

研究报告

班公湖水体细菌多样性和群落分布格局

王东旭, 周迪, 陈康, 熊仁康, 陈博, 罗央措姆, 德吉, 郭小芳*

西藏大学 生态环境学院, 西藏 拉萨 850000

王东旭, 周迪, 陈康, 熊仁康, 陈博, 罗央措姆, 德吉, 郭小芳. 班公湖水体细菌多样性和群落分布格局[J]. 微生物学通报, 2025, 52(3): 992-1012.

WANG Dongxu, ZHOU Di, CHEN Kang, XIONG Renkang, CHEN Bo, Luoyangcuomu, Deji, GUO Xiaofang. Diversity and distribution patterns of bacteria in Bangong Lake[J]. Microbiology China, 2025, 52(3): 992-1012.

摘要:【背景】细菌是湖泊生态系统中的主要驱动者, 其群落结构会对湖泊的环境变化产生高度响应。班公湖地区特殊的地理位置和高海拔环境造就了其独特的微生物生态系统, 目前鲜见对班公湖细菌的研究。【目的】探究班公湖水体细菌多样性和群落分布格局, 于 2023 年 9 月对阿里地区班公湖东岸、西岸、湖心、湖底 4 个区域共计 20 个样点进行采样。【方法】基于 16S rRNA 基因高通量测序技术进行样品分析, 通过 α 多样性分析认识细菌群落之间的差异, 利用 Spearman 相关系数衡量班公湖水体理化因子与 α 多样性指数之间的相关性。【结果】共得到 14 886 条 OTU, 已注释的 OTU 分别属于 47 门 470 属。班公湖水体细菌群落主要由变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinomycetota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)和疣微菌门(*Verrucomicrobiota*)组成。 α 多样性指数分析显示, 班公湖水体细菌群落多样性和丰富度均较高, 群落结构较为复杂。Spearman 相关系数表明, 总磷(total phosphorus, TP)与电导率(electric conductivity, EC)是影响班公湖水体细菌的主要环境因子。【结论】阐明了班公湖水体细菌群落多样性和分布格局, 并揭示了水体理化因子对细菌群落的影响, 为未来班公湖的收缩或扩张变化后的水体细菌群落动态研究提供参考依据。

关键词: 高原湖泊; 班公湖; 细菌; 多样性; 群落结构

资助项目: 国家自然科学基金(31960024); 西藏大学人才激励计划

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31960024) and the Tibet University Talent Incentive Program Project.

*Corresponding author. E-mail: gxf005@hotmail.com

Received: 2024-05-17; Accepted: 2024-07-27; Published online: 2024-08-28

Diversity and distribution patterns of bacteria in Bangong Lake

WANG Dongxu, ZHOU Di, CHEN Kang, XIONG Renkang, CHEN Bo, Luoyangcuomu, Deji, GUO Xiaofang*

School of Ecology and Environment, Tibet University, Lhasa 850000, Xizang, China

Abstract: [Background] Bacteria are the main drivers in lake ecosystems, and their community structure is highly responsive to the environmental changes in the lake. The special geographical location and high altitude environment of Bangong Lake have shaped a unique microbial ecosystem. However, little is known about the bacteria in this lake. **[Objective]** To explore the bacterial diversity and distribution pattern in Bangong Lake in the Ali region, we collected samples at 20 sites in the east bank, west bank, center, and bottom of this lake in September 2023. **[Methods]** The 16S rDNA high-throughput sequencing was performed for the samples, and the α diversity of the microorganisms was measured. The Spearman's correlation analysis was conducted between the physicochemical properties of water and the α diversity of microorganisms. **[Results]** A total of 14 886 operational taxonomic units (OTUs) were yielded, indicating 470 genera of 47 phyla. The bacterial community in Bangong Lake was mainly composed of *Proteobacteria*, *Actinomycetota*, *Bacteroidota*, and *Verrucomicrobiota*. The community had high diversity and richness, with a complex structure. The Spearman correlation coefficient indicated that total phosphorus and electrical conductivity were the main environmental factors affecting the bacteria in Bangong Lake. **[Conclusion]** This paper clarifies the diversity and distribution pattern of bacteria in Bangong Lake and reveals the water physicochemical factors influencing the bacterial community. The findings provide a reference for studying the dynamics of bacteria after the narrowing or expansion of Bangong Lake in the future.

Keywords: plateau lakes; Bangong Lake; bacteria; diversity; community structure

青藏高原位于我国西南部^[1], 是亚洲内陆高原, 是中国最大、世界海拔最高的高原, 被称为“世界屋脊”。青藏高原共有 1 055 个湖泊^[2], 合计面积 41 831.7 km², 分别占全国湖泊总数量和总面积的 39.2%和 51.4%, 是湖泊数量最多、面积最大的湖区^[3-5]。青藏高原湖泊主要以高盐度湖泊和季节性或常年冰盖的层状湖泊为主, 具有出现/消失和扩张/收缩的特征, 是气候变化的敏感指标。青藏高原一般海拔在 3 000–5 000 m 之间, 平均海拔 4 000 m, 为东亚、东南亚和南亚许多大河流发源地^[6]; 高原上湖泊众多, 班

公湖、纳木措、青海湖等湖泊是地球表层水圈重要组成部分, 也是地球五大圈循环和交流的纽带, 同时又作为载体和媒介参与生物圈的物质能量循环^[7]。湖泊能够真实反映动物和人类活动的信息, 是其周边流域各种物质的集合点和储存库, 湖泊对周边气候变化敏感, 是揭示全球气候变化与区域响应的重要信息载体^[8-11]。

班公湖, 又称措木昂拉仁波, 位于西藏自治区阿里地区日土县城西北约 12 km 处, 呈东西走向, 全湖面积为 604 km², 其中中国境内为 413 km², 约占 68.5%, 海拔 4 242 m, 西部为

咸水湖, 东部为淡水湖; 湖身东西长达 155 km, 南北窄, 最窄处约 40 m。面积 604 km², 最深达 41.3 m; 湖水清澈, 透明度可达 3–4 m; 每年结冰期 6 个月^[12-14]。

班公湖狭长的湖体造就了独特的景观效果。汇入班公湖的两条最大支流麻嘎藏布和多玛曲都位于湖体的东段, 淡水来源充分, 补给量大于蒸发量, 湖水的含盐量维持在 0.75 g/L 以内, 使湖体东段为淡水湖; 而中段和西段淡水补给量锐减, 加之中段湖体最窄处只有 100–150 m 宽, 湖水在东西方向上的交替不畅, 东部淡水很难持续向西补充, 使西部湖水蒸发量大于补给量, 湖水的含盐量从中部向西部增加至近 20 g/L, 变成咸水湖^[15]。

细菌是生态系统中的重要组成部分, 湖泊中的微生物多来自土壤、污水、空气及动植物尸体等, 特别是土壤中的微生物, 常常随着土壤被雨水冲刷进入河流、湖泊中^[16]。来自土壤中的微生物, 一部分生活在营养稀薄的水中, 一部分附着在悬浮于水中的有机物上, 一部分随着泥沙或较大的有机残体沉淀到水底淤泥中, 成为水体中的栖息者, 另外也有很多微生物因为不能适应水体环境而死亡; 因此, 水体中微生物的种类和数量往往要比土壤中的少很多; 青藏高原整体区域的气候和地形差异较大, 地区人口稀少, 湖泊的自然条件保持较好^[17], 较少受到人类活动的影响, 是研究微生物多样性的天然实验室和理想场所。

青藏高原地区独特的地理位置及自然环境, 使得该地区湖泊也蕴含着特殊的微生物资源, 但高原湖泊生态系统由于极易受到外界的影响, 其中的微生物群落组成也易随之发生更替。湖泊水体细菌对于湖泊生态系统的变化具有响应的规律, 开展高原湖泊水体细菌群落多样性的研究, 不仅能够为极端环境下特殊细菌

资源的开发利用提供理论参考, 还能够为高原湖泊生态系统的保护提供理论依据。

目前, 对青藏高原湖泊细菌的研究已经广泛开展。张佩莲等^[18]以青藏高原 12 个不同盐度的湖泊作为研究对象, 表明了水体溶解有机质 (dissolved organic matter, DOM) 组成对湖泊细菌群落的显著影响, 为青藏高原湖泊微生物与 DOM 相互作用机制研究提供了新的见解。王丹丹等^[19]研究了青藏高原东北部湖泊的细菌群落结构的季节性差异。孟华旦尚等^[20]的研究阐明了纳木错浮游细菌群落组成和功能及其与环境因子的相互关系。但是鲜见关于班公湖水体细菌的相关性研究。探究班公湖细菌群落多样性、分布格局及其对环境变化的响应情况对于阐释青藏高原湖泊细菌-环境互作机制有关键作用。

基于以上现状, 本研究以班公湖的水体细菌作为研究对象, 于 2023 年 9 月在班公湖进行水体样本采集, 采用 16S rRNA 基因高通量测序分析, 结合水体理化因子信息, 对水体的菌落组成、优势菌种进行分析, 讨论水体细菌与水体理化因子之间的相应关系^[21-22]。旨在进一步阐明班公湖水体理化因子对细菌的影响, 为未来优化班公湖水体环境、保护班公湖水体生态系统提供基础理论支持。

1 材料与方法

1.1 样品

本次实验的样点设置在班公湖东侧大湖面区域。根据班公湖东部湖区所处的地理位置、环境特征和水文特征共设置 20 个样点, 将其分为 4 个区域, 其中 10 个沿岸样点分为东岸(DA)、西岸(XA)两个区域, 其余 10 个样点分为湖心(HX)样点区域和湖心底层(HD)样点区域, 采样点基本信息如表 1 所示。通过全球定位系统确定各个样点的经纬度。根据当地地理条件, 沿

表 1 班公湖水体采样样点信息

Table 1 Information of water collection points in Bangong Lake

样点编号 Sample	经度 Longitude	纬度 Latitude	生境概况 Habitat profile	所属区域 Region
B1	79°43'47"E	33°36'4"N	河流交汇处(水草多) River confluence (many aquatic plants)	西岸 XA
B2	79°55'19"E	33°34'2"N	东侧沿岸(鸟类多) East coast (many birds)	东岸 DA
B3	79°54'9"E	33°30'15"N	东侧沿岸 East coast	东岸 DA
B4	79°48'36"E	33°26'57"N	景区入口 Entrance to the scenic spot	东岸 DA
B5	79°45'25"E	33°28'43"N	河流交汇处 River confluence	西岸 XA
B6	79°42'46"E	33°34'14"N	湖心表层 The surface layer of the middle of the lake	湖心 HX
B7	79°44'23"E	33°32'57"N	湖心表层 The surface layer of the middle of the lake	湖心 HX
B8	79°46'11"E	33°31'20"N	湖心表层 The surface layer of the middle of the lake	湖心 HX
B9	79°48'53"E	33°30'18"N	湖心表层 The surface layer of the middle of the lake	湖心 HX
B10	79°51'47"E	33°32'18"N	湖心表层 The surface layer of the middle of the lake	湖心 HX
B11	79°51'51"E	33°28'2"N	东侧沿岸 East coast	东岸 DA
B12	79°43'2"E	33°31'53"N	西侧沿岸 West coast	西岸 XA
B13	79°41'19"E	33°35'18"N	湖心岛 Mid-lake island	西岸 XA
B14	79°46'13"E	33°33'32"N	鸥江村沿岸 Along the banks of Oujiang Village	西岸 XA
B15	79°52'7"E	33°34'32"N	东侧沿岸靠近道路 The east coast is close to the road	东岸 DA
B16	79°42'46"E	33°34'14"N	B6 点底层(约 32 m) Ground floor at point B6 (approx. 32 m)	湖底 HD
B17	79°44'23"E	33°32'57"N	B7 点底层(约 34 m) Ground floor at point B7 (approx. 34 m)	湖底 HD
B18	79°46'11"E	33°31'20"N	B8 点底层(约 35 m) Ground floor at point B8 (approx. 35 m)	湖底 HD
B19	79°48'53"E	33°30'18"N	B9 点底层(约 35 m) Ground floor at point B9 (approx. 35 m)	湖底 HD
B20	79°51'47"E	33°32'18"N	B10 点底层(约 33 m) Ground floor at point B10 (approx. 33m)	湖底 HD

岸样点均在离岸约 15 m 处使用无菌采样器采集表层水, 采样深度约为 50 cm, 湖心区域表层水使用无菌采样器距水面 50 cm 进行采集^[23-25]。深层水使用无菌深层采样器采集, 底层水约在 32–35 m 内采集。每个样点采集 3 份水样, 每份 5 L。将采集的水样保存在 4 °C 的条件下带回实验室, 1 份水样用于理化因子的室内测定, 1 份水样使用 0.22 μm 的混合纤维素滤膜过滤, 每个样点水样过滤 8 张滤膜, 每张滤膜过滤 500 mL 水样, 6 张滤膜送至诺禾致源测序公司进行高通量测序, 2 张留存于 -80 °C 冰箱中保藏备用。

1.2 主要试剂和仪器

Phusion[®] High-Fidelity PCR Master Mix, New England Biolabs 公司。便携式多参数水质测试仪、便携式 DO/BOD 仪, HANNA 公司。

1.3 水体理化因子的测定

水体理化因子测定采取两种方法, 一是进行实地现场检测, 采用便携式多参数水质测试仪现场测定水温(temperature)、酸碱度(pH)、电导率(electric conductivity, EC)、盐度(salinity)和总溶解固体量(total dissolved salt, TDS), 通过便携式 DO/BOD 仪现场测定生化需氧量(biochemical

oxygen demand, BOD)和溶解氧(dissolved oxygen, DO)。其他指标,如总磷(total phosphorus, TP)和铵态氮(ammonia nitrogen, $\text{NH}_4^+\text{-N}$)等,送水样至西藏博远科技环境检测有限责任公司进行实验室测定,TP的测定采用钼酸铵分光光度法, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 用纳氏试剂分光光度法测定^[26]。

1.4 DNA提取与高通量测序

采用 SDS 法提取班公湖水体细菌基因组 DNA,用 1%琼脂糖凝胶检测 DNA 的浓度和纯度。对 16S rRNA 基因的 V4 高突变区片段进行 PCR 扩增。引物为 806R (5'-GGACTACHVGGG TWTCTAAT-3')和 515F (5'-GTGCCAGCMGCC GCGGTAA-3')。

所有 PCR 反应均使用 15 μL Phusion[®] High-Fidelity PCR Master Mix 进行。PCR 反应条件:98 °C 1 min; 98 °C 10 s, 50 °C 30 s, 72 °C 30 s, 30 次循环; 72 °C 5 min。PCR 产物使用 2% 琼脂糖凝胶进行电泳检测;对检测合格的 PCR 产物进行磁珠纯化,采用酶标定量,根据 PCR 产物浓度进行等量混样,充分混匀后使用 2%的琼脂糖凝胶电泳检测 PCR 产物,并回收目的条带^[27-30]。

1.5 数据处理

截去 Barcode 和引物序列后,使用 FLASH 对每个样本的 reads 进行拼接,得到的拼接序列为原始 tags (raw tags)数据。随后使用 Cutadapt 软件匹配反向引物序列并剪切掉余下的序列,以防止其对后续分析造成干扰。使用 fastp 软件 (v0.23.1)对拼接得到的 raw tags 经过严格的过滤处理得到高质量的 tags 数据。经过以上处理后得到的 tags 需要进行去除嵌合体序列的处理, tags 序列通过与 Silva 物种注释数据库进行比对检测嵌合体序列,并最终去除其中的嵌合体序列,得到最终的有效数据(effective tags)。利用 UPARSE 算法对所有样本的全部 effective tags 进行聚类,默认以 97%的一致性将序列聚类成

OTU,同时会选取 OTU 的代表性序列,依据其算法原则,筛选的是 OTU 中出现频数最高的序列作为 OTU 的代表序列,用于后续的物种注释^[31-33]。

使用 SPSS 进行理化因子的单因素方差分析,使用 QIIME 计算 Simpson、Shannon、Chao1 和 ACE 等 α 多样性指数,使用 R 语言程序(v4.0.2)进行物种累计箱线图分析、非度量多维度尺度(non-metric multidimensional scaling, NMDS)分析、unweighted pair-group method with arithmetic means (UPGMA)聚类分析、主坐标分析(principal coordinate analysis, PCoA)、Adonis 显著性检验、细菌丰度分析和 Venn 图的制作。使用 QIIME (v1.9.1)进行物种多样性稀释曲线分析,使用 Origin 2022 Pro 进行细菌 α 多样性指数与环境因子相关性 Spearman 分析。

2 结果与分析

2.1 班公湖水体主要理化参数

2.1.1 班公湖各样点水体理化因子分析

班公湖水体各样点现场自测理化因子数据见表 2,整体湖面的 pH 在 8.54–9.75 之间,基本呈弱碱性,pH 最低点在 B1, pH 最高点在 B5 点,2 个样点均位于河流交汇处,大部分样点间存在显著差异。就水体温度而言, B4 样点和 B19 样点的差异最大,2 个样点的温差为 8.8 °C,其余样点也存在明显差异。DO 和 BOD 这两项的变化趋势基本相同,其中 B18 样点和 B15 样点相差最大。EC、盐度和 TDS 这 3 个理化参数的变化趋势趋于一致,最低点均为 B5 样点,最高点均为 B15 样点,这 2 个样点之间相差最大,其他样点间也具有显著差异。TP 无显著差异,最高值为样点 B10 (0.060 mg/L),平均值为 0.033 mg/L; 氨氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)各样点间具有显著差异,其中最高值为 B15 (0.155 mg/L),最低值为 B19 (0.027 mg/L)。

表 2 班公湖各样点水体理化因子

Table 2 Physicochemical factors of various water bodies in Bangong Lake

Sample	pH	Temperature (°C)	Biochemical oxygen demand (BOD) (mg/L)	Dissolved oxygen (DO) (mg/L)	Salinity (mg/L)	Total dissolved salt (TDS) (mg/L)	Electric conductivity (EC) (mS/cm)	Total phosphorus (TP) (mg/L)	NH ₄ ⁺ -N (mg/L)
B1	8.54i	10.6ij	1.95efghi	1.90efg	267e	399f	565f	0.04abc	0.084g
B2	8.86def	14.7efg	2.07cde	2.16bc	519bc	750bcd	1 053bcd	0.02bc	0.063h
B3	8.85defg	15.4bc	2.11cde	1.97cde	525b	766bc	1 076bc	0.03bc	0.060hi
B4	8.81efgh	17.3a	2.34b	2.27b	515bc	756bcd	1 065bcd	0.02c	0.101f
B5	9.75a	15.6b	1.87ghij	1.89efg	136f	204g	284g	0.03bc	0.110ef
B6	8.78fgh	15.0cdefg	2.04cdefg	1.98cde	518bc	744bcd	1 048bcd	0.02c	0.078g
B7	8.81defg	15.3bcdef	1.99defgh	1.98cde	509bc	742cd	1 052bcd	0.02c	0.054hij
B8	8.90de	14.8fg	2.29b	2.36b	522b	758bcd	1 064bc	0.03bc	0.104ef
B9	8.91d	15.0defg	2.23bc	2.20bc	502c	724d	1 014d	0.05ab	0.113e
B10	8.86def	15.2bcdefg	1.90fghij	1.85def	527b	750bcd	1 078bc	0.06a	0.0501ij
B11	8.84def	15.4bcd	2.12cdef	2.11bcd	527b	764bc	1 071bc	0.03bc	0.054b
B12	8.83defg	15.3bcde	2.03defgh	2.02cde	505bc	741cd	1 054cd	0.02c	0.084a
B13	8.90d	14.8g	1.68j	1.71g	507bc	744bcd	1 035cd	0.03bc	0.104ef
B14	9.14c	12.7h	1.75ij	1.75g	339d	499e	706e	0.03bc	0.045j
B15	9.30b	12.9h	2.69a	2.88a	608a	878a	1 254a	0.04abc	0.155c
B16	8.75h	10.5i	2.03defgh	2.02cde	511bc	756bcd	1 077bc	0.04abc	0.054hij
B17	8.85fgh	10.5j	2.44bcd	2.30bcde	518bc	758bcd	1 074bc	0.04abc	0.0501ij
B18	8.86de	9.7k	1.25k	1.29h	504bc	751bcd	1 061bc	0.03bc	0.128d
B19	8.90de	8.5m	1.84hij	1.77fg	519bc	774b	1 090b	0.05ab	0.027k
B20	8.74gh	9.2l	1.35k	1.33h	530b	779b	1 095b	0.03bc	0.107ef

不同小写字母标注的数据表明存在显著差异($P<0.05$)。下同。

Data marked with different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$). The same below.

2.1.2 班公湖各区域水体理化因子分析

根据班公湖各区域水体理化因子(表 3)来看,将班公湖 20 个样点分为 4 个区域,4 个区域的 pH 值之间西岸(XA)区域的 pH 值明显高于湖心(HX)和湖底(HD);就温度来看,湖底(HD)的平均温度相较于湖面的平均温度低约 5 °C,湖底(HD)温度明显低于其他 3 个区域;BOD 数据显示,东岸(DA)和湖心(HX)明显高于西岸(XA)和湖底(HD);东岸(DA) DO 值最高,其次为湖心(HX)区域,西岸(XA)和湖底(HD)区域的 DO 值最低;盐度、总溶解固体量和电导率数据

表明,西岸(XA)这 3 种理化指标明显低于其他 3 个区域;TP 和 NH₄⁺-N 在各个区域间无显著差异。

2.2 班公湖水体细菌物种组成

2.2.1 班公湖各样点水体细菌物种组成

根据高通量测序报告结果,选取每个样点在门和属水平上最大丰度排名前 10 的物种,并将其余合并为 others,绘制出各样点对应的物种注释结果在不同分类层级上的相对丰度柱形图。图 1 可发现班公湖各样点水体细菌丰度仍存在差异,其中变形菌门(*Proteobacteria*)在各

表3 班公湖各区域水体理化因子

Table 3 Physicochemical factors of regional water bodies in Bangong Lake

Item	西岸 XA	东岸 DA	湖心 HX	湖底 HD
pH	9.032a	8.932ab	8.852b	8.820b
Temperature (°C)	13.800b	15.140a	15.060a	9.680c
Biochemical oxygen demand (BOD) (mg/L)	1.856b	2.266a	2.090a	1.782b
Dissolved oxygen (DO) (mg/L)	1.854c	2.278a	2.074b	1.742c
Salinity (mg/L)	350.8b	538.8a	515.6a	516.4a
Total dissolved salt (TDS) (mg/L)	517.4b	782.8a	743.6a	763.6a
Electric conductivity (EC) (mS/cm)	728.8b	1 103.8a	1 051.2a	1 079.4a
Total phosphorus (TP) (mg/L)	0.030a	0.028a	0.036a	0.038a
NH ₄ ⁺ -N (mg/L)	0.085 4a	0.086 6a	0.080 0a	0.073 4a

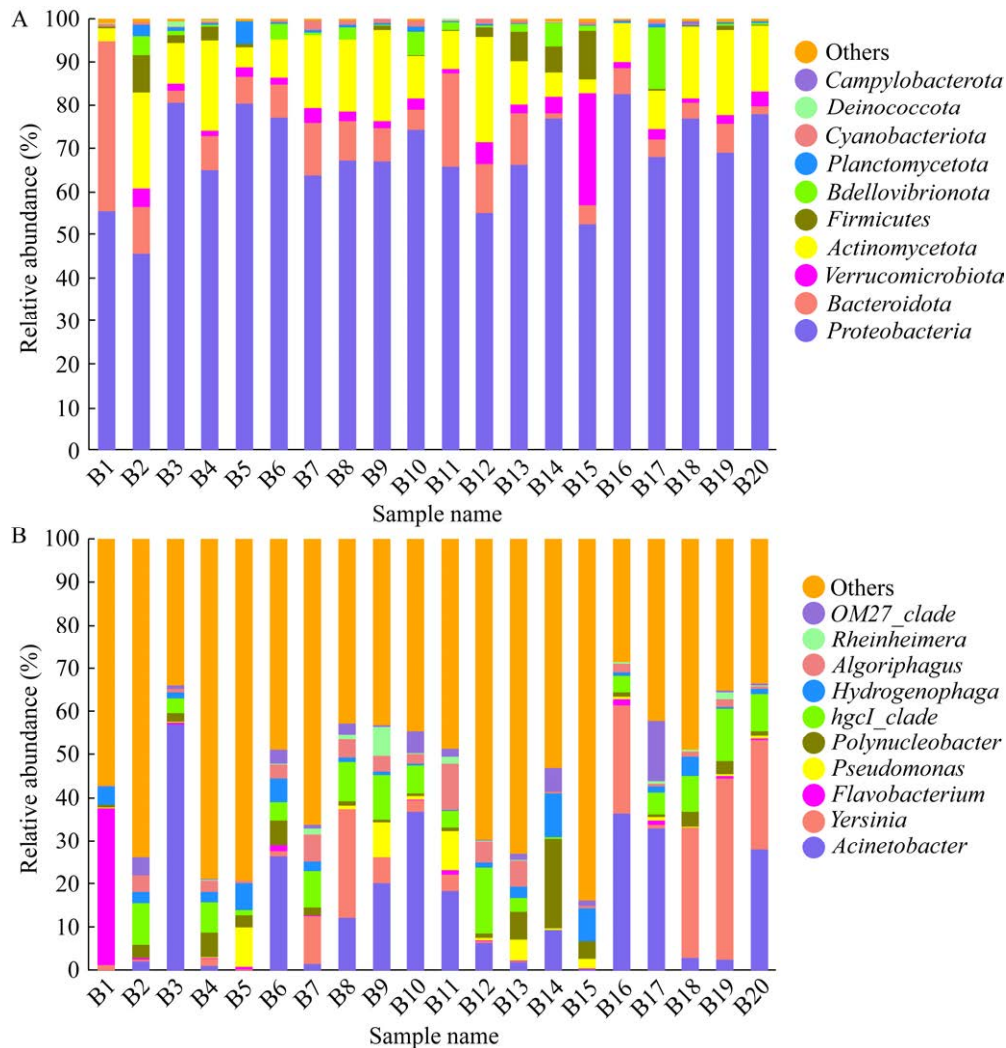


图1 班公湖各样点水体细菌门水平(A)和属水平(B)柱状堆积图

Figure 1 Column accumulation diagram of bacterial phylum level (A) and genus level (B) in various points in Bangong Lake.

样点中均占有显著优势。但是从总体来看在门水平上丰度最高的为变形菌门(*Proteobacteria*, 68.41%), 其次为放线菌门(*Actinomycetota*, 12.82%); 拟杆菌门(*Bacteroidota*, 9.09%)和疣微菌门(*Verrucomicrobiota*, 3.47%), 其余门类约占总体的 0.32% (图 1A), 前 4 种占比均大于总体的 3%, 所以认定变形菌门、放线菌门、拟杆菌门和疣微菌门为班公湖水域在门水平上的优势菌种。

在属水平的柱状堆积图中可以发现, 不动杆菌属(*Acinetobacter*)、耶尔森氏菌属(*Yersinia*)、*hgcI* clade、多核杆菌属(*Polynucleobacter*)的占比相对较多(图 1B), 分别为 14.87%, 8.86%、6.0%和 3.33%, 其他细菌属类的相对丰度均小于 3%, 因此将这 4 种菌属认定为优势属种类, 但是菌属的总体分布仍不均匀, 如耶尔森氏菌属在 B3、B5、B13、B15 这几个样点含量极少, 但在深层水(B16–B20)中含量颇多, 不动杆菌属在 B1、B2、B4、B5、B7、B15 这些样点内含量

极少, 但在 B3、B6、B10、B16、B17 等样点含量较多, *hgcI* clade 菌属在各个样点的分布相对均匀。

2.2.2 班公湖各区域水体细菌物种组成

根据班公湖各区域水体细菌门水平和属水平柱状堆积图(图 2)可知, 各个区域丰度排名的前 10 种与各样点的排名前 10 相同, 但是各个区域的物种丰度分布不尽相同。

从各区域门水平细菌柱状堆积图(图 2A)来看, 西岸(XA)、湖心(HX)和湖底(HD)这 3 个区域的优势菌门为变形菌门(*Proteobacteria*), 其次为放线菌门(*Actinomycetota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)和疣微菌门(*Verrucomicrobiota*), 东岸(DA)区域不同于其他 3 个区域, 丰度最高的仍为变形菌门(*Proteobacteria*), 其次是拟杆菌门(*Bacteroidota*)、放线菌门(*Actinomycetota*), 然后是疣微菌门(*Verrucomicrobiota*), 总体而言这 4 类菌仍是班公湖各区域水体细菌在门水平上的优势菌种。

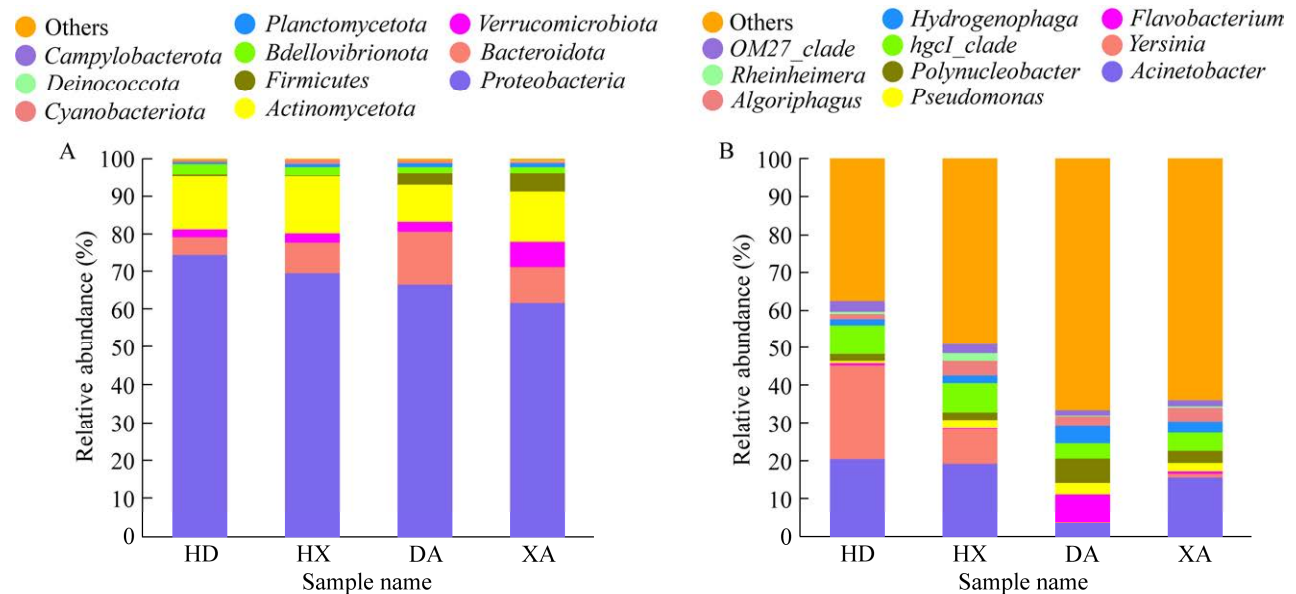


图 2 班公湖各区域水体细菌门水平(A)和属水平(B)柱状堆积图

Figure 2 Column accumulation diagram of the level of bacterial phylum (A) and genus level (B) in each area of Bangong Lake.

从各区域属水平细菌柱状堆积图(图 2B)中可知,各个区域的属水平的丰度前 3 名各不相同,东岸(DA)区域与其他区域的相差较大,其他 3 个区域中相对丰度最大的均是不动杆菌属(*Acinetobacter*),其次为耶尔森氏菌属(*Yersinia*)和 *hgcI* clade,而东岸(DA)相对丰度最大的为黄杆菌属(*Flavobacterium*),其次为多核杆菌属(*Polynucleobacter*)和食氢产水菌属(*Hydrogenophaga*)。在属水平上东岸(DA)区域的优势菌种不同于其他 3 个区域。

2.3 班公湖细菌物种多样性评估

2.3.1 班公湖各样点水体细菌物种多样性评估

本次测序的各个样点的覆盖度均大于 99.4%,基本覆盖了样点中所有的细菌群落,能够反映班公湖水体细菌群落的真实情况。本研究基于 16S rRNA 基因高通量测序,共得到 14 886 条 OTU,已注释的 OTU 分别属于 47 门 470 属。

如表 4 所示,在班公湖地区设置的 20 个样点中 B1 号样点水体中的 OTU 最丰富(1 706 条),B10 号样点水体中的 OTU 最少(504 条)。使用 Venn 图对各样点共有及特有 OTU 进行统计分析,结果如图 3 所示。班公湖表层水的 15 个样点的共有 OTU 数为 83 条,特有 OTU 最丰富的是 B1 样点(579 条),最少的是 B7 号样点(7 条)(图 3A)。班公湖底层水的 5 个样点共有 224 条 OTU,B18 点的特有 OTU 最多(179 条),B17 点的特有 OTU 最少(58 条)(图 3B)。

2.3.2 班公湖各区域水体细菌物种多样性评估

将 4 个区域的已注释 OTU 按照从多到少排列,西岸(XA)(4 394 条)>东岸(DA)(4 302 条)>湖底(HD)(3 545 条)>湖心(HX)(2 645 条)。班公湖各区域水体细菌 OTU 水平 Venn 图分析(图 4),将同一位置的表层水和底层水分为湖心

表 4 班公湖水体细菌已注释 OTU 数

Table 4 OTU of annotated bacteria in Bangong Lake water

区域名称 Region	样点名称 Sample	已注释 OTU 数(条) Number of OTUs annotated
东岸 DA	B2	1 044
	B3	891
	B4	1 118
	B11	571
	B15	678
	Total	4 302
西岸 XA	B1	1 706
	B5	612
	B12	564
	B13	733
	B14	779
	Total	4 394
湖心 HX	B6	574
	B7	521
	B8	538
	B9	508
	B10	504
	Total	2 645
湖底 HD	B16	708
	B17	538
	B18	841
	B19	706
	B20	752
	Total	3 545

(HX)和湖底(HD)两个区域。这两个区域的共有 OTU 数为 596 条,湖底(HD)区域的特有 OTU (636 条)多于湖心(HX)区域的特有 OTU (206 条)(图 4A)。将班公湖表层水 3 个区域(东岸、西岸、湖心)的共有及特有 OTU 进行统计分析,结果如图 4B,3 个区域共有 563 条 OTU,其中东岸(DA)与西岸(XA)这两个区域共有的 OTU 数目最多(444 条),湖心(HX)和西岸(XA)两个区域的共有 OTU 数目最少(48 条)。西岸(XA)区域的特有 OTU (887 条)多于东岸(DA)区域的特有 OTU (532 条),湖心(HX)区域的特有 OTU 最少

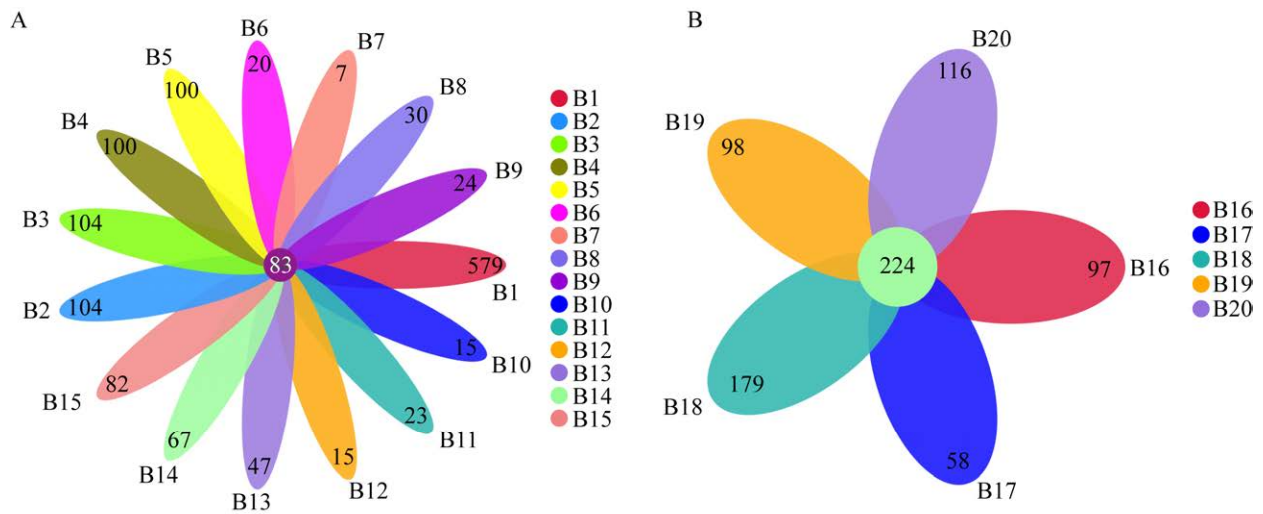


图 3 班公湖各样点水体细菌 OTU 水平 Venn 图 A: 班公湖表层(B1–B15) Venn 图; B: 班公湖底层(B16–B20) Venn 图。

Figure 3 Venn diagram of bacterial OTU levels in water bodies at various points in Bangong Lake. A: Venn diagram (B1–B15) in the surface layer of Bangong Lake; B: Venn diagram (B16–B20) at the bottom of Bangong Lake.

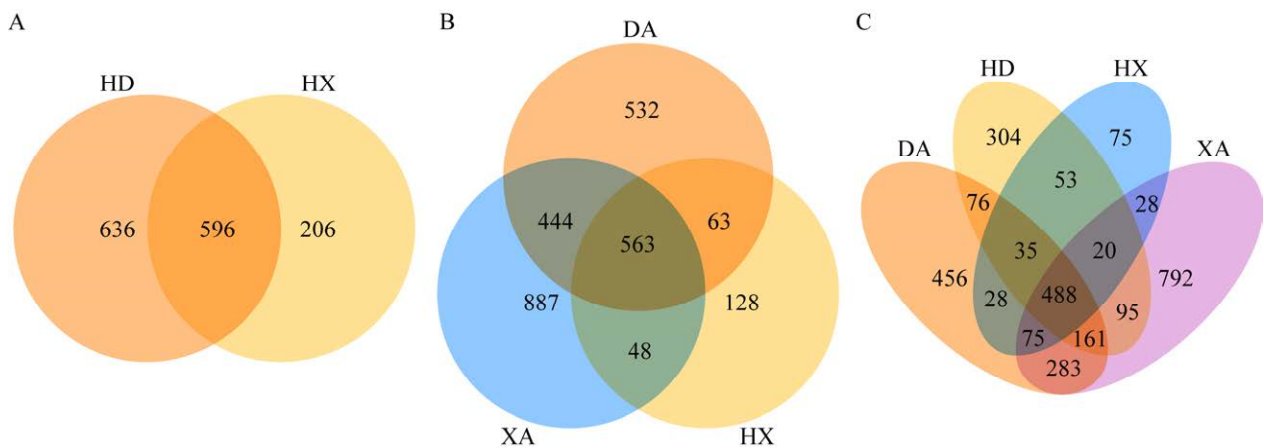


图 4 班公湖各区域水体细菌 OTU 水平 Venn 图 A: 班公湖 HD 和 HX 区域; B: 班公湖 DA、XA、HX 区域; C: 班公湖 DA、XA、HD、HX 区域。

Figure 4 Venn diagram of bacterial OTU levels in various regional water bodies in Bangong Lake. A: The HD and HX areas of Bangong Lake; B: Surface water area of Bangong Lake (DA, XA, HX); C: Four areas of Bangong Lake (DA, XA, HD, HX).

(128 条)。将班公湖 4 个区域进行共有与特有 OTU 分析, 4 个区域共有 488 条 OUT, 4 个区域中西岸(XA)区域的特有 OTU 最多(792 条), 湖心(HX)区域的特有 OTU 最少(75 条) (图 4C)。

2.4 班公湖水体细菌 α 多样性分析

2.4.1 班公湖水体各样点细菌多样性指数分析

反映微生物群落丰富度和多样性的重要参

数是 α 多样性，其常用的衡量指标有 Chao1 指数、ACE 指数、Shannon 指数和 Simpson 指数。Shannon 指数和 Simpson 指数均是反映 α 多样性的指数，当微生物多样性较高时，Shannon

指数较大；Simpson 指数越大，说明微生物多样性分布越均匀。如图 5A 所示，可以看出在 Shannon 指数箱线图中样点 B2 和 B13 的点位较高而 B3 和 B5 点的点位相对于其他样点较低，并

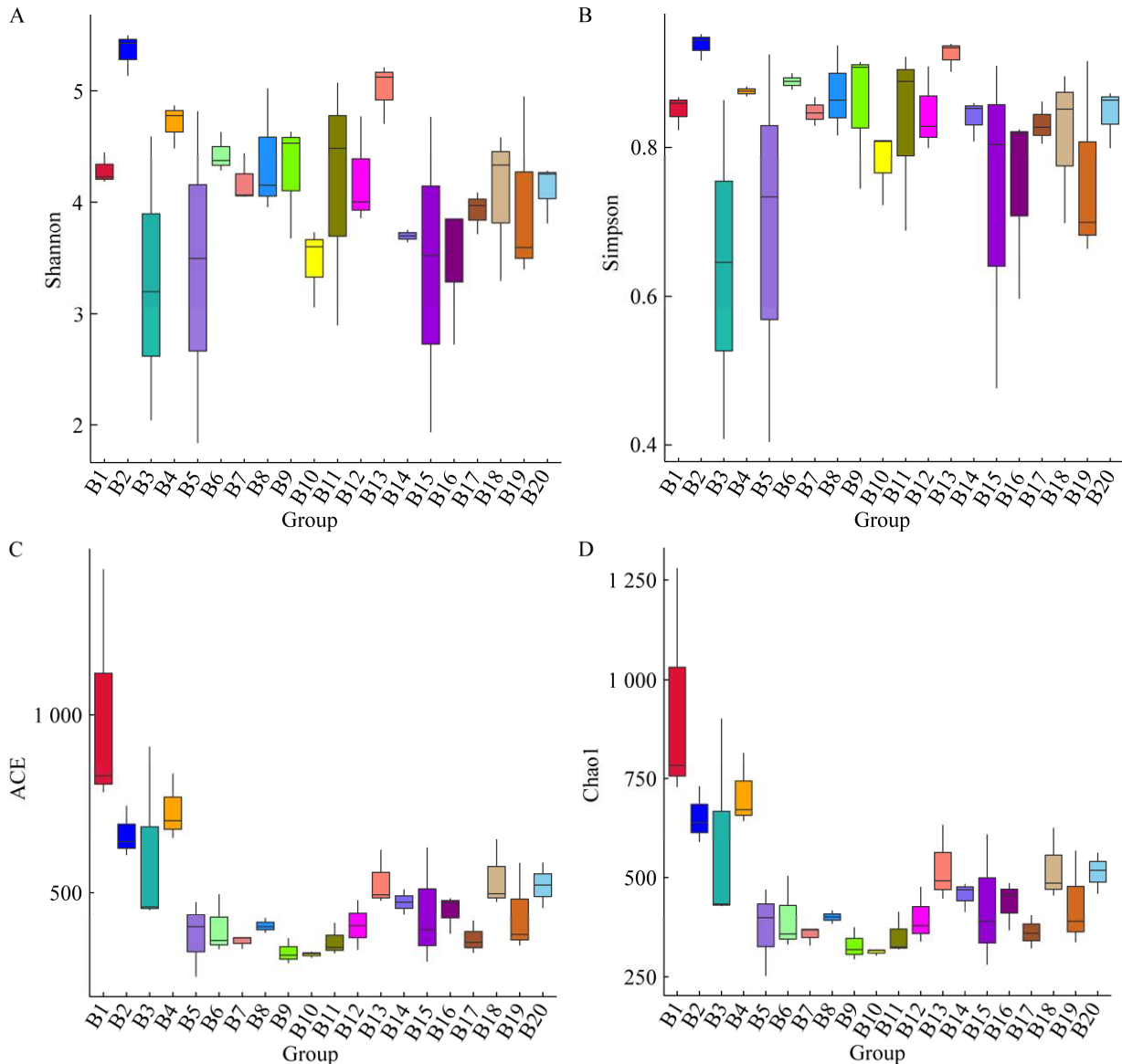


图 5 班公湖各样点水体细菌多样性特征 A: 样点间 Shannon 指数差异性分析箱线图; B: 样点间 Simpson 指数差异性分析箱线图; C: 样点间 ACE 指数差异性分析箱线图; D: 样点间 Chao1 指数差异性分析箱线图。

Figure 5 Bacterial diversity characteristics among various points in Bangong Lake. A: Shannon index difference analysis box plot between sample points; B: Simpson index difference analysis box plot between sample points; C: ACE index difference analysis box plot between sample points; D: Chao1 index difference analysis box plot between sample points.

且在 Simpson 指数箱线图中也有同样的结果(图 5B)。在班公湖各样点水体细菌多样性分析中,样点 B2 和 B13 的水体细菌具有较高的多样性且水体细菌的分布也较为平均。根据 Chao1 指数和 ACE 指数箱线图,可以看出 B1 点的细菌群落丰富度最高,B2 和 B4 点其次,B9 和 B10 的细菌群落丰富度较低(图 5C、5D)。

2.4.2 班公湖水体各区域间细菌多样性指数差异性分析

α 多样性指数差异性分析显示(图 6),班公

湖各区域间细菌群落多样性和丰富度无显著差异。对比沿岸地区,东岸(DA)的水体细菌群落多样性低于西岸(XA),但是水体细菌群落丰富度却高于西岸(XA)。对比湖心区域表层水和底层水,湖心表层水(HX)区域的水体细菌群落多样性高于湖底(HD)区域,水体细菌群落丰富度低于湖底(HD)区域。总体来看 4 个区域中湖心(HX)区域的水体细菌群落多样性和东岸(DA)的水体细菌群落丰富度均略高于其他 3 个区域。

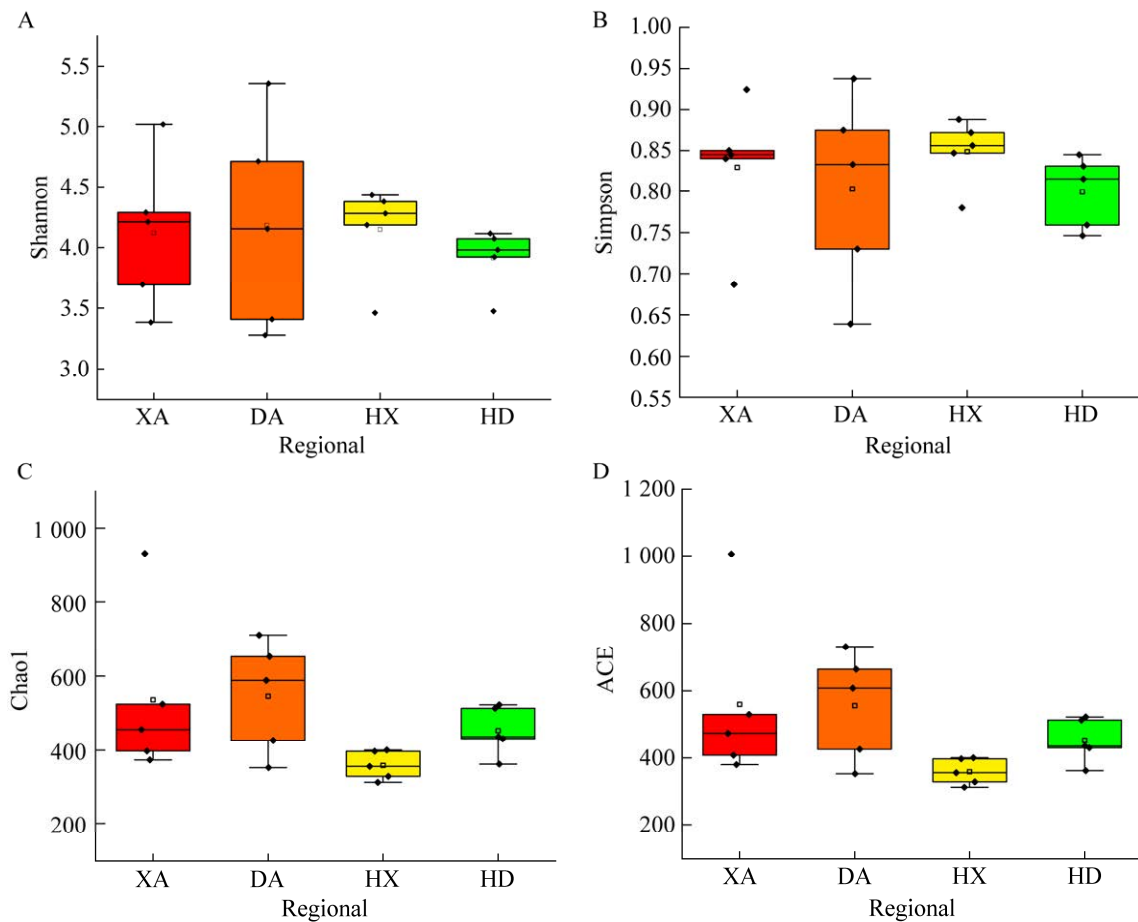


图 6 班公湖各区域间水体细菌多样性特征 A: Shannon 指数组间差异分析箱线图; B: Simpson 指数组间差异分析箱线图; C: Chao1 指数组间差异分析箱线图; D: ACE 指数组间差异分析箱线图。

Figure 6 Characteristics of bacterial diversity among regional water bodies in Bangong Lake. A: Shannon inter-group difference analysis box diagram; B: Simpson inter-group difference analysis box diagram; C: Chao1 inter-group difference analysis box diagram; D: ACE inter-group difference analysis box diagram.

2.5 班公湖水体细菌 β 多样性分析

2.5.1 UPGMA 聚类分析和 NMDS 分析

采用基于 OTU 水平 Bray-Curtis 距离的 UPGMA 聚类树和 NMDS 进行班公湖各样点间细菌群落差异性分析。根据 UPGMA 聚类树(图 7A)可以看出, B1 样点距离其他样点最远, B15 样点次之。除去这 2 个样点外, B14 样点与其他样点间的横向距离最远, 由此可得 B1 样点

的细菌群落组成与其他样点的相似度最低, 其次是 B15 样点, 再次是 B14 样点。在 NMDS 分析图中同样可以得到上述结论(图 7B)。在 UPGMA 聚类分析中, 聚类树右侧为各样点门分类水平相对丰度排名前 10 的细菌柱状堆叠图。

2.5.2 基于 Bray-Curtis 距离的各区域的 PCoA

基于 Bray-Curtis 距离的各区域主坐标分析图和 Adonis 显著性检验(图 8 和表 5)来分析班

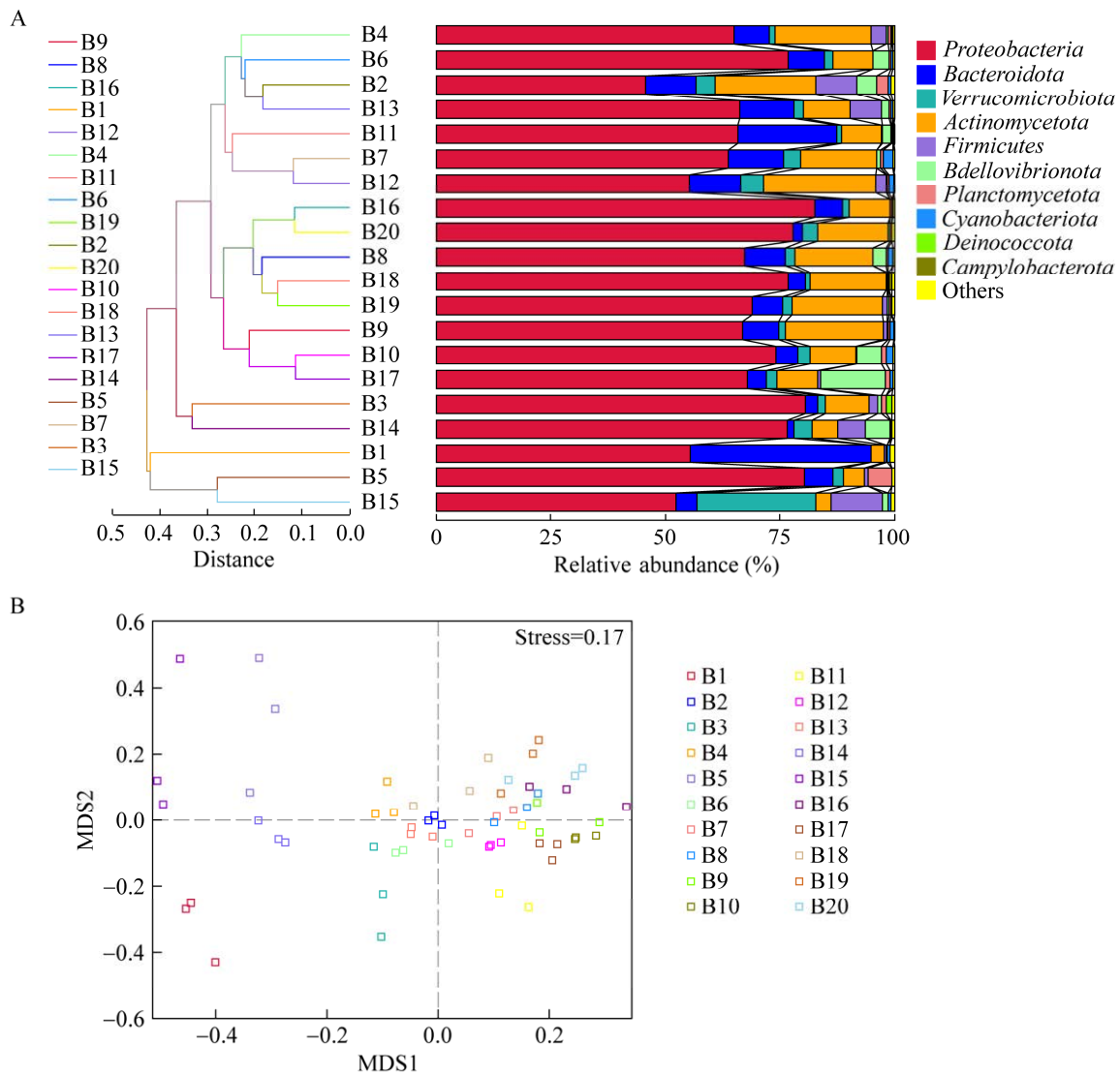


图 7 基于 Bray-Curtis 距离的 UPGMA 聚类树(A)和非度量多维尺度分析(B)

Figure 7 UPGMA cluster tree (A) and non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis (B) based on Bray-Curtis distance.

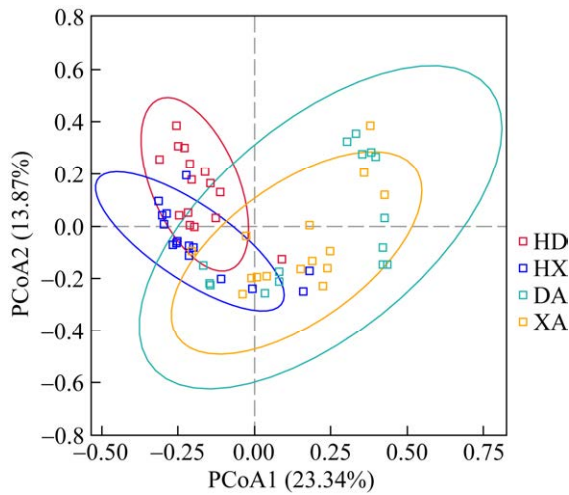


图8 基于 Bray-Curtis 距离的各区域的主坐标分析图

Figure 8 Plot of the principal coordinate analysis of each region based on the Bray-Curtis distance.

表5 基于 Bray-Curtis 距离的班公湖细菌各区域间 Adonis 显著性检验

Table 5 Adonis test of significance among various regions of bacteria in Bangong Lake based on Bray-Curtis distance

Region	r ²	P value
东岸-西岸 DA-XA	0.051 40	0.131
东岸-湖心 DA-HX	0.146 71	0.001
东岸-湖底 DA-HD	0.206 98	0.001
西岸-湖心 XA-HX	0.179 47	0.002
西岸-湖底 XA-HD	0.222 45	0.001
湖心-湖底 HX-HD	0.13 154	0.004

统计分析的可信度用 P value 表示, P<0.05 表示统计具有显著性, P<0.01 表示统计具有极显著性。

The confidence of the statistical analysis is indicated by P value, P<0.05 is highly significant, and P<0.01 is highly significant.

公湖 4 个区域之间存在的差异性, 可以清晰看出, 前两轴共解释了 37.21% 的样本差异贡献。除东岸(DA)与西岸(XA)这 2 个区域之间无显著差异, 其余各 2 个区域之间均存在极显著差异。这表明了班公湖沿岸区域之间的水体细菌群落组成较为相似, 而湖心区域与湖底区域的水体细菌群落之间仍存在较大差异。

2.6 班公湖水体细菌的群落与环境因子的相关性分析

为探究影响班公湖水体细菌群落空间格局的因素, 进行了 α 多样性指数和环境因子相关性 Spearman 分析(图 9)。通过图 9 可以看出, 环境因子间: BOD 与 DO 呈极显著正相关 ($P<0.01$), 盐度与 TDS 和 EC 呈极显著正相关 ($P<0.01$), TDS 与 EC 呈极显著正相关 ($P<0.01$)。 α 多样性指数之间: Shannon 与 Simpson 指数和 ACE 与 Chao1 指数均呈显著正相关 ($P<0.01$)。环境因子与 α 多样性指数之间的相关性: TP 与 Shannon 和 Simpson 指数之间存在显著的负相关 ($P<0.05$), EC 与 Simpson 指数之间存在显著负相关 ($P<0.05$)。由此可以得出 TP 与 EC 是影响班公湖水体细菌的主要影响环境因子。

3 讨论

3.1 班公湖地区水体理化因子

因为班公湖面积大, 跨度广, 各个样点受到岸边生境的影响各不相同, 所以导致班公湖整体水体理化因子在各个样点之间的差异性较为显著, 整体水质 pH 值处于弱碱性区间, 2 个河流交汇处(B1、B5)的 pH 值差异最大, 根据实地生境观测 B1 点的水体较为浑浊水草偏多, B5 点的水体较为清澈。推测 B1 样点处于低洼地区, 水中有机物分解和动植物呼吸作用产生的 CO₂ 导致水体 pH 偏低。从整体来看人类活动较频繁区域的 BOD 和 DO 这两项理化因子的数值偏高, 如 B15 点位于道路附近, B4 点位于景区入口等。其中生化需氧量(BOD)是表征湖泊整体水质的重要参数之一, 水中较高的 BOD 水平会加速细菌的生长^[34]。关于岸边各区域, 西岸(XA)区域盐度远低于东岸(DA)区域, 主要原因是因为 2 个河流交汇处 B1 和 B5 的盐度较低导致。湖底区域温度低于湖面区域约 5 °C。

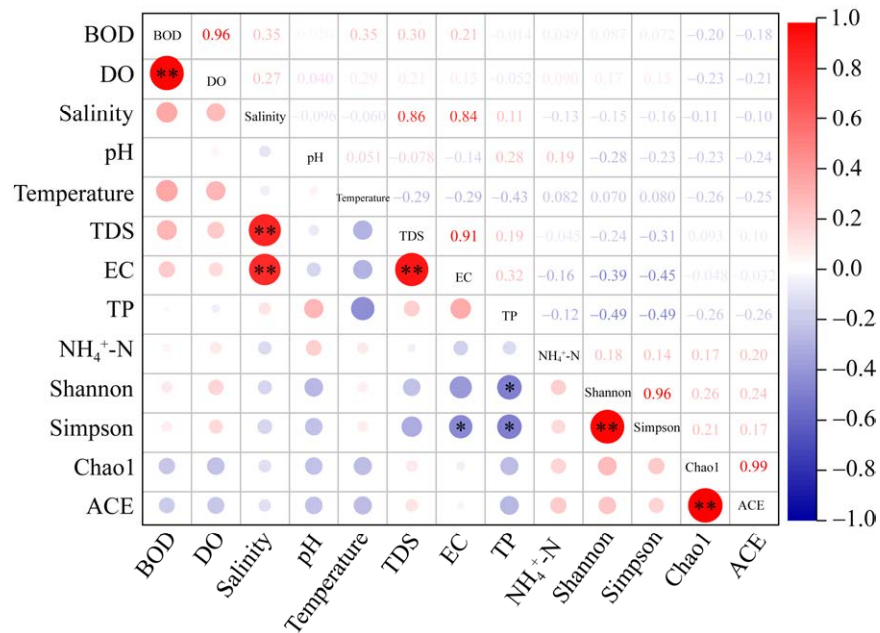


图9 班公湖水体细菌 α 多样性指数与环境因子相关性 Spearman 分析

Figure 9 Spearman analysis of bacterial α diversity index and environmental factors in Bangong Lake. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

关于盐度、TDS 和 EC 这 3 项理化因子，西岸 (XA) 区域与其他 3 个区域具有显著差异性，各区域之间其余理化因子无显著差异。

根据《地表水环境质量标准》(GB 3838—2002)^[35]基本项目标准限值可知，本研究所测得的氨氮、总磷这 2 项理化因子数据均未超过极限值。因此，本文水质理化指标参数数据对于反映班公湖水质为清洁或者较清洁程度具有一定参考性。

3.2 班公湖水体细菌群落结构

利用 Venn 图分析班公湖表层水各样点特有 OTU 可知，在表层水的 15 个样点中，B1–B5 这 5 个样点中特有 OTU 数量较多，根据表 1 生境概况，可以得出 B2、B3、B4 这 3 个样点均为邻近人类或动物活动频繁区域，推测原因为人类和动物活动所带来的外来菌种导致，而 B1 和 B5 两个样点均位于河流交汇处附近，并且 B1 样点水草丰富水体较为浑浊。其特有 OTU

偏多可能是由于河流汇入湖泊和河流冲刷土壤带来的菌种。

分析班公湖各区域之间的特有 OTU，对比湖底(HD)和湖心(HX)这 2 个区域，可知湖底(HD)区域的特有 OTU 较多，由于其远离岸边受到岸边生境的影响较小，其原因可能是有机物沉淀导致湖底(HD)区域的底栖细菌增多。

班公湖水体细菌的优势门类主要为变形菌门，其次为放线菌门、拟杆菌门和疣微菌门(平均相对丰度>3%)，厚壁菌门(*Firmicutes*)和蛭弧菌门(*Bdellovibrionota*)为相对稀有菌门(3%>平均相对丰度>1%)。优势菌属为不动杆菌属、耶尔森氏菌属、*hgcl_clade* 和多核杆菌属(平均相对丰度>3%)。班公湖与其他湖泊水体细菌优势菌种比较显示(表 6)，上述各研究区域采样时间均在夏季，其中班公湖、纳木错和青海湖为青藏高原地区高海拔咸水湖，岱海湖为内地低海拔咸水湖。班公湖水体细菌的优势菌群与其他

表 6 班公湖水体细菌优势菌种与其他咸水湖比较

Table 6 Comparison of the dominant species of bacteria in Bangong Lake and other lakes

研究区域 Study area	优势菌种 Dominant strain	相对丰度 Relative abundance (%)	文献来源 Literature source
班公湖 Bangong Lake	变形菌门 <i>Proteobacteria</i>	68.41	本研究 This study
	放线菌门 <i>Actinomycetota</i>	12.82	
	拟杆菌门 <i>Bacteroidota</i>	9.09	
	疣微菌门 <i>Verrucomicrobiota</i>	3.47	
纳木错 Namtso	变形菌门 <i>Proteobacteria</i>	39.61	[36]
	拟杆菌门 <i>Bacteroidota</i>	13.41	
	厚壁菌门 <i>Firmicutes</i>	12.61	
	放线菌门 <i>Actinomycetota</i>	7.84	
	疣微菌门 <i>Verrucomicrobiota</i>	7.59	
青海湖 Qinghai Lake	变形菌门 <i>Proteobacteria</i>	44.80	[37]
	拟杆菌门 <i>Bacteroidota</i>	15.90	
	蓝细菌门 <i>Cyanobacteriota</i>	13.60	
	放线菌门 <i>Actinomycetota</i>	7.54	
	柔壁菌门 <i>Tenericutes</i>	3.32	
岱海湖 Daihai Lake	放线菌门 <i>Actinomycetota</i>	45.00	[38]
	变形菌门 <i>Proteobacteria</i>	26.00	
	拟杆菌门 <i>Bacteroidota</i>	16.00	

咸水湖相比, 总体相差不大, 都以变形菌门、放线菌门和拟杆菌门为主。在 3 个青藏高原海拔咸水湖中变形菌门均为绝对优势菌门, 而在岱海湖中的绝对优势菌门却为放线菌门, 其次为变形菌门。根据文献[38]可知, 岱海湖水体中放线菌门占比极高可能是由于水体温度上升导致岱海湖水体中含有高丰度的放线菌门细菌。

变形菌门在班公湖水体细菌群落中占据绝对优势, 其占比超过班公湖水体细菌总体的一半。查阅前人研究资料可知, 变形菌门在水体相对丰度均较高, 在氮磷形态转换方面起重要作用, 并且其包含许多参与硝化-反硝化脱氮过程和有机物生物降解转化的菌属^[39]。朱秀秀等^[40]发现变形菌门细菌多数为兼性或好氧型, 且具备出色的环境适应能力, 使得它们得以广泛分布于各类生态系统类型中, 并在这些不同环境

中展现出较高的丰度。变形菌门中不同纲的相对丰度随盐度的变化而变化, γ -变形菌纲常出现在湖泊水体环境中, 也有研究者认为它是海洋、盐湖环境中最主要的细菌类群^[41-42]。综上所述, 在不同生境下的湖泊中所展现出的优势细菌门类呈现出一定的相似性。这一发现揭示了水体中优势细菌门类具有优越的环境适应性, 并未显示出对特定生境的强烈依赖性。

对比 4 个咸水湖的优势菌门, 发现纳木错的厚壁菌门、青海湖的蓝细菌门(*Cyanobacteriota*)占比较大, 但在班公湖水体细菌群落中, 这 2 个菌门并未成为优势菌门。根据前人研究可知, 厚壁菌门可以产生一种特殊的芽孢, 使得它可以在极端环境中生存^[36], 而蓝细菌门可以适应咸水环境并在驱动咸水水体的元素循环中发挥巨大作用^[37]。这 2 种菌门未在班公湖水体细菌

中占有较大比例成为优势菌门的原因,有待于后续对班公湖水体细菌的深入研究。

3.3 班公湖水体细菌多样性分析

细菌的初级生产力、稳定性和适应环境能力与群落多样性有关。本研究发现班公湖各个样点的 α 多样性指数均较高,证明班公湖的水体细菌群落结构相对较为复杂,对外部环境变化和群落内部变化具有较好的抵抗能力。这可能与班公湖的地理位置和生境有关。

从班公湖各个区域的 Shannon 和 Simpson 指数来看,4 个区域水体细菌群落多样性从高到低排序分别是湖心(HX)、西岸(XA)、东岸(DA)、湖底(HD)。再从 Chao1 和 ACE 指数来看班公湖各区域水体细菌的群落丰富度,从高到低分别是东岸(DA)、西岸(XA)、湖底(HD)、湖心(HX)。由此得出湖心(HX)区域是班公湖水体细菌多样性最高的一个区域,东岸(DA)区域是 4 个区域中水体细菌群落丰富度最高的一个区域。推测是因为东岸(DA)区域各个样点均与人类活动区域邻近或生物活动频繁,如: B2 样点周围鸟类繁多, B4 样点处为景区入口, B15 样点靠近道路。人类和动物活动带来的外来菌种和产生的有机物污染,导致水体细菌群落丰富度升高。

基于 OTU 水平 Bray-Curtis 距离的 UPGMA 聚类树和 NMDS 分析,得到 B1 样点的细菌群落组成与其他样点的相似度最低,其次是 B15 样点,然后是 B14 样点。通过观察各样点周围生境(表 1)可知,这些样点均因人类活动或河流带来外来菌种,导致与班公湖其他样点的菌落组成不同。

3.4 班公湖水体细菌群落与环境的关系

细菌作为水体中重要的微生物类别,其多样性及群落结构会对水体理化参数的变化作出一定响应。本研究结果显示,TP 与 EC 是影响

班公湖水体细菌的主要影响环境因子。

这与前人的研究结果相似,例如 Xia 等^[43]研究发现西南高原湖泊细菌的群落组成受 TP 的显著影响。Liu 等^[44]发现细菌的 α 多样性与 EC 呈极显著负相关。Pinhassi 等^[45]研究了地中海浮游细菌群落结构的影响因子,发现浮游细菌的生长主要受到磷的限制,而磷可能直接影响浮游细菌的群落组成。郑艳艳等^[46]发现,TP 是影响纳木错水体细菌总丰度的主要理化因子。

研究表明,湖泊水体中的磷主要来源于 2 个方面,一方面是农田化肥的施用造成了氮磷营养盐在土壤中的不断富集,再通过降雨、地表径流等方式流入湖泊;另一方面是工业废水和生活污水的排放造成的^[47]。而本研究区域岸边邻近村落且在岸边栖息的动物丰富,容易造成水体中磷含量增加^[48]。水体中磷的主要存在形式是溶解性有机磷(dissolved organic phosphorus, DOP)和悬浮态颗粒磷,一般认为水体中生物有效磷是在细菌作用下分解 DOP 释放出 PO_4^{3-} ^[49]。水体中磷的循环与再生依赖于细菌等微生物对颗粒态、溶解态有机质的分解释放^[50]。因此,水体中的磷会对水中细菌的群落多样性造成一定的影响。

根据其他研究发现温度对水体细菌具有一定的影响。万永鹏等^[51]研究发现水温是影响阅海湖浮游细菌群落结构的主要环境因子;杜蕾等^[52]研究表明水温是夏季达里诺尔湖水体浮游细菌的主要驱动因子;邹沈娟等^[53]和程豹等^[54]的研究也得到了类似的结果。与上述研究结果比较可知,班公湖的夏季水温明显低于以上各区域,推测班公湖地区较低的年均温度使得其水体细菌经过长时间的自然选择后对温度的响应程度较低,可能是造成本次研究未发现温度对班公湖水体细菌多样性有显著影响的原因。

4 结论

本研究选择西藏自治区阿里地区日土县班公湖作为实验研究区域,探讨了班公湖水体细菌多样性以及群落分布,并分析水体理化因子对其影响,揭示了班公湖水体细菌的分布格局及周边环境对其的影响。研究得到主要结论如下:

(1) 本研究共在班公湖水体中得到 OUT 14 886 条,已注释 OTU 分属于 47 门 470 属,水体细菌主要由变形菌门、放线菌门、拟杆菌门和疣微菌门组成。对比 4 个区域中的特有 OTU,西岸(XA)区域的特有 OTU 最多(792 条),湖心(HX)区域的特有 OTU 最少(75 条)。东岸(DA)区域在属水平上的优势菌种不同于其他 3 个区域,为黄杆菌属(*Flavobacterium*),其次为多核杆菌属(*Polynucleobacter*)和食氢产水菌属(*Hydrogenophaga*)。

(2) 对班公湖水体细菌进行 α 多样性分析得到, B2 和 B13 样点的细菌群落多样性较高, B1 样点的细菌群落丰富度较高。各区域间 α 多样性无显著差异。

(3) 根据基于 OTU 水平 Bray-Curtis 距离的 UPGMA 聚类树和 NMDS 分析发现, B1 样点的细菌群落组成与其他样点的相似度最低。

(4) 班公湖水体细菌 α 多样性指数与环境因子相关性 Spearman 分析得到, TP 与 EC 是影响班公湖水体细菌的主要影响环境因子。

(5) 本研究对于班公湖地区生物多样性保护研究有着重大意义,对于阐述青藏高原湖泊微生物与环境互作机制有着关键作用,可为青藏高原湖泊微生物研究提供基础数据,为生态系统保护提供科学依据。

REFERENCES

[1] 陈辉, 赵丽萍, 陈彝, 王雨萌, 牛伟玲, 孙红艳. 青藏高原物候研究的热点和趋势: 基于 CiteSpace 可视化分析[J]. 河北师范大学学报(自然科学版), 2023,

47(1): 1-10.
CHEN H, ZHAO LP, CHEN B, WANG YM, NIU WL, SUN HY. Hotspots and trends of phenology studies in Qinghai-Xizang Plateau: visual analysis based on citespace[J]. Journal of Hebei Normal University (Natural Science), 2023, 47(1): 1-10 (in Chinese).

[2] 万宏滨, 周娟, 罗端, 杨浩, 黄昌春, 黄涛. 长江中游湖泊表层沉积物多环芳烃的分布、来源特征及其生态风险评价[J]. 湖泊科学, 2020, 32(6): 1632-1645.
WAN HB, ZHOU J, LUO D, YANG H, HUANG CC, HUANG T. Distribution, source characteristics and ecological risk assessment of polycyclic aromatic hydrocarbons in surface sediments of lakes along the middle reaches of the Yangtze River[J]. Journal of Lake Sciences, 2020, 32(6): 1632-1645 (in Chinese).

[3] 高继宗. 破解“世界屋脊”的救灾难题[J]. 中国减灾, 2012(4): 56-58.

[4] 马荣华, 杨桂山, 段洪涛, 姜加虎, 王苏民, 冯学智, 李爱农, 孔繁翔, 薛滨, 吴敬禄, 李世杰. 中国湖泊的数量、面积与空间分布[J]. 中国科学(地球科学), 2011, 41(3): 394-401.

[5] 杨桂山, 马荣华, 张路, 姜加虎, 姚书春, 张民, 曾海鳌. 中国湖泊现状及面临的重大问题与保护策略[J]. 湖泊科学, 2010, 22(6): 799-810.
YANG GS, MA RH, ZHANG L, JIANG JH, YAO SC, ZHANG M, ZENG HA. Lake status, major problems and protection strategy in China[J]. Journal of Lake Sciences, 2010, 22(6): 799-810 (in Chinese).

[6] 周章金, 樊瑶. 西藏构建国家高原产业科技创新中心的思路及对策研究[J]. 西藏民族大学学报(哲学社会科学版), 2019, 40(4): 138-143.
ZHOU ZJ, FAN Y. Construction of national industrial science and technology innovation center in Xizang[J]. Journal of Xizang Minzu University (Philosophy and Social Sciences Edition), 2019, 40(4): 138-143 (in Chinese).

[7] 中国五大咸水湖[J]. 中国水能及电气化, 2019(7): 69-70.
Five Great Salt Water Lakes in China[J]. China Water Power & Electrification, 2019(7): 69-70 (in Chinese).

[8] 王有兵, 姜健发, 杨建军, 刘起斌, 代万, 罗燕彬, 李子光. 高山微水体空间分布格局研究: 以白马雪山国家级自然保护区为例[J]. 人民长江, 2020, 51(7): 71-74.
WANG YB, JIANG JF, YANG JJ, LIU QB, DAI W, LUO YB, LI ZG. Study on spatial distribution pattern of high mountain micro-waterbodies: case study of Baima Snow Mountain National Nature Reserve[J]. Yangtze River, 2020, 51(7): 71-74 (in Chinese).

[9] 罗燕彬, 王有兵, 杨建军, 李春叶. 滇西北地表水体空间分布多样性研究[J]. 防护林科技, 2020(11): 46-49.
LUO YB, WANG YB, YANG JJ, LI CY. Spatial distribution diversity of surface water body in northwestern Yunnan Province[J]. Protection Forest Science and Technology, 2020(11): 46-49 (in Chinese).

[10] 张洪源, 吴艳红, 刘衍君, 郭立男. 近 20 年青海湖水量变化遥感分析[J]. 地理科学进展, 2018, 37(6): 823-832.
ZHANG HY, WU YH, LIU YJ, GUO LN. Water

- storage variation of the Qinghai Lake in recent decades based on satellite observation[J]. *Progress in Geography*, 2018, 37(6): 823-832 (in Chinese).
- [11] 万玮, 肖鹏峰, 冯学智, 李晖, 马荣华, 段洪涛, 赵利民. 卫星遥感监测近 30 年来青藏高原湖泊变化[J]. *科学通报*, 2014, 59(8): 701-714.
WAN W, XIAO PF, FENG XZ, LI H, MA RH, DUAN HT, ZHAO LM. Monitoring lake changes of Qinghai-Tibetan Plateau over the past 30 years using satellite remote sensing data[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(8): 701-714 (in Chinese).
- [12] 尼玛扎西, 扎西南美, 申奋飞, 贡觉巴桑. 班公湖水位变化模拟及影响因素分析[J]. *水利水电技术(中英文)*, 2022, 53(S2): 95-99.
NIMA ZX, ZHAXI NM, SHEN FF, GONGJUE BS. Simulation of water level change in Bangong Lake and analysis of influencing factors[J]. *Water Resources and Hydropower Engineering*, 2022, 53(S2): 95-99 (in Chinese).
- [13] 黄峻川, 严步青, 刘沛. 班公湖流域水化学特征及主控因素分析[J]. *地质与资源*, 2023, 32(4): 453-461, 479.
HUANG JC, YAN BQ, LIU P. Hydrochemical characteristics and main controlling factors in bangong lake basin[J]. *Geology and Resources*, 2023, 32(4): 453-461, 479 (in Chinese).
- [14] 王丽. 与天堂偶遇: 班公湖, 地球上海拔最高的“鸟岛”[J]. *劳动保障世界*, 2020(22): 70-71.
- [15] 李忠东, 向文军. 天上的阿里 四条重量级山脉汇聚下的斑斓大地[J]. *资源与人居环境*, 2019(5): 22-29.
- [16] 卢志. 聚合氯化铝和聚合硫酸铁处理水效果的研究[D]. 贵阳: 贵州大学硕士学位论文, 2009.
- [17] 常亚茹, 张继贤, 韩文立, 丁夏萌, 张越. 利用 Sentinel-1A 数据的纳木错湖面月际变化监测[J]. *遥感信息*, 2022, 37(2): 45-52.
CHANG YR, ZHANG JX, HAN WL, DING XM, ZHANG Y. Monitoring inter-monthly change of namtso lake surface using sentinel-1A data[J]. *Remote Sensing Information*, 2022, 37(2): 45-52 (in Chinese).
- [18] 张佩莲, 张含笑, 霍守亮, 李怡, 张靖天, 翁南燕. 青藏高原不同盐度湖泊细菌群落多样性及 DOM 分布特征[J]. *环境科学学报*, 2024, 44(5): 158-168.
ZHANG PL, ZHANG HX, HUO SL, LI Y, ZHANG JT, WENG NY. Bacterial diversity and DOM composition distribution in lakes with different salinity levels on Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2024, 44(5): 158-168 (in Chinese).
- [19] 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-Xizang Plateau[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(1): 267-278 (in Chinese).
- [20] 孟华旦尚, 薛翌, 郭小芳, 德吉. 西藏纳木错沿岸表层水体浮游细菌群落结构及生态功能预测[J]. *冰川冻土*, 2023, 45(1): 254-266.
MENG H, XUE Z, GUO XF, DE J. Structure of bacterioplanktonic community and ecological function prediction in coastal surface water of Nam Co lake, Xizang[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2023, 45(1): 254-266 (in Chinese).
- [21] 沈丽新, 王思鹏, 梁春玲, 张化俊, 王凯, 彭欣, 刘俊峰, 张德民. 三门湾微型浮游生物丰度的时空变化特征[J]. *海洋学报*, 2018, 40(2): 117-126.
SHEN LX, WANG SP, LIANG CL, ZHANG HJ, WANG K, PENG X, LIU JF, ZHANG DM. The temporal and spatial variation of microplankton abundance in Sanmen Bay[J]. *Haiyang Xuebao*, 2018, 40(2): 117-126 (in Chinese).
- [22] 陆洋, 郁二蒙, 谢骏, 王广军, 张凯, 李志斐. 添加芽孢杆菌对池塘中理化因子和细菌群落结构的影响分析[J]. *水产学报*, 2020, 44(1): 130-141.
LU Y, YU EM, XIE J, WANG GJ, ZHANG K, LI ZF. Analysis of the effect of adding *Bacillus* on the physicochemical factors and bacterial community structure in ponds[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44(1): 130-141 (in Chinese).
- [23] 王艳红, 郝兆, 薛文凯, 孟华旦尚, 德吉, 郭小芳. 纳木措不同水文期水体酵母菌影响因素分析[J]. *中国环境科学*, 2023, 43(4): 2028-2038.
WANG YH, HAO Z, XUE WK, MENG H, DE J, GUO XF. Environmental factors affecting yeast community structure during different hydrological periods in Nam Co Lake[J]. *China Environmental Science*, 2023, 43(4): 2028-2038 (in Chinese).
- [24] 刘晓辉, 王健鑫, 王帅兵, 樊英萍, 俞凯成, 蒋然, 刘明华. 长江口及邻近海域表层海水细菌多样性及群落结构[J]. *海洋与湖沼*, 2015, 46(6): 1531-1541.
LIU XH, WANG JX, WANG SB, FAN YP, YU KC, JIANG R, LIU MH. Bacterial diversity and community structure in surface seawater of Changjiang river estuary and adjacent areas[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2015, 46(6): 1531-1541 (in Chinese).
- [25] 张秋卓, 毛映丹, 杨洁, 徐亚同, 朱文杰. 利用 ATP 生物发光法快速检测丽娃河中细菌总数[J]. *环境科学与技术*, 2011, 34(7): 152-155.
ZHANG QZ, MAO YD, YANG J, XU YT, ZHU WJ. Fast examination of total bacteria count in liwa creek by ATP bioluminescence method[J]. *Environmental Science & Technology*, 2011, 34(7): 152-155 (in Chinese).
- [26] 真翎, 谢蓉蓉, 石成春, 刘继辉, 江华, 李家兵, 陈锦, 田开迪. 夏季水口水库近坝段水质变化及其影响因素分析[J]. *生态与农村环境学报*, 2023, 39(7): 943-953.
ZHEN L, XIE RR, SHI CC, LIU JH, JIANG H, LI JB, CHEN J, TIAN KD. Study on water quality variation and the influencing factors of near-dam section of Shuikou Reservoir in summer[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2023, 39(7): 943-953 (in Chinese).
- [27] 顾颖, 伏光辉, 王亚东, 叶仁智, 卢璐, 孙苗苗. 基于高通量测序的海州湾沉积物中微生物多样性分析[J]. *南方农业*, 2024, 18(3): 1-5, 26, 293.
GU Y, FU GH, WANG YD, YE RZ, LU L, SUN MM. Analysis of microbial diversity in the sediments of Haizhou Bay based on high-throughput sequencing[J].

- South China Agriculture, 2024, 18(3): 1-5, 26, 293 (in Chinese).
- [28] BOKULICH NA, SUBRAMANIAN S, FAITH JJ, GEVERS D, GORDON JI, KNIGHT R, MILLS DA, GREGORY CAPORASO J. Quality-filtering vastly improves diversity estimates from Illumina amplicon sequencing[J]. Nature Methods, 2013, 10(1): 57-59.
- [29] EDGAR RC, HAAS BJ, CLEMENTE JC, QUINCE C, KNIGHT R. UCHIME improves sensitivity and speed of *Chimera* detection[J]. Bioinformatics, 2011, 27(16): 2194-2200.
- [30] EDGAR RC. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput[J]. Nucleic Acids Research, 2004, 32(5): 1792-1797.
- [31] EDGAR RC. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads[J]. Nature Methods, 2013, 10(10): 996-998.
- [32] HERR JR, OPIK M, HIBBETT DS. Towards the unification of sequence-based classification and sequence-based identification of host-associated microorganisms[J]. New Phytologist, 2015, 205(1): 27-31.
- [33] MAGOČ T, SALZBERG SL. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J]. Bioinformatics, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [34] 陆作海, 杨国宁, 姜伟昌, 袁佳丽, 赵全胜. 基于模糊逻辑的地表水水质分析[J]. 水利技术监督, 2023, 31(5): 25-28.
- LU ZH, YANG GN, JIANG WC, YUAN JL, ZHAO QS. Analysis of surface water quality based on fuzzy logic[J]. Technical Supervision in Water Resources, 2023, 31(5): 25-28 (in Chinese).
- [35] 国家环境保护总局, 国家质量监督检验检疫总局. 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.
- State Environmental Protection Administration of the People's Republic of China, General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China. Environmental quality standards for surface water: GB 3838—2002[S]. Beijing: China Environmental Science Press, 2002 (in Chinese).
- [36] 孟华旦尚, 薛文凯, 薛翌, 王艳红, 郑艳艳, 德吉, 郭小芳. 纳木措湖沿岸表层水细菌群落特征及影响因素[J]. 生物资源, 2022, 44(5): 432-444.
- MENG H, XUE WK, XUE Z, WANG YH, ZHENG YY, DEJI, GUO XF. Characteristics and effective factors of bacterial community in surface water along the coast of Namtso lake[J]. Biotic Resources, 2022, 44(5): 432-444 (in Chinese).
- [37] 张炜, 周欣雅, 马凯丽, 李华, 虞功亮, 敖鸿毅, 霍达. 青海湖主湖区与湖水淹没区的细菌群落结构差异分析[J]. 水生生物学报, 2022, 46(12): 1807-1815.
- ZHANG W, ZHOU XY, MA KL, LI H, YU GL, AO HY, HUO D. The difference in bacterial community structure between the main stream area and the lake inundation area of Qinghai lake[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2022, 46(12): 1807-1815 (in Chinese).
- [38] 徐超群, 薛俊增, 王琼, 吴惠仙. 内蒙古岱海湖的细菌多样性分析[J]. 海洋湖沼通报, 2023, 45(6): 75-82.
- XU CQ, XUE JZ, WANG Q, WU HX. Study on microbial diversity in Daihai Lake, Inner Mongolia[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2023, 45(6): 75-82 (in Chinese).
- [39] VAZ-MOREIRA I, NUNES OC, MANAIA CM. Bacterial diversity and antibiotic resistance in water habitats: searching the links with the human microbiome[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2014, 38(4): 761-778.
- [40] 朱秀秀, 彭成林, 倡国涵, 沙爱华, 袁家富, 赵书军, 徐大兵. 稻虾共作模式对稻田土壤细菌群落结构与多样性的影响[J]. 土壤通报, 2021, 52(5): 1121-1128.
- ZHU XX, PENG CL, LÜ GH, SHA AH, YUAN JF, ZHAO SJ, XU DB. Effect of rice-crayfish integrated system on soil bacterial community structure and diversity in paddy field[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2021, 52(5): 1121-1128 (in Chinese).
- [41] 冯胜, 秦伯强, 高光. 细菌群落结构对水体富营养化的响应[J]. 环境科学学报, 2007, 27(11): 1823-1829.
- FENG S, QIN BQ, GAO G. Response of bacterial communities to eutrophic water in Lake Taihu[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2007, 27(11): 1823-1829 (in Chinese).
- [42] 刘静, 张欣, 沈国平, 封希媛, 龙启福, 朱德锐. 青藏高原小柴旦盐湖微生物群落结构及多样性[J]. 水生态学杂志, 2017, 38(5): 55-64.
- LIU J, ZHANG X, SHEN GP, FENG XY, LONG QF, ZHU DR. Microbial community structure and diversity of Xiaochaidan salt lake on the Tibetan Plateau[J]. Journal of Hydroecology, 2017, 38(5): 55-64 (in Chinese).
- [43] XIA PH, YAN DB, SUN RG, SONG X, LIN T, YI Y. Community composition and correlations between bacteria and algae within epiphytic biofilms on submerged macrophytes in a plateau lake, southwest China[J]. Science of the Total Environment, 2020, 727: 138398.
- [44] LIU KS, LIU YQ, HAN BP, XU BQ, ZHU LP, JU JT, JIAO NZ, XIONG JB. Bacterial community changes in a glacial-fed Tibetan lake are correlated with glacial melting[J]. Science of the Total Environment, 2019, 651(Pt 2): 2059-2067.
- [45] PINHASSI J, GÓMEZ-CONSARNAU L, ALONSO-SÁEZ L, SALA MM, VIDAL M, PEDRÓS-ALIÓ C, GASOL JM. Seasonal changes in bacterioplankton nutrient limitation and their effects on bacterial community composition in the NW Mediterranean Sea[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2006, 44: 241-252.
- [46] 郑艳艳, 郭小芳, 四郎玉珍, 德吉. 青藏高原纳木措夏季沿岸水体可培养细菌多样性及其与理化因子的相关性[J]. 冰川冻土, 2023, 45(1): 243-253.
- ZHENG YY, GUO XF, SI L, Deji. Diversity of culturable bacteria and its correlation with physicochemical factors in summer coastal waters of Nam Co, Tibetan Plateau[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2023, 45(1): 243-253 (in Chinese).
- [47] 赵华, 张先智, 肖娴. 氮磷营养盐控制与湖泊蓝藻水华治理研究进展[J]. 环境科学导刊, 2021, 40(3):

- 12-15.
ZHAO H, ZHANG XZ, XIAO X. Progress on treatment of cyanobacterial bloom and nutrient control[J]. *Environmental Science Survey*, 2021, 40(3): 12-15 (in Chinese).
- [48] HALEMEJKO GZ, CHRÓST R. The role of phosphatases in phosphorus mineralization during decomposition of lake phytoplankton blooms[J]. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 1984, 101: 489-502.
- [49] HUDSON JJ, TAYLOR WD. Measuring regeneration of dissolved phosphorus in planktonic communities[J]. *Limnology and Oceanography*, 1996, 41(7): 1560-1565.
- [50] SIMON M, GROSSART HP, SCHWEITZER B, PLOUG H. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2002, 28: 175-211.
- [51] 万永鹏, 邱小琮, 尹娟, 赵睿智, 赵增峰, 李霖. 阅海湖浮游细菌群落结构特征及其驱动因子[J]. *环境监测管理与技术*, 2023, 35(6): 42-48.
WAN YP, QIU XC, YIN J, ZHAO RZ, ZHAO ZF, LI L. Characteristics and driving factors of bacterioplankton community structure in Yuehai Lake[J]. *The Administration and Technique of Environmental Monitoring*, 2023, 35(6): 42-48 (in Chinese).
- [52] 杜蕾, 李畅游, 李文宝, 史小红, 杨旭, 刘晶晶. 夏季达里诺尔湖浮游细菌群落表、底层结构特征及其关键驱动因子[J]. *生态科学*, 2021, 40(6): 13-20.
- DU L, LI CY, LI WB, SHI XH, YANG X, LIU JJ. Surface and bottom characteristics of bacterioplankton community in summer Dali-nor Lake and its key driving factors[J]. *Ecological Science*, 2021, 40(6): 13-20 (in Chinese).
- [53] 邹沈娟, 尹立强, 赵博礼, 肖思进, 陈培培, 魏蒲生, 马徐发. 大冶湖浮游细菌群落结构及其环境影响因子研究[J]. *长江流域资源与环境*, 2020, 29(2): 360-368.
ZOU SJ, YIN LQ, ZHAO BL, XIAO SJ, CHEN PP, WEI PS, MA XF. Study on bacterioplankton communities composition and the related environmental factors in the Daye Lake[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2020, 29(2): 360-368 (in Chinese).
- [54] 程豹, 望雪, 徐雅倩, 杨正健, 刘德富, 马骏. 澜沧江流域浮游细菌群落结构特征及驱动因子分析[J]. *环境科学*, 2018, 39(8): 3649-3659.
CHENG B, WANG X, XU YQ, YANG ZJ, LIU DF, MA J. Bacterioplankton community structure in the Lancang River Basin and the analysis of its driving environmental factors[J]. *Environmental Science*, 2018, 39(8): 3649-3659 (in Chinese).