



柴达木盆地河流与湖泊水体微生物群落结构及共现网络模式差异

贾海超¹, 王丹丹^{1,2,3*}, 黄跃飞^{1,2,3}, 殷恒芝¹, 苏子淇¹, 李伯荣¹, 高印轩¹, 夏中帅¹, 孙继瑶¹

1 青海大学 土木水利学院, 青海 西宁 810016

2 青海大学, 黄河上游生态保护与高质量发展实验室, 青海 西宁 810016

3 青海大学, 水利部江河源区水生态治理与保护重点实验室, 青海 西宁 810016

贾海超, 王丹丹, 黄跃飞, 殷恒芝, 苏子淇, 李伯荣, 高印轩, 夏中帅, 孙继瑶. 柴达木盆地河流与湖泊水体微生物群落结构及共现网络模式差异[J]. 微生物学报, 2024, 64(12): 4918-4935.

JIA Haichao, WANG Dandan, HUANG Yuefei, YIN Hengzhi, SU Ziqi, LI Borong, GAO Yinxuan, XIA Zhongshuai, SUN Jiyao. Differences of microbial community structures and co-occurrence networks in rivers and lakes in the Qaidam Basin[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(12): 4918-4935.

摘要: 【目的】河流与湖泊是重要且紧密联系的水生生态系统, 其中微生物是河流与湖泊生态系统中重要的有机组分并参与介导水体各类物质的转化和能量流动, 探究河流与湖泊水体细菌和真菌群落特征及其共现网络模式的差异是深入理解柴达木盆地水生生态系统生物地球化学循环的关键。【方法】基于高通量测序技术利用统计分析, 选取柴达木盆地典型河湖(4个湖泊和6条河流)为研究对象, 解析河流与湖泊水体的细菌和真菌群落的多样性、群落结构、驱动因素和共现网络的差异性。【结果】河流水体细菌和真菌的丰度和多样性指数均高于湖泊水体(Wilcoxon, $P < 0.01$)。河流与湖泊水体的细菌群落的最优势菌门均为变形菌门(*Proteobacteria*, 河流占比: 6.0%–63.0%; 湖泊占比: 8.0%–61.0%), 河流与湖泊的真菌群落最优势物种不同, 河流为子囊菌门(*Ascomycota*): 0.5%–75.0%、湖泊为未分类菌门(*unclassified_k_Fungi*): 3.0%–87.0%。河流与湖泊水体的细菌和真菌群落结构差异显著(细菌: $R = 0.599$, $P = 0.001$; 真菌: $R = 0.435$, $P = 0.001$)。海拔(altitude, Alt)、叶绿素 a (chlorophyll a, Chl-a)和总氮(total nitrogen, TN)是不同水体的细菌群落结构的显著驱动因子; 而溶解氧(dissolved oxygen, DO)、酸碱度(potential of hydrogen potential of hydrogen, pH)和温度(temperature, Temp)是不同水体真菌群落结构的显著驱动因子。细菌和真菌群

资助项目: 青海省自然科学基金(2024-ZJ-955)

This work was supported by the Natural Science Foundation of Qinghai Province (2024-ZJ-955).

*Corresponding author. E-mail: 2023990002@qhu.edu.cn

Received: 2024-07-01; Accepted: 2024-09-23; Published online: 2024-09-26

落在不同生境中稳定性差异较大: 河流细菌群落比湖泊细菌群落中更稳定, 而湖泊真菌群落比河流真菌群落更稳定。【结论】柴达木盆地河流与湖泊水体的细菌和真菌群落特征存在较明显差异, 表现出一定的空间异质性。本研究可为深入研究柴达木盆地河湖水生生态系统微生物群落特征差异和联系提供数据支撑, 并为该区域水资源保护和管理提供一定理论依据。

关键词: 河流与湖泊; 细菌和真菌; 驱动因素; 共现网络

Differences of microbial community structures and co-occurrence networks in rivers and lakes in the Qaidam Basin

JIA Haichao¹, WANG Dandan^{1,2,3*}, HUANG Yuefei^{1,2,3}, YIN Hengzhi¹, SU Ziqi¹, LI Borong¹, GAO Yinxuan¹, XIA Zhongshuai¹, SUN Jiyao¹

1 School of Civil Engineering and Water Resources, Qinghai University, Xining 810016, Qinghai, China

2 Laboratory of Protection and High-Quality Development in the Upper Yellow River, Qinghai University, Xining 810016, Qinghai, China

3 Key Laboratory of Water Ecological Remediation and Protection at Headwater Regions of Big Rivers, Qinghai University, Xining 810016, Qinghai, China

Abstract: [Objective] Rivers and lakes are important and closely linked aquatic ecosystems, in which microorganisms are important organic components and participate in the transformation of various substances and energy flow. Comparing the bacterial and fungal communities and their co-occurrence networks between rivers and lakes is the key to a deeper understanding of the biogeochemical cycling in aquatic ecosystems of the Qaidam Basin. **[Methods]** We analyzed the diversity, structures, driving factors, and co-occurrence networks of bacterial and fungal communities in six rivers and four lakes of the Qaidam Basin by next-generation sequencing and statistical analysis methods. **[Results]** The abundance and diversity of bacteria and fungi in rivers were higher than those in lakes (Wilcoxon, $P < 0.01$). The most dominant bacterial phylum was *Proteobacteria* in both rivers and lakes (rivers: 6.0%–63.0%; lakes: 8.0%–61.0%), while the most dominant fungal phylum varied between rivers and lakes, being *Ascomycota* (0.5%–75.0%) in rivers and unclassified_k_Fungi (3.0%–87.0%) in lakes. The structures of bacterial and fungal communities differed between rivers and lakes (bacteria: $R = 0.599$, $P = 0.001$; fungi: $R = 0.435$, $P = 0.001$). Altitude (Alt), chlorophyll a (Chl-a), and total nitrogen (TN) were significant factors shaping bacterial community structures, while dissolved oxygen (DO), pH, and temperature (Temp) were significant drivers shaping fungal community structures in different aquatic ecosystems. The stability of bacterial and fungal communities varied significantly between habitats. Specifically, bacterial communities were more stable in rivers than in lakes, while fungal communities were more stable in lakes than in rivers.

[Conclusion] The bacterial and fungal communities varied between rivers and lakes in the Qaidam Basin, demonstrating spatial heterogeneity. This study can provide data support for the in-depth study of the differences and connections of the microbial community characteristics between rivers and lakes in the Qaidam Basin. Moreover, it lays a theoretical foundation for the protection and management of water resources in this region.

Keywords: river and lake; bacteria and fungi; driving factors; co-occurrence network

柴达木盆地被誉为“祖国的聚宝盆”，区域内富集了各类的矿产资源，同时也是我国西北地区重要的生态保护屏障。柴达木盆地自然发育着众多生境各异(如：盐度差异显著、海拔跨度大等)的湖泊与河流，是世界上盐湖分布最集中的区域之一。微生物是河流与湖泊生态系统中重要的有机组分，能够参与介导湖泊生态系统中的物质转化和能量流动。柴达木盆地湖泊水源主要为高山融雪汇成河流注入，少部分为自然降水和地下泉眼，因此该区域河流与湖泊存在着密切的联系，具体表现在河流中各类营养物质会在其尾间湖中富集，因此河流微生物菌群结构与湖泊存在一定的相似性，但河流与湖泊两种生态系统中微生物也有其独特的分布特征。研究发现湖泊生态系统中微生物群落结构在水平方向相对均匀，而在垂直方向存在明显差异；河流生态系统一般流域广泛且受沿程人类活动和不同环境因素的影响，在水平方向上存在较大差异^[1-4]。另外，河流与湖泊的微生物群落对水环境变化较为敏感，表现在不同水体环境条件下微生物群落结构不同，如高盐湖泊以耐盐类群和嗜盐类群[如盐单胞菌属(*Halomonas*)、盐芽孢杆菌属(*Halobacillus*)]为主^[5-6]。目前对于柴达木盆地湖泊或河流水体细菌和真菌群落特征的研究已较为丰富^[7-10]，而这些研究多集中在单一的湖泊或河流。因此，综合对比研究柴达木盆地河流和湖泊水体细菌和真菌群落结构特征，以期掌握柴达木盆地河流和湖泊水体细菌和真菌群落多样性和结构及其差异性，为柴

达木盆地河流和湖泊水质安全提供参考，为深入挖掘柴达木盆地河流和湖泊水体微生物菌群功能奠定数据基础。

基于相关关系的微生物共现网络能够反映微生物菌群的稳定性，先前已有众多研究关注了河流和湖泊生境中微生物菌群的共现网络^[11-13]。如Chen等研究金沙江细菌和真菌群落的生物地理模式和网络模式发现，与细菌相比，真菌群落受到更强烈的扩散限制影响和更少的网络连通性^[14]。2023年，王丹丹等对柴达木盆地湖泊的水体和沉积物贡献网络模式研究发现，沉积物的细菌空间周转率明显小于水体^[9]。Zhao等使用共现网络分析对青藏高原部分湖泊的细菌和真菌群落生物地理格局进行研究发现，细菌群落比真菌群落具有更高的复杂性和稳定性^[15]。目前，对于湖泊生境的微生物共现网络的稳定性和互作关系等研究已较为成熟，但对于柴达木盆地河流与湖泊的微生物共现网络的对比分析仍然不足。

基于此，本研究选取柴达木盆地典型河湖(4个湖泊和6条河流)为研究对象，基于高通量测序技术，解析部分河流与湖泊的细菌和真菌群落的多样性、群落结构及其变化的驱动因素，同时构建细菌和真菌的生态网络结构，研究河流与湖泊的细菌和真菌群落的共现网络模式。本文相关结果，一方面可为柴达木盆地河湖生态系统微生物数据的挖掘提供基础，另一方面为柴达木盆地河湖生态系统水资源管理和应用提供一定的

决策支撑, 进而可更有针对性地进行生态保护。

1 材料与amp;方法

1.1 水样采集及预处理

2023年7月, 选取柴达木盆地东北部的尕斯库勒湖(GHL)、小柴旦湖(XCDL)、托素湖(TSL)、可鲁克湖(KLKL)和鱼卡河(YKR)、巴音河(BYR)、格尔木河(GEMR)、连通河(K_TR)、塔塔棱河(TTLR)和香日德河(XRDR)进行水样采集。以上样点湖泊包括淡水湖(KLKL)和咸水湖, 河流包括入湖河流和非入湖河流, 其中BYR为KLKL的入湖河、K_TR为TSL的入湖河、TTLR为XCDL的入湖河。采样点信息详见附表1(所有附表和附图的数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0001714)。使用便携式采样器在每个采样点水下约0.5 m处采集水体样本7 L置于无菌处理的窄口玻璃瓶内, 其中5 L用于水体抽真空过滤(孔隙直径0.22 μm的无菌滤纸膜), 剩余水样用于水体营养盐浓度检测。所有水体样本采集后及时放置在-4 °C条件下避光保存以待进一步分析。

1.2 水体理化因子参数检测

使用多参数便携式水质仪(Xylem Inc.公司)在每个样点连续3次监测样点的温度(Temperature, Temp)、溶解氧(dissolved oxygen, DO)、电导率(electrical conductivity, EC)、pH、氧化还原电位(oxidation-reduction potential, ORP)、盐度(salinity, SAL)和总溶解性固体(total dissolved solids, TDS), 并将3次测量结果取均值作为最终该样点的理化因子数据。同时, 在采样点使用便携式GPS仪确定采样点的经度(longitude, Lon)、纬度(latitude, Lat)和海拔(altitude, Alt)。另外, 在实验室进行水体的总氮(total nitrogen, TN)、总磷(total phosphorus, TP)、

叶绿素a(chlorophyll a, Chl-a)、氨氮(ammonia nitrogen, $\text{NH}_4^+\text{-N}$)、硝氮(nitrate nitrogen, $\text{NO}_3^-\text{-N}$)的检测。其中TN、TP依据国家检测标准^[16]检测、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的检测依据HJ 535—2009标准^[17]、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的检测依据SL 84—1994标准^[18]、Chl-a的检测依据SL 88—2012标准^[19]。

1.3 总DNA提取和PCR扩增及高通量测序

将抽滤后的滤纸膜使用FastDNA[®] Spin Kit for Soil试剂盒(MP Biomedicals LLC公司)进行微生物总DNA的提取, 具体提取过程参见相关操作说明。总DNA提取后使用通用引物515F(5'-GTGCCAGCMGCCGCGG-3')和806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')对细菌16S rRNA基因的V4区进行PCR扩增, 使用ITS1F(5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和ITS2R(5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')对真菌ITS区进行PCR扩增。细菌PCR反应体系: 5×FastPfu缓冲液4 μL, dNTPs(2.5 mmol/L)2 μL, 上、下游引物(5 μmol/L)各0.8 μL, TransStart FastPfu DNA聚合酶(2×)0.4 μL, 模板DNA 10 ng, 补加ddH₂O至20 μL。真菌PCR反应体系(20 μL): 10×FastPfu缓冲液2 μL, dNTPs(2.5 mmol/L)2 μL, 上、下游引物(5 μmol/L)各0.8 μL, rTaq DNA聚合酶(2.5 μmol/L)0.2 μL, 模板DNA 10 ng, 补加ddH₂O至20 μL。细菌和真菌扩增程序: 95 °C预变性3 min; 95 °C变性30 s, 55 °C退火30 s, 72 °C延伸30 s, 共27个循环; 随后72 °C稳定延伸10 min, 最后在10 °C进行保存。每个样本均3次重复并用2%琼脂糖凝胶电泳检测PCR产物, 并进行纯化、定量和均一化后送样进行高通量测序。

使用Illumina公司的MiSeq PE250平台进行高通量测序(上海美吉生物医药科技有限公司)。将原始下机数据按如下流程处理:(1)使用Fastp(v0.19.6)软件对双端原始测序序列进行质控(位

点截取、长度过滤、错配体和嵌合体去除);(2) 使用 FLASH (v1.2.11)软件进行拼接得到原始序列数据;(3) 使用 UPARSE 软件(v7.1), 根据 97% 的相似度对质控拼接后的序列进行操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)的聚类;(4) 利用 RDP classifier (v2.11)对细菌 Silva 16S rRNA 基因数据库(v138)和 Unite 真菌数据库, 进行 OTU 物种分类学注释。相关原始测序数据已经上传到 NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>), 序列登记编号 PRJNA1107365 和 PRJNA1107378。

1.4 统计分析

使用“vegan”和“picante”软件包计算河流与湖泊水体细菌和真菌的 α 多样性指数(Chao1 丰度指数、Shannon 多样性指数、Pielou 均匀度指数、PD 系统发育性指数), 并使用非参数 Wilcoxon 检验分析河流与湖泊水体细菌和真菌群落的 α 多样性指数的差异性^[20]。另外, 计算环境因子与河流和湖泊的细菌和真菌 α 多样性指数的 Spearman 相关关系, 确定不同水体细菌和真菌群落 α 多样性指数的影响因子。基于微生物群落 Bray-Curtis 距离使用主坐标分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)并结合相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM)研究河流与湖泊水体细菌和真菌群落结构的差异性, R 值越大, 组间差异程度越高^[21]。剔除方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)大于 10 的环境因子, 基于去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)值的大小(细菌 DCA1=5.87, 真菌 DCA1=9.70, DCA1 \geq 3.50), 选取典范对应分析(canonical correlation analysis, CCA), 再利用“vegan”软件包进行探究环境因子对河流与湖泊水体的细菌和真菌群落结构的影响大小^[22]。最后构建河流与湖泊的水体细菌和真菌群落的共现网络, 具体如下: 首先挑选出在超过一半数目样品(河流 7 个、湖泊 8 个)中出现,

并且其相对丰度大于 0.01 的 OTUs, 进一步选择 Spearman 相关系数绝对值大于 0.8 同时显著性 $P < 0.01$ 的 OTUs 用于群落共现网络构建^[9,22]。随后用 Gephi (v0.10.1)交互软件进行微生物共现网络的可视化及分析^[23]。

2 结果与分析

2.1 河流与湖泊水体理化因子差异

河流与湖泊的 Temp 无显著差别, 其中 KLKL2 的 Temp 最高(31.43 °C), 其入湖河流 BYR_S 的 Temp 最低(12.95 °C)。除 KLKL (淡水湖)外的湖泊盐度均远大于河流, 所有湖泊水体的 EC、TDS、ORP 均远大于除 K_TR1 以外的河流。另外, 河流中的 K_TR1 的 TDS、SAL、ORP 值最高且与其尾间湖 TSL 相接近。同时, 河流与湖泊的 pH 无明显差异, 但均呈碱性。然而, XCDL 的叶绿素(Chl-a)含量最低(0.11 mg/L), BYR 的硝氮(NO_3^- -N)水平最高(均值 1.10 mg/L), 同时河流水体的溶解氧均值(DO)略高于湖泊, 河流与湖泊的氨氮(NH_4^+ -N)、总氮(TN)、总磷(TP)无明显差异, 见附表 1。

2.2 河流与湖泊水体的细菌和真菌群落特征变化

采样水体样本的细菌和真菌共检测出的 OTUs 数目分别为 20 217 和 7 996。进一步计算并分析不同水体细菌和真菌群落的 α 多样性指数(Chao1 丰度指数、Shannon 多样性指数、PD 系统发育指数、Pielou 均匀度指数)及其与环境因子的 Spearman 相关性见附表 2、图 1 所示。由图 1 可知河流与湖泊的细菌群落各 α 多样性指数差异显著。除河流的真菌群落 Pielou 均匀度指数与湖泊真菌无显著差异外, 河流水体的细菌和真菌群落各 α 多样性指数均显著高于湖泊(Wilcoxon, $P < 0.01$), 原因之一是大部分河流的溶解氧的含量高于湖泊, 更利于微生物的生存。

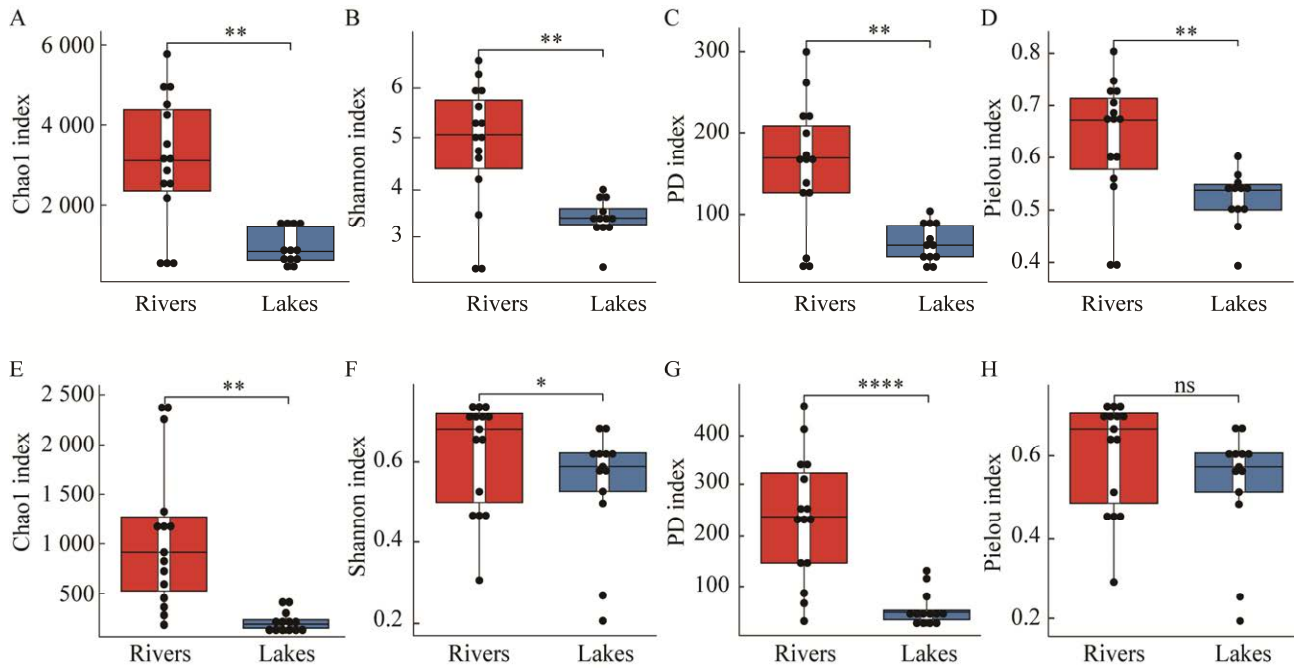


图 1 河流与湖泊的细菌(A-D)和真菌(E-H)群落 α 多样性指数对比分析 河流与湖泊水体的细菌和真菌 α 多样性指数的 Wilcoxon 检验, *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ****: $P < 0.0001$; ns: 差异不显著

Figure 1 Comparative analysis of alpha diversity indices in bacterial (A-D) and fungal (E-H) communities between rivers and lakes. Wilcoxon test for bacterial and fungal alpha diversity indices in river and lake waters. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ****: $P < 0.0001$; ns: Not significant.

同时,值得注意的是 XRDR 的细菌和真菌群落的各 α 多样性指数均值均最高,可能是由于 XRDR 富含大量可吸附微生物的泥沙导致^[24]。环境因子与河流和湖泊水体的细菌和真菌群落的 α 多样性指数的相关关系表明,河流细菌群落的 α 多样性指数均与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈显著正相关关系,表明 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 对细菌多样性有促进作用。同时,河流细菌群落的 α 多样性指数也与 Lon 呈正相关关系,但随着 pH 的增加而减少。然而,Lat 和 DO 与河流细菌群落的各 α 多样性指数均呈显著负相关关系(图 2A)。河流真菌的 Chao1 丰度指数、Shannon 多样性指数和 Pielou 均匀度指数与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈显著正相关关系,而 PD 系统发育度指数与其呈显著负相关关系(图 2B)。湖

泊细菌的各 α 多样性指数均与 ORP、EC、TDS、SAL 和 Alt 呈显著正相关关系,但与 DO 呈显著负相关关系。同时 Shannon 多样性指数和 PD 系统发育度指数均与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、Temp、Lat、和 pH 呈显著负相关关系(图 2C)。湖泊真菌的 Chao1 丰度指数和 PD 系统发育度指数与 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 TN 呈显著负相关关系,与 Temp 和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈显著正相关关系,Shannon 多样性指数随 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、TN 和 DO 的增加而减少,Pielou 均匀度指数随 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的增加而减少(图 2D)。

2.3 河流与湖泊的细菌和真菌群落组成

在门分类水平上分别绘制不同水体细菌和真菌物种丰度堆积图(图 3),其前 5 优势物种丰度占比如表 1-4 所示。

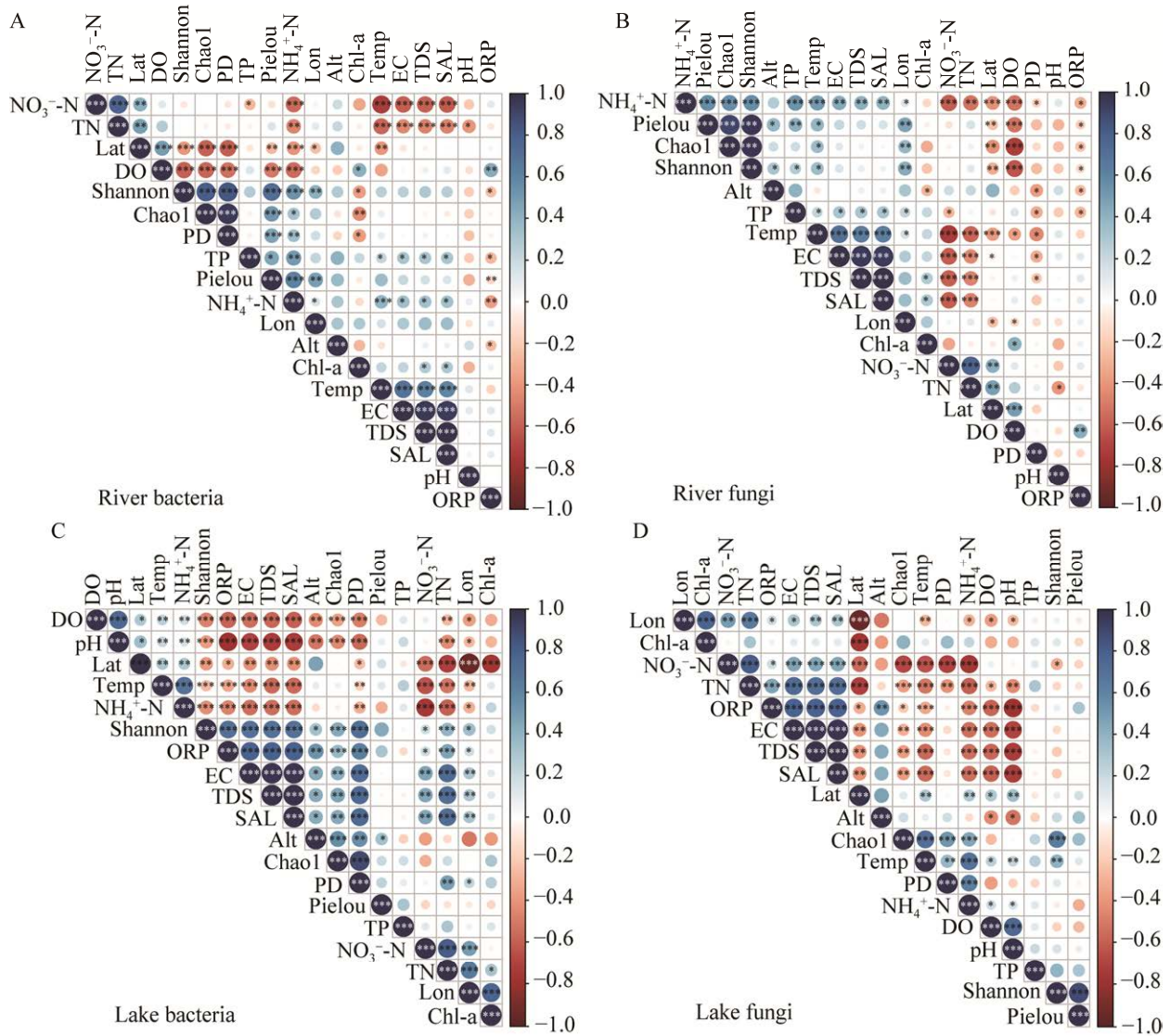


图2 河流与湖泊水体的细菌和真菌 α 多样性指数与环境因子之间 Spearman 相关系数 环境因子与细菌或真菌 α 多样性指数的 Spearman 相关系数的显著性, *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$

Figure 2 Spearman coefficient between alpha diversity indices of bacterial and fungal in rivers and lakes and environmental factors. The significance of Spearman's correlation coefficient between environmental factors and bacterial or fungal alpha diversity indices. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

河流与湖泊水体的细菌和真菌群落在属水平上的优势物种见附图 1。

2.4 河流与湖泊的细菌和真菌群落结构影响因素分析

基于 Bray-Curtis 距离, 使用 PCoA 解析河流及湖泊的细菌和真菌群落结构差异, 结果如图

4 所示。由图 4A 可知, PCoA1 和 PCoA2 对河流与湖泊水体的细菌群落差异的解释率分别为 31.32% 和 16.85%。来自同一水体的细菌群落基本聚集在一起, 而不同水体的细菌群落出现明显的分离, 这表明河流与湖泊水体的细菌群落结构存在显著差异 (ANOSIM: $R = 0.599$, $P = 0.001$)。

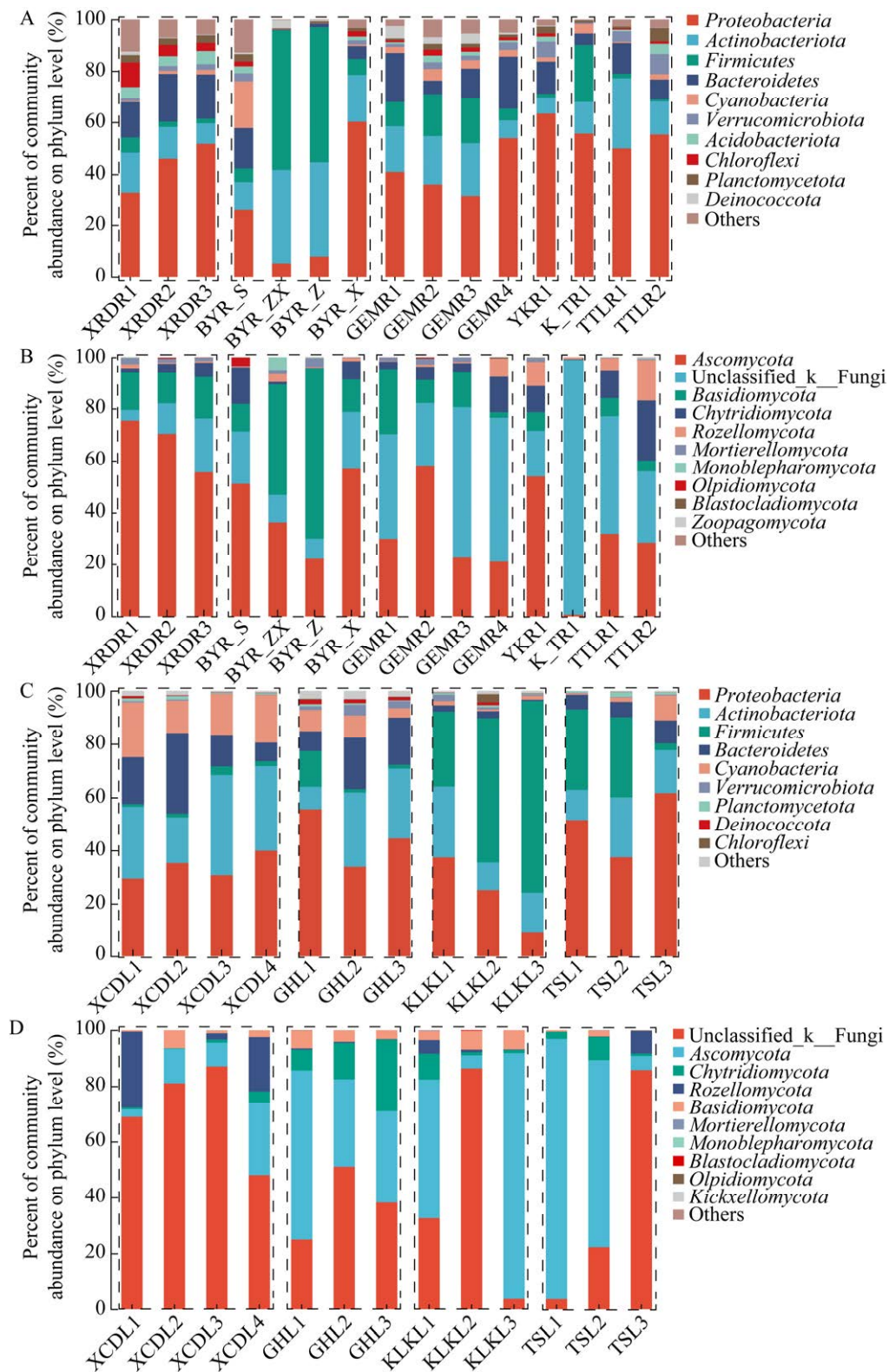


图 3 河流与湖泊的细菌(A、B)和真菌(C、D)群落在门水平上相对丰度前 10 的物种

Figure 3 Top 10 species in relative abundance at the phylum level for bacterial (A, B) and fungal (C, D) communities in rivers and lakes.

表 1 河流水体不同样本的细菌群落在门水平上的前 5 优势物种

Table 1 Top 5 dominant species of bacterial communities in different samples of river water bodies at the phylum level

Top 5 dominant species	Range of abundance (%)	Samples with the highest abundance percentage (%)	Samples with the highest abundance percentage (%)
<i>Proteobacteria</i>	6.0–63.0	BYR_ZX (6.0)	YKR1 (63.0)
<i>Actinobacteria</i>	7.0–36.0	YKR1 (7.0)	BYR_ZX (36.0)
<i>Firmicutes</i>	1.0–55.0	TTLR2 (1.0)	BYR_ZX (55.0)
<i>Bacteroidetes</i>	0.5–20.0	BYR_ZX (0.5)	GEMR4 (20.0)
<i>Cyanobacteria</i>	0.5–19.0	BYR_Z (0.5)	BYR_S (19.0)

Table 1 aligns with figure 3A.

表 2 河流水体不同样本的真菌群落在门水平上的前 5 优势物种

Table 2 Top 5 dominant species of fungal communities in different samples of river water bodies at the phylum level

Top 5 dominant species	Range of abundance (%)	Samples with the highest abundance percentage (%)	Samples with the highest abundance percentage (%)
<i>Ascomycota</i>	0.5–75.0	K_TR1 (0.5)	XRDR1 (75.0)
Unclassified_k_Fungi	3.0–97.0	XRDR1 (3.0)	K_TR1 (97.0)
<i>Basidiomycota</i>	0.2–69.0	KTR1 (0.2)	BYR_Z (69.0)
<i>Chytridiomycota</i>	0.5–22.0	BYR_Z (0.5)	TTLR2 (22.0)
<i>Rozellomycota</i>	0.5–16.0	GEMR1 (0.5)	TTLR2 (16.0)

Table 2 aligns with figure 3B.

表 3 湖泊水体不同样本的细菌群落在门水平上的前 5 优势物种

Table 3 Top 5 dominant species of bacterial communities in different samples of lake water bodies at the phylum level

Top 5 dominant species	Range of abundance (%)	Samples with the highest abundance percentage (%)	Samples with the highest abundance percentage (%)
<i>Proteobacteria</i>	8.0–61.0	KLKL3 (8.0)	TSL3 (61.0)
<i>Actinobacteria</i>	6.0–38.0	GHL1 (6.0)	XCDL3 (38.0)
<i>Firmicutes</i>	1.0–75.0	XCDL1 (1.0)	KLKL3 (75.0)
<i>Bacteroidetes</i>	0.5–31.0	KLKL3 (0.5)	XCDL2 (31.0)
<i>Cyanobacteria</i>	1.0–20.0	TSL1 (1.0)	XCDL1 (20.0)

Table 3 aligns with figure 3C.

表 4 湖泊水体不同样本的真菌群落在门水平上的前 5 优势物种

Table 4 Top 5 dominant species of fungal communities in different samples of lake waters at the phylum level

Top 5 dominant species	Range of abundance (%)	Samples with the highest abundance percentage (%)	Samples with the highest abundance percentage (%)
Unclassified_k_Fungi	3.0–87.0	TSL (3.0)	XCDL3 (87.0)
<i>Ascomycota</i>	3.0–94.0	XCDL1 (3.0)	TSL1 (94.0)
<i>Chytridiomycota</i>	0.3–25.0	XCDL2 (0.3)	GHL3 (25.0)
<i>Rozellomycota</i>	0.2–23.0	TSL1 (0.2)	XCDL1 (23.0)
<i>Basidiomycota</i>	0.2–10.0	TSL3 (0.2)	KLKL2 (10.0)

Table 4 aligns with figure 3D.

湖泊水体细菌群落结构变化的显著驱动因素影响大小为 $EC > ORP > Alt > Chl-a > TP > TN > NH_4^+-N$ ($R^2=0.73, 0.68, 0.49, 0.35, 0.28, 0.23, 0.22$, $P < 0.05$) (图 5A)。影响不同水体的真菌群落结构的显著因素排序为 $ORP > DO > EC > Temp > TP > NH_4^+-N > pH$ ($R^2=0.69, 0.58, 0.57, 0.34, 0.31, 0.28, 0.25$, $P < 0.05$) (图 5B)。

2.6 河流与湖泊的细菌和真菌微生物共现网络分析

基于 OTUs 之间的相关关系,对河流与湖泊水体的细菌和真菌群落共现网络进行构建和解析,结果如图 6 所示。河流水体细菌的共现网络由 139 个节点和 440 条边组成,湖泊水体的细菌共现网络由 82 个节点和 324 条边组成;河流水体真菌的共现网络由 23 个节点和 14 条边组成,湖泊水体的真菌共现网络由 9 个节点和 21 条边组成(表 5),表明柴达木盆地河流细菌群落比湖泊具有更复杂的相互作用关系和网络结构,而湖泊真菌群落比河流的网络关系和网络结构更复杂。另外,河流的细菌和真菌群落共现网络的模

块化程度分别为 0.56 和 0.88,湖泊的细菌和真菌共现网络的模块化程度分别为 0.54 和 0.19,表明柴达木盆地河流的细菌和真菌群落与湖泊的细菌群落共现网络模块化程度均较高(模块化指数大于 0.40),且河流水体的细菌和真菌群落的网络模块化均高于湖泊,而湖泊真菌群落共现网络的模块化程度很低,表明河流水体的细菌和真菌群落的共现网络的模块内连接更复杂,而湖泊水体细菌和真菌群落的共现网络模块间的连接更复杂。值得注意的是河流与湖泊水体的真菌共现网络均较简单,原因可能是柴达木盆地干旱少雨的气候不利于真菌菌株生长。另外,河流与湖泊的细菌群落网络关系显示群落内部正相关关系明显大于负相关关系,而河流与湖泊的真菌群落网络关系均为正相关关系。此外,河流与湖泊的细菌群落聚类系数为 0.47 和 0.55,节点平均度分别为 6.33 和 7.93,而河流与湖泊的真菌群落聚类系数为 0.60 和 0.72,节点平均度分别为 1.22 和 4.67,表明在环境干扰的情况下河流的细菌和真菌群落的稳定性均小于湖泊^[14]。

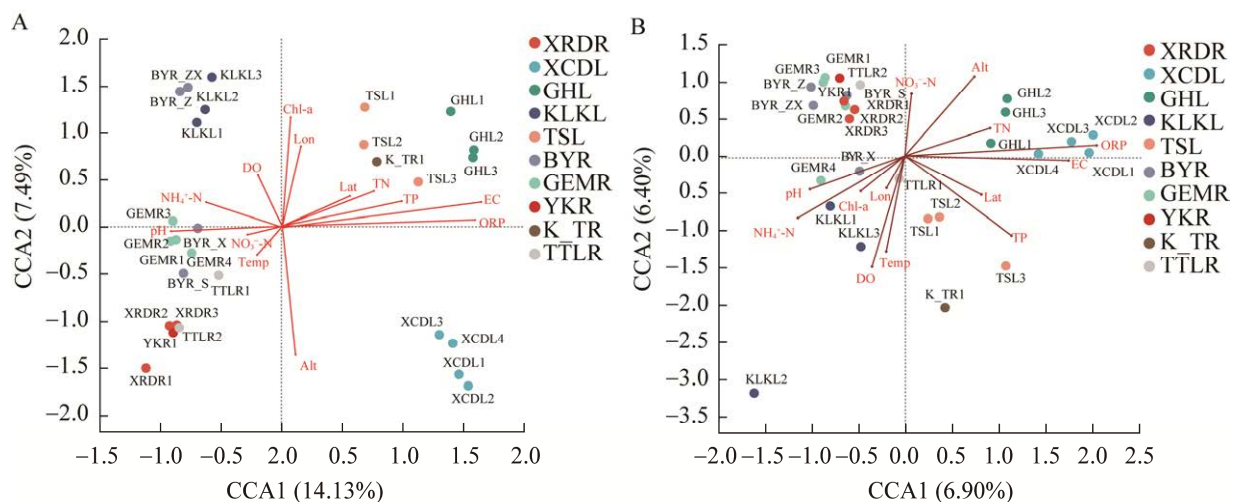


图 5 河流与湖泊的细菌(A)和真菌(B)群落典型相关性分析(CCA)

Figure 5 Canonical correlation analysis of bacterial (A) and fungal (B) communities in rivers and lakes.

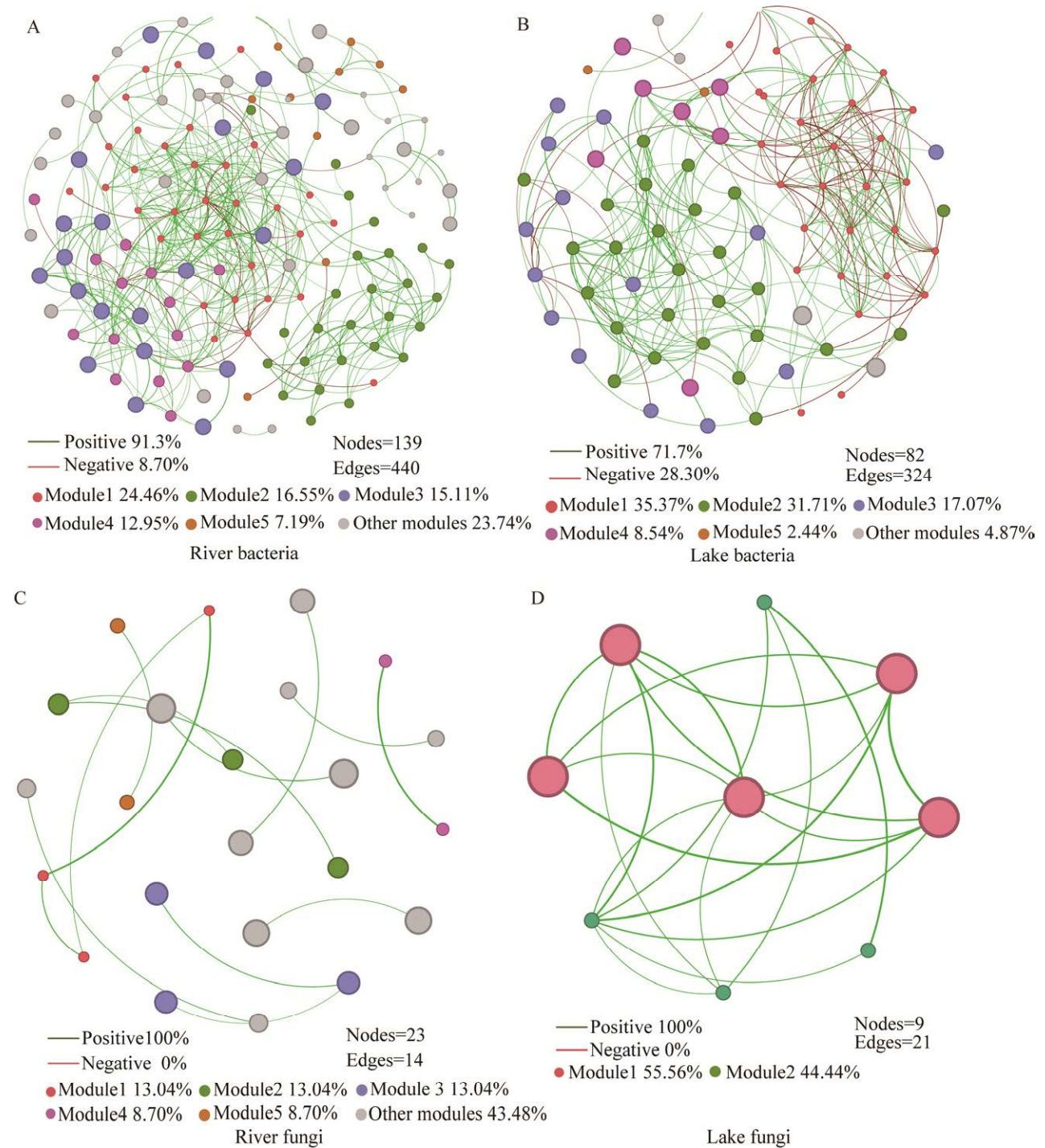


图 6 河流与湖泊的细菌和真菌群落共现网络 按照不同的模块进行着色，仅展示网络中相对丰度前 5 的模块，其他模块用灰色表示；节点颜色：不同的模块；边的颜色：相关关系

Figure 6 Co-occurrence network of bacterial and fungal communities in rivers and lakes. Only the relative abundance of top 5 modules with different colors are displayed. Only the relative abundance of top 5 modules with different colors are displayed based on their modularity, and other modules are represented with grey; Color of nodes: Different modularity; Color of edges indicates: Correlation.

表5 河流与湖泊的细菌和真菌共现网络拓扑参数

Table 5 Co-occurrence network topology parameters of bacteria and fungi in river and lake waters

Microorganisms across different habitats	Nodes_number	Edges_number	Node average degrees	Clustering coefficient	Modularity
River bacteria	139	440	6.33	0.47	0.56
Lake bacteria	82	324	7.93	0.55	0.54
River fungi	23	14	1.22	0.60	0.88
Lake fungi	9	21	4.67	0.72	0.19

3 讨论

本研究中共采集河湖水体共 28 个样本, 对不同水体的细菌和真菌群落的多样性、群落结构、驱动因素和共现网络进行解析, 结果表明河流与湖泊的微生物群落结构特征存在较为明显的差异。

3.1 河流与湖泊的细菌和真菌群落特征差异

河流细菌和真菌 Chao1 丰度指数和 Shannon 多样性指数均显著高于湖泊, 这说明柴达木盆地区域水体的细菌和真菌物种比湖泊更为丰富, 群落结构更复杂。这与王博雯等所得出的开都河细菌群落 α 多样性指数远高于博斯腾湖结果一致^[31]。其原因可能是流动的河水会容纳沿程各类环境中的微生物, 致使河流水体的微生物多样性和丰度都显著高于湖泊水体^[32]。然而, 这与 Zhang 等得出的巢湖入湖河流细菌群落的 α 多样性指数低于巢湖的结果相反, 原因一方面是入湖河携带的微生物在巢湖中富集, 另一方面是巢湖流域位于人群密集地区, 人类产生的有机物、无机盐等对巢湖的微生物群落结构产生影响^[12,30,33-34]。本研究中的 XCDL 和 KLKL 的 α 多样性指数略低于其入湖河流(TTLR 和 BYR) (附图 2), 原因可能是 XCDL 和 KLKL 的盐度(均值: 36.95 g/L 和 0.97 g/L)高于 TTLR 和 BYR (均值: 0.63 g/L、0.37 g/L), 较高的盐度增加了微生物细胞外渗透压, 使细胞活性降低, 从而导致微生物多样性降低^[35]。

本研究中不同水体细菌的优势门均为 *Proteobacteria*, 这是由于 *Proteobacteria* 在自然生境中占据更宽的生态位, 这与众多前人对不同河流及湖泊的群落组成的研究结果一致^[10,36-39]。然而, 不同样点的优势物种又存在一定差别, 例如在 BYR_Z、BYR_ZX 的 *Firmicutes* 含量却远高于 *Proteobacteria*, 其原因是这 2 个点位于城市之内, 居民生活所产生的 NO_3^- -N (BYR 均值: 1.10 mg/L, 含量远大于其他样点)有益于 *Firmicutes* 的生长以及上游动物产生含有大量 *Firmicutes* 的粪便排入河中导致^[40]。另外, 采样期间正处于 BYR 上游河床施工期, 河水中混入大量泥沙也是 *Firmicutes* 增加的主要原因^[41]。同时也可注意到 KLKL2 和 KLKL3 的 *Firmicutes* 丰度较高, 原因之一是 BYR 携带的 *Firmicutes* 在 KLKL 出现了富集的现象, 另外这与两地湖边栖息大量鸟类和周边牧民羊群留下的粪便有关^[9,12,30]。

研究表明 *Bacteroidetes* 和水体富营养化密切相关, 而本研究中采样河流与湖泊的 *Bacteroidetes* 占比很低(总体均值 10.7%), 说明柴达木盆地的水生生态系统未出现富营养化现象^[42]。同时, 水体盐度的升高可增加 *Actinobacteria* 的相对丰度, 并减少 *Proteobacteria* 的相对丰度, 因此这也是 XCDL (均值: 36.95 g/L) *Actinobacteria* 的相对丰度较高的原因^[43]。不同水体的真菌群落优势物种除 unclassified_k_Fungi 外, 主要为 *Ascomycota*。研究结果表示, *Ascomycota* 多作为

土壤或沉积物中的腐生菌,对降解复杂有机质起着关键作用,因此本研究中含大量泥土的 XRDR 中 *Ascomycota* 的丰度较高^[44-45]。同时有多项研究表明,较高营养化水平的环境会引起 *Ascomycota* 的丰度增加,因此这也是本研究中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量最高的 KLKL3 (0.14 mg/L)、TN 含量较高的 GHL (均值 3.09 mg/L)和 TSL1 (1.92 mg/L) 中 *Ascomycota* 丰度较大的原因^[14,46-47]。同时有研究表明,大多数 *Basidiomycota* 是腐生菌,对环境胁迫的反应相对稳定且能够抵抗环境压力,在维持湖泊生态系统稳定方面发挥着重要作用。本研究中 *Basidiomycota* 在河流和湖泊水体中丰度总占比为 11.8%,表明柴达木盆地的河流与湖泊的生态系统稳定性较好。值得注意的是,在流经德令哈市的 BYR_Z 和 BYR_ZX 的样点发现,其 *Basidiomycota* 的占比(BYR-Z: 69%、BYR-ZX: 43%)远高于其他菌门,表明德令哈市内 BYR 的水生态在人类活动的干扰下仍具有较强的稳定性。

3.2 不同环境因子对河流与湖泊的细菌和真菌群落的影响

柴达木盆地的不同河湖的细菌和真菌群落结构受 Alt 影响显著,且 Alt 与不同河流和湖泊的 Chl-a 呈正相关关系,与河流的 TN 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 呈负相关关系,而与湖泊的 ORP、EC、TDS、SAL 呈负相关关系(图 2)。因此可推测 Alt 是对柴达木盆地不同河流和湖泊中的营养因子水平产生影响进而导致不同水体的细菌和真菌群落的结构不同^[9]。

不同水体的细菌和真菌群落的 α 多样性指数与环境因子的相关关系区别很大,其中值得注意的是河流细菌 Shannon 多样性指数与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈正相关,而湖泊细菌 Shannon 多样性指数与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈负相关关系。原因可能如下:(1) 河流细菌群落的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 DO 呈显著负相关关

系,而湖泊细菌群落的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 DO 呈显著正相关关系,因此可认为是河流与湖泊不同程度的 DO (河流均值:7.45 mg/L、湖泊均值:7.25 mg/L) 对氮转化起作用的菌群种类引起相反变化,进而导致以上现象^[48];(2) 另外河流细菌群落的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 SAL 呈显著正相关关系,而湖泊细菌群落的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 SAL 呈显著负相关关系,因此可认为不同水体细菌群落受盐度(SAL 均值:河流:0.45 g/L、湖泊:29.00 g/L)影响强烈,导致不同水体的氮转化细菌多样性存在差异^[49]。另外,研究发现河流与湖泊水体的细菌和真菌群落的 α 多样性指数与 DO 均呈负相关关系,表明以上河流与湖泊中厌氧菌群占多数^[48]。

3.3 河流与湖泊的细菌和真菌的共现网络差异

河流与湖泊的具体生境不同,导致两者的细菌和真菌群落的共现网络存在较大差别,这与前人研究结果一致^[11-12,14]。本研究中河流比湖泊的细菌群落具有更复杂的网络关系,但湖泊的真菌共现网络关系比河流更复杂。这表明河流细菌和湖泊真菌群落的物种间互作关系更复杂,且可能具有更高程度的功能冗余以及更高的生态位宽度^[50-51]。研究发现网络中不同模块的节点可能执行不同的功能,如参与生境中碳循环、氮循环及降解有毒化合物等,同时也具有独立功能的生态位^[12,52-53]。本研究中采样河流的细菌和真菌与湖泊的细菌群落均具有高度的模块化结构,但河流真菌群落的共现网络模块化程度远高于湖泊,表明不同水体的环境异质性,也表明河流的真菌群落比湖泊具有更复杂的功能^[51]。另外,正相关关系代表群落间的共生或寄生关系,负相关关系代表群落间的捕食或竞争关系^[35,54]。本研究中河流与湖泊的真菌物种间均为正相关关系(100%),说明河流与湖泊的真菌群落物种间共生和寄生关

系较多,同时也说明河流与湖泊的真菌群落稳定性较差^[55]。另外,与河流和湖泊的真菌群落相比,细菌群落更高的负相关关系比例(河流:8.70%、湖泊:28.30%)表明细菌群落间更强的竞争关系,同时表明河流与湖泊的细菌比真菌群落具有更高的稳定性,可承受更强烈的环境变化^[56]。同时,值得注意的是,河流与湖泊细菌群落共现网络复杂程度远高于真菌,原因可能是细菌的 OTUs (20 217)远高于真菌 OTUs (7 996)。

4 结论

本文选取柴达木盆地典型河湖为研究对象,分析柴达木盆地河流及湖泊水体的细菌和真菌群落多样性、群落结构、环境驱动因子和共现网络模式的差异性,并讨论了差异形成的原因。取得结论如下:(1) 河流水体细菌和真菌群落的 α 多样性指数及其影响因素与湖泊存在显著差异;(2) 河流与湖泊不同样点的细菌优势菌门相同,真菌优势菌门不同且占比不同,表明不同样点的细菌和真菌群落存在一定的空间异质性;(3) 河流与湖泊水体的细菌和真菌群落结构差异显著,但个别湖泊及其入湖河流的相近样点微生物群落结构相似;(4) 河流与湖泊水体的细菌和真菌群落的显著环境驱动因素不完全一致,其中 EC、ORP、 NH_4^+ -N 和 TP 是同时驱动河流和湖泊水体微生物群落结构的变化;(5) 河流及湖泊水体的细菌和真菌群落共现网络均具有高度的模块化结构,且河流细菌群落比湖泊细菌更稳定,而湖泊的真菌群落比河流真菌群落更稳定。本研究可为深入理解柴达木盆地河湖水体微生物群落特征的联系和差异提供一定见解,并为柴达木盆地湖泊水资源保护和管理提供基础。

参考文献

- [1] SCHINDLER DE, SCHEUERELL MD. Habitat coupling in lake ecosystems[J]. *Oikos*, 2002, 98(2): 177-189.
- [2] 穆光熠. 河流水体 CDOM 光学特性及其对生态环境要素的响应[D]. 长春: 东北师范大学博士学位论文, 2019.
MU GY. Optical properties of riverine CDOM and their response to key eco-environmental factors[D]. Changchun: Doctoral Dissertation of Northeast Normal University, 2019 (in Chinese).
- [3] 刘扬. 基于流域水循环的微生物驱动氮素迁移转化机理研究: 以青海湖流域为例[D]. 上海: 华东师范大学博士学位论文, 2019.
LIU Y. Study on mechanism of microbial-driven nitrogen migration and transformation based on watershed water cycle: taking Qinghai Lake Basin as an example[D]. Shanghai: Doctoral Dissertation of East China Normal University, 2019 (in Chinese).
- [4] 章文诗. 青藏高原东南部森林河流高硝态氮浓度的驱动机制研究[D]. 拉萨: 西藏大学硕士学位论文, 2023.
ZHANG WS. Mechanisms driving the high nitrate concentrations in a forest river on the southeastern Qinghai-Tibet Plateau [D]. Lasa: Master's Thesis of Tibet University, 2023 (in Chinese).
- [5] HONGCHEN J, HAILIANG D, BINGSONG Y, XINQIN L, YILIANG L, SHANSHAN J, CHUANLUN LZ. Microbial response to salinity change in Lake Chaka, a hypersaline lake on Tibetan Plateau[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(10): 2603-2621.
- [6] 黄建蓉. 盐度对青藏高原湖泊微生物群落结构与功能稳定性的影响[D]. 武汉: 中国地质大学博士学位论文, 2021.
HUANG JR. The influence of salinity on the microbial community structure and functional stability in Qinghai-Tibetan lakes[D]. Wuhan: Doctoral Dissertation of China University of Geosciences, 2021 (in Chinese).
- [7] HAIHAN Z, YUE W, SHENGNAN C, ZHENFANG Z, JI F, ZHOUHUI Z, KUANYU L, JINGYU J. Water bacterial and fungal community compositions associated with urban lakes, Xi'an, China[J]. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2018, 15(3): 469.

- [8] YAQIONG W, GUOYUAN B. Diversity of prokaryotic microorganisms in alkaline saline soil of the Qarhan Salt Lake area in the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 3365.
- [9] 王丹丹, 黄跃飞, 杨海娇. 青藏高原东北部湖泊细菌群落结构特征季节性差异及驱动机制[J]. *湖泊科学*, 2023, 35(1): 267-278.
WANG DD, HUANG YF, YANG HJ. Seasonal differences of lake bacterial community structures and their driving mechanisms in the northeastern of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Lake Sciences*. 2023, 35(1): 267-278 (in Chinese).
- [10] 王丹丹, 黄跃飞, 杨海娇. 青藏高原湖泊沉积物与水体细菌群落共发生网络和群落构建过程差异解析[J]. *湖泊科学*. 2023, 35(3): 959-971.
WANG DD, HUANG YF, YANG HJ. Differences of bacterial community co-occurrence network and assembly processes between sediment and water in lakes on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Lake Sciences*. 2023, 35(3): 959-971 (in Chinese).
- [11] MIKHAILOV IS, ZAKHAROVA YR, BUKIN YS, GALACHYANTS YP, PETROVA DP, SAKIRKO MV, LIKHOSHWAY YV. Co-occurrence networks among bacteria and microbial eukaryotes of lake baikal during a spring phytoplankton bloom[J]. *Microbial Ecology*, 2019, 77(1): 96-109.
- [12] ZHANG L, ZHONG MM, LI XC, LU WX, LI J. River bacterial community structure and co-occurrence patterns under the influence of different domestic sewage types[J]. *Journal of Environmental Management*, 2020, 266: 110590.
- [13] XU HY, FU BQ, LEI JQ, KANG H, WANG J, HUANG XH, ZHU F. Soil microbial communities and their co-occurrence networks in response to long-term Pb-Zn contaminated soil in Southern China[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2023, 30(10): 26687-26702.
- [14] CHEN J, WANG PF, WANG C, WANG X, MIAO LZ, LIU S, YUAN QS, SUN SH. Fungal community demonstrates stronger dispersal limitation and less network connectivity than bacterial community in sediments along a large river[J]. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(3): 832-849.
- [15] ZHAO BH, JIAO CC, WANG SR, ZHAO DY, JIANG CL, ZENG J, WU QL. Contrasting assembly mechanisms explain the biogeographic patterns of benthic bacterial and fungal communities on the Tibetan Plateau[J]. *Environmental Research*, 2022, 214: 113836.
- [16] 生态环境部. 地表水环境质量标准: GB 3838—2002[S]. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
Ministry of Ecology and Environment. *Environmental Quality Standards for Surface Water: GB3838—2002*[S]. Beijing: China Environmental Science Press, 2002 (in Chinese).
- [17] 生态环境部. 水质氨氮的测定 纳氏试剂分光光度法[S]. 北京: 中国环境科学出版社, 2009.
Ministry of Ecology and Environment. *Determination of Ammonia Nitrogen in Water by Nessler's Reagent Spectrophotometric Method*[S]. Beijing: China Environmental Science Press, 2009 (in Chinese).
- [18] 中华人民共和国水利部. 水质硝酸盐氮的测定 紫外分光光度法[S]. 北京: 中国环境科学出版社, 2007.
Ministry of Water Resources of the People's Republic of China. *Determination of Nitrate Nitrogen in Water by Ultraviolet Spectrophotometric Method*[S]. Beijing: China Environmental Science Press, 2007 (in Chinese).
- [19] 中华人民共和国水利部. 水质叶绿素的测定 分光光度法[S]. 北京: 中国水利水电出版社, 2012.
Ministry of Water Resources of the People's Republic of China. *Determination of Chlorophyll in Water by Spectrophotometric Method*[S]. Beijing: China Water & Power Press, 2012 (in Chinese).
- [20] CAPORASO JG, KUCZYNSKI J, STOMBAUGH J, BITTINGER K, BUSHMAN FD, COSTELLO EK, FIERER N, PEÑA AG, GOODRICH JK, GORDON JI, HUTTLEY GA, KELLEY ST, KNIGHTS D, KOENIG JE, LEY RE, LOZUPONE CA, MCDONALD D, MUEGGE BD, PIRRUNG M, REEDER J, et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data[J]. *Nature Methods*, 2010, 7(5): 335-336.
- [21] 蒙俊杰, 刘双羽, 邱小琮, 周瑞娟. 银川市典型湖泊沉积物细菌群落结构及其对重金属的响应关系[J]. *环境科学*, 2024, 45(5): 2727-2740.
MENG JJ, LIU SY, QIU X, ZHOU RJ. Bacterial community structure of typical lake sediments in Yinchuan City and its response to heavy metals[J]. *Environmental Science*, 2024, 45(5): 2727-2740 (in Chinese).
- [22] ZENG J, JIAO CC, ZHAO DY, XU HM, HUANG R, CAO XY, YU ZB, WU QL. Patterns and assembly processes of planktonic and sedimentary bacterial community differ along a trophic gradient in freshwater lakes[J]. *Ecological Indicators*, 2019, 106: 105491.
- [23] BASTIAN M, HEYMANN S, JACOMY M. Gephi: an open source software for exploring and manipulating

- networks[J]. Proceedings of the International AAAI Conference on Web and Social Media, 2009, 3(1): 361-362.
- [24] ZHANG WL, GU JF, LI Y, LIN L, WANG PF, WANG C, QIAN B, WANG HL, NIU LH, WANG LF, ZHANG HJ, GAO Y, ZHU MJ, FANG SQ. New insights into sediment transport in interconnected river-lake systems through tracing microorganisms[J]. *Environmental Science & Technology*, 2019, 53(8): 4099-4108.
- [25] 李二阳, 马雪莉, 吕杰, 马媛, 吕光辉. 新疆天山北坡不同盐湖微生物菌群结构及其影响因子[J]. *生态学报*, 2021, 41(18): 7212-7225.
- LI EY, MA XL, LÜ J, MA Y, LÜ GH. Microbial community structure and its influencing factors of different salt lakes on the northern slope of Tianshan Mountains, Xinjiang[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(18): 7212-7225 (in Chinese).
- [26] CARNEIRO FM, NABOUT JC, VIEIRA LCG, ROLAND F, BINI LM. Determinants of chlorophyll-a concentration in tropical reservoirs[J]. *Hydrobiologia*, 2014, 740(1): 89-99.
- [27] 罗宜富, 李磊, 李秋华, 焦树林, 李红梅, 陈峰峰. 阿哈水库叶绿素 a 时空分布特征及其与藻类、环境因子的关系[J]. *环境科学*, 2017, 38(10): 4151-4159.
- LUO YF, LI L, LI QH, JIAO SL, LI HM, CHEN FF. Spatial and temporal distribution of chlorophyll a and its relationship to algae and environmental factors in Aha Reservoir[J]. *Environmental Sciences*, 2017, 38(10): 4151-4159 (in Chinese).
- [28] HUANG JJ, LU CH, QIAN XM, HUANG YJ, ZHENG ZH, SHEN YM. Effect of salinity on the growth, biological activity and secondary metabolites of some marine fungi[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2011, 30(3): 118-123.
- [29] VELEZ P. Impact of salinity stress on growth and development of aquatic fungi[M]//*Soil Biology*. Cham: Springer International Publishing, 2019: 155-168.
- [30] ZHANG L, ZHAO F, LI XC, LU WX. Contribution of influent rivers affected by different types of pollution to the changes of benthic microbial community structure in a large lake[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 198: 110657.
- [31] 王博雯, 汤祥明, 高光, 余多慰, 李琳琳, 赛·巴雅尔图. 博斯腾湖细菌丰度时空分布及其与环境因子的关系[J]. *生态学报*, 2014, 34(7): 1812-1821.
- WANG BW, TANG XM, GAO G, YU DW, LI LL, SAI BYET. Spatiotemporal dynamics of bacterial abundance and related environmental parameters in Lake Bosten[J]. *Ecological Frontiers*, 2014, 34(7): 1812-1821 (in Chinese).
- [32] 唐婧, 徐小蓉, 商传禹, 牛晓娟, 张习敏, 乙引. 南明河城区河段细菌多样性与环境因子的关系[J]. *微生物学报*, 2015, 55(8): 1050-1059.
- TANG J, XU XR, SHANG CY, NIU XJ, ZHANG XM, YI Y. Association of bacterial diversity in city area of Nanming river with environmental factors[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2015, 55(8): 1050-1059 (in Chinese).
- [33] HOUSER JN, RICHARDSON WB. Nitrogen and phosphorus in the Upper Mississippi River[J]. *Hydrobiologia*, 2010(640): 71-78.
- [34] GAO Y, WANG CC, ZHANG WG, DI PP, YI N, CHEN CR. Vertical and horizontal assemblage patterns of bacterial communities in a eutrophic river receiving domestic wastewater in southeast China[J]. *Environmental Pollution*, 2017, 230: 469-478.
- [35] MO YY, PENG F, GAO XF, XIAO P, LOGARES R, JEPPESEN E, REN KX, XUE YY, YANG J. Low shifts in salinity determined assembly processes and network stability of microeukaryotic plankton communities in a subtropical urban reservoir[J]. *Microbiome*, 2021, 9(1): 128.
- [36] IBEKWE AM, MA JC, MURINDA SE. Bacterial community composition and structure in an Urban River impacted by different pollutant sources[J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 566: 1176-1185.
- [37] ZHANG L, FANG WK, LI XC, GAO G, JIANG JH. Linking bacterial community shifts with changes in the dissolved organic matter pool in a eutrophic lake[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 719: 137387.
- [38] CLARA R, JUAN PN, PAUL AG. Terrestrial origin of bacterial communities in complex boreal freshwater networks[J]. *Ecology Letters*, 2015, 18(11): 1198-1206.
- [39] 王革林, 于鲁冀, 王莉, 范鹏宇, 刘萌硕, 黎亚辉, 古立坤. 生态修复河流微生物群落组成及影响因素研究[J]. *环境工程技术学报*, 2023, 13(4): 1562-1572.
- WANG GL, YU LJ, WANG L, FAN PY, LIU MS, LI YH, GU LK. Study on the composition and influencing factors of microbial community in ecological restoration rivers[J]. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2023, 13(4): 1562-1572 (in Chinese).
- [40] ZHANG QQ, JIAN SL, LI KM, WU ZB, GUAN HT, HAO JW, WANG SY, LIN YY, WANG GJ, LI AH.

- Community structure of bacterioplankton and its relationship with environmental factors in the upper reaches of the Heihe River in Qinghai Plateau[J]. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(2): 1210-1221.
- [41] LIU ZH, HUANG SB, SUN GP, XU ZC, XU MY. Phylogenetic diversity, composition and distribution of bacterioplankton community in the Dongjiang River, China[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 80(1): 30-44.
- [42] KIRCHMAN DL. The ecology of Cytophaga-Flavobacteria in aquatic environments[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2002, 39(2): 91-100.
- [43] TANG XM, XIE GJ, SHAO KQ, TIAN W, GAO G, QIN BQ. Aquatic bacterial diversity, community composition and assembly in the semi-arid Inner Mongolia Plateau: combined effects of salinity and nutrient levels[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(2): 208.
- [44] METCALF JL, CARTER DO, KNIGHT R. Microbiology of death[J]. *Current Biology*, 2016, 26(13): R561-R563.
- [45] 张玲豫, 齐雅柯, 焦健, 李朝周. 河西走廊沙地芦苇 (*Phragmites australis*)根际土壤微生物群落多样性[J]. *中国沙漠*, 2021, 41(6): 1-9.
- ZHANG LY, QI YK, JIAO J, LI CZ. Microbial community diversity of reed rhizosphere soil in different sandy land habitats of Hexi Corridor, Gansu, China[J]. *Journal of Desert Research*, 2021, 41(6): 1-9 (in Chinese).
- [46] GUO QX, YAN LJ, KORPELAINEN H, NIINEMETS Ü, LI CY. Plant-plant interactions and N fertilization shape soil bacterial and fungal communities[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 127-138.
- [47] JIA T, GUO TY, YAO YS, WANG RH, CHAI BF. Seasonal microbial community characteristic and its driving factors in a copper tailings dam in the Chinese Loess Plateau[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1574.
- [48] 周子振. 混合充氧对分层水库水质改善及微生物种群结构调控研究[D]. 西安: 西安建筑科技大学博士学位论文, 2017.
- ZHOU ZZ. Study of water quality improvement and microbial community structure regulation of a stratified reservoir by mixing and oxygenation[D]. Xian: Doctoral Dissertation of Xi'an University of Architecture and Technology, 2017 (in Chinese).
- [49] 孙小溪. 青藏高原湖泊微生物介导的氮移除过程及其环境效应[D]. 武汉: 中国地质大学博士学位论文, 2022.
- SUN XX. Microbially mediated nitrogen removal process and its environmental effect in the Qing-Tibetan lakes[D]. Wuhan: Doctoral Dissertation of China University of Geosciences, 2022 (in Chinese).
- [50] REN Z, ZHANG C, LI X, MA K, CUI BS. Abundant and rare bacterial taxa structuring differently in sediment and water in thermokarst lakes in the Yellow River source area, Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 774514.
- [51] REN Z, ZHANG C, LI X, MA K, ZHANG Z, FENG KX, CUI BS. Bacterial communities present distinct co-occurrence networks in sediment and water of the thermokarst lakes in the Yellow River source area[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 716732.
- [52] LINDH MV, LEFÉBURE R, DEGERMAN R, LUNDIN D, ANDERSSON A, PINHASSI J. Consequences of increased terrestrial dissolved organic matter and temperature on bacterioplankton community composition during a Baltic Sea mesocosm experiment[J]. *Ambio*, 2015, 44(Suppl 3): 402-412.
- [53] KASANA RC, PANDEY CB. *Exiguobacterium*: an overview of a versatile genus with potential in industry and agriculture[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2018, 38(1): 141-156.
- [54] WANG Y, HU X, SUN Y, WANG C. Influence of the cold bottom water on taxonomic and functional composition and complexity of microbial communities in the southern Yellow Sea during the summer[J]. *Science of The Total Environment*. 2021, 759: 143496.
- [55] WANG DD, HUANG YF, ZHANG S, LIU SF, WANG T, YANG HJ. Differences in bacterial diversity, composition, and community networks in lake water across three distinct regions on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2022, 10: 1033160.
- [56] ZENG QC, AN SS, LIU Y, WANG HL, WANG Y. Biogeography and the driving factors affecting forest soil bacteria in an arid area[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 680: 124-131.