



鄱阳湖流域锦江水体污染胁迫下浮游细菌群落结构及交互作用

黄祎^{1,2}, 王鹏^{1,2*}, 吴波波^{1,2}, 丁明军^{1,2}, 张华^{1,2}, 聂明华^{1,2}, 黄高翔^{1,2}

1 江西师范大学地理与环境学院, 江西 南昌 330022

2 江西师范大学鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室, 江西 南昌 330022

黄祎, 王鹏, 吴波波, 丁明军, 张华, 聂明华, 黄高翔. 鄱阳湖流域锦江水体污染胁迫下浮游细菌群落结构及交互作用. *微生物学报*, 2022, 62(12): 4564–4576.

Huang Yi, Wang Peng, Wu Bobo, Ding Mingjun, Zhang Hua, Nie Minghua, Huang Gaoxiang. Community structure and interaction of bacterioplankton under pollution stress in Jinjiang River of Poyang Lake basin. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(12): 4564–4576.

摘要: 【目的】为了探索河流水体污染胁迫对浮游细菌群落的影响。【方法】本研究使用主成分分析将水体污染胁迫分为高、中、低3级, 基于高通量测序技术分析了鄱阳湖流域锦江干流浮游细菌群落的多样性、组成以及交互作用。【结果】锦江污染胁迫下的浮游细菌群落优势菌群包括假单胞菌门(*Pseudomonadota*, 13.53%–45.83%)、放线菌门(*Actinobacteriota*, 17.05%–40.50%)、拟杆菌门(*Bacteroidota*, 5.79%–31.56%)、蓝藻菌门(*Cyanobacteria*, 0.41%–59.31%)和芽孢杆菌门(*Bacillota*, 0.11%–4.81%)。其中 *Bacillota* 在污染胁迫等级下显著差异($P=0.03$)。浮游细菌群落组成在不同水体污染胁迫等级下存在显著差异($P=0.046$)。群落丰富度 Chao1 与 ACE 指数在低污染胁迫地区显著高于中污染胁迫地区($P=0.024$ 和 0.037)。Shannon 多样性指数差异不显著。共生网络拓扑特征表明, 随着水体污染胁迫减小, 细菌共生网络的复杂性与稳定性增强, 浮游细菌群落之间的交互作用增强。【结论】污染胁迫显著改变了水体细菌群落结构与交互作用。以上研究有助于从微生物角度为水体污染的检测、监测和控制提供生态学参考。

关键词: 水体污染胁迫; 高通量测序; 浮游细菌群落; 多样性; 细菌群落交互作用

基金项目: 国家自然科学基金(42167013)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (42167013)

*Corresponding author. Tel/Fax: +86-791-88120440; E-mail: wangpengjl@jxnu.edu.cn

Received: 28 April 2022; Revised: 27 July 2022; Published online: 4 August 2022

Community structure and interaction of bacterioplankton under pollution stress in Jinjiang River of Poyang Lake basin

HUANG Yi^{1,2}, WANG Peng^{1,2*}, WU Bobo^{1,2}, DING Mingjun^{1,2}, ZHANG Hua^{1,2},
NIE Minghua^{1,2}, HUANG Gaoxiang^{1,2}

1 School of Geography and Environment, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, Jiangxi, China

2 Key Laboratory of Poyang Lake Wetland and Watershed Research, Ministry of Education, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, Jiangxi, China

Abstract: [Objective] To explore the effect of water pollution stress on the bacterioplankton community in the river. [Methods] Principal component analysis was performed to classify the water pollution stress into high, intermediate, and low levels. The diversity, composition, and interaction of bacterioplankton in the main stream of Jinjiang River in Poyang Lake basin were analyzed via high-throughput sequencing technology. [Results] The dominant phyla of bacterioplankton in the Jinjiang River under pollution stress included *Pseudomonadota* (13.53%–45.83%), *Actinobacteriota* (17.05%–40.50%), *Bacteroidota* (5.79%–31.56%), *Cyanobacteria* (0.41%–59.31%), and *Bacillota* (0.11%–4.81%). Among them, the abundance of *Bacillota* differed significantly ($P=0.03$) between different levels of pollution stress. The bacterioplankton composition varied significantly ($P=0.046$) between different levels of pollution stress. The Chao1 and ACE indices were significantly higher in the areas with low pollution stress than in those with medium pollution stress ($P=0.024$ and 0.037), and Shannon diversity index did not show significant difference. The topological characteristics of the symbiotic network indicated that with decrease of pollution stress, the complexity and stability of the bacterial symbiotic network increased and the interaction between bacterioplankton enhanced. [Conclusion] Pollution stress significantly changed the structure and interaction of bacterioplankton in the Jinjiang River. This study provides ecological reference for the detection, monitoring, and control of water pollution from a microbial perspective.

Keywords: water pollution stress; high-throughput sequencing; bacterioplankton community; diversity; bacterial community interaction

河流是水文系统的重要组成部分，调节着生态和生物地球化学过程，对人类生产生活具有重要意义。快速城市化、工业化导致河流污染和水生生态系统退化，在发展中国家的城市河流中表现尤为明显^[1–2]。以往许多研究评估了水生生物包括鱼类^[3–4]、藻类^[5]等对于水体污染的响应，探究了水体污染与生物体物种多样性之间的交互作用。细菌作为水体环境中元素循环和能量流动的主要承担者、水体环境中主要的分解者，在生物地球化学循环过程中起着

关键作用^[6–10]，其群落结构同样会受水体污染的影响。在以往研究中，对于不同水生境(如饮用水水库^[11]、海洋地表水^[12]和河流^[13–15])中的细菌群落结构和功能进行了探索。目前对于污染胁迫与细菌群落的关系研究较多^[16]，也有通过原核生物丰度划分胁迫梯度，研究环境压力对于微生物群落的影响^[17]，但对于自然条件下浮游细菌群落在污染胁迫等级下的变化相对缺乏。

此外，浮游细菌群落之间的交互作用也将

影响群落本身^[18]。在生态环境中,细菌群落通过物质、能量和信息的交换相互联系,并通过复杂的相互作用作为一个整体相互联系^[19]。网络分析已成为研究系统中不同实体之间交互作用的有效方法^[20],有助于确定细菌在生态环境中的作用以及细菌群落之间的交互作用^[21-23]。以物种为节点,以它们之间的关系为链接的网络分析,各种网络特征(如连通性、模块性等)已被广泛应用于细菌群落交互作用的比较^[24-27]。以往的研究认为,具有更大的模块性和更多的负/正相关比的细菌群落具有更稳定的网络结构,这样的群落可能更能抵抗环境干扰,从而更稳定^[28],关键物种代表着共生网络的高度连接的可操作分类单元(optical transform unit, OTU)单元所属物种。在以往研究中,探讨了土壤耕作方式^[28]、湖泊盐度^[29]以及季节^[30]对细菌群落交互作用的影响,但水体污染胁迫如何影响浮游细菌群落交互作用的研究仍不足。

锦江是江西省赣江的一级支流,位于江西省西北部,流域面积 7 886 km²,流域面上多年平均年降水量为 1 617.5 mm^[31],东西长南北窄,呈狭长叶状。研究水体污染对于浮游细菌群落的影响可以为锦江水体的综合治理以及赣江下

游河段甚至鄱阳湖的水生态环境保护提供理论依据。目前有关锦江流域的研究仅限于锦江流域内降水特征研究^[31],缺乏锦江流域水体污染评价、浮游细菌群落结构以及二者的关系方面的研究。本文通过划分水体污染胁迫等级,研究目的主要包括:(1) 水体污染胁迫下浮游细菌群落结构如何变化;(2) 水体污染胁迫下浮游细菌群落交互作用如何变化。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与数据采集

在 2021 年 7 月从锦江上游至下游与赣江交汇处共采取 13 个样点(图 1),依据海拔及流向,采样点分为河流上游(J01、J02、J03、J04)、河流中游(J05、J06、J07、J08、J09)和河流下游(J10、J11、J12、J13)。对采样点表层(50 cm)水体进行采集,利用便携式水质分析仪(HI9828, HANNA)现场测定电导率(electric conductivity, EC)、总溶解性固体物质(total dissolved solids, TDS)、溶解氧(dissolved oxygen, DO)与 pH 值。共采集 3 L 水样置于预先灭菌的采样瓶,存于 0–4 °C 冷藏箱内,并且在 4 h 之内运回实验室进行处理。用于水化学指标分析

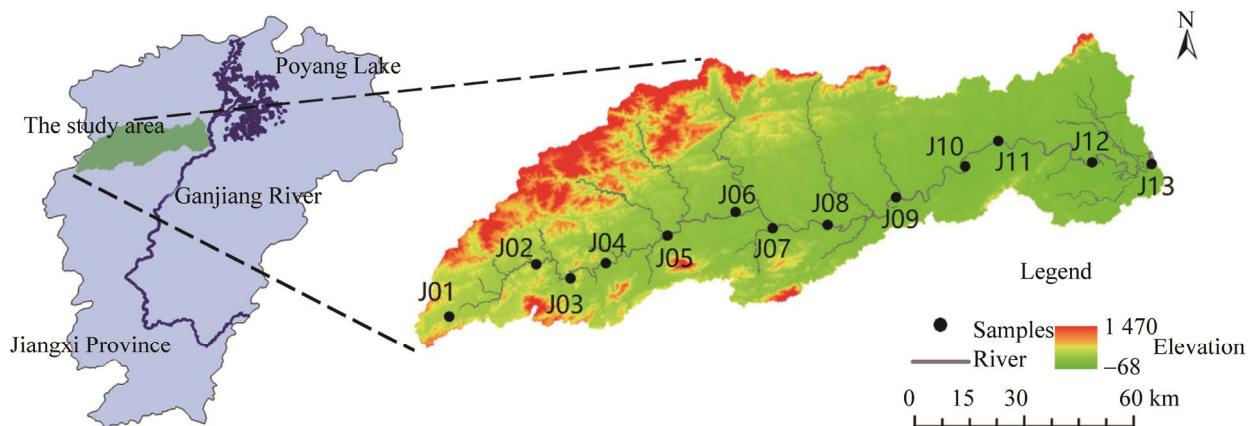


图 1 锦江流域示意图

Figure 1 Schematic diagram of the Jinjiang River basin.

的 1 L 水样通过 0.45 μm 孔径滤膜过滤后, 采用纳氏比色法测定水体氨态氮(NH₄⁺-N)、使用 ICS-600 测定水体硝酸盐(NO₃⁻)离子含量。用于高通量测序的 2 L 水样先通过 3 μm 孔径无菌滤膜过滤去除颗粒杂质, 然后通过 0.22 μm 孔径无菌滤膜过滤将过滤后的 0.22 μm 孔径滤膜置于-80 °C 冰箱保存, 进行后续的 DNA 提取。

1.2 DNA 提取与高通量测序

采用 E.Z.N.A.[®] Soil DNA Kit (Omega Bio-tek, Norcross) 提取基因组 DNA, 完成基因组 DNA 抽提后, 利用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测抽提的基因组 DNA。对 16S rRNA 基因的 V3-V4 高变区片段进行 PCR 扩增。引物序列为 338F (5'-ACTC CTACGGGAGGCAGCA-3') 和 806R (5'-GGACT ACHVGGGTWTCTAAT-3')。扩增条件为: 95 °C 预变性 2 min; 然后进行 95 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 30 s, 25 个循环; 循环结束后 72 °C 最终延伸 5 min。每个样本 3 个重复, 将同一样本的 PCR 产物混合后用 2% 琼脂糖凝胶电泳检测, 使用 AxyPrepDNA 凝胶回收试剂盒(Axygen 公司)切胶回收 PCR 产物, 混合后用 Tris-HCl 洗脱; 2% 琼脂糖电泳检测。参照电泳初步定量结果, 将 PCR 产物用 QuantiFluorTM-ST 蓝色荧光定量系统(Promega 公司)进行检测定量, 按照每个样本的测序量要求, 进行相应比例的混合。利用 Mothur (V.1.36.1) 对原始 DNA 序列进行过滤处理, 去除嵌合体, 得到优化序列; 按照 97% 相似性将优化序列划分 OTU。测序在上海美吉生物医药科技有限公司 Illumina MiSeq PE300 平台进行, 原始数据上传至 NCBI 数据库(登录号: PRJNA795202)。

1.3 统计方法

为了综合评估水体污染胁迫程度, 使用 IBM SPSS Statistics 22 进行主成分分析, 选取

pH、氨氮(NH₄⁺-N)、硝酸盐(NO₃⁻)、电导率(EC)、总溶解性固体(TDS)及溶解氧(DO) 6 个水体化学指标。首先将数据标准化, 以消除不同指标之间的量纲影响, 再进行指标之间的相关性判定, 确定待分析的原始变量是否适合进行因子分析。之后确定主成分的个数, 提取特征值 λ>1 并且累计百分比在 80% 以上的主成分, 并分别计算提取的主成分值(公式 1)。

$$F1/F2 = A1X1 + A2X2 \dots + A6X2 \quad \text{公式(1)}$$

其中 $A1$ 、 $A2$ 等为每个胁迫因子对应的主成分荷载值, $X1$ 、 $X2$ 等为胁迫因子标准化后对应的数据), 最终由 $F1$ 与 $F2$ 计算综合水体污染胁迫程度(公式 2)。

$$F = \frac{\lambda_1}{(\lambda_1 + \lambda_2)} F1 + \frac{\lambda_2}{(\lambda_1 + \lambda_2)} F2 \quad \text{公式(2)}$$

其中 F 为综合水体污染胁迫值, λ_1 、 λ_2 分别为第一、二主成分^[32]。

采用 RDP classifier 贝叶斯算法对照 Silva 数据库(silva138/16s_bacteria) 以 70% 置信度对 OTU 代表序列进行物种分类, 并统计每个样品在各个分类水平上的群落组成, 为避免各样品微生物量的差异影响后续分析, 将 13 个样本按最小样本序列数(J01, 序列数: 28 330) 进行样本序列抽平, 得到标准化数据用于后续统计分析。基于 OTU 进行稀释性曲线分析, 计算 Chao1 丰富度指数和 Shannon 多样性指数, 并采用 Wilcoxon 秩和检验在水体污染胁迫下丰富度与多样性的差异显著性。对水体污染胁迫群落间基于 Bray-Curtis 距离做 PLS-DA 分析的群落组成差异进行了评价, 通过置换多元方差分析(PerMANOVA) 来确定不同水体胁迫下浮游细菌群落的差异显著性。利用 R 语言“ggcor”包做带 Mantel 检验的相关性矩阵, 研究胁迫因子与浮游细菌群落的关系。

为确定浮游细菌群落成员之间的交互作

用, 使用 Cytoscape (3.9.1 版) 进行网络可视化和模块化分析^[33]。网络分析使用 CONET 插件 (<http://psbweb05.psb.ugent.be/conet>)^[34]。每个 OTU 的分类标识在门类级别分配。将获得的原始 OTU 表(具有分类学丰度的表)用作输入矩阵。参数设置如下: 每个 OTU 至少要进行 30 个序列的预处理和过滤, 4 个相似性度量(Spearman, Pearson, Kullback-Leibler 和 Bray-Curtis), 自动设置阈值。将错误发现率(FDR)校正设置为 0.05 ($P<0.05$)。绘图由 Origin2018、Excel2021、Cytoscape 及 R4.0.2 完成。

2 结果与分析

2.1 水体污染胁迫评价

依据河流分段的综合水体污染胁迫值 F 值大小分布, 呈现显著梯度变化(上游>下游>中游, $P=0.016$), 以此划分为高污染胁迫(high pollution stress)地区(河流上游)、中污染胁迫(intermediate pollution stress)地区(河流下游)与低污染胁迫(low pollution stress)地区(河流中

游)(表 1)。

2.2 浮游细菌群落 α 多样性

锦江水体污染胁迫下 13 个样品得到的细菌优化序列总数为 368 290。各样品文库的覆盖率为(coverage)均大于 98%, 说明本次样品的基因序列检出率较高, 测序结果能够真实反映锦江浮游细菌群落的真实情况。高通量测序得到的 2 702 条 OTUs 分属于 39 个门, 110 个纲, 267 个目, 438 个科, 794 个属, 1 401 个种。图 2A 为门水平上的细菌分类, 优势菌群包括假单胞菌门(*Pseudomonadota*, 13.53%–45.83%)、放线菌门(*Actinobacteriota*, 17.05%–40.50%)、拟杆菌门(*Bacteroidota*, 5.79%–31.56%)、蓝藻菌门(*Cyanobacteria*, 0.41%–59.31%)与芽孢杆菌门(*Bacillota*, 0.11%–4.81%), 占细菌序列的 96% 以上。*Bacillota* 在污染胁迫等级下显著差异 ($P=0.03$), 丰度在高污染胁迫处达到最大;*Cyanobacteria* 在不同水体污染胁迫下有较大差异, 丰度在中污染胁迫处达到最大, 即使没有达到显著性水平(图 2B)。

表 1 水体污染胁迫排序

Table 1 Water pollution stress ranking

Samples	Integrated F -value of water pollution stress	Pollution stress subgroup
J01	3.579	High pollution stress
J02	1.175	High pollution stress
J03	0.088	High pollution stress
J04	1.209	High pollution stress
J10	-0.387	Intermediate pollution stress
J11	-0.114	Intermediate pollution stress
J12	-0.586	Intermediate pollution stress
J13	-0.140	Intermediate pollution stress
J05	-0.587	Low pollution stress
J06	-0.764	Low pollution stress
J07	-1.474	Low pollution stress
J08	-1.189	Low pollution stress
J09	-0.809	Low pollution stress



图 2 浮游细菌群落门水平丰度(仅展示丰度前十物种, 其余物种合并为 **Others** 表示)(A)以及水体污染胁迫下优势菌群差异显著性检验(B)

Figure 2 Abundance of bacterial community phylum levels (only the top ten species in abundance are shown, the rest of the species are combined to represent Others) (A) and test for significance of differences in dominant bacterial group under water pollution stress (B).

在污染胁迫梯度下, Chao1 指数及 ACE 指数在低污染胁迫处均显著高于中污染胁迫处 ($P=0.024$ 、 $P=0.037$), Shannon 多样性指数未表现出显著差异, 多样性与丰富度指数总体均值

在低污染胁迫处>高污染胁迫>中污染胁迫(图 3A)。相关分析显示, pH 与 ACE 及 Chao1 指数显著负相关, 并无胁迫因子与 Shannon 多样性指数相关(图 3B)。

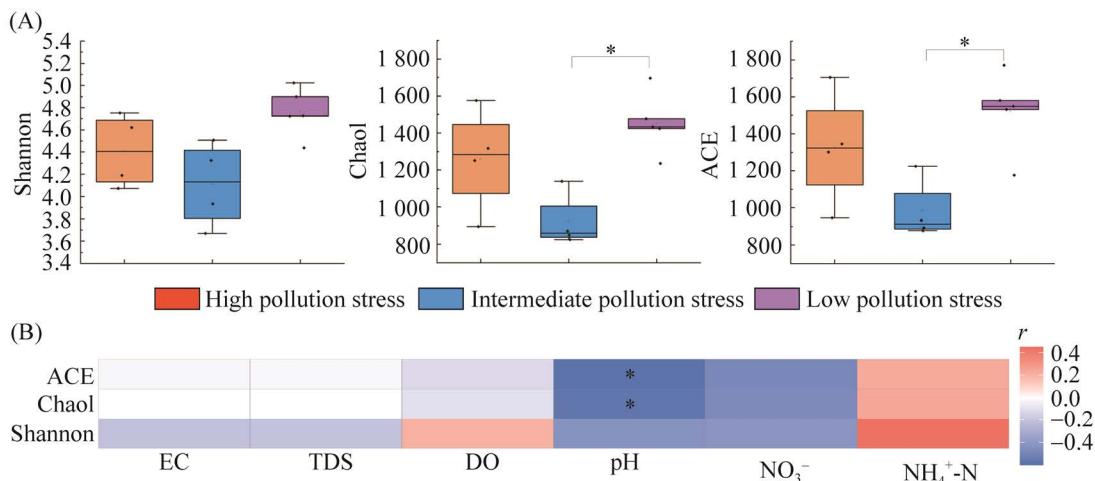


图 3 水体污染胁迫下浮游细菌群落 α 多样性组间差异(A)以及胁迫因子与 α 多样性间的相关性(B)

Figure 3 Inter-group differences in alpha diversity of bacterioplankton communities under water pollution stress (A) and correlation between stress factors and alpha diversity (B).

2.3 浮游细菌群落 β 多样性

浮游细菌群落结构在水体污染胁迫下可以显著区分并聚成 3 个类群(图 4), 分别为高污染

胁迫地区(J01、J02、J03、J04)、中污染胁迫地区(J10、J11、J12、J13)和低污染胁迫地区(J05、J06、J07、J08、J09)。

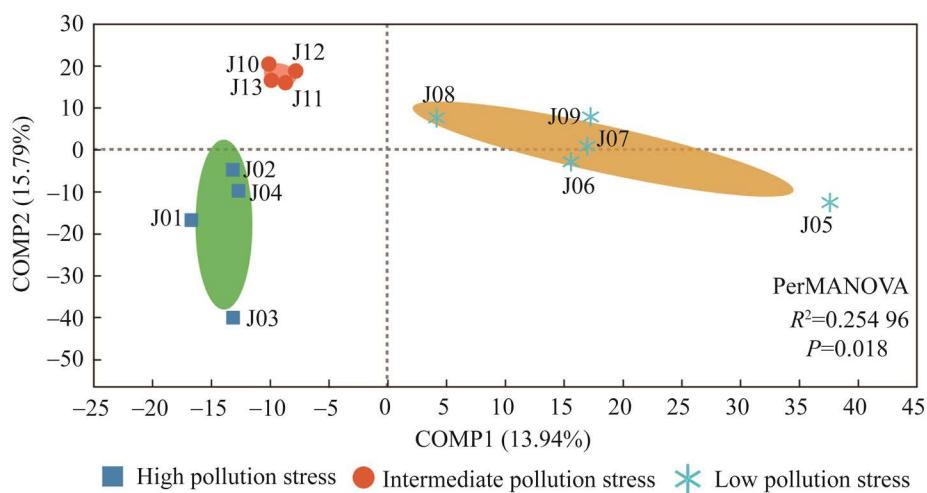


图 4 水体污染胁迫下浮游细菌群落结构差异(PLS-DA 分析)

Figure 4 Differences in bacterial community structure under water pollution stress (PLS-DA analysis).

2.4 浮游细菌群落与胁迫因子的关系

NO_3^- 是影响浮游细菌群落的主要胁迫因子(表 2)。单个丰度大于 1% 的菌群受胁迫因子影响也较为显著, *Pseudomonadota* 与 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 呈显著正相关, 与 DO 呈显著负相关, *Actinobacteriota* 与 pH 呈显著负相关, *Bacillota* 与 TDS 呈显著正相关, 与 NO_3^- 呈显著负相关(表 3)。

2.5 浮游细菌群落交互作用

在水体污染胁迫梯度下, 浮游细菌群落共生网络共检测到 21 个细菌菌群(图 5), 本研究发现水体污染胁迫梯度下浮游细菌交互作用的核心菌群均为 *Pseudomonadota*, 高-中-低污染胁迫下的关键物种分别从属于 *Actinobacteriota*、*Cyanobacteria* 与 *Bacillota*。伴随水体污染胁迫减小, 节点数与连

线数逐步增加, 在连通性上, 随水体污染胁迫的减小逐渐增大[高污染胁迫(0.694); 中污染胁迫(0.935); 低污染胁迫(1)]。在模块性、负正相关连线及负正相关比上也表现为类似的梯度(表 4), 高污染胁迫<中污染胁迫<低污染胁迫。

表 2 浮游细菌群落与胁迫因子的 Mantel 检验

Table 2 Mantel test of bacterial community and stress factors

Pollution stress factor	Correlation (r)	P-value
pH	-0.002	0.984
EC	0.355	0.066
TDS	0.366	0.065
$\text{NH}_4^+ \text{-N}$	-0.071	0.685
NO_3^-	0.520	0.006
DO	0.149	0.399

Black characters are the significant influencing factors of bacterial community.

表 3 胁迫因子与优势菌群相关性结果

Table 3 Correlation results between stress factors and dominant bacterial group

Item	<i>Pseudomonadota</i>	<i>Actinobacteriota</i>	<i>Bacteroidota</i>	<i>Cyanobacteria</i>	<i>Bacillota</i>
pH	-0.043	-0.610*	0.484	-0.022	-0.319
EC	0.354	-0.254	0.337	-0.320	0.519
TDS	0.388	-0.217	0.338	-0.369	0.572*
$\text{NH}_4^+ \text{-N}$	0.580*	0.017	0.094	-0.426	0.349
NO_3^-	-0.478	-0.148	-0.154	0.236	-0.709**
DO	-0.610*	0.088	-0.143	0.330	-0.280

Blacked-out font indicates significant correlation between the two. * represents $P < 0.05$, ** represents $P < 0.01$.

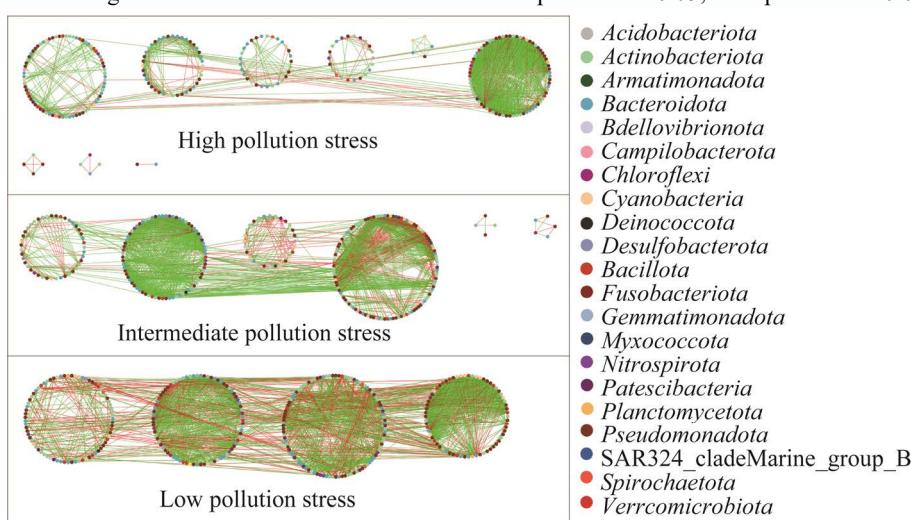


图 5 水体污染胁迫下浮游细菌群落共生网络

红线和绿线分别表示显著的正(斯皮尔曼相关, $P < 0.05$, $r > 0.8$)相关和负(Spearman 相关, $P < 0.05$, $r < -0.8$)相关

Figure 5 Symbiotic network of bacterioplankton communities under water pollution stress, red and green lines indicate significant positive (Spearman correlation, $P < 0.05$, $r > 0.8$) and negative (Spearman correlation, $P < 0.05$, $r < -0.8$) correlations, respectively.

表 4 水体污染胁迫下浮游细菌群落交互作用网络参数表

Table 4 Interaction network parameters of bacterial communities under different water pollution stress gradients

Network indexes	High pollution stress	Intermediate pollution stress	Low pollution stress
Total nodes (TN)	252	269	322
Total links (TL)	1 628	2 120	2 473
Average degree (avgK)	12.9	15.8	15.4
Negative links (NLs)	316	511	722
Positive links (PLs)	1 312	1 609	1 751
Negative/Positive (NP)	0.241	0.318	0.412
Connectedness (Con)	0.694	0.935	1
Modularity (M)	0.506	0.543	0.576
Efficiency (EFF)	0.931	0.941	0.955

3 讨论

本次研究发现，水体污染胁迫的减小显著改变了锦江浮游细菌群落多样性与组成。锦江优势浮游细菌群落是 *Pseudomonadota*、*Actinobacteriota*、*Bacteroidota*、*Cyanobacteria* 与 *Bacillota*，与其他学者在国内外的水体研究中得出的结果类似^[16,35–36]。随着污染胁迫的减小，*Bacillota* 与 *Bacteroidota* 的相对丰度均呈现递减趋势，*Bacillota* 是污水中常检测到的典型厌氧细菌之一^[37]，*Bacteroidota* 与许多哺乳动物^[38]和人类的肠道菌群有关^[39]，是排泄物的有效指标；相关分析显示，NO₃⁻与 TDS 是影响 *Bacillota* 的显著影响因子。这可能与居民区、工业排放等人为性外源输入有关，在河流上游(高污染胁迫地区)岸边可见裸露的排污口，且河道较窄、水量小，岸边有大片居民区，如生活污水中排放的碳水化合物、蛋白质、油脂、木质素等耗氧污染物以及排泄物的注入，可能影响 *Bacillota* 与 *Bacteroidota* 的相对丰度。而同为受人类活动影响较为显著的河流下游(中污染胁迫地区)，城市与农田为主要土地利用方式，但因其河道宽、水量较大，对水体污染具有稀释作用，污染胁迫相对于上游地区较小。

在河流中游(低污染胁迫地区)，河岸林地面积较广，水土保持较好，污染外源输入较河流上游和下游相对较轻。随着水体污染胁迫的减小，*Pseudomonadota* 与 *Actinobacteriota* 的相对丰度呈现先减后增的趋势，与浮游细菌群落多样性和丰富度的变化趋势一致(在中污染胁迫处达到最低值)，这可能与 NO₃⁻有关。在中污染胁迫处，*Cyanobacteria* 丰度占所有样品的绝大部分(69.74%)，而 NO₃⁻的含量显著高于高、低污染胁迫地区，NO₃⁻被认为可以驱动 *Cyanobacteria* 生长^[40]，因此降低了 *Pseudomonadota* 与 *Actinobacteriota* 的相对丰度并使得细菌群落多样性与丰富度水平下降。

本研究发现水体污染胁迫下浮游细菌交互作用的核心菌群均为 *Pseudomonadota*，随水体污染胁迫降低，关键物种所属菌群丰度呈减少趋势，交互作用复杂性及稳定性伴随水体污染胁迫的降低而增大。先前研究认为连通性最高的细菌菌群是交互作用中的核心菌群^[41]，关键物种代表着共生网络的高度连接的 OTU 单元所属物种，对群落结构和功能起重要作用^[42]。研究表明，关键物种去除后将导致细菌群落组成和功能的显著变化^[43]。丰度较高的菌群(如 *Pseudomonadota*)可能具有更宽的生态位宽度

和在扰动后更有可能回到它们的平衡组成的抗干扰能力，利于维护污染胁迫下细菌群落共生网络的稳定。而相对于核心菌群，关键物种对于污染胁迫的响应更为强烈。锦江高-中-低污染胁迫下的关键物种分别从属于 *Actinobacteriota*、*Cyanobacteria* 与 *Bacillota*，高-中-低污染胁迫下，浮游细菌群落交互作用的稳定性增强，而稳定性弱的共生网络不得不依托于丰度更高的物种以此提高共生网络的抗干扰能力。此外，它们并不是此次研究水体中丰度最高的门类，这与生态系统的客观规律类似，即高丰度细菌类群由于其高相对丰度而影响群落的功能，而低丰度细菌类群可能能够选择性地改变细菌群落的特定成员，无论细菌类群丰度如何，都可以在生态系统中发挥其影响^[42,44]。模块性、相关性连线的显著差异进一步证明了水体污染对于锦江浮游细菌交互作用的胁迫作用。节点之间的负正相关比在以往的研究中往往用来描述共生网络的稳定性^[17]，在正相关连线占比较大的共生网络往往以合作行为(交叉进食、互养相互作用)为主，对于污染胁迫的响应往往较为强烈，生物过程和信号传递造成的选择压力通过正相关连线在很短时间内传递给临近的 OTU 单元，从而使得共生网络趋于破碎、不稳定，而更强的负相关通过环境龛位与空间隔离来减少污染胁迫的干扰，这增强了共生网络的稳定性。在高-中-低污染梯度下，共生网络逐步增大的平均度值、模块性和更大更复杂的网络，这种变化增加了生态位宽度，增强了水体微食物网中不同细菌之间的相互联系，有助于其更有效地化解胁迫压力。浮游细菌群落交互作用可以增强细菌对污染胁迫的耐受性，相反，污染胁迫的增加也会减少细菌之间的交互作用，群落稳定性逐渐降低从而倾向于易于破碎和分解的共生网络，而浮游细菌作为河流中“缩小版”的生态

系统，可反映河流生态系统中动植物等对污染胁迫的响应，因此，把握河流中的污染-共生平衡机制对于河流生态系统的稳定意义重大。

本文依据 6 个污染胁迫因子所划分的污染胁迫等级，一定程度上可以反映锦江污染胁迫下的浮游细菌结构及交互作用变化，但仍有不足。其他研究表明，铜、镉等重金属^[45]、化学需氧量^[46]等水体污染指标显著影响细菌群落结构，在今后的研究中，应分析尽可能多的水体污染指标，更全面地反映水体污染胁迫状况，从微生物角度为水体污染的检测、监测和控制提供见解。

4 结论

本研究通过高通量测序分析了鄱阳湖流域锦江水体污染胁迫下浮游细菌群落结构及交互作用，结果发现：

(1) 锦江污染胁迫下的浮游细菌群落优势菌群包括 *Pseudomonadota* (13.53%–45.83%)、*Actinobacteriota* (17.05%–40.50%)、*Bacteroidota* (5.79%–31.56%)、*Cyanobacteria* (0.41%–59.31%) 和 *Bacillota* (0.11%–4.81%)。浮游细菌群落组成在水体污染胁迫等级下聚类显著差异 ($P=0.046$)，其中 *Bacillota* 在污染胁迫等级下显著差异 ($P=0.03$)，在高污染胁迫处达到最大，*Cyanobacteria* 在不同水体污染胁迫下有较大差异，在中污染胁迫处达到最大，即使并没有达到显著性水平。

(2) NO_3^- 是影响浮游细菌群落结构的显著胁迫因子 ($P=0.006$)。随着水体污染胁迫不断增大， α 多样性呈现先减后增的趋势，其中群落丰富度 Chao1 与 ACE 指数在不同水体污染胁迫等级下存在显著差异 ($P=0.024$ 和 0.037)，Shannon 多样性指数差异并不显著。

(3) 随着水体污染胁迫的减小，浮游细菌共

生网络的复杂性与稳定性增强，浮游细菌群落之间的交互作用增强。*Pseudomonadota* 为水体污染胁迫下浮游细菌群落交互作用的核心菌群，高-中-低污染胁迫下的关键物种分别从属于 *Actinobacteriota*、*Cyanobacteria* 与 *Bacillota*。

参考文献

- [1] Liang ZW, Siegert M, Fang WW, Sun Y, Jiang F, Lu H, Chen GH, Wang SQ. Blackening and odorization of urban rivers: a bio-geochemical process. *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Ecology*, 2017, 94(3): fix180–217.
- [2] Sheng YQ, Qu YX, Ding CF, Sun QY, Mortimer RJG. A combined application of different engineering and biological techniques to remediate a heavily polluted river. *Ecological Engineering*, 2013, 57: 1–7.
- [3] 李培伦, 刘伟, 唐富江, 鲁万桥, 王继隆. 汤旺河下游大麻哈鱼产卵场河段大型底栖动物物种多样性和水体污染状况. *湿地科学*, 2021, 19(4): 442–450.
Li PL, Liu W, Tang FJ, Lu WQ, Wang JL. Species diversity of macrozoobenthos and state of water pollution of stretches of chum salmon spawning grounds in lower Tangwang River. *Wetland Science*, 2021, 19(4): 442–450. (in Chinese)
- [4] 张洲. 浑河水体复合污染对斑马鱼和人干细胞基因表达谱的影响. 大连理工大学博士学位论文, 2019.
- [5] Wu NC, Dong XH, Liu Y, Wang C, Baattrup-Pedersen A, Riis T. Using River microalgae as indicators for freshwater biomonitoring: review of published research and future directions. *Ecological Indicators*, 2017, 81: 124–131.
- [6] Cotner JB, Biddanda BA. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems. *Ecosystems*, 2002, 5(2): 105–121.
- [7] Battin TJ, Luyssaert S, Kaplan LA, Aufdenkampe AK, Richter A, Tranvik LJ. The boundless carbon cycle. *Nature Geoscience*, 2009, 2(9): 598–600.
- [8] Findlay S. Stream microbial ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 2010, 29(1): 170–181.
- [9] Madsen EL. Microorganisms and their roles in fundamental biogeochemical cycles. *Current Opinion in Biotechnology*, 2011, 22(3): 456–464.
- [10] Fuhrman JA. Microbial community structure and its functional implications. *Nature*, 2009, 459(7244): 193–199.
- [11] Lymeropoulou DS, Kormas KA, Karagouni AD. Variability of prokaryotic community structure in a drinking water reservoir (Marathonas, Greece). *Microbes and Environments*, 2012, 27(1): 1–8.
- [12] Bryant JA, Aylward FO, Eppley JM, Karl DM, Church MJ, DeLong EF. Wind and sunlight shape microbial diversity in surface waters of the North Pacific Subtropical Gyre. *International Society for Microbial Ecology Journal*, 2016, 10(6): 1308–1322.
- [13] Savio D, Sinclair L, Ijaz UZ, Parajka J, Reischer GH, Stadler P, Blaschke AP, Blöschl G, Mach RL, Kirschner AKT, Farnleitner AH, Eiler A. Bacterial diversity along a 2 600 km river continuum. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(12): 4994–5007.
- [14] 贾伟. 赣江下游河湖交错带微生物群落分布及影响因素研究. 江西师范大学硕士学位论文, 2019.
- [15] Wang P, Zhao J, Xiao HY, Yang WJ, Yu XF. Bacterial community composition shaped by water chemistry and geographic distance in an anthropogenically disturbed river. *Science of the Total Environment*, 2019, 655: 61–69.
- [16] 李彬, 杨爱江, 胡霞, 徐琨, 刘吉. 锡矿废水影响下水库沉积物中细菌群落结构特征研究. *微生物学通报*, 2021, 48(9): 2956–2971.
Li B, Yang AJ, Hu X, Xu K, Liu J. Bacterial community structure in reservoir sediments under the influence of antimony ore waste water. *Microbiology China*, 2021, 48(9): 2956–2971. (in Chinese)
- [17] Hernandez DJ, David AS, Menges ES, Searcy CA, Afkhami ME. Environmental stress destabilizes microbial networks. *International Society for Microbial Ecology Journal*, 2021, 15(6): 1722–1734.
- [18] Louca S, Parfrey LW, Doebeli M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome. *Science*, 2016, 353(6305): 1272–1277.
- [19] De Vries FT, Griffiths RI, Bailey M, Craig H, Girlanda M, Gweon HS, Hallin S, Kaisermann A, Keith AM, Kretzschmar M, Lemanceau P, Lumini E, Mason KE, Oliver A, Ostle N, Prosser JI, Thion C, Thomson B, Bardgett RD. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 1–12

- [20] Saunders AM, Albertsen M, Vollertsen J, Nielsen PH. The activated sludge ecosystem contains a core community of abundant organisms. *International Society for Microbial Ecology Journal*, 2016, 10(1): 11–20.
- [21] Chaffron S, Rehrauer H, Pernthaler J, Von Mering C. A global network of coexisting microbes from environmental and whole-genome sequence data. *Genome Research*, 2010, 20(7): 947–959.
- [22] Fuhrman JA, Steele JA. Community structure of marine bacterioplankton: patterns, networks, and relationships to function. *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, 53: 69–81.
- [23] Ruan QS, Dutta D, Schwalbach MS, Steele JA, Fuhrman JA, Sun FZ. Local similarity analysis reveals unique associations among marine bacterioplankton species and environmental factors. *Bioinformatics*, 2006, 22(20): 2532–2538.
- [24] Xiao R, Guo YT, Zhang MX, Pan WB, Wang JJ. Stronger network connectivity with lower diversity of soil fungal community was presented in coastal marshes after sixteen years of freshwater restoration. *Science of the Total Environment*, 2020, 744: 140623–140633.
- [25] Guo JJ, Ling N, Chen ZJ, Xue C, Li L, Liu LS, Gao LM, Wang M, Ruan JY, Guo SW, Vandenkoornhuyse P, Shen QR. Soil fungal assemblage complexity is dependent on soil fertility and dominated by deterministic processes. *The New Phytologist*, 2020, 226(1): 232–243.
- [26] Hu YJ, Veresoglou SD, Tedersoo L, Xu TL, Ge TD, Liu L, Chen YL, Hao ZP, Su YR, Rillig MC, Chen BD. Contrasting latitudinal diversity and co-occurrence patterns of soil fungi and plants in forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 100–110.
- [27] Ma B, Wang HZ, Dsouza M, Lou J, He Y, Dai ZM, Brookes PC, Xu JM, Gilbert JA. Geographic patterns of co-occurrence network topological features for soil microbiota at continental scale in Eastern China. *International Society for Microbial Ecology Journal*, 2016, 10(8): 1891–1901.
- [28] 吴波波, 王鹏, 肖胜生, 余小芳, 舒旺, 张华, 丁明军. 水保措施对柑橘果园土壤细菌群落结构的影响. *环境科学研究*, 2021, 34(2): 419–430.
- Wu BB, Wang P, Xiao SS, Yu XF, Shu W, Zhang H, Ding MJ. Effects of soil and water conservation measures on soil bacterial community structure in citrus orchards. *Research of Environmental Sciences*, 2021, 34(2): 419–430. (in Chinese)
- [29] Ji MK, Kong WD, Yue LY, Wang JB, Deng Y, Zhu LP. Salinity reduces bacterial diversity, but increases network complexity in Tibetan Plateau lakes. *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Ecology*, 2019, 95(12): fiz190–206.
- [30] Lin YQ, Zhao DY, Zeng J, Cao XY, Jiao CC. Network analysis reveals seasonal patterns of bacterial community networks in lake Taihu under aquaculture conditions. *Water*, 2019, 11(9): 1868–1884.
- [31] 黄旭华, 王永文, 李喻鑫. 江西省锦江流域降水变化特征研究. *中国农村水利水电*, 2020(1): 100–105. Huang XH, Wang YW, Li YX. Research on the precipitation variation characteristics of Jinjiang River Basin in Jiangxi Province. *China Rural Water and Hydropower*, 2020(1): 100–105. (in Chinese)
- [32] 吉祝美, 方里, 张俊, 马晶晶. 主成分分析法在 SPSS 软件中的操作及在河流水质评价中的应用. *环保科技*, 2012, 18(4): 38–43.
- Ji ZM, Fang L, Zhang J, Ma JJ. Operation of principal component analysis in SPSS software and its application in water quality assessment. *Environmental Protection and Technology*, 2012, 18(4): 38–43. (in Chinese)
- [33] Li LW, Li W, Zou Q, Ma ZS. Network analysis of the hot spring microbiome sketches out possible niche differentiations among ecological guilds. *Ecological Modelling*, 2020, 431: 109147–109157.
- [34] Faust K, Raes J. CoNet app: inference of biological association networks using Cytoscape. *F1000Research*, 2016, 5: 1519–1535.
- [35] Tyagi I, Tyagi K, Chandra K, Kumar V. Characterization of bacterial diversity in wastewater of Indian paper industries with special reference to water quality. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2022, 19(5): 3669–3684.
- [36] Maejima Y, Kushimoto K, Muraguchi Y, Fukuda K, Miura T, Yamazoe A, Kimbara K, Shintani M. *Proteobacteria* and *Bacteroidetes* are major phyla of filterable bacteria passing through 0.22 μm pore size membrane filter, in Lake Sanaru, Hamamatsu, Japan. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2018, 82(7): 1260–1263.
- [37] Shu DT, He YL, Yue H, Wang QY. Microbial structures and community functions of anaerobic sludge in six full-scale wastewater treatment plants as

- revealed by 454 high-throughput pyrosequencing. *Bioresource Technology*, 2015, 186: 163–172.
- [38] Dowd SE, Callaway TR, Wolcott RD, Sun Y, McKeehan T, Hagevoort RG, Edrington TS. Evaluation of the bacterial diversity in the feces of cattle using 16S rDNA bacterial tag-encoded FLX amplicon pyrosequencing (bTEFAP). *BMC Microbiology*, 2008, 8: 125.
- [39] Jandhyala SM, Talukdar R, Subramanyam C, Vuyyuru H, Sasikala M, Reddy DN. Role of the normal gut microbiota. *World Journal of Gastroenterology*, 2015, 21(29): 8787–8803.
- [40] Cremona F, Öglü B, McCarthy MJ, Newell SE, Nöges P, Nöges T. Nitrate as a predictor of *Cyanobacteria* biomass in eutrophic lakes in a climate change context. *Science of the Total Environment*, 2022, 818: 151807–151816.
- [41] Layeghifard M, Hwang DM, Guttman DS. Disentangling interactions in the microbiome: a network perspective. *Trends in Microbiology*, 2017, 25(3): 217–228.
- [42] Banerjee S, Schlaeppi K, Van Der Heijden MGA. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(9): 567–576.
- [43] Berry D, Widder S. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 219–233.
- [44] Curtis MM, Hu ZP, Klimko C, Narayanan S, Deberardinis R, Sperandio V. The gut commensal *Bacteroides thetaiotaomicron* exacerbates enteric infection through modification of the metabolic landscape. *Cell Host & Microbe*, 2014, 16(6): 759–769.
- [45] 江玉梅, 张晨, 黄小兰, 倪才英, 王金凤, 宋鹏飞, 张志斌. 重金属污染对鄱阳湖底泥微生物群落结构的影响. *中国环境科学*, 2016, 36(11): 3475–3486. Jiang YM, Zhang C, Huang XL, Ni CY, Wang JF, Song PF, Zhang ZB. Effect of heavy metals in the sediment of Poyang Lake Estuary on microbial communities structure base on Mi-Seq sequencing. *China Environmental Science*, 2016, 36(11): 3475–3486. (in Chinese)
- [46] Niu AP, Song LY, Xiong YH, Lu CJ, Junaid M, Pei DS. Impact of water quality on the microbial diversity in the surface water along the Three Gorge Reservoir (TGR), China. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 181: 412–418.



王鹏,江西师范大学地理与环境学院教授,博士生导师。主要研究领域为鄱阳湖流域水循环与水环境,从事鄱阳湖流域水文过程、污染物迁移转化规律和环境微生物群落特征研究。主持国家自然科学基金青年基金项目、地区基金项目和江西省自然科学基金青年项目。