β 多样性 NMDS 分析; d. Bray-Curtis 距离分析

a. species richness index; b. shannon index; c. the β diversities of NMDS analysis; d. Bray-Curtis distance analysis

影响的解析。基于此,本研究通过16S rRNA高通量测序结合PICRUST2功能预测分析,揭示了潮间带生境梯度对螃蟹肠道菌群结构和代谢功能的调控作用,为解析底栖动物的适应策略提供了科学依据。

3.1 潮间带生境变化对螃蟹肠道菌群结构的影响

核心微生物类群是宿主肠道响应环境变化的基础功能单元,其组成和丰度直接影响底栖动物在潮间带异质生境的生态适应策略^[5, 12]。本研究发现,潮间带不同潮滩的螃蟹肠道菌群丰富度及多样性存在显著分异,尤其是优势菌群差异最为明显。低潮滩螃蟹肠道菌群的丰富度明显高于中、高潮滩(图 2a),这可能与互花米草强劲的促淤沉积提升沉积物有机质和微生物量相关^[3],其摄食的微生物碎屑增加了肠道菌群的输入。脱硫杆菌门作为低潮滩的特征性优势菌群,其相对丰度较中、高潮滩

分别高出16.5和10.7倍。这主要归因于低潮滩频繁受海水浸淹的生境特性,该区域沉积物富集的硫酸盐还原菌随螃蟹摄食过程进入肠道并大量定殖,这与低潮滩牡蛎消化道中富集大量脱硫杆菌目的研究发现相一致^[15]。中潮滩作为潮间带水文波动最剧烈的区域,频繁的潮汐涨落不利于凋落物沉积,加之优势植物盐地碱蓬生物量低,导致沉积物有机质匮乏且食源单一,这导致螃蟹肠道菌群的物种丰富度与多样性低于其他潮区。值得注意的是,该潮区螃蟹肠道中厚壁菌门呈现特异性富集,尤以杆菌质体属最为突出(图 3c—3d)。研究发现,杆菌质体属是节肢动物肠道专性共生菌,能在营养匮乏的环境中高效利用简单碳源和氮源快速增殖占据生态位^[22, 23]。高潮滩的螃蟹肠道呈现最高的物种多样性,这可能因为柗柳凋落物在降解过程中会释放大量的木质素衍生物、酚类化合物等复杂有机碳组

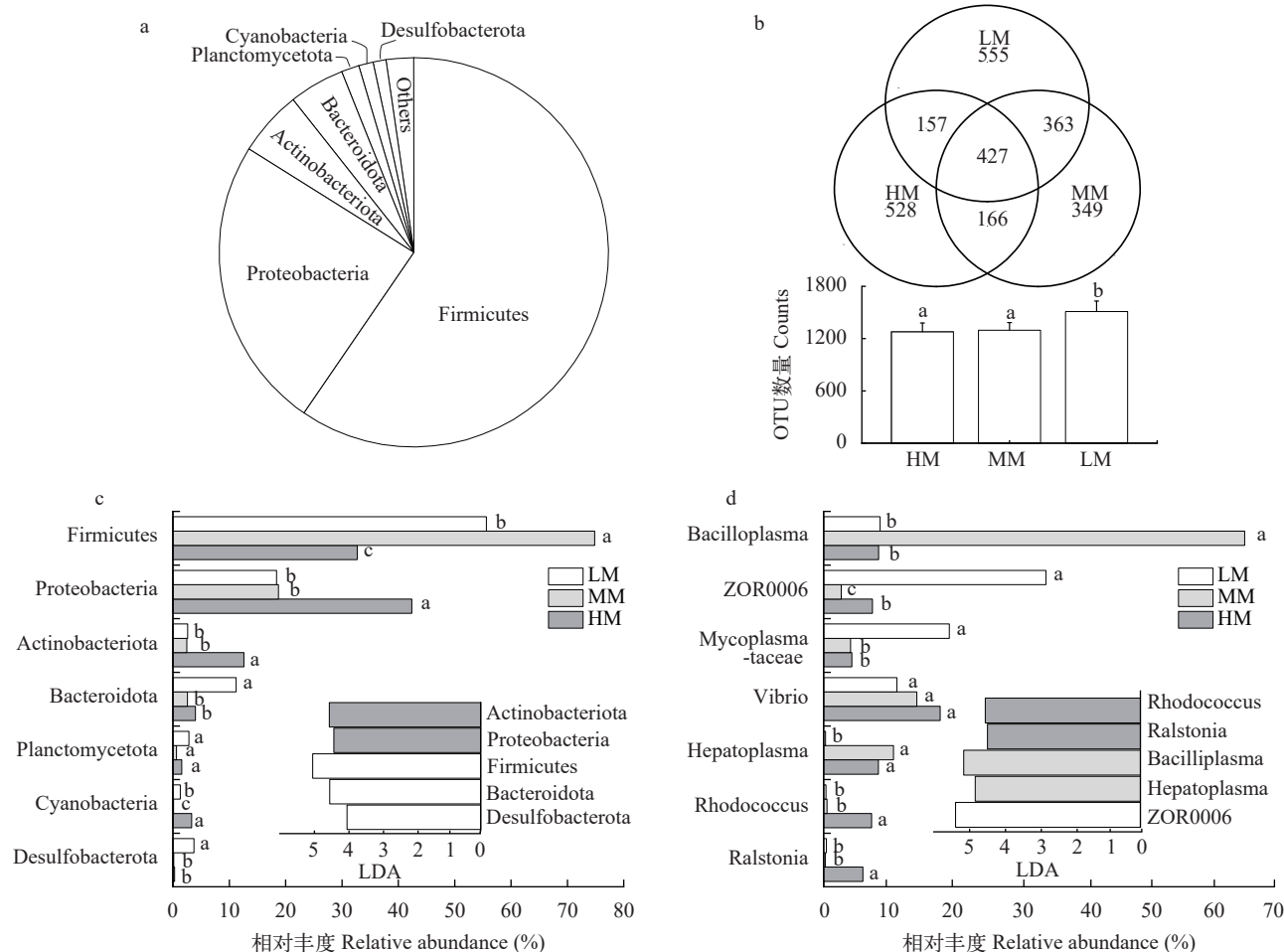


图 3 不同潮滩螃蟹肠道的优势菌群组成(a); 不同潮滩的螃蟹肠道细菌OTUs韦恩分析(b); 门水平下优势菌群的差异分析及LefSe分析(c); 属水平下优势菌群的差异分析及LefSe分析(d)

Fig. 3 The predominant compositions of crab gut bacterial community in different marshes (a); The Venn analysis of crab gut bacterial OTUs in different marshes (b); The difference and LefSe analysis of predominant bacteria at phylum level (c); genus level (d)

图中不同字母代表差异显著, $P < 0.05$

Different letters represent significant differences, $P < 0.05$

分^[24]。同时, 这些丰度的碳源也促进了特征微生物放线菌和罗尔斯通菌等广谱降解菌在螃蟹肠道富集(图 3c—3d)。与之相似, Hui等^[25]发现食源种类对草食性螃蟹的肠道菌群也有显著影响, 其肠道中纤维素降解菌的丰度和多样性显著高于杂食性和肉食性螃蟹。

3.2 潮间带生境变化对螃蟹肠道菌群共现网络的影响

微生物群落共现网络的拓扑特征直接影响着肠道菌群的生态功能。本研究发现, 潮间带生境变化显著改变了螃蟹肠道菌群的共现网络拓扑结构。较中、低潮滩, 高潮滩的螃蟹肠道菌群共现网

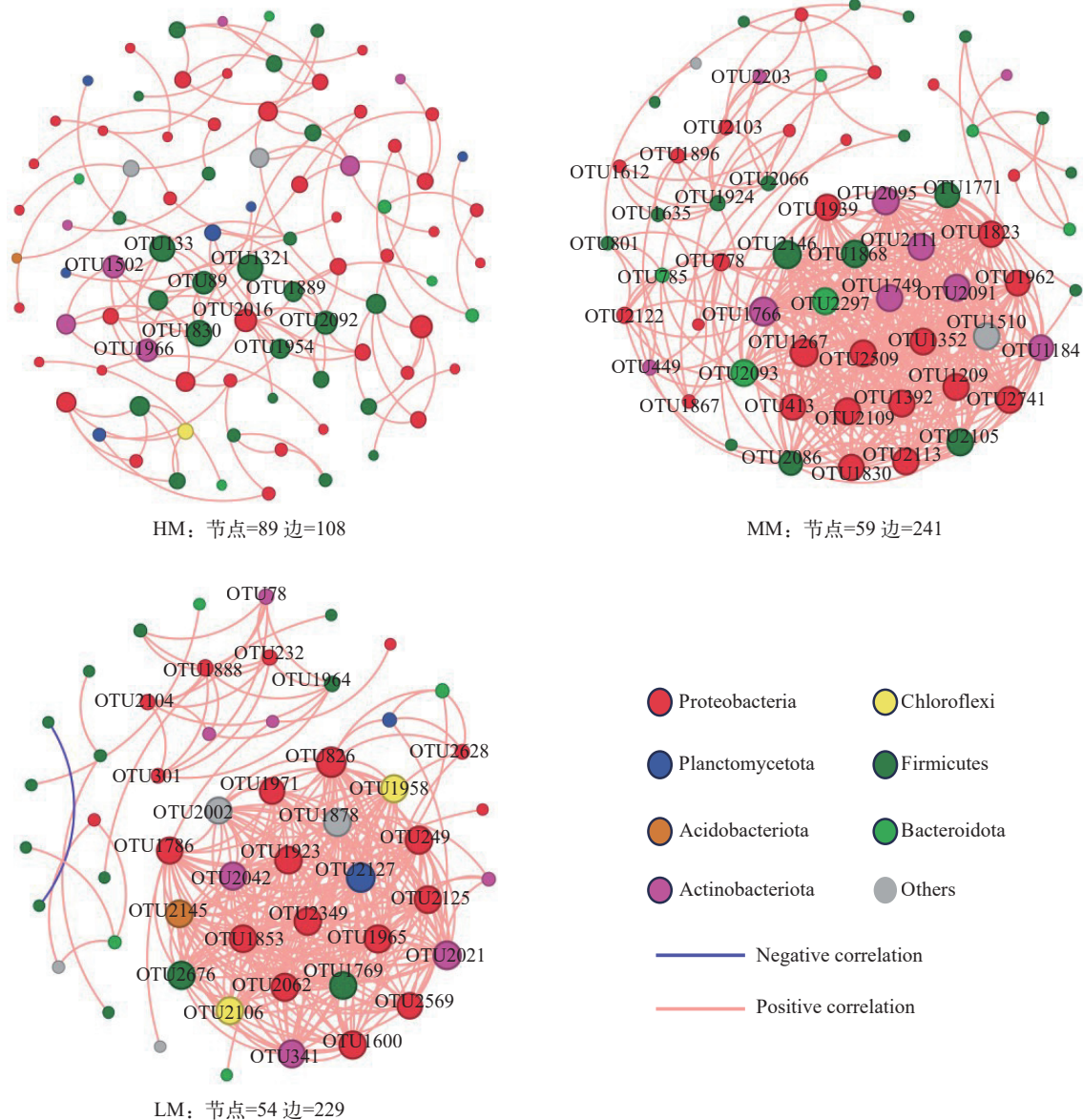


图 4 不同潮滩螃蟹肠道菌群的共现网络

Fig. 4 Co-occurrence network characteristics of crab gut bacterial communities in different marshes

表 1 不同潮滩的螃蟹肠道菌群共现网络的拓扑特征

Tab. 1 The topological characteristics of the co-occurrence network of crab gut bacterial communities in different marshes

拓扑特征	平均度	网络直径	图密度	模块系数	平均聚类系数	平均路径长度
HM	2.43±0.01 ^a	8.00±0.20	0.028±0.01	0.22±0.02 ^a	0.69±0.05 ^a	2.33±0.02 ^a
MM	13.16±1.33 ^b	7.00±0.20	0.223±0.01	0.76±0.08 ^b	0.81±0.10 ^b	2.11±0.02 ^a
LM	11.13±1.02 ^b	6.00±0.10	0.212±0.01	0.80±0.10 ^b	0.86±0.10 ^b	1.26±0.01 ^b

注: 相同指标下同一列数据上标注有不同字母代表有显著性差异($P<0.05$)

Note: Different letters in the same column indicate significant differences ($P<0.05$)

络的模块化程度降低明显,其模块化指数和核心模块数量均有不同程度降低(表1和图4),但其物种多样性显著增加了97.6%和34.9%(图2b),呈现出“低模块化-高多样性”的菌群互作模式,这可能与高潮滩生境的水盐波动大及底物异质性高相关^[26]。这一结果与张紫娟等^[27]发现高盐环境下缢蛏肠道菌群倾向于通过增加功能菌群冗余而非互作网络以维持生态功能稳定的结果相似。菌群网络的关键节点OTU数量明显少于中潮滩和低潮滩(图4),这导致其肠道不同类微生物类群的连通性较低。此外,本研究发现变形杆菌、厚壁菌和放线菌是维持

高潮滩螃蟹肠道菌群网络稳定的关键节点,这可能是因为这些微生物类群具有较强的环境适应和复杂有机碳降解能力,如罗尔斯通菌通过降解桉柳凋落物中的木质素衍生物和单宁类物质成为代谢枢纽,这一发现与Saqib等^[28]的研究结果较为相似。

3.3 潮间带生境变化对螃蟹肠道菌群功能的影响

肠道菌群是宿主代谢网络的重要功能单元,主要通过参与有机质分解、能量获取和营养代谢等过程影响宿主生长发育和免疫调控^[29]。基于PICRUST2功能预测发现,新陈代谢、环境信息处理和遗传信息处理等构成潮间带的螃蟹肠道菌群

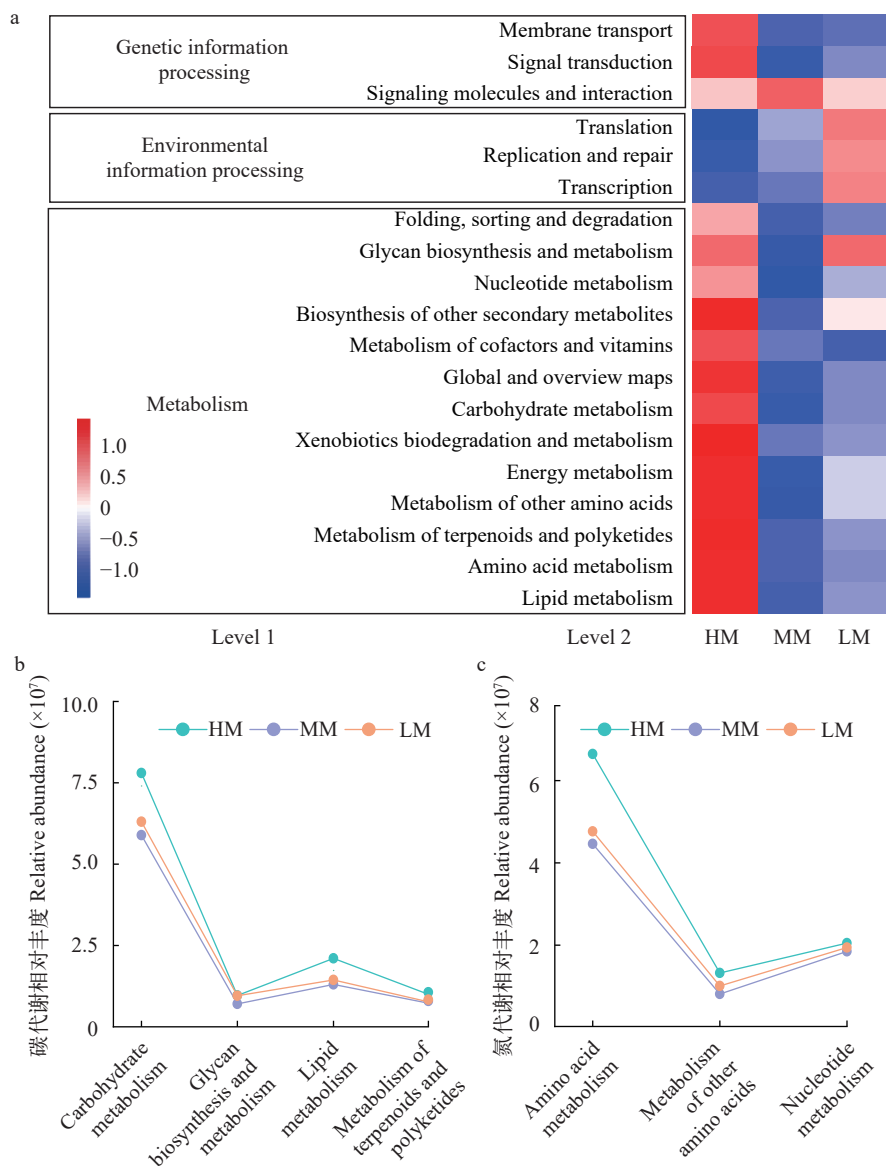


图5 不同潮滩螃蟹肠道菌群的功能分析

Fig. 5 Functional analysis of crab gut bacterial communities in different marshes

a. 主要二级代谢功能Main secondary metabolic function; b. 碳代谢功能Carbon metabolism functions; c. 氮代谢功能Nitrogen metabolism functions

功能模块,且随潮间带生境变化呈现出显著分化,特别是碳代谢和氮代谢功能。在高潮滩生境中,优势植物柾柳凋落物富含木质素和酚类化合物等复杂碳源激活了螃蟹肠道中广谱纤维素降解菌,通过提升碳水化合物代谢(如糖苷水解酶基因 *GH10*、*GH11*)与氨基酸代谢(如 *amoA*、*nirK*)加快营养物的转化和吸收^[30,31]。此外,水文变化也在一定程度上影响了潮间带的螃蟹肠道菌群功能。研究表明,激活肠道菌群的环境信息功能是螃蟹应对环境胁迫和营养资源波动的重要应答策略^[32]。高潮滩生境因潮汐浸没时间较短、蒸发作用强^[28,33],其水盐波动显著高于中、低潮滩,其肠道菌群的信号传导和膜运输通路等环境信息功能较为活跃(图 5a)。研究证实,高盐胁迫显著激活了螃蟹肠道菌群的 MAPK 和 cAMP 信号通路,从而有利于营养物质吸收与废物排出^[27,34]。

本研究基于 PICRUST2 功能预测平台系统解析了潮间带螃蟹肠道菌群的代谢通路特征,初步揭示了其功能特征沿环境梯度的适应规律。需要注意的是, PICRUST2 预测所依赖的参考基因组数据库仍在不断完善,导致对特定生境微生物群落的功能注释出现偏差或不足,这可能无法完全覆盖螃蟹肠道菌群中参与碳氮代谢的关键基因(如 *GH* 家族、*amoA*、*nirK* 等),从而会影响其功能潜力的准确评估^[30]。因此,为更深入和准确地解析螃蟹肠道菌群的功能潜力,未来研究可结合宏基因组测序和 qPCR 等技术,进一步对参与碳氮循环关键基因进行定量分析,这将有助于更精准地解析其肠道菌群功能与栖息环境的适应机制^[5,31]。

4 结论

本研究通过 16S rRNA 高通量测序分析,系统解析了黄河三角洲潮间带生境对螃蟹肠道菌群的生态塑造效应。研究结果表明,潮间带生境变化显著影响了螃蟹肠道菌群的组成、多样性、互作网络及代谢功能等,水盐和植被类型是其重要的驱动因素。高潮滩生境因水盐波动大和碳源异质性高,驱动螃蟹肠道菌群呈现“低模块化-高多样性”特征,并呈现出较强的碳氮代谢能力(碳水化合物、氨基酸代谢)及环境响应功能(信号传导、膜运输),以适配复杂生境压力;与之相对,中、低潮滩因更靠近海水且受凋落物化学组成复杂度低的影响,螃蟹肠道菌群的物种丰度和互作网络模块化更高,但菌群多样性受限,同时其新陈代谢能力相对减弱。本研究揭示了潮间带生境异质性对螃蟹肠道菌群的差异化调控机制,为深入理解大型底栖动物的生态适

应策略及资源管理提供了重要科学参考。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

参考文献:

- [1] Xie C J, Xie T, Ning Z H, *et al.* Changes in the community characteristics of *Macrozoobenthos* in the intertidal wetlands of the Yellow River Delta over the past 20 years [J]. *Environmental Engineering*, 2024, **42**(9): 42-50. [解成杰, 谢湑, 宁中华, 等. 近20年黄河三角洲潮滩湿地大型底栖动物群落特征变化 [J]. *环境工程*, 2024, **42**(9): 42-50.]
- [2] Qiu D, Cui B, Yan J, *et al.* Effect of burrowing crabs on retention and accumulation of soil carbon and nitrogen in an intertidal salt marsh [J]. *Journal of Sea Research*, 2019(154): 101808.
- [3] Wang Z, Wang Y, Yang J, *et al.* Crab bioturbation alters the community assemblies of abundant and rare bacteria on an intertidal wetland in the Yellow River estuary [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2025(16): 1521363.
- [4] Li C, Chen J, Liao X, *et al.* Shorebirds-driven trophic cascade helps restore coastal wetland multifunctionality [J]. *Nature Communications*, 2023(14): 8076.
- [5] Yu H, Li H. Research progress in the application of metagenomics in animal gut microbes [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2022, **50**(1): 18-20. [余欢, 李辉. 宏基因组在动物肠道微生物中的应用研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2022, **50**(1): 18-20.]
- [6] Wei H, Wang H, Tang L, *et al.* High-throughput sequencing reveals the core gut microbiota of the mud crab (*Scylla paramamosain*) in different coastal regions of Southern China [J]. *BMC Genomics*, 2019, **20**(1): 829.
- [7] Cheung M K, Yip H Y, Nong W, *et al.* Rapid change of microbiota diversity in the gut but not the hepatopancreas during gonadal development of the new shrimp model *Neocaridina denticulata* [J]. *Marine Biotechnology*, 2015, **17**(6): 811-819.
- [8] Zan Z Y, Zhu W H, Li M, *et al.* Comparative study on intestinal microbiota of crayfish (*Procambarus clarkii*) in different culture models [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2025, **49**(6): 125-135. [胥子叶, 朱文欢, 李明, 等. 不同养殖模式克氏原螯虾肠道微生物比较研究 [J]. *水生生物学报*, 2025, **49**(6): 125-135.]
- [9] Wei H, Li X, Tang L, *et al.* 16S rRNA gene sequencing reveals the relationship between gut microbiota and ovarian development in the swimming crab *Portunus trituberculatus* [J]. *Chemosphere*, 2020(254): 126891.
- [10] Sullam K E, Essinger S D, Lozupone C A, *et al.* Environmental and ecological factors that shape the gut bacterial communities of fish: a meta-analysis [J]. *Molecular Ecology*, 2012, **21**(13): 3363-3378.
- [11] Ding S Y, Wang L, Xu H C, *et al.* Bacterial community structure and function in the intestinal tracts and culture environment of sea cucumber (*Apostichopus japonicus*)

- [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, **38**(1): 210-220.
- [丁斯予, 王萃, 徐瀚晨, 等. 刺参肠道及养殖环境菌群结构与功能 [J]. *生态学杂志*, 2019, **38**(1): 210-220.]
- [12] Chen X, Chen H, Liu Q, *et al.* High plasticity of the gut microbiome and muscle metabolome of Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in diverse environments [J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2021, **31**(2): 240-249.
- [13] Brown B R P, Nunez J C B, Rand D M. Characterizing the cirri and gut microbiomes of the intertidal barnacle *Semibalanus balanoides* [J]. *Animal Microbiome*, 2020, **2**(1): 41.
- [14] Lu D Y, Li Z H, Huang J, *et al.* Effects of different temperatures, feeds, and blood-drawing frequency on molting of *Eriocheir sinensis* [J]. *Freshwater Fisheries*, 2019, **49**(5): 107-112. [卢德胤, 李志华, 黄坚, 等. 不同温度、饵料和抽血频次对中华绒螯蟹蜕壳的影响 [J]. *淡水渔业*, 2019, **49**(5): 107-112.]
- [15] Offret C, Paulino S, Gauthier O, *et al.* The marine intertidal zone shapes oyster and clam digestive bacterial microbiota [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2020, **96**(8): fiae078.
- [16] Xiu Y J, Long S Y, Li X Q, *et al.* Distribution of benthic fauna and its relationship with environmental factors in the Yellow River Delta [J]. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 2021, **57**(1): 112-120. [修玉娇, 龙诗颖, 李晓茜, 等. 黄河三角洲底栖动物群落分布及与环境的关系 [J]. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2021, **57**(1): 112-120.]
- [17] Zhang G S, Wang L C, Liu D S. Biodiversity and its conservation in the Yellow River Delta nature reserve [J]. *Journal of Ecology and Rural Environmen*, 1998, **14**(4): 16-18. [张高生, 王立成, 刘大胜. 黄河三角洲自然保护区生物多样性及其保护 [J]. *农村生态环境*, 1998, **14**(4): 16-18.]
- [18] Shi H J, Li X, Wang H Y, *et al.* Community characteristics and spatial distribution of invertebrate macrobenthos in intertidal zone of the Yellow River Delta [J]. *Marine Sciences*, 2021, **45**(2): 11-21. [史会剑, 李玄, 王海艳, 等. 黄河三角洲潮间带大型底栖无脊椎动物群落结构与分布特征 [J]. *海洋科学*, 2021, **45**(2): 11-21.]
- [19] Qiu D, Yan J, Ma X, *et al.* Microtopographical modification by a herbivore facilitates the growth of a coastal salt-marsh plant [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2019(140): 431-442.
- [20] Wang Z, Yang K, Yu J, *et al.* Soil bacterial community structure in different micro-habitats on the tidal creek section in the Yellow River Estuary [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022(10): 950605.
- [21] Zhu Y J, Liao M L, Ding M W, *et al.* Compositional and functional features of the gut microbiota of the intertidal snail *Nerita yoldii* along China's coast [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2021, **101**(8): 1103-1110.
- [22] Zhang L, Chen Q, Zeng S, *et al.* Succeed to culture a novel lineage symbiotic bacterium of Mollicutes which widely found in arthropods intestine uncovers the potential double-edged sword ecological function [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024(15): 1458382.
- [23] Wang C, Zhou Y, Lv D, *et al.* Change in the intestinal bacterial community structure associated with environmental microorganisms during the growth of *Eriocheir sinensis* [J]. *MicrobiologyOpen*, 2019, **8**(5): e00727.
- [24] Li Y T, Wei H X, Wang L L, *et al.* Effects of litter input changes on soil organic carbon and its fractions in *Tamarix chinensis* plantation in the Yellow River Delta [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2024, **52**(7): 64-70. [李永涛, 魏海霞, 王莉莉, 等. 凋落物输入变化对黄河三角洲柽柳人工林土壤有机碳及其组分的影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2024, **52**(7): 64-70.]
- [25] Hui T K L, Lo I C N, Wong K K W, *et al.* Metagenomic analysis of gut microbiome illuminates the mechanisms and evolution of lignocellulose degradation in mangrove herbivorous crabs [J]. *BMC Microbiology*, 2024, **24**(1): 57.
- [26] Tsang C T T, Hui T K L, Chung N M, *et al.* Comparative analysis of gut microbiome of mangrove brachyuran crabs revealed patterns of phyllosymbiosis and codiversification [J]. *Molecular Ecology*, 2024, **33**(12): e17377.
- [27] Zhang Z J, Dai W F, Xue Q G, *et al.* Effects of acute salinity stress on the gut bacterial community structure and functional potentials of *Sinonvacula Constricta* [J]. *Haiyang Xuebao*, 2023, **45**(11): 131-141. [张紫娟, 戴文芳, 薛清刚, 等. 急性盐度胁迫对缢蛏肠道菌群结构及功能的影响 [J]. *海洋学报*, 2023, **45**(11): 131-141.]
- [28] Sohaib Ahmed Saqib H, Yuan Y, Shabi Ul Hassan Kazmi S, *et al.* Salinity gradients drove the gut and stomach microbial assemblages of mud crabs (*Scylla paramamosain*) in marine environments [J]. *Ecological Indicators*, 2023(151): 110315.
- [29] Jiang X, Niu M, Qin K, *et al.* The shared microbiome in mud crab (*Scylla paramamosain*) of Sanmen Bay, China: core gut microbiome [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023(14): 1243334.
- [30] Tongununui P, Kuriya Y, Murata M, *et al.* Mangrove crab intestine and habitat sediment microbiomes cooperatively work on carbon and nitrogen cycling [J]. *PLoS One*, 2021, **16**(12): e0261654.
- [31] Xiang H Z. Research progress of functional genes in nitrogen cycle process [J]. *Advances in Environmental Protection*, 2024, **14**(6): 1348-1357. [项鸿志. 氮循环过程功能基因的研究进展 [J]. *环境保护前沿*, 2024, **14**(6): 1348-1357.]
- [32] Liu C, Liu M, Wang Y, *et al.* Insights into the gut microbiota of the freshwater crab *Sinopotamon planum* across three seasons and its associations with the surrounding

- aquatic microbiota [J]. *Diversity*, 2023, **15**(4): 519.
- [33] Zhao Q Q, Bai J H, Gao Y C, *et al.* Variations in soil salt ions along a water and salinity gradient in the Yellow River Delta, China [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, **38**(3): 641-649. [赵庆庆, 白军红, 高永超, 等. 黄河三角洲湿地土壤盐离子沿水盐梯度的变化特征 [J]. *农业环境科学学报*, 2019, **38**(3): 641-649.]
- [34] Negash A. Gut microbiota ecology role in animal nutrition and health performance [J]. *Journal of Clinical Microbiology*, 2022(6): 1-14.

CHARACTERISTICS OF STRUCTURE AND FUNCTIONS OF CRAB GUT MICROBIOTA IN INTERTIDAL ZONE FROM THE YELLOW RIVER DELTA

WANG Yong-Qi, ZHANG Jia-Qi, WANG Zhi-Kang, YANG Ji-Song, WANG Xue-Hong, GUAN Bo, REN Zhong-Hua and HE Yang

(The Institute for Advanced Study of Coastal Ecology Ludong University, Yantai 264025, China)

Abstract: As key benthic organisms in coastal intertidal ecosystems, crabs harbor gut microbiota play critical roles in host environmental adaptation. To explore how intertidal habitats heterogeneity influences the structure and function of crab gut microbiota in the Yellow River Delta, this study analyzed the diversity, compositions, interaction networks and potential functions of crab gut bacterial communities in low (LM), middle (MM), and high (HM) tidal marshes using 16S rRNA high-throughput sequencing. The results showed that: (1) The diversity of crab gut bacterial community varied among the three marshes, with the highest species diversity (Shannon index) in HM and the highest species richness (Chao1 index) in LM. (2) The compositions and abundances of predominant bacteria were distinctly different across tidal marshes. LEfSe analysis showed that Proteobacteria (42.70%) and Actinobacteriota (12.21%) were the biomarker taxa in HM, while Firmicutes (57.64%), Bacteroidota (13.28%), and Desulfobacterota (4.23%) were the biomarker taxa in LM, respectively. (3) The topologies of the co-occurrence networks differed markedly. Specifically, the HM network exhibited lower connectivity and weaker clustering with reduced average degree (2.43), graph density (0.028), modularity (0.22), and fewer key nodes (10 OTUs) compared to those in MM and LM. (4) PICRUST2 prediction indicated that bacterial community functions in HM differed from those in MM and LM, with significantly higher relative abundances of carbon and nitrogen metabolism, membrane transport, and signal transduction. In conclusion, this study revealed that intertidal habitat heterogeneity significantly affected the community structure, interaction network, and metabolic function of crab gut microbiota, providing a theoretical basis for analyzing the ecological adaptability mechanisms of macrobenthos in the Yellow River Delta wetland.

Key words: Intertidal zone; Crabs; Guts microbiota; Habitat heterogeneity; The Yellow River Delta