DOI: 10.20103/j.stxb.202310312356

焦聪聪, 赵大勇, 曾巾. 湖泊细菌群落构建机制及其对富营养化的响应. 生态学报, 2024, 44(14): 5925-5944.

Jiao C C, Zhao D Y, Zeng J. The assembly mechanisms of bacterial communities in lakes and their responses to eutrophication. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(14): 5925-5944.

湖泊细菌群落构建机制及其对富营养化的响应

焦聪聪^{1,2}, 赵大勇², 曾巾^{1,3,*}

1 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008

2 河海大学水灾害防御全国重点实验室, 南京 210098

3 中国科学院南京地理与湖泊研究所鄱阳湖湖泊湿地综合研究站, 九江 332899

摘要: 细菌是湖泊生态系统的重要组成部分, 在驱动湖泊生态系统元素物质循环和调控湖泊水质方面发挥关键性作用。揭示湖泊细菌群落多样性的形成和维持机制, 即群落构建机制, 是湖泊微生物生态学研究中的核心目标。近年来, 微生物组学技术的发展, 极大推动了湖泊细菌群落构建机制的研究。富营养化是当前我国湖泊生态系统面临的最大的环境挑战之一, 也是决定湖泊细菌群落组成和多样性的重要因素。研究综述了湖泊细菌群落构建机制的理论基础和发展脉络。概述了湖泊细菌群落构建机制的主要分析方法。总结了富营养化对湖泊细菌群落构建机制的影响的最新研究进展。针对富营养化影响下湖泊细菌群落构建机制研究所面临的问题, 提出了未来的研究展望。

关键词: 湖泊生态系统; 细菌群落; 构建机制; 零模型; 富营养化

The assembly mechanisms of bacterial communities in lakes and their responses to eutrophication

JIAO Congcong^{1,2}, ZHAO Dayong², ZENG Jin^{1,3,*}

1 State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

2 The National Key Laboratory of Water Disaster Prevention, Hohai University, Nanjing 210098, China

3 Poyang Lake Wetland Research Station, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Jiujiang 332899, China

Abstract: Bacteria are important components of lake ecosystems, playing a crucial role in driving the cycling of elements and regulating water quality in lakes. Uncovering the mechanisms underlying the formation and maintenance of bacterial community diversity in lakes, known as community assembly mechanisms, is a central objective in the study of microbial ecology in lakes. In recent years, the development of microbiomics has greatly promoted the understanding of the assembly mechanisms of bacterial communities in lakes. Eutrophication represents one of the most important environmental challenges faced by lake ecosystems in China today, and it is also a nonnegligible factor determining the composition and diversity of bacterial communities in lakes. This article firstly provides a review of the theoretical foundations and the developmental context of bacterial community assembly mechanisms in lakes. Secondly, it outlines the main analytical methods used in studying the assembly mechanisms of bacterial communities in lakes. Next, it summarizes the latest research advancements in understanding the impact of eutrophication on the assembly mechanisms of bacterial communities in lakes. Finally, it discusses future research prospects and the challenges faced in studying the assembly mechanisms of bacterial communities in lakes under the influence of eutrophication.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (92251304, 92351303); 江西省千人计划项目 (jxsq2020101042)

收稿日期: 2023-10-31; **网络出版日期:** 2024-05-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jzeng@niglas.ac.cn

Key Words: lake ecosystem; bacterial community; assembly mechanism; null model; eutrophication

细菌是湖泊(含水库)生态系统中物质循环和能量流动的重要参与者,拥有巨大的代谢和生理功能,在维系湖泊生态系统平衡和驱动绝大多数生物活性元素的形态转化和生物地球化学循环过程等方面发挥关键作用^[1-2]。由于其快速的世代时间和休眠耐受阶段^[3-4],细菌能够迅速适应不断变化的环境^[5-6],且对湖泊富营养化等水环境问题具有指示性^[7-9]。富营养化是导致湖泊水质恶化和湖泊生态系统功能受损的主要原因之一,也是全球性突出的水生态环境问题^[10]。我国湖泊当前面临的最大的环境挑战之一便是富营养化^[11]。尽管长期以来湖泊治理投入巨大,但受湖泊流域人类活动加剧和全球气候变化双重胁迫^[12],大多数湖泊的富营养化状况并未得到彻底扭转^[13-14]。因此,深入了解富营养化对湖泊细菌群落的影响规律,对于更好地维持湖泊生态系统健康具有深远意义^[15]。

目前,湖泊细菌群落生态学的研究正由简单的群落模式描述转向深入理解群落构建的机制,即探讨不同生态学过程如何在不同时空尺度下塑造和维持细菌群落的组成和多样性模式^[16]。揭示富营养化影响下湖泊细菌群落的构建机制,不仅有助于准确理解富营养化对湖泊生态系统影响的微生物生态学机制,而且对于实施湖泊生态系统的保护和修复策略能够提供重要的科学依据。随着研究的不断深入,人们逐步认识到湖泊细菌的群落构建不仅取决于环境(包括生物与非生物环境)选择导致的生态位差异和适合度差异等生态位确定性作用,还决定于环境随机波动、扩散限制以及生态漂变等随机性作用^[17-18]。然而,关于驱动湖泊细菌物种共存和群落构建的生态学过程,无论是确定性过程还是随机性过程^[19-22],其相对重要性始终处于争论之中^[23-24]。这个争论已成为当前微生物生态学研究备受关注的关键问题^[25-26]。

为了更好地理解湖泊细菌群落构建机制以及富营养化对湖泊细菌群落构建机制的影响研究进展,本文将首先综述湖泊细菌群落构建机制的理论基础和发展过程,然后概述湖泊细菌群落构建机制的主要分析方法,接着总结富营养化对湖泊细菌群落构建机制的影响的最新研究进展,最后展望未来的研究方向,以期为我国湖泊细菌群落生态学领域的研究提供更多启发。

1 湖泊细菌群落构建机制的理论基础和发展过程

湖泊细菌群落多样性的形成和维持机制,即群落构建机制,是当代湖泊微生物生态学研究的重要内容。有关湖泊细菌群落构建机制的理论较多,包括群落生态位理论、群落中性理论、集合群落理论和生态群落过程理论等。

1.1 群落生态位理论

生态位是群落生态位理论研究中的核心概念之一,其定义众多^[27],其中一种代表性定义为 n 维资源空间的超体积,即超体积生态位^[28],描述了物种生存和繁殖对多资源维度和环境条件的需求。自从 1917 年 Grinnell 正式定义生态位概念以来,其内涵一直在不断丰富和完善之中^[18, 27]。生态位概念从强调物种与环境相互作用的不同角度可以被划分为生境生态位和功能生态位^[18]。生境生态位强调物种对环境的需求和适应性,在生物地理学研究中得到广泛应用^[29]。而功能生态位则强调物种在生态系统中的功能作用和对其他生物及环境的影响,在群落生态学研究得到了发展^[18]。以海洋和湖泊微生物生态学研究为例,相关进展包括微生物食物环^[30-31]和微生物碳泵^[32]等理论的提出。这些理论突显了微生物在生物地球化学循环中的关键地位。此外,生态位概念的不断发展和完善也推动了群落生态位理论的发展。

群落生态位理论认为,物种之间的生态性状差异允许有限的资源在竞争物种之间进行分配,并使群落中所有物种的生态位空间有所分化^[33-34]。基于生态位概念的竞争排斥准则^[35]指出,具有相似生态位的物种难以稳定共存,因为这些物种可能直接竞争有限的环境资源,从而导致其中一个物种被排除出局。因此,生态位理论作为对物种共存和生物多样性维持的解释,其基本前提是群落中物种之间存在生态位差异^[34]。以湖泊水体中的浮游细菌为例,它们通过多种途径对空间和营养资源展开竞争,以占领不同的生态位,形成了自由生

活或附着在颗粒上生活的两类浮游细菌群落,即自由游离态细菌和颗粒附着态细菌^[36]。

与生态位概念密切联系的当代物种共存理论^[37]指出,生态位差异越大越是有利于稳定的物种共存(稳定化机制),而平均适合度差异越大则越是有利于物种的竞争排斥(均等化机制)。湖库细菌群落中有泛化种和特化种两类重要的生态类群共存^[38-39],它们的栖息地偏好范围存在差异,且构建机制也有所不同^[40-41]。一项关于大空间尺度上湖库中浮游细菌群落的研究^[42]表明,细菌泛化种的种内变异大、空间异步性高、生态位宽度较宽,更能适应不断变化的环境,通过生态位差异机制共存;而细菌特化种的种内变异小、空间异步性低、生态位宽度较窄,对环境变化更敏感,通过平均适合度差异机制共存。然而,无论是生态位分化还是适合度相似,都只是细菌群落多样性维持和物种共存的必要条件,而非充要条件^[18]。

群落生态位理论强调确定性过程在很大程度上控制着湖泊细菌群落组成和多样性模式^[22-23]。确定性过程通常指的是任何涉及非随机的、以生态位为基础的生态过程^[23-24],包括生物间相互作用^[43](如竞争、共生和捕食)和环境过滤作用^[44-45](如湖泊营养盐、pH 和温度等环境因子)。可见,湖泊细菌群落的确定性构建过程受生物和非生物环境因素的共同影响。捕食是影响湖泊细菌群落构建的重要生物因素之一^[46]。Lumpi 等^[47]通过对淡水湖泊细菌群落进行的一项控制实验研究表明,在没有异养型鞭毛虫的处理组中,细菌丰度高于存在鞭毛虫的处理组,而且细菌群落构建的优先效应更强。湖泊生态系统中另一种代表性的生物间关系是藻类与细菌的互作关系。藻菌关系具有互利、互害、共生、竞争和寄生等多样化表现^[48]。在湖泊富营养化引发藻类水华的情况下,一些具有杀藻活性的溶藻细菌在藻华消亡过程中抑制藻细胞的生长或直接裂解藻细胞^[48],以获取藻细胞裂解物来支持自身生长,从而对整个湖泊细菌的群落结构和多样性产生影响。此外,湖泊中病毒与细菌之间的相互关系已成为微生物间关系研究的另一备受关注的重点。研究表明,病毒对细菌的侵染和裂解可以调节湖泊细菌的丰度、群落组成和多样性^[49]。此外,病毒以两种感染形式(裂解性和溶原性)在宿主细菌之间进行基因传递,病毒的基因转移过程有助于微生物之间遗传信息交流,从而对细菌的环境适应、种群遗传和进化产生影响^[49-50]。虽然这些生物间相互作用关系对湖泊细菌群落的构建过程具有重要影响^[46],但阐明微生物之间的相互作用仍具有挑战性,目前在统计分析上主要依赖于基于相关性的共现网络分析^[51],但是共现网络不能真实地反映物种之间的相互作用关系^[52]。此外,相较于生物间相互作用,湖泊环境因子更易于准确测定和量化分析,因此在研究湖泊细菌群落的确定性构建机制方面有着更为深入的应用。

生态位理论反映的是细菌群落中不同类群在适应各种湖泊环境条件和压力(胁迫)方面的综合能力差异^[53],其生理基础在于细菌种群对环境条件的耐受范围^[54]。然而,生态位理论难以解释一些特殊环境下的物种共存现象,如生存在极端湖泊环境中的微生物。这些物种具有独特的适应性,这种适应性通常涉及到特殊的生化反应、进化过程、遗传机理和生理特征^[2],超出了传统的生态位理论的范畴。到目前为止,生态位理论仍在不断地进行完善。最近,Niu 等^[18]在总结过去关于生态位概念的研究基础上,从生物与环境互馈演化角度,整合随机性过程(环境的随机波动以及个体的随机漂变)对物种适合度动态和群落构建的影响,进一步发展和更新生态位概念,提出了“动态生态位”。动态生态位概念框架^[18]综合考虑了生物与环境间的互馈作用对物种生态位变化的影响,强调了物种的丰度(或适合度)变化既受到环境介导的生态位确定性作用,也受到环境随机波动及个体扩散和漂变等随机性过程的影响。这导致确定性作用对群落中物种丰度(或适合度)的决定性以概率形式呈现^[18]。然而,由于动态生态位理论框架尚处于刚刚提出的阶段,因此该理论在今后的细菌群落生态学研究需要深入探讨。

1.2 群落中性理论

美国生态学家 Hubbell 于 2001 年提出的群落中性理论^[55]认为,物种的相似性而非差异性在许多自然群落高度多样化的原因,这直接挑战了生态位理论中的两个基本概念:(1)所有物种/个体在生态和功能上都是不同的;(2)环境在控制物种丰度和分布方面起着重要作用^[22]。群落中性理论^[55-56]假设:(1)所有物种在生态上是等同的(或物种具有相同的适合度^[57]),并且具有等同的种群统计参数^[58],比如出生率、死亡率、扩散

率和物种形成率;(2)群落动态是个随机的零和过程,即群落中的生物个体之间的数量变化总和为零。当某一个物种个体的数量增加时,而其他物种个体的数量则相应减少,以至于总的数量变化为零。基于这些假设,细菌群落中的物种相对丰度分布符合零和多项式分布,并且细菌群落结构完全取决于随机性(中性)过程和扩散限制^[55]。随机性过程通常包括随机物种形成和灭绝、随机概率性扩散以及生态漂变(物种丰度的随机变化)^[22]等过程。

不同于生态位理论,中性理论忽略环境选择作用,强调中性突变对于细菌群落内物种多样性形成的影响,不考虑物种属性差异以及种间竞争和生态位差异对细菌群落结构的影响^[55],其生理依据是中性突变学说,即分子水平上无害的随机遗传漂变过程产生生物多样性^[53]。Zhou 等^[59]利用微生物电解池反应器作为模型系统,首次证明了随机性构建在决定细菌群落结构以及生态系统功能方面起着主导作用。研究表明,在 14 个相同的反应器中,即使微生物群落的来源相同并且处于相同的环境条件下,初始的随机定殖(生态漂变)和随后的生物相互作用导致了几乎没有重叠的截然不同的群落形成,且这些新形成的群落在群落功能方面(例如产氢)存在很大差异^[59]。此外,流动性高的湖泊生态系统中的水文水动力条件导致水体细菌群落容易受到随机性过程的驱动^[60]。这是因为在高度流动的水生态系统中,水体不断变动和混合,导致细菌群落中的不同物种更容易随机定殖到不同地点,而不受空间位置和资源分布的限制,且物种之间随机相遇的机会增加。由此可见,群落中性理论中的随机性构建过程对细菌群落的结构和功能具有重要影响。

一方面,尽管中性理论对所有物种在生态等同性做出了极端假设,但它成功预测了许多生态群落的一些基本生态学模式,如种-丰度分布、种-面积关系和距离-衰减关系,甚至比生态位理论预测得更好^[22, 57],这表明在形成群落模式时,随机性过程可能比物种生态位差异发挥更重要的作用。但是另一方面,由于否定物种差异,群落中性理论无法解释物种多样性与生态系统功能之间的正相关性^[21],比如细菌物种多样性会随着湖泊生产力的增加而上升的情况^[61-62]。中性理论自提出以来一直受到激烈的争论^[63],因它挑战了传统生态学研究中的基本概念,但中性理论仍然被广泛接受为一个有价值的零假设,用于发展新的生态理论和研究群落构建机制^[22]。

中性理论认为群落中物种之间没有功能差异,但在实际湖泊生态系统中,细菌群落的组成和分布受到湖泊环境因素(如 pH^[64]、温度^[65]、海拔^[66]、营养盐^[67]等)的显著影响。因此,将生态位理论与中性理论相结合,可以更好地解释不同湖泊中细菌群落的动态变化和分布格局^[19, 64]。现有研究表明,基于生态位分化的确定性过程和基于中性作用的随机性过程耦合在一起作用于细菌群落构建已成为国内外最为普遍的认识^[19, 21-22],但一个核心争论是它们在控制细菌群落结构、演替和生物地理学方面的相对重要性。

1.3 集合群落理论

Wilson^[68]将集合群落定义为通过多个潜在相互作用的物种的扩散而联系在一起的局域群落集。集合群落概念的提出成为研究生态变化响应的重要理论基础之一^[69],也是生态学中思考不同空间尺度之间联系的重要途径^[70]。Leibold 等^[71]于 2004 年首次概述了集合群落的理论框架,提出了研究集合群落的四个生态范式,它们在一定程度上解释了细菌群落组成的动态分布规律^[15]:

(1) 斑块动态。该范式假设存在多个环境均质的生境斑块,它们同时受到随机性的和确定性的物种灭绝,这些灭绝会受到种间相互作用的影响,也会被扩散所抵消。区域性细菌的物种共存形成了一种拓殖与竞争的权衡关系,即在孤立的或最近受到干扰的细菌群落中,优势拓殖者占主导地位,而在较不孤立的或成熟的细菌群落中,优势竞争者则将它们推向灭绝^[72-73]。

(2) 物种分选。该范式建立在环境梯度上的群落变化理论上^[74],考虑了局域非生物特征对种群生命率和物种相互作用的影响^[71]。生物相互作用和非生物环境条件会筛选出每个地点的共存物种,前提是有充分的扩散,使细菌物种能够跟踪环境条件的变化^[71]。Van der Gucht 等^[75]研究发现,细菌快速的种群增长率有助于细菌群落在非常广泛的扩散速率范围内沿着湖泊环境梯度进行有效的物种分选。

(3) 集团效应。该范式认为扩散和环境条件均具有重要性,高扩散率能够促使细菌物种出现在环境条件

不利于其生存的地方,并导致相邻地区的细菌群落结构同质化,由此掩盖了物种分选的作用^[71]。然而,如果源地的细菌物种没有多余的净扩散,该物种种群在扩散汇入地可能面临灭绝的风险^[73]。

(4) 中性范式。该范式认为随机的物种形成、迁移、定殖和灭绝等随机性过程决定了细菌群落结构^[55]。细菌群落组成的动态变化不受环境因子的影响,因为群落中的物种被认为是生态等同的(即物种在适合度或生态位方面没有差异)^[73],但是细菌群落结构的变化与地理距离的远近有关^[15, 70]。

上述四个生态范式构成了当代集合群落概念的核心基础,过往的文献根据湖泊生态系统符合这些生态范式的程度来描述细菌集合群落^[73, 75-78]。如 Zhang 等^[78]研究发现,在热带沿海地区水库生态系统中,浮游细菌集合群落的空间分布格局主要由物种分选而非由集团效应或扩散限制驱动。然而,需要注意的是,正如 Lindström 和 Langenheder^[40]所指出,物种分选似乎更经常被发现是细菌群落构建最重要的机制,但这结果可能是有偏差的,因为物种分选是最容易被量化、检测和解释的机制。因此,对局域细菌群落组成和分布有重要影响的区域因素如集团效应、扩散限制和中性作用可能被低估了^[40]。

对于四个生态范式, Winegardner 等^[69]认为斑块动态和集团效应是物种分选的特例,分别对应着物种扩散受限制和物种快速扩散这两种情形。之后, Heino 等^[73]表达了支持 Winegardner 等^[69]的观点,认为集合群落研究的重点应该放在物种分选和扩散的相对作用上,因为这两者是构建所有集合群落的基本过程^[40, 79]。此外, Logue 等^[80]总结到,物种分选和集团效应是解释集合群落结构变化的范式中最常被验证的生态范式。针对内陆水生态系统, Logue 和 Lindström^[70]提出了一个概念模型,即浮游细菌群落中物种分选和集团效应的相对重要性取决于湖泊水体滞留时间。然而,集团效应需要多高的细菌扩散速率才能出现尚不清楚^[76]。

1.4 生态群落过程理论

群落生态位理论侧重于选择过程,群落中性理论强调除选择过程以外的一切,而集合群落理论则强调扩散过程。这些群落生态学理论各自侧重不同的过程,在特定的范围内应用更为合适,却缺乏普适性。为了尝试建立一个适用于不同生态群落的普适理论, Vellend^[16-17]于 2010 年提出了基于过程的群落生态学综合理论框架。该理论框架主张细菌群落的构建主要受四个基本过程,或者说是高层级过程的驱动,包括选择、扩散、生态漂变和成种/物种多样化过程。这些生态过程的具体释义见表 1。此外,考虑到生物和非生物环境的异质性程度差异,选择过程可分为异质性选择和均质性选择^[81-82]。考虑到细菌种群扩散程度的差异,扩散过程分为均质性扩散和扩散限制^[82]。

Vellend 认为以四个高层级过程为基础,当前各式各样的群落生态学理论都可以被理解为是这些关键过程的各种组合^[16],所观察到的各种细菌群落时空分布格局都是四个高层级过程作用的结果,只是在不同细菌群落中它们的相对重要性不同。Vellend 提出的生态群落过程理论框架在对湖泊细菌群落构建机制进行解释时有以下几方面的优点^[22]:首先,这个框架通过同时考虑了确定性过程(如选择)和随机性过程(如生态漂变),将群落生态位理论和中性理论的观点统一了起来;其次,它明确承认了进化过程(即物种多样化过程)对细菌群落构建的重要性,因为进化过程和生态过程在影响细菌群落多样性和生物地理学方面是相互交织的^[83-84];最后,这个框架提供了一个有效的操作模式,在这个模式下,湖泊生态系统中不同生境类型的细菌群落都可以在同一个概念框架下进行比较^[85-86]。

2 湖泊细菌群落构建机制的分析方法

推断湖泊细菌群落构建机制的分析方法众多,主要有多元统计分析(如方差分解分析)、基于理论的方法(即中性群落模型)和零模型方法等,其中基于零模型的方法应用最为广泛。

2.1 方差分解分析

多元统计分析中有许多方法被用于推断群落构建机制^[22],其中广泛使用的方法之一是方差分解分析(variation partition analysis, VPA)。在湖泊细菌群落中, VPA 方法通常是基于典范对应分析或冗余分析将湖泊细菌群落结构的变化分解为湖泊环境因子、湖泊空间地理变量以及它们的共同影响三个解释部分^[95-96]。

通常,在控制了空间地理距离的影响后,将细菌群落结构与湖泊环境因子之间的相关性估计为环境效应;而在控制了湖泊环境因子的影响后,将细菌群落结构与空间地理距离之间的相关性量化为空间效应^[95]。此外,在量化湖泊环境因子与空间距离对细菌群落的共同影响后,剩余的细菌群落变异则是未解释部分^[22]。环境效应代表着选择过程的影响,而空间效应通常被认为是扩散作用的影响^[40]。然而,需要注意的是,空间效应可能还包括地理空间自相关的未测定变量、过去的扩散事件或过去的湖泊环境状况等历史性效应^[40, 79]以及甚至由生态漂变引起的空间结构效应^[22]。未解释部分可能是由未测定的湖泊理化因子、物种间相互作用、生态漂变和/或方法上的局限性造成的^[22]。

表 1 生态群落过程理论中驱动湖泊细菌群落构建的不同生态过程的释义

Table 1 The interpretation of different ecological processes governing the assembly of lake bacterial communities in the process-based theory of ecological communities

术语 Terminology	释义 Interpretation
选择 Selection	非生物因素,如 pH、水温、营养盐和溶解氧等湖泊环境因子,以及与物种相互作用相关的生物因素,如竞争、捕食和共生等,共同影响了不同细菌物种间的适合度差异,包括存活、生长和繁殖等,从而导致细菌群落结构的变化 ^[22, 84] 。
异质性选择 Heterogeneous selection	在异质的湖泊非生物和生物环境条件下,选择作用导致细菌群落之间具有更大的差异性。异质性选择又称为变异选择 ^[22, 82] 。一般而言,湖泊环境异质性越大,细菌群落受异质性选择的驱动越明显 ^[86-87] 。
均质性选择 Homogenous selection	在均质的湖泊非生物和生物环境条件下,选择作用导致细菌群落之间出现更相似的结构 ^[22, 82] 。通常,小型浅水湖泊中的细菌群落在混合均匀且环境均质条件下更容易受到均质性选择的驱动 ^[88] 。
扩散 Dispersal	细菌主动或被动地从一个地点到另一个地点的迁移运动 ^[17] 。鉴于大多数物种不能完全适应所有的栖息地,扩散到次优栖息地可能会出现生理变化,从而在生存的持久化策略上影响细菌群落构建。Wisnoski 等 ^[89] 发现,扩散作用对跨生态系统边界(水库-陆地)的细菌群落构建的重要性与扩散细菌的代谢活性有关。
扩散限制 Dispersal limitation	低扩散速率限制了细菌物种在局域群落之间的迁移,因此导致细菌群落之间的相似性较低 ^[81] 。术语“扩散限制”并不直接指的是在给定的两个细菌群落之间的扩散率较低,而是表示低扩散率通常是导致细菌群落周转高的主要原因。这是因为即使扩散率较低,异质性环境选择也可能是导致细菌群落周转高的主要原因 ^[82] 。
均质性扩散 Homogenous dispersal	高扩散速率导致两个细菌群落之间的组成均质化,使得细菌群落结构变得相似。因此,高扩散率成为两个细菌群落之间周转低的主要原因 ^[81] 。高扩散率原则上可以压倒环境选择的影响,从而在种群水平上引发源-汇效应 ^[71] 。通常,相比于湖泊之间彼此孤立,存在水文连通性的湖泊之间,水体细菌群落受到均质性扩散的作用较强,并且细菌群落结构的时空异质性较低 ^[90] 。
生态漂变 Ecological drift	由于随机的出生、死亡和繁殖等事件导致细菌群落内不同物种的相对丰度随时间发生随机变化 ^[17, 84] 。生态漂变通常难以直接检测,但有实验研究表明,通过观察平行样本中细菌群落 β 多样性随时间的变化,可以间接分析生态漂变的作用 ^[91-92] 。
成种 Speciation	新物种的形成,可以增加细菌群落内的物种丰富度 ^[16-17] 。考虑到即使没有新物种的产生,由于进化过程的变化也会导致细菌群落结构的变化,因此有文献在表述进化过程对细菌群落构建的影响时使用了术语“突变 ^[83] ”或“物种多样化过程 ^[22, 93] ”。物种多样化过程是一种产生新的遗传变异的进化过程,主要在大的进化尺度上对局域细菌群落的构建产生影响 ^[22, 93] 。成种/突变/物种多样化过程因其难以被直接检测和量化,在细菌群落构建机制的实际分析中常常被忽略 ^[81, 94] 。

VPA 方法在揭示湖泊环境因子与空间距离变量对湖泊细菌群落结构变化的相对贡献方面起到重要作用。如 Zhao 等^[97]选取了青藏高原 11 个湖泊,这些湖泊之间的地理距离最远超过 1100 km,以探究湖泊沉积物环境因子和空间距离对底栖细菌群落地理分布格局的贡献解释。研究发现环境效应对底栖细菌群落空间地理分布格局的解释度高于空间效应,这表明确定性环境选择是塑造湖泊底栖细菌群落空间分布格局的主导过程。此外,Langenheder 等^[79]对瑞典东部 17 个岩石水潭为期一年采集 11 次水体样品,以研究环境因子与空间因子对细菌集合群落的组成异质性随时间变化的贡献。他们的研究表明,环境因子的变化似乎是造成细菌集合群落 β 多样性随时间变化的主要原因,这表明物种分选是一年中大部分时间的主要构建过程。然而,在某些情况下,空间因子对细菌群落组成有明显的影响,这表明与扩散相关的构建机制也很重要。

VPA 方法依赖于湖泊实测的环境因素和采样位点空间关系。然而,由于在实践中几乎不可能测定所有的湖泊环境因子,因此,VPA 方法总是会受到未测定环境因子这个问题的影响。例如,空间效应很可能被高

估,因为它不能排除未测定环境因子的影响。由此可见,VPA 对于推断湖泊细菌群落构建机制中的生态过程有一定的局限性^[22],VPA 最多只能确定扩散限制是否比选择作用的影响更大或更小^[82]。在使用 VPA 对湖泊细菌群落结构变异进行分解时需要非常谨慎,它应该作为一种探索性工具与其他方法(例如,基于中性理论的模型和零模型分析方法,如下所述)一起使用,以提出假设并评估湖泊环境因子和空间因子对细菌群落结构变异的贡献差异^[22]。

2.2 中性群落模型

Finlay 和 Clarke^[98]提出了微生物群落如何形成的概念模型之后,Hubbell^[55]、Bell^[99]和 Caswell^[100]尝试对生态群落组成/分布进行了定量分析。他们假设:(1)中性过程主导的群落构建中所有生物体的生长率相等,且整个群落是物种饱和的。这意味着只有当物种个体死亡或离开系统时,群落才会发生改变。然后,群落空缺的物种个体会被来自群落内部繁殖的个体或群落外迁移的个体取代。因此,整个群落的动态通过持续的迁移、繁殖和死亡的连续循环而发生;(2)忽略物种之间的先天差异及其对环境因子的响应。在这些限制性假设的基础上,他们提出的初始中性群落模型(neutral community model, NCM)成功预测了大型生物群落中观察到的种-丰度分布,这表明了随机的出生、死亡和迁移在塑造群落结构方面起着关键作用。随后,Sloan 等^[101]于 2006 年对初始 Hubbell 中性群落模型进行改进,主要包括:(1)允许物种具有竞争优势或劣势;(2)将中性群落模型由离散形式转变为连续形式,以便更好地模拟如细菌等原核生物的群落分布。Sloan 等^[101]提出的中性群落模型公式简洁明了,便于利用微生物生态学领域中的高通量测序数据对模型进行校准。对于广泛的原核生物群落而言,改进的 NCM 成功解释了环境样本中观察到的不同物种的相对丰度和出现频率之间的关系^[101]。

Sloan 中性群落模型涉及到的重要参数包括 R^2 和 Nm ^[102]。 R^2 值评估了中性群落模型对细菌群落分布的整体拟合效果; Nm 值表征了细菌群落整体的扩散能力,其中 N 值衡量了细菌群落的大小, m 值代表的是物种的迁移率, m 值越高表示物种受到的扩散限制越低。Sloan 中性群落模型在湖泊细菌群落中的应用推动了研究人员对细菌群落构建机制的深入探讨。Roguet 等^[103]通过 16S rRNA 基因的末端限制性片段长度多态性分析技术在区域和局域两种尺度上研究了法国 49 个淡水湖泊浮游细菌群落空间分布的解释机制。他们发现无论是在区域尺度($R^2_{\text{mean}} = 0.76$)还是局域尺度($R^2_{\text{mean}} = 0.65$)上,Sloan 中性群落模型都能很好地预测了细菌群落的空间分布格局,这表明浮游细菌群落结构在区域和局域尺度上均受到随机性过程的驱动。此外,Liao 等^[38]通过罗氏 454 焦磷酸测序技术探究了云贵高原湖泊浮游细菌亚类群—泛化种和特化种的群落构建机制。他们发现细菌特化种与中性群落模型没有拟合关系($R^2 < 0$),这表明细菌特化种的群落构建不受随机性因子的驱动。然而,细菌泛化种与中性群落模型具有良好的拟合度($R^2 = 0.509$),这表明细菌泛化种的群落构建受到强烈的随机性过程影响。

在研究湖泊细菌群落的构建机制方面,虽然 Sloan 中性群落模型成功地表明偶然性和迁移是形成湖泊细菌群落中观测模式的重要驱动,但由于其没有明确考虑确定性因素^[101],因此未能完整地描述湖泊细菌的群落构建,这导致有时会对随机性过程在湖泊细菌群落构建中的重要性进行了过高的估计。

2.3 零模型方法

零模型是一种用于模拟随机性的模型,通过对生态数据进行随机化或从一个已知的或指定的分布中随机抽样,来产生统计学上的随机模式^[104]。它可以用来比较观测群落与零模型生成的随机群落之间的差异,从而揭示感兴趣的生态或进化过程是否对观测群落产生显著影响^[22, 24]。基于零模型定量推断确定性和随机性过程在湖泊细菌群落构建中的相对重要性的方法,包括了 QPEN 统计模型、标准化随机性比率、iCAMP 生态模型和扩散-生态位连续体指数等,其中使用最为普遍的是 QPEN 统计模型。

2.3.1 QPEN 统计模型

为了定量评估 Vellend 所提出的生态群落过程理论中不同生态过程的相对重要性,Stegen 等^[81-82]基于 Bray-Curtis 相异度指数计算扩展了物种相对丰度加权的 Raup-Crick 指数^[105](Bray-Curtis based Raup-Crick,

RC_{Bray}),并结合系统发育 β 最近种间亲缘关系指数(β -nearest taxon index, βNTI),首次开发了一个基于整个群落水平的零模型方法的定量分析群落构建机制的统计框架,简称为 QPEN (Quantifying assembly Processes based on Entire-community Null model analysis)。QPEN 统计模型的提出标志着微生物生态学领域的一项重大进步,因为这是微生物生态学家首次能够从统计角度获取微生物群落不同生态过程的定量信息^[22]。QPEN 方法不仅可以推断出确定性过程和随机性过程对湖泊细菌群落构建的相对贡献,还可以推断出每个类别中子过程的相对重要性。

QPEN 方法基于 R 包“picante”,首先计算细菌群落的 βNTI 和 RC_{Bray} ,然后利用这两个指标来量化不同生态过程的相对贡献,具体包括异质性选择($\beta NTI > 2$)、均质性选择($\beta NTI < -2$)、均质性扩散($|\beta NTI| < 2$ 且 $RC_{Bray} < -0.95$)、扩散限制($|\beta NTI| < 2$ 且 $RC_{Bray} > 0.95$)以及生态漂变^[81]/非主导过程^[82]($|\beta NTI| < 2$ 且 $|RC_{Bray}| < 0.95$)。QPEN 方法被国内外研究人员广泛采用,为研究不同湖泊生态系统中细菌群落的构建机制提供了重要的见解。基于 QPEN 方法,Pearman 等^[106]研究了新西兰全国 296 个湖泊中表层沉积物细菌群落的构建机制,发现异质性选择是驱动全国尺度下底栖细菌群落构建的最主要生态过程,其次是均质性选择。Dang 等^[107]对丹江口水库水体和沉积物细菌群落的时空动态和驱动机制进行了研究。他们发现总体浮游和底栖细菌群落结构的时空变异分别主要受随机性过程和确定性过程的驱动,浮游和底栖丰富细菌的群落构建主要受随机性过程驱动;不同于丰富细菌群落,浮游稀有细菌的群落构建主要受到扩散限制和均质性选择的影响,而底栖稀有细菌的群落构建则主要受异质性选择的驱动。此外,Aguilar 和 Sommaruga^[108]分析了高山贫营养型湖泊和亚高山中营养型湖泊中浮游细菌的群落结构,发现在年采样尺度上,均质性选择是驱动这两个湖泊中细菌群落构建的主要生态过程,解释了 66.7%的细菌群落周转;而在短期(日和周)采样尺度上,均质性扩散(随机性过程)则是驱动高山湖泊细菌群落构建最重要的生态过程,解释了 55%群落周转,其次是均质性选择(38.5%)。

此外,值得注意的是,QPEN 方法在应用于湖泊细菌群落构建机制的分析推断时,存在一些重要的前提假定^[22]:(1)细菌群落的系统发育多样性反映了其功能性状的多样性,即符合系统发育生态位保守性假说^[109]。因此,在应用 QPEN 方法来推断湖泊细菌群落构建机制之前,需验证湖泊细菌群落是否具有显著的系统发育信号^[81, 94],以确定是否可以使用系统发育距离来代表生态特征距离;(2)系统发育学信息比分类学信息更有利于辨别某些生态过程,特别是自然选择;(3)生态过程对细菌群落的结构产生不同的影响;(4)每一步所使用的方法都能有效地分析出不同生态过程的重要性:通过系统发育学 β 多样性和分类学 β 多样性分别解析出选择过程和扩散过程。然而,QPEN 方法也具有一些局限性。首先,在整个群落水平上,选择过程是根据 $|\beta NTI| > 2$ 的两两群落比较的比例来估计的。通过这种方式,当 $|\beta NTI| > 2$ 时,整个群落的周转被认为受到强烈的选择作用。然而,这可能并不合适,因为自然选择通常在种群水平上发挥作用。在细菌群落内,虽然某些种群受到自然选择的影响,但其他可能受到强烈的生态漂变作用。这种差异在整个群落水平上无法被识别。与此同时,QPEN 方法不能解析出选择作用的子类别,比如竞争和营养互作。其次,生态漂变与弱选择和弱扩散混合在一起。QPEN 方法无法真正地将生态漂变从其中分离出来。最后,成种/物种多样化过程是细菌群落构建的重要进化和生态过程,但 QPEN 未考虑它。

2.3.2 标准化随机性比率

由于系统发育密切相关的物种在生态上更为相似,它们在非生物环境选择中比预期的更容易共存。通过考虑确定性因素驱动的生态群落比随机群落结构更加相似的情况,Zhou 等^[110]在早期提出了选择强度(selection strength, SS)指数来量化确定性和随机性过程的相对重要性,他们将选择强度定义为观测到群落间的相似性和零模型群落间的相似性之间的差异值占观测到群落间的相似性的百分比^[110]。然而,SS 指数考虑的情况还不太普遍,忽略了确定性因素导致生态群落更加相异的情况,所以有时计算出的 SS 值会超过预期最大值(>100%)。通过考虑非生物(环境)过滤、物种竞争、环境噪声(即确定性环境因素在空间和时间上的随机波动)和空间尺度等多种因素,Ning 等^[24]在 SS 指数的基础上进行改进,于 2019 年提出了标准化随机性比

率(Normalized stochasticity ratio, NST)指标方法来量化确定性过程和随机性过程在微生物群落构建中的相对贡献。

NST 通过 R 包“NST”来计算,以 50%作为群落构建过程相对重要性的判定阈值。NST<50%表示群落是以确定性构建过程为主,NST>50%表示群落是以随机性构建过程为主。NST 不同与基于零模型分析的其他指标,例如改进的 Raup-Crick 度量指标^[81](如 RC_{Bray})和标准化效应大小(Standardized effect size, SES)度量指标^[94](如 βNTI),这些指标反映了观察值与零模型值之间差异的显著性,而 NST 反映了随机性构建相对于确定性构建的贡献,是基于观测值和零模型值之间差异的大小而非差异的显著性,因此它可以作为更好的生态随机性定量分析指标^[24]。目前,NST 方法为促进我们深入探讨湖泊细菌群落的构建机制提供了重要的研究工具。基于 NST 方法,Perntaler 等^[111]探究了瑞士苏黎世湖水体中游离态细菌群落构建的季节分异特征。他们发现在春季和夏季,游离态细菌的群落构建主要受确定性过程的驱动(NST<35%),而在秋季则以随机性过程为主(NST>60%)。此外,Yang 等^[112]分析了六个不同盐度湖泊中水体和沉积物原核微生物(包括细菌和古菌)的群落结构,发现随着湖泊盐度的升高,随机性构建过程对水体和沉积物中原核微生物群落的相对贡献有所降低。

在运用 NST 方法时,需要充分考虑其局限性。首先,选择零模型算法和群落相似性(或异质性)度量指标至关重要,因为不同的选择可能会导致生态随机性的估计结果存在显著差异。Ning 等^[24]对此进行了广泛测试,涵盖了 9 种零模型算法(总和固定、等可能、等比例 3 种随机模拟方式两两组合)、13 种基于物种发生率的群落相似性度量指标以及 15 种基于物种丰度的群落相似性度量指标,以评估它们对生态随机性估计的影响。Ning 等^[24]综合考虑了不同零模型算法的广泛应用情况以及所有相似性度量指标的整体性能和受欢迎程度,建议采用固定物种丰富度总和与物种出现频次等比例的零模型算法,且结合 Jaccard 或 Ružička 相似性度量指标来计算 NST。然而,不同零模型算法和群落相似性度量指标的表现也会依赖于细菌群落的特征。其次,基于零模型的统计方法难以将物种间相互作用(竞争排斥和营养互作)与环境过滤作用区分开来。如果不同确定性因子的驱动作用彼此等效的话,那么确定性构建过程可能导致随机模式的产生,从而导致 NST 高估了生态随机性。此外,NST 的准确性和精确度也会随着研究尺度的增加而降低,因此在大空间尺度或高环境噪声下,NST 的预测能力受限。最后,计算 NST 需要拥有足够数量的样本(大于 6),以确保具备足够的统计效力。

2.3.3 iCAMP(Infer Community Assembly Mechanisms by Phylogenetic-bin-based null model analysis)生态模型

不同生态过程(如自然选择)通常作用于更细微的生物结构层次,如基因型和种群,而非整个群落。在单个微生物群落中,某些种群受到强烈的选择作用,而其他种群可能受到强烈的生态漂变的影响。一方面,不同微生物种群在对环境变化的响应上差异很大;另一方面,扩散能力、多样化比率以及对漂变的敏感性在不同微生物种群之间也存在很大差异。这些差异无法从整个群落层面的构建结果中识别出来。因此,为了更准确地考虑选择和其他生态过程,弥补在整个群落层面上进行群落构建机制定量评估的不足,Ning 等^[113]于 2020 年在 QPEN 模型方法的基础上进行改进,新建立了一个基于系统发育分箱的零模型分析的定量推断群落构建机制的统计框架(iCAMP)。iCAMP 聚焦在单个分类群/谱系的水平上而非局限在整个群落的水平,从而提供了更有意义的分析结果^[113]。

iCAMP 模型基于 R 包“iCAMP”,其分析主要包括三步^[113]:(1)系统发育分箱,即将观测到的物种分类群划分为不同的分箱;(2)在每个分箱内基于零模型计算 β 净亲缘关系指数(β -net relatedness index, βNRI)和 RC_{Bray} ,并确定不同分箱中受到异质性选择($\beta NRI > 1.96$)、均质性选择($\beta NRI < -1.96$)、均质性扩散($|\beta NRI| \leq 1.96$ 且 $RC_{Bray} < -0.95$)、扩散限制($|\beta NRI| \leq 1.96$ 且 $RC_{Bray} > 0.95$)和生态漂变($|\beta NRI| \leq 1.96$ 且 $|RC_{Bray}| \leq 0.95$)等不同生态过程的相对贡献;(3)考虑分箱的相对丰度,并整合不同分箱的结果,以评估不同生态过程在群落水平上的相对重要性。近年来,iCAMP 生态模型为湖泊细菌群落构建机制的研究提供了有力的分析手段。Xu 等^[114]通过 iCAMP 统计模型对太湖流域平原河网中沉积物细菌群落不同水文季节的构建过程进

行了分析。结果表明,在湿季,沉积物细菌群落相较于在旱季和正常季节受到了更强的随机性作用影响。此外,湿季时生态漂变的相对重要性略有下降,而扩散限制的相对重要性大幅上升。Obieze 等^[115]使用 iCAMP 模型研究了加拿大和印度六个受人类活动影响湖泊中的浮游细菌群落结构,发现扩散限制、均质性选择和生态漂变在细菌群落构建机制中占的比例最大。

Ning 等^[113]指出, iCAMP 在模拟群落的构建过程推断方面具有高准确性、精确度、敏感性和特异性,比 QPEN 统计方法高出 10%—160%。然而, iCAMP 模型也存在一些局限性。首先, iCAMP 并没有明确考虑成种作用,而是将成种作用与生态漂变、弱选择和/或弱扩散等过程一同归纳到 iCAMP 模型框架中的“生态漂变”部分。其次,当物种间竞争作用主导细菌群落构建时, iCAMP 的评估效果较差,因它无法准确分离环境过滤作用和物种间相互作用。此外,当不同分箱之间的选择作用导致无法检测到分箱内的差异时, iCAMP 可能会低估选择的影响。

2.3.4 扩散-生态位连续体指数

群落组成的模式具有尺度依赖性,通常难以区分。这使得量化不同系统和不同数据集中的主要构建过程具有挑战性。为了应对这一挑战, Vilmi 等^[116]基于 Gibert 和 Escarguel^[117]提出的 PER-SIMPER 方法,于 2021 开发了一个新的群落构建过程定量分析指标,即扩散-生态位连续体指数 (dispersal-niche continuum index, DNCI)。DNCI 不仅可以评估随机性过程(扩散作用)和确定性过程(生态位分化)在群落构建过程中的相对重要性,同时也有助于比较不同数据集之间的构建过程。DNCI 通过 R 包“DNCImper”计算,其数值的正或负分别表示生态位分化或扩散作用是群落构建的主导过程,而数值接近于零则表示生态位分化和扩散作用在群落构建过程中发挥同等作用^[116]。DNCI 的绝对值越高,表示某一主导过程在生物群落构建中具有更大的潜在作用强度。目前, DNCI 在研究湖泊细菌群落的构建机制方面应用有限,但在水生生态系统的其他生态群落中,尤其是在研究浮游动、植物群落的构建机制方面,已经展现出了潜力。例如, Jin 等^[118]研究了中国亚热带和热带地区 24 个水库中浮游动、植物群落的地理空间分布,发现扩散过程在水库浮游动、植物群落的地理空间分布中的贡献略微超过了基于生态位的过程(环境过滤)。此外, Brown 等^[119]分析了美国和墨西哥奇瓦瓦沙漠地区三种浅型临时水域(包括岩石水潭、废弃的牛水槽和临时洼地)中的轮虫群落,发现环境因子可以解释约 12% 的群落组成变化,这表明尽管确定性过程很重要,但随机性过程在这些水域系统中占主导地位 (DNCI < 0)。

与前述细菌群落构建机制的分析方法有所不同, DNCI 能够定量群落组间 (β 层次) 的群落构建过程,这突破了传统意义上群落构建在群落组内 (α 层次) 的认知,从而提供了一个全新的视角来评估群落构建特征。Vilmi 等^[116]总结了 DNCI 具有三方面的优势:(1) 仅考虑物种的分布信息而非统计信息,具有更好地评估构建过程的潜力;(2) 计算相对简单,因该方法不需要物种丰度、环境或空间地理数据;(3) 各数据集的可比性高,即使那些在样点数和物种数上有较大差异的数据集。然而,在使用 DNCI 方法推断群落构建机制时,需注意以下几个事项^[116]:(1) 需定义一个适当的空间尺度,以确保所有局域群落至少有部分是共享相同的区域物种池,即物种的潜在扩散是在研究范围内发生;(2) 各样点组的物种数和样点数的差异变化应分别控制在 40% 和 30% 以内;(3) 由于该方法考虑的是物种发生率数据,因此该方法所识别的构建机制仅限于由于物种存在或缺失而导致的构建过程,而无法检测到物种丰度变化的驱动机制,因此需要进一步发展 DNCI 方法;(4) 该方法未直接考虑不同样点组间的距离以及整体空间设置,而是通过对物种有无的观测矩阵结构间接考虑,这可能会使结果的解释变得复杂;(5) 与使用大量环境变量作为预测因子的方法(如方差分解分析)不同,单独使用 DNCI 无法确定哪些类型的环境变量对不同样点组间的群落结构变化有贡献。

通过上述介绍的分析推断方法,我们可以更好地理解和分析湖泊细菌群落的构建机制。然而,由于这些群落构建分析推断方法具有各自不同的假设和原则,这可能会在解释细菌群落构建机制时引发争议^[22, 120—121]。因此,在实际应用中,研究者应该根据具体科学研究问题和数据特点选择适合的方法,并且在解释结果时考虑到分析方法的潜在局限性以及其他可能的影响因素。

3 富营养化对湖泊细菌群落构建机制的影响

在淡水生态系统中,细菌群落的构建是一个动态的、与环境密切相关的过程^[46],而富营养化是影响湖泊细菌群落构建的重要因素。以往的研究^[122-123]表明,在富营养化的淡水生态系统中,随机性过程对群落构建的驱动作用变得愈加重要。这是因为在富营养化水生生态系统中,营养富集可能会通过至少三种方式来增加随机性过程的重要性:(1)通过减少物种之间竞争营养资源的压力,削弱了生态位选择的重要性^[110];(2)通过促进稀有细菌类群的增殖,加强了生态漂变的作用^[110];(3)通过促进早期随机定殖类群的生长,增强了优先效应的作用^[124]。然而,其他的调查研究却得到了相反的结论^[78, 120, 125],即在富营养化环境中,确定性过程对细菌群落构建的作用更为重要。这是因为富营养化会恶化水体环境(例如藻类水华暴发和溶解氧降低等),进而增强对细菌群落的环境过滤作用^[86]。这些不一致的研究结果进一步强调了阐明随机性与确定性过程的相对重要性对于准确评估富营养化对湖泊细菌群落构建机制的影响至关重要。考虑到湖泊细菌可根据其栖息的生境类型分为水体浮游细菌和沉积物底栖细菌,因此我们对富营养化影响这两类细菌群落的构建机制进行了分类探讨。

3.1 富营养化对浮游细菌群落构建机制的影响

近年来,一些研究通过在不同营养水平的湖泊中进行梯度实验设计,探讨了水体浮游细菌群落构建中随机性和确定性过程的相对重要性如何随湖泊营养水平的变化而变化。例如,Jiao 等^[126]运用 NST、iCAMP 和 NCM 三种群落构建机制分析推断方法,解析了在三个不同营养水平湖泊中浮游细菌群落的构建机制。他们发现,随着湖泊富营养化程度的增加,随机性过程(生态漂变)的相对重要性呈现出先增加后降低的单峰变化趋势。Wang 等^[127]则利用 QPEN 统计模型研究了不同营养水平池塘中浮游细菌群落的构建机制,发现了确定性过程(异质性选择)的相对重要性沿湖泊不同营养水平梯度呈现出一种先降低后增加的趋势。类似地,Cao 等^[67]使用 QPEN 统计模型探究了太湖不同富营养化程度湖区中浮游细菌群落的构建机制,发现随机性过程对浮游细菌群落构建的相对贡献随着水体富营养化程度的增加表现出一个单峰模式。然而,并不总是观察到随机性过程对浮游细菌群落构建的驱动贡献在湖泊不同营养水平梯度上呈现单峰响应模式。Zhang 等^[78]采用 NST 方法分析了热带水库富营养化对浮游细菌群落构建机制的影响,发现随机性过程的相对重要性随着水库富营养化水平的增加而逐渐降低。Tang 等^[128]通过 NCM 模型方法观察到浮游细菌群落构建的非中性过程的相对重要性随水库富营养化程度的增加而增加。因此,关于随机性过程在浮游细菌群落构建中的相对重要性是否在湖泊不同营养水平梯度上呈现出普遍性的响应模式(如单峰模式),未来仍需进一步的研究来深入探讨。

此外,藻类水华暴发是湖泊严重富营养化的一个重要标志,且被视为对水体细菌群落的一种生物扰动^[129]。基于 QPEN 统计模型,Xu 等^[130]研究发现水华扰动对富营养湖泊水体细菌群落的构建产生了强烈的生态位选择影响,增加了游离态和颗粒附着态细菌群落构建中确定性过程的相对重要性。此外,在水华发生周期内,水华引起的环境变化调控了游离态和颗粒附着态细菌群落构建中随机性和确定性过程的相对重要性。Wang 等^[131]使用 NCM 模型对美国俄亥俄州巴伯顿淡水水库蓝藻水华过程中浮游细菌群落构建的机制进行了研究。他们发现,在水华演替过程中,随机性过程对浮游细菌群落的构建起着重要作用,但其相对重要性在水华中期相对于水华前期和后期而言较低。这可能是由水华中期增加的生物选择压力(种间相互作用)所导致的。Van Le 等^[132]同样采用 NCM 模型研究了不同年份韩国 Daechung 水库中微囊藻水华事件对非蓝藻细菌群落构建机制的影响规律,发现中性群落模型的拟合在微囊藻水华不同阶段和不同年份之间存在差异。具体而言,在 2017 年,中性过程对细菌群落变异的解释在水华中期比水华前期更高。然而,在 2020 年,中性过程的相对重要性在水华中期较之水华前期和后期更低。由此可见,水华扰动对湖泊水体细菌群落构建中确定性选择相对重要性的影响不仅取决于水华的演替阶段,还受到水华年际变化的调控。这表明了水华对湖泊细菌群落构建的影响是一个复杂的动态过程。

3.2 富营养化对底栖细菌群落构建机制的影响

除浮游细菌群落外,富营养化对湖泊沉积物底栖细菌群落构建机制的影响研究也受到了重要关注。Wang 等^[133]联合 NCM 和 QPEN 分析方法研究了大型浅水富营养化湖泊太湖中的底栖细菌群落构建机制,发现底栖细菌群落的组成和分布主要受到随机性构建过程驱动。然而,Sun 等^[134]则认为太湖长期处于富营养化状态,这种长期的富营养化可能对细菌群落产生持久的影响,从而强化确定性过程在细菌群落构建中的作用。他们利用 QPEN 统计模型中的 β NTI 指标发现了确定性过程在太湖底栖细菌群落构建中起主导作用。同样地,Li 等^[135]通过 QPEN 模型方法研究发现均质性选择(67.19%)是驱动太湖底栖细菌群落构建的主要生态过程。此外,Zhou 等^[136]采用 VPA 和 QPEN 方法分析了安徽典型富营养化湖泊巢湖的不同深度沉积物中细菌群落的构建机制,发现确定性过程(异质性选择)在整个沉积物系统尺度上主导了底栖细菌集合群落的构建。然而,最近 Kuang 等^[137]基于 QPEN 模型方法对华北富营养化湖泊白洋淀中底栖细菌群落的构建机制进行研究,发现底栖细菌群落构建主要受到随机性过程的驱动,但湖泊富营养化程度的增加会增强底栖细菌群落构建中确定性过程的作用。因此,目前有关湖泊富营养化对底栖细菌群落构建中随机性和确定性过程的相对贡献的影响仍存在争议。这一争议涉及多个因素,包括但不限于沉积物采样布点方式、研究尺度、湖泊类型、湖泊富营养化程度,以及湖泊地理位置等。

此外,近期的研究指出,在富营养化湖泊中,沉积物中富集的氮磷营养盐是影响底栖细菌群落构建过程的关键因素。例如,Zhang 等^[138]通过 QPEN 统计模型分析了富营养化高原湖泊洱海沉积物中细菌丰富类群的地理分布格局及其构建机制,发现扩散限制在细菌丰富类群的群落构建中起主导作用,总氮是影响细菌丰富类群的地理空间分布及群落构建的最主要环境因子。Qin 等^[139]利用 β NTI 指标研究了富营养化湖泊水产养殖区和非养殖区中的底栖细菌群落构建机制及其驱动因子。研究发现,在水产养殖区,确定性过程对细菌群落构建的相对贡献要高于非水产养殖区;总磷是驱动沉积物中受水产养殖影响的细菌群落构建的最重要因子。Hou 等^[140]采用 VPA 方法和 SS 指数分析了不同地区虾养殖池塘沉积物中细菌群落的构建机制。他们发现细菌群落的构建主要受到随机性过程的控制,而总氮是驱动沉积物细菌结构的最显著环境因子。这些研究强调了沉积物营养富集对底栖细菌群落构建的重要影响。另外,研究表明富营养化水生态系统中的藻类水华对底栖细菌群落结构及构建机制具有显著影响^[88, 141],但相关研究仍相当有限。未来还需要更多深入的研究,以探讨富营养化湖泊中藻类水华对底栖细菌群落构建过程的影响,并综合考虑沉积物营养盐富集等因素,以更深刻地理解在富营养化条件下底栖细菌群落构建机制的复杂性。

尽管以往的研究大多关注富营养化对浮游或底栖细菌群落构建的影响,但近年来的研究逐渐开始综合考虑湖泊中浮游和底栖细菌群落,揭示了湖泊富营养化对细菌群落构建机制的影响在水体和沉积物中存在差异。例如,Qin 等^[142]使用 QPEN 模型方法揭示了东太湖水产养殖活动(导致氮磷营养盐富集)对浮游和底栖细菌群落构建机制的影响。他们的研究表明,养殖污染增强了浮游细菌群落构建中随机性过程的驱动作用,但导致底栖细菌群落构建受到更强的确定性选择作用。Zeng 等^[86]采用 QPEN 模型方法探究了确定性和随机性过程在浮游和底栖细菌群落构建中的相对重要性如何随着湖泊不同营养水平梯度变化的规律。他们发现随机性过程在浮游细菌群落构建中的相对重要性沿湖泊不同营养水平梯度呈现单峰变化模式,而在底栖细菌群落构建中呈现正相关线性模式。Jiao 等^[88]通过 iCAMP 模型首次探究了富营养湖泊中水华扰动对浮游和底栖细菌群落构建机制的影响规律。他们发现在整个水华扰动周期内,浮游细菌群落中环境选择作用的相对重要性降低,而生态漂变则变得越来越重要;而在底栖细菌群落中,环境选择作用和生态漂变对细菌群落构建的相对贡献在时间上波动较小,环境选择作用在整个水华扰动周期内一直处于主导地位。越来越多的研究表明,湖泊水体和沉积物中的细菌群落构建机制存在差异^[85, 143-144]。这是因为水体通常具有较高的流动性和较低稳定性,细菌群落结构的随机性和变异性水平较高^[60]。而沉积物是一个相对稳定的非流动相生境,在微尺度上沉积物颗粒具有较高的生境异质性,可为细菌提供了更多可用的生态位^[86],从而生态位选择对沉积

物细菌具有较强的塑造作用。可见,在研究湖泊富营养化对细菌群落构建机制的影响规律时,生境差异是一个不可忽视的重要因素。表 2 总结了近年来湖泊富营养化对浮游和底栖细菌群落构建机制影响的代表性研究。

表 2 湖泊富营养化对浮游和底栖细菌群落构建机制影响的代表性研究

Table 2 Representative studies on the effects of eutrophication on the assembly mechanisms of planktonic and benthic bacterial communities in lakes

生境类型 Habitat types	湖泊湿地系统 Lake wetland systems	测序技术方法 Sequencing technology methods	构建机制分析方法 Methods for analyzing assembly mechanisms	有关细菌群落构建机制的主要结论 Major findings on the assembly mechanisms of bacterial communities	参考文献 References
水体 Water	南京 3 个湖泊	Illumina MiSeq	NST、iCAMP & NCM	生态漂变对整体浮游细菌群落构建的相对重要性沿着湖泊营养状态梯度先增加,然后降低。与贫中营养和中营养湖泊相比,富营养湖泊中确定性选择在塑造季节性驱动浮游细菌群落结构发挥了更为重要的作用。	[126]
水体 Water	广东 42 个水库	Illumina HiSeq 2500	NST	水库营养状态指数是决定热带水库浮游细菌群落构建过程的关键因素。浮游细菌群落构建在贫中营养和中营养水库中均主要由随机性过程驱动,而在富营养水库中则由确定性过程主导。	[78]
水体 Water	比利时 35 个池塘	Roche 454 GS FLX+	VPA	非生物因素,即悬浮物浓度和 pH 值,在解释浮游细菌群落变化方面占据主导地位。环境变异性是驱动浮游细菌群落构建沿着富营养化梯度变化的关键因素,而间接的物种间互作也在解释浮游细菌群落组成方面发挥着重要作用。	[145]
水体 Water	杭州 45 个池塘	Illumina HiSeq 2500	QPEN	异质性选择驱动不同营养水平池塘中浮游细菌的群落构建过程,但是其相对重要性沿水体不同营养状态梯度呈现出先降低后增加的趋势。此外,确定性过程相对重要性的增加,导致在富营养化环境中微生物网络的复杂性降低。	[127]
水体 Water	南京莫愁湖	Illumina MiSeq	QPEN	在富营养化湖泊莫愁湖藻华暴发的演替发展过程中,驱动水体中游离态和颗粒附着态细菌群落构建的随机性过程的相对重要性随藻华的演替而逐渐降低。	[130]
水体 Water	长江上游 5 个水库	Illumina MiSeq	NCM	Sloan 中性群落模型对观测到的浮游细菌群落分布的拟合优度随着水库营养水平的上升而降低,这表明浮游细菌非中性构建过程的相对重要性随富营养化程度的增加而增加。	[128]
水体 Water	太湖	Illumina MiSeq	QPEN	从太湖藻型湖区逐渐转变为草型湖区,水体富营养化程度(以总磷浓度表征)逐渐上升。在这个转变过程中,确定性过程(异质性选择)在浮游细菌群落构建中的相对重要性呈现出先降低后增加的趋势。	[67]
水体 Water	丹麦湖泊中宇宙研究系统	Illumina MiSeq	SES	在增温和富营养化条件下,随机性过程(主要是生态漂变)的相对重要性增强,进一步导致了浮游细菌群落的 β 多样性增加。增温强化了营养富集对浮游细菌群落构建过程的显著影响,而营养富集则加强了增温对确定性和随机性过程相对重要性的调控作用。	[123]
水体 Water	武汉东湖	Illumina MiSeq	QPEN	对富营养化东湖的浮游细菌群落进行长达近十年的研究,发现由于季节内湖泊环境条件均一,75%—82%的群落周转受均质性选择过程的控制,这表明东湖微生物群落主要受生态位过程的驱动。	[146]
沉积物 Sediment	太湖	Illumina MiSeq	NCM & QPEN	在贫营养生态系统中,随机性过程通常对细菌群落构建的影响较小,然而在富营养化的生态系统中,这种影响更为显著。太湖底栖细菌群落的构建主要受到随机性过程的驱动。	[133]
沉积物 Sediment	河北白洋淀	Illumina MiSeq	QPEN	随机性过程(扩散限制)主导了整个湖泊底栖细菌群落的构建。然而,随着富营养化程度的增加,底栖细菌群落构建的确定性过程的相对重要性增加。	[137]
沉积物 Sediment	云南洱海	Illumina MiSeq	QPEN	丰富类群,而非稀有类群,在维持富营养化高原湖泊中的底栖细菌群落结构和生态功能方面起着主导作用。随机性过程(扩散限制)主导了底栖细菌丰富类群的构建,而扩散限制和异质性选择对稀有类群构建的贡献几乎相同。	[138]

续表

生境类型 Habitat types	湖泊湿地系统 Lake wetland systems	测序技术方法 Sequencing technology methods	构建机制分析方法 Methods for analyzing assembly mechanisms	有关细菌群落构建机制的主要结论 Major findings on the assembly mechanisms of bacterial communities	参考文献 References
水体和沉积物 Water & sediment	东太湖	Illumina MiSeq	QPEN	水产养殖活动(氮磷营养盐富集)造成浮游细菌群落构建的随机性增加,而导致底栖细菌群落构建的确定性选择作用增强。在相同的营养水平条件下,底栖细菌群落受到的确定性构建作用强于浮游细菌群落。	[142]
水体和沉积物 Water & sediment	长江-淮河流域 40个湖泊	Illumina MiSeq	β_{RC}	湖泊富营养化程度的增加会导致浮游和底栖细菌特化种的竞争优势降低,而泛化种则更容易在细菌群落构建中占主导地位。特化种受确定性过程的支配程度较低,这表明它们的物种增加和损失可能更容易受到随机出生和死亡事件等随机过程的影响。	[147]
水体和沉积物 Water & sediment	南京 10 个湖泊	Illumina MiSeq	QPEN	富营养化增强了随机性过程在控制浮游和底栖细菌群落构建方面的相对重要性。然而,在重度富营养化湖泊中,随机性过程在浮游细菌群落构建中的相对重要性有所降低。	[86]

NST: 标准化随机性比率 Normalized stochasticity ratio; iCAMP: 通过基于系统发育分箱的零模型分析方法推断群落构建机制 infer Community Assembly Mechanisms by Phylogenetic-bin-based null model analysis; NCM: 中性群落模型 Neutral community model; VPA: 方差分解分析 Variation partition analysis; QPEN: 基于整个群落水平的零模型方法定量分析群落构建机制 Quantifying assembly Processes based on Entire-community Null model analysis; SES: 标准化效应大小 Standardized effect size of incidence-based Jaccard's dissimilarity based on null model analysis; β_{RC} : β 多样性的 Raup-Crick 度量指标 Raup-Crick metric of beta diversity based on null model analysis

4 研究展望

尽管长期以来湖泊富营养化引发的生态环境问题备受瞩目,但对于富营养化对湖泊浮游和底栖细菌群落构建机制的研究却是一个充满挑战但又极为重要的科学课题。展望未来,深入探究这一问题需要跨学科的合作,结合先进的技术手段和分析方法,以更加综合的方式阐明湖泊生态系统在应对人类活动和气候变化双重压力下的细菌群落构建机制。这将为湖泊水环境保护提供更为坚实的科学基础。

未来的研究可以关注以下几个方面:

(1) 细菌功能性状的应用: 微生物的功能性状对微生物的物种分布格局和群落构建机制有重要影响^[148]。然而,在过去十年中,大多数理论、观察和实验研究是基于分类学和/或系统发育学多样性来探究确定性和随机性过程在塑造细菌群落结构、演替和生物地理学方面的相对重要性,而非基于物种功能性状(即功能多样性)^[22]。未来的湖泊细菌群落构建机制研究需要综合考虑分类学、系统发育学和功能多样性。此外,也需要在细菌群落构建背景下考虑功能多样性的新统计方法。这种基于功能性状的方法对于推断环境过滤与物种间相互作用(如竞争)在细菌群落构建中的相对重要性可能发挥重要作用。

(2) 大数据分析和机器学习方法的引入: 现代分子生物学技术的发展和應用將微生物生态学推入了大数据时代^[149]。为了更有效地研究湖泊细菌群落的构建机制,未来亟需引入大数据分析和机器学习方法^[150]。通过这些方法,我们可以深入挖掘湖泊环境因子与细菌群落动态之间的复杂关系,从而识别出关键的环境因子,并建立基于环境因子阈值的细菌群落构建的统一理论框架。这一理论框架的确立对于预测富营养化湖泊细菌群落构建的变化规律具有深远的意义。

(3) 统计模型的创新发展: 目前对于湖泊浮游和底栖细菌群落构建机制的分析推断大多是基于零模型。然而,近来有学者旗帜鲜明地反对零模型推断群落过程中的随机性作用,认为零模型方法不管是从前提假设、逻辑递进还是从机理解释上都经不起推敲^[18]。因此,未来的研究应当继续完善并创新统计模型方法,以更准确地评估湖泊富营养化对浮游和底栖细菌群落构建中确定性过程和随机性过程的影响。

(4) 生态漂变和成种/物种多样化过程的研究: 虽然生态漂变和成种/物种多样化过程在塑造湖泊细菌群落结构方面扮演重要角色,但是目前直接检测细菌群落中的生态漂变和成种/物种多样化过程具有挑战性^[22]。因此,未来的研究应当致力于克服生态漂变和成种/物种多样化过程的检测难题,积极探索新的研究方法和技術,以更完整地阐明富营养化湖泊中细菌群落的构建机制。

(5) 长期监测与控制实验验证:未来开展并坚持进行富营养化湖泊的长期野外监测以及水体和沉积物采样实验具有必要性。通过长时间序列数据的积累,结合时间序列分析方法,可以揭示富营养化湖泊细菌群落动态演变中随机性和确定性构建过程相对重要性的变动规律。同时,需要重视不同时空尺度的控制实验研究,以探究不同环境因素或多因素耦合作用对细菌群落构建的影响,从而增进我们对复杂生态过程的理解。

(6) 跨学科合作与实践应用:理解富营养化湖泊中细菌群落的动态变化和构建机制需要多学科的协同努力,涵盖湖沼学、水文学、微生物学、环境科学、生态学、计算机科学、数理统计学等领域。跨学科领域的合作有助于揭示湖泊细菌群落构建机制的复杂性和推动湖泊细菌群落生态学的进一步发展。此外,合作研究应注重学术研究与实践应用的有机结合,为解决湖泊富营养化问题提供可操作的解决方案。

参考文献(References):

- [1] Newton R J, Jones S E, Eiler A, McMahon K D, Bertilsson S. A guide to the natural history of freshwater lake bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*; MMBR, 2011, 75(1): 14-49.
- [2] 吴庆龙, 江和龙. 中国湖泊微生物组研究. *中国科学院院刊*, 2017, 32(3): 273-279.
- [3] Lennon J T, Jones S E. Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9: 119-130.
- [4] Wang J J, Pan F Y, Soiminen J, Heino J, Shen J. Nutrient enrichment modifies temperature-biodiversity relationships in large-scale field experiments. *Nature Communications*, 2016, 7: 13960.
- [5] Newton R J, McMahon K D. Seasonal differences in bacterial community composition following nutrient additions in a eutrophic lake. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(4): 887-899.
- [6] Wang Y J, Cao X Y, Zeng J, Li H B, Zhao D Y, Wu Q L. Distinct shifts in bacterioplankton community composition and functional gene structure between macrophyte-and phytoplankton-dominated regimes in a large shallow lake. *Limnology and Oceanography*, 2020, 65(S1): S208-S219.
- [7] Ji B, Liang J C, Ma Y Q, Zhu L, Liu Y. Bacterial community and eutrophic index analysis of the East Lake. *Environmental Pollution*, 2019, 252: 682-688.
- [8] Pearman J K, Wood S A, Vandergoes M J, Atalah J, Waters S, Adamson J, Thomson-Laing G, Thompson L, Howarth J D, Hamilton D P, Pochon X, Biessy L, Brasell K A, Dahl J, Ellison R, Fitzsimons S J, Gard H, Gerrard T, Gregersen R, Holloway M, Li X, Kelly D J, Martin R, McFarlane K, McKay N P, Moody A, Moy C M, Naeher S, Newnham R, Parai R, Picard M, Puddick J, Rees A B H, Reyes L, Schallenberg M, Shepherd C, Short J, Simon K S, Steiner K, Šunde C, Terezow M, Tibby J. A bacterial index to estimate lake trophic level: national scale validation. *Science of the Total Environment*, 2022, 812: 152385.
- [9] 白承荣, 蔡舰, 汤祥明, 高光, 邵克强, 胡洋, 于传宁, 刘京涛, 夏江宝, 孙景宽. 大型浅水湖泊中浮游细菌群落的空间格局及其驱动机制——以太湖为例. *湖泊科学*, 2023, 35(4): 1433-1442.
- [10] Smith V H, Schindler D W. Eutrophication science: where do we go from here? *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(4): 201-207.
- [11] 张运林, 秦伯强, 朱广伟, 宋春桥, 邓建明, 薛滨, 龚志军, 王晓龙, 吴敬禄, 施坤, 谷孝鸿, 张甘霖. 论湖泊重要性及我国湖泊面临的主要生态环境问题. *科学通报*, 2022, 67(30): 3503-3519.
- [12] Tao S L, Fang J Y, Ma S H, Cai Q, Xiong X Y, Tian D, Zhao X, Fang L Q, Zhang H, Zhu J L, Zhao S Q. Changes in China's lakes: climate and human impacts. *National Science Review*, 2020, 7(1): 132-140.
- [13] Qin B Q, Gao G, Zhu G W, Zhang Y L, Song Y Z, Tang X M, Xu H, Deng J M. Lake eutrophication and its ecosystem response. *Chinese Science Bulletin*, 2013, 58(9): 961-970.
- [14] 朱广伟, 许海, 朱梦圆, 邹伟, 国超旋, 季鹏飞, 笪文怡, 周永强, 张运林, 秦伯强. 三十年来长江中下游湖泊富营养化状况变迁及其影响因素. *湖泊科学*, 2019, 31(6): 1510-1524.
- [15] 任丽娟, 何聃, 邢鹏, 王毓菁, 吴庆龙. 湖泊水体细菌多样性及其生态功能研究进展. *生物多样性*, 2013, 21(4): 422-433.
- [16] Vellend M. *The theory of ecological communities*. Princeton: Princeton University Press, 2016.
- [17] Vellend M. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 2010, 85(2): 183-206.
- [18] Niu K C, Chu C J, Wang Z H. Dynamic niche: a new foundation for rebuilding theory of community ecology. *Scientia Sinica (Vita)*, 2022, 52(3): 403-417.
- [19] Langenheder S, Székely A J. Species sorting and neutral processes are both important during the initial assembly of bacterial communities. *The ISME Journal*, 2011, 5(7): 1086-1094.
- [20] Dini-Andreote F, Stegen J C, van Elsland J D, Salles J F. Disentangling mechanisms that mediate the balance between stochastic and deterministic processes in microbial succession. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(11): E1326-E1332.
- [21] 牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云. 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 2009, 17(6): 579-593.

- [22] Zhou J Z, Ning D L. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology? *Microbiology and Molecular Biology Reviews*; MMBR, 2017, 81(4): e00002-e00017.
- [23] Chase J M, Myers J A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2011, 366(1576): 2351-2363.
- [24] Ning D L, Deng Y, Tiedje J M, Zhou J Z. A general framework for quantitatively assessing ecological stochasticity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(34): 16892-16898.
- [25] Sutherland W J, Freckleton R P, Godfray H C J, Beissinger S R, Benton T, Cameron D D, Carmel Y, Coomes D A, Coulson T, Emmerson M C, Hails R S, Hays G C, Hodgson D J, Hutchings M J, Johnson D, Jones J P G, Keeling M J, Kokko H, Kunin W E, Lambin X, Lewis O T, Malhi Y, Mieszkowska N, Milner-Gulland E J, Norris K, Phillimore A B, Purves D W, Reid J M, Reuman D C, Thompson K, Travis J M J, Turnbull L A, Wardle D A, Wiegand T. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, 2013, 101(1): 58-67.
- [26] Antwis R E, Griffiths S M, Harrison X A, Aranega-Bou P, Arce A, Bettridge A S, Brailsford F L, de Menezes A, Devaynes A, Forbes K M, Fry E L, Goodhead I, Haskell E, Heys C, James C, Johnston S R, Lewis G R, Lewis Z, Macey M C, McCarthy A, McDonald J E, Mejia-Florez N L, O'Brien D, Orland C, Pautasso M, Reid W D K, Robinson H A, Wilson K, Sutherland W J. Fifty important research questions in microbial ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(5): fix044.
- [27] 彭文俊, 王晓鸣. 生态位概念和内涵的发展及其在生态学中的定位. *应用生态学报*, 2016, 27(1): 327-334.
- [28] Colwell R K, Rangel T F. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(Suppl 2): 19651-19658.
- [29] Peterson A T, Soberón J, Pearson R G, Anderson R P, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo M B. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton; Princeton University Press, 2011.
- [30] Azam F, Fenchel T, Field J G, Gray J S, Meyer-Reil L A, Thingstad F. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1983, 10: 257-263.
- [31] Glibert P M, Mitra A. From webs, loops, shunts, and pumps to microbial multitasking: evolving concepts of marine microbial ecology, the mixoplankton paradigm, and implications for a future ocean. *Limnology and Oceanography*, 2022, 67(3): 585-597.
- [32] Jiao N Z, Herndl G J, Hansell D A, Benner R, Kattner G, Wilhelm S W, Kirchman D L, Weinbauer M G, Luo T W, Chen F, Azam F. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. *Nature Reviews Microbiology*, 2010, 8: 593-599.
- [33] Dumbrell A J, Nelson M, Helgason T, Dytham C, Fitter A H. Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *The ISME Journal*, 2010, 4(3): 337-345.
- [34] Leibold M A, McPeck M A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 2006, 87(6): 1399-1410.
- [35] Hardin G. The competitive exclusion principle. *Science*, 1960, 131(3409): 1292-1297.
- [36] Zhao D Y, Xu H M, Zeng J, Cao X Y, Huang R, Shen F, Yu Z B. Community composition and assembly processes of the free-living and particle-attached bacteria in Taihu Lake. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(6): fix062.
- [37] 储诚进, 王西石, 刘宇, 蒋林, 何芳良. 物种共存理论研究进展. *生物多样性*, 2017, 25(4): 345-354.
- [38] Liao J Q, Cao X F, Zhao L, Wang J, Gao Z, Wang M C, Huang Y. The importance of neutral and niche processes for bacterial community assembly differs between habitat generalists and specialists. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(11): fiw174.
- [39] Yan Q, Liu Y Q, Hu A Y, Wan W J, Zhang Z H, Liu K S. Distinct strategies of the habitat generalists and specialists in sediment of Tibetan lakes. *Environmental Microbiology*, 2022, 24(9): 4153-4166.
- [40] Lindström E S, Langenheder S. Local and regional factors influencing bacterial community assembly. *Environmental Microbiology Reports*, 2012, 4(1): 1-9.
- [41] Yang Y Y, Suyamud B, Liang S X, Liang X J, Wan W J, Zhang W H. Distinct spatiotemporal succession of bacterial generalists and specialists in the lacustrine platisphere. *Environmental Microbiology*, 2023, 25(12): 2746-2760.
- [42] Zuo J, Liu L M, Xiao P, Xu Z J, Wilkinson D M, Grossart H P, Chen H H, Yang J. Patterns of bacterial generalists and specialists in lakes and reservoirs along a latitudinal gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 2023, 32(11): 2017-2032.
- [43] Bauer B, Berti E, Ryser R, Gauzens B, Hirt M R, Rosenbaum B, Digel C, Ott D, Scheu S, Brose U. Biotic filtering by species' interactions constrains food-web variability across spatial and abiotic gradients. *Ecology Letters*, 2022, 25(5): 1225-1236.
- [44] Cadotte M W, Tucker C M. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution*, 2017, 32(6): 429-437.
- [45] Kraft N J B, Adler P B, Godoy O, James E C, Fuller S, Levine J M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 2015, 29(5): 592-599.
- [46] Langenheder S, Lindström E S. Factors influencing aquatic and terrestrial bacterial community assembly. *Environmental Microbiology Reports*, 2019, 11(3): 306-315.
- [47] Lumpi T, Guo X, Lindström E S. Nutrient availability and grazing influence the strength of priority effects during freshwater bacterial community coalescence. *Environmental Microbiology*, 2023, 25(11): 2289-2302.

- [48] Zhu J M, Zhou J, Wang H, Chen G F, Cai Z H. The ecological network approach to algal-bacterial relationships: review and prospects. *Chinese Science Bulletin*, 2021, 66(34): 4378-4394.
- [49] 宋炫颖, 刘勇勤. 高寒地区湖泊浮游病毒时空分布特征. *冰川冻土*, 2018, 40(2): 395-403.
- [50] Zhang Y Y, Huang C X, Yang J, Jiao N Z. Interactions between marine microorganisms and their phages. *Chinese Science Bulletin*, 2011, 56(17): 1770-1777.
- [51] Faust K, Raes J. Microbial interactions: from networks to models. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10: 538-550.
- [52] Blanchet F G, Cazelles K, Gravel D. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, 2020, 23(7): 1050-1063.
- [53] 贺纪正, 王军涛. 土壤微生物群落构建理论与时空演变特征. *生态学报*, 2015, 35(20): 6575-6583.
- [54] Adams H E, Crump B C, Kling G W. Temperature controls on aquatic bacterial production and community dynamics in arctic lakes and streams. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(5): 1319-1333.
- [55] Hubbell S P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [56] 周淑荣, 张大勇. 群落生态学的中性理论. *植物生态学报*, 2006, 30(5): 868-877.
- [57] Adler P B, Hillerislambers J, Levine J M. A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 95-104.
- [58] Chave J. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 241-253.
- [59] Zhou J Z, Liu W Z, Deng Y, Jiang Y H, Xue K, He Z L, Van Nostrand J D, Wu L Y, Yang Y F, Wang A J. Stochastic assembly leads to alternative communities with distinct functions in a bioreactor microbial community. *mBio*, 2013, 4(2): e00584-e00512.
- [60] Zeng J, Lin Y Q, Zhao D Y, Huang R, Xu H M, Jiao C C. Seasonality overwhelms aquacultural activity in determining the composition and assembly of the bacterial community in Lake Taihu, China. *Science of the Total Environment*, 2019, 683: 427-435.
- [61] Logue J B, Langenheder S, Andersson A F, Bertilsson S, Drakare S, Lanzén A, Lindström E S. Freshwater bacterioplankton richness in oligotrophic lakes depends on nutrient availability rather than on species-area relationships. *The ISME Journal*, 2012, 6(6): 1127-1136.
- [62] Zhou L, Zhou Y Q, Tang X M, Zhang Y L, Zhu G W, Székely A J, Jeppesen E. Eutrophication alters bacterial co-occurrence networks and increases the importance of chromophoric dissolved organic matter composition. *Limnology and Oceanography*, 2021, 66(6): 2319-2332.
- [63] Matthews T J, Whittaker R J. Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(11): 2263-2277.
- [64] Ren L J, Jeppesen E, He D, Wang J J, Liboriussen L, Xing P, Wu Q L. pH influences the importance of niche-related and neutral processes in lacustrine bacterioplankton assembly. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(9): 3104-3114.
- [65] Jiao C C, Zhao D Y, Zeng J, Guo L, Yu Z B. Disentangling the seasonal co-occurrence patterns and ecological stochasticity of planktonic and benthic bacterial communities within multiple lakes. *Science of the Total Environment*, 2020, 740: 140010.
- [66] Zeng J, Zhao D Y, Li H B, Huang R, Wang J J, Wu Q L. A monotonically declining elevational pattern of bacterial diversity in freshwater lake sediments. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(12): 5175-5186.
- [67] Cao X Y, Zhao D Y, Li C R, Röttgers L, Faust K, Zhang H J. Regime transition Shapes the Composition, Assembly Processes, and Co-occurrence Pattern of Bacterioplankton Community in a Large Eutrophic Freshwater Lake. *Microbial Ecology*, 2022, 84(2): 336-350.
- [68] Wilson D S. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, 1992, 73(6): 1984-2000.
- [69] Winegardner A K, Jones B K, Ng I S Y, Siqueira T, Cottenie K. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(5): 253-254.
- [70] Logue J B, Lindström E S. Biogeography of bacterioplankton in inland waters. *Freshwater Reviews*, 2008, 1(1): 99-114.
- [71] Leibold M A, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase J M, Hoopes M F, Holt R D, Shurin J B, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 2004, 7(7): 601-613.
- [72] Holyoak M, Leibold M A, Holt R D. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. Chicago: University of Chicago Press, 2005.
- [73] Heino J, Melo A S, Siqueira T, Soininen J, Valanko S, Bini L M. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 2015, 60(5): 845-869.
- [74] Whittaker R H. Classification of natural communities. *The Botanical Review*, 1962, 28(1): 1-239.
- [75] Van der Gucht K, Cottenie K, Muylaert K, Vloemans N, Cousin S, Declerck S, Jeppesen E, Conde-Porcuna J M, Schwenk K, Zwart G, Degans H, Vyverman W, De Meester L. The power of species sorting: local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(51): 20404-20409.
- [76] Logue J B, Lindström E S. Species sorting affects bacterioplankton community composition as determined by 16S rDNA and 16S rRNA fingerprints. *The ISME Journal*, 2010, 4(6): 729-738.
- [77] Adams H E, Crump B C, Kling G W. Metacommunity dynamics of bacteria in an arctic lake: the impact of species sorting and mass effects on bacterial production and biogeography. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 82.
- [78] Zhang J X, Chen Y, Huo Y, Guo J, Wan L L, Lu Z, Wu Q L, Jeppesen E, Han B P, Ren L J. Eutrophication increases deterministic processes and heterogeneity of co-occurrence networks of bacterioplankton metacommunity assembly at a regional scale in tropical coastal reservoirs. *Water*

- Research, 2021, 202: 117460.
- [79] Langenheder S, Berga M, Östman Ö, Székely A J. Temporal variation of β -diversity and assembly mechanisms in a bacterial metacommunity. *The ISME Journal*, 2012, 6(6): 1107-1114.
- [80] Logue J B, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 2011, 26(9): 482-491.
- [81] Stegen J C, Lin X J, Fredrickson J K, Chen X Y, Kennedy D W, Murray C J, Rockhold M L, Konopka A. Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them. *The ISME Journal*, 2013, 7(11): 2069-2079.
- [82] Stegen J C, Lin X J, Fredrickson J K, Konopka A E. Estimating and mapping ecological processes influencing microbial community assembly. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 370.
- [83] Hanson C A, Fuhrman J A, Horner-Devine M C, Martiny J B H. Beyond biogeographic patterns: processes shaping the microbial landscape. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10: 497-506.
- [84] Nemergut D R, Schmidt S K, Fukami T, O'Neill S P, Bilinski T M, Stanish L F, Knelman J E, Darcy J L, Lynch R C, Wickey P, Ferrenberg S. Patterns and processes of microbial community assembly. *Microbiology and Molecular Biology Reviews: MMBR*, 2013, 77(3): 342-356.
- [85] Jiao C C, Zhao D Y, Huang R, He F, Yu Z B. Habitats and seasons differentiate the assembly of bacterial communities along a trophic gradient of freshwater lakes. *Freshwater Biology*, 2021, 66(8): 1515-1529.
- [86] Zeng J, Jiao C C, Zhao D Y, Xu H M, Huang R, Cao X Y, Yu Z B, Wu Q L. Patterns and assembly processes of planktonic and sedimentary bacterial community differ along a trophic gradient in freshwater lakes. *Ecological Indicators*, 2019, 106: 105491.
- [87] She Z X, Pan X, Wang J, Shao R, Wang G C, Wang S P, Yue Z B. Vertical environmental gradient drives prokaryotic microbial community assembly and species coexistence in a stratified acid mine drainage lake. *Water Research*, 2021, 206: 117739.
- [88] Jiao C C, Zhao D Y, Zhou T X, Wu Q L, Zeng J. Habitat-specific regulation of bacterial community dynamics during phytoplankton bloom succession in a subtropical eutrophic lake. *Water Research*, 2023, 242: 120252.
- [89] Wisnoski N I, Muscarella M E, Larsen M L, Peralta A L, Lennon J T. Metabolic insight into bacterial community assembly across ecosystem boundaries. *Ecology*, 2020, 101(4): e02968.
- [90] Bai C R, Cai J, Zhou L, Jiang X Y, Hu Y, Dai J Y, Shao K Q, Tang X M, Yang X D, Gao G. Geographic patterns of bacterioplankton among lakes of the middle and lower reaches of the Yangtze River Basin, China. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(6): e02423-e02419.
- [91] Evans S, Martiny J B H, Allison S D. Effects of dispersal and selection on stochastic assembly in microbial communities. *The ISME Journal*, 2017, 11(1): 176-185.
- [92] Fodelianakis S, Valenzuela-Cuevas A, Barozzi A, Daffonchio D. Direct quantification of ecological drift at the population level in synthetic bacterial communities. *The ISME Journal*, 2021, 15: 55-66.
- [93] Cordovez V, Dini-Andreote F, Carrión V J, Raaijmakers J M. Ecology and evolution of plant microbiomes. *Annual Review of Microbiology*, 2019, 73: 69-88.
- [94] Stegen J C, Lin X J, Konopka A E, Fredrickson J K. Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities. *The ISME Journal*, 2012, 6(9): 1653-1664.
- [95] Langenheder S, Ragnarsson H. The role of environmental and spatial factors for the composition of aquatic bacterial communities. *Ecology*, 2007, 88(9): 2154-2161.
- [96] Langenheder S, Wang J J, Karjalainen S M, Laamanen T M, Tolonen K T, Vilmi A, Heino J. Bacterial metacommunity organization in a highly connected aquatic system. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(4): fiw225.
- [97] Zhao B H, Jiao C C, Wang S R, Zhao D Y, Jiang C L, Zeng J, Wu Q L. Contrasting assembly mechanisms explain the biogeographic patterns of benthic bacterial and fungal communities on the Tibetan Plateau. *Environmental Research*, 2022, 214: 113836.
- [98] Finlay B J, Clarke K J. Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature*, 1999, 400: 828.
- [99] Bell G. Neutral macroecology. *Science*, 2001, 293(5539): 2413-2418.
- [100] Caswell H. Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs*, 1976, 46(3): 327-354.
- [101] Sloan W T, Lunn M, Woodcock S, Head I M, Nee S, Curtis T P. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(4): 732-740.
- [102] Burns A R, Stephens W Z, Stagaman K, Wong S, Rawls J F, Guillemin K, Bohannan B J M. Contribution of neutral processes to the assembly of gut microbial communities in the zebrafish over host development. *The ISME Journal*, 2016, 10(3): 655-664.
- [103] Roguet A, Laigle G S, Thieriault C, Bressy A, Soullignac F, Catherine A, Lacroix G, Jardillier L, Bonhomme C, Lerch T Z, Lucas F S. Neutral community model explains the bacterial community assembly in freshwater lakes. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, 91(11): fiv125.
- [104] Gotelli N J, Graves G R. Null models in ecology. Washington: Smithsonian Institution Press, 1996.
- [105] Chase J M, Kraft N J B, Smith K G, Vellend M, Inouye B D. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere*, 2011, 2: 1-11.

- [106] Pearman J K, Adamson J, Thomson-Laing G, Thompson L, Waters S, Vandergoes M J, Howarth J D, Wood S A. Deterministic processes drive national-scale patterns in lake surface sediment bacteria and eukaryotic assemblage composition. *Limnology and Oceanography*, 2023, 68(1): 40-55.
- [107] Dang C Y, Wang J W, He Y F, Yang S Q, Chen Y, Liu T, Fu J, Chen Q, Ni J R. Rare biosphere regulates the planktonic and sedimentary bacteria by disparate ecological processes in a large source water reservoir. *Water Research*, 2022, 216: 118296.
- [108] Aguilar P, Sommaruga R. The balance between deterministic and stochastic processes in structuring lake bacterioplankton community over time. *Molecular Ecology*, 2020, 29(16): 3117-3130.
- [109] 牛红玉, 王峥峰, 练璐愉, 叶万辉, 沈浩. 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究. *生物多样性*, 2011, 19(3): 275-283.
- [110] Zhou J Z, Deng Y, Zhang P, Xue K, Liang Y T, Van Nostrand J D, Yang Y F, He Z L, Wu L Y, Stahl D A, Hazen T C, Tiedje J M, Arkin A P. Stochasticity, succession, and environmental perturbations in a fluidic ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(9): E836-E845.
- [111] Pernthaler J, Krempaska N, le Moigne A. Small-scale spatial beta diversity of bacteria in the mixed upper layer of a lake. *Environmental Microbiology*, 2023, 25(10): 1847-1859.
- [112] Yang J, Jiang H C, Sun X X, Huang J R, Han M X, Wang B C. Distinct co-occurrence patterns of prokaryotic community between the waters and sediments in lakes with different salinity. *FEMS Microbiology Ecology*, 2021, 97(1): fiae234.
- [113] Ning D L, Yuan M T, Wu L W, Zhang Y, Guo X, Zhou X S, Yang Y F, Arkin A P, Firestone M K, Zhou J Z. A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming. *Nature Communications*, 2020, 11: 4717.
- [114] Xu S, Zhang T, Zhang X Y, Gui Q Y, Sun F B, Zhang Y M. Dynamics of the sedimentary bacterial communities in a plain river network: similar coalescence patterns with bacterioplankton communities driven by distinct assembly processes. *Applied and Environmental Microbiology*, 2023, 89(12): e0146523.
- [115] Obieze C C, Wani G A, Shah M A, Reshi Z A, Comeau A M, Khasa D P. Anthropogenic activities and geographic locations regulate microbial diversity, community assembly and species sorting in Canadian and Indian freshwater lakes. *Science of the Total Environment*, 2022, 826: 154292.
- [116] Vilmi A, Gibert C, Escarguel G, Happonen K, Heino J, Jamoneau A, Passy S I, Picazo F, Soinen J, Tison-Rosebery J, Wang J J. Dispersal-niche continuum index: a new quantitative metric for assessing the relative importance of dispersal versus niche processes in community assembly. *Ecography*, 2021, 44(3): 370-379.
- [117] Gibert C, Escarguel G. PER-SIMPER—a new tool for inferring community assembly processes from taxon occurrences. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(3): 374-385.
- [118] Jin L, Chen H H, Xue Y Y, Soinen J, Yang J. The scale-dependence of spatial distribution of reservoir plankton communities in subtropical and tropical China. *Science of the Total Environment*, 2022, 845: 157179.
- [119] Brown P D, Schröder T, Ríos-Arana J V, Rico-Martinez R, Silva-Briano M, Wallace R L, Walsh E J. Processes contributing to rotifer community assembly in shallow temporary aridland waters. *Hydrobiologia*, 2022, 849(17): 3719-3735.
- [120] Wang J J, Shen J, Wu Y C, Tu C, Soinen J, Stegen J C, He J Z, Liu X Q, Zhang L, Zhang E L. Phylogenetic beta diversity in bacterial assemblages across ecosystems: deterministic versus stochastic processes. *The ISME Journal*, 2013, 7(7): 1310-1321.
- [121] Wang K, Yan H Z, Peng X, Hu H J, Zhang H J, Hou D D, Chen W, Qian P, Liu J F, Cai J B, Chai X L, Zhang D M. Community assembly of bacteria and archaea in coastal waters governed by contrasting mechanisms: A seasonal perspective. *Molecular Ecology*, 2020, 29(19): 3762-3776.
- [122] Chase J M. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, 2010, 328(5984): 1388-1391.
- [123] Ren L J, He D, Chen Z, Jeppesen E, Lauridsen T L, Søndergaard M, Liu X W, Wu Q L. Warming and nutrient enrichment in combination increase stochasticity and beta diversity of bacterioplankton assemblages across freshwater mesocosms. *The ISME Journal*, 2017, 11(3): 613-625.
- [124] Debray R, Herbert R A, Jaffe A L, Crits-Christoph A, Power M E, Koskella B. Priority effects in microbiome assembly. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20: 109-121.
- [125] Liu L M, Wang S S, Chen J F. Anthropogenic activities change the relationship between microbial community taxonomic composition and functional attributes. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(11): 6663-6675.
- [126] Jiao C C, Zhao D Y, Zeng J, Wu Q L. Eutrophication in subtropical lakes reinforces the dominance of balanced-variation component in temporal bacterioplankton community heterogeneity by lessening stochastic processes. *FEMS Microbiology Ecology*, 2022, 98(6): fiac051.
- [127] Wang B H, Ma B, Stirling E, He Z L, Zhang H J, Yan Q Y. Freshwater trophic status mediates microbial community assembly and interdomain network complexity. *Environmental Pollution*, 2023, 316: 120690.
- [128] Tang Q, Lu L H, Luo F, Li X R, Zhang Y Y, Li R, Bernal C, Vera S, Izaguirre I, Xiao Y, Li Z. Terrigenous organic carbon contributes to reservoir carbon emissions: potential role of the microbial community along a trophic gradient. *Journal of Hydrology*, 2023, 621: 129601.
- [129] Berry M A, Davis T W, Cory R M, Duhaime M B, Johengen T H, Kling G W, Marino J A, Den Uyl P A, Gossiaux D, Dick G J, Denef V J.

- Cyanobacterial harmful algal blooms are a biological disturbance to Western Lake Erie bacterial communities. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(3): 1149-1162.
- [130] Xu H M, Zhao D Y, Zeng J, Jiao C C, Yu Z B, Wu Q L. Distinct successional patterns and processes of free-living and particle-attached bacterial communities throughout a phytoplankton bloom. *Freshwater Biology*, 2020, 65(8): 1363-1375.
- [131] Wang K, Razzano M, Mou X Z. Cyanobacterial blooms alter the relative importance of neutral and selective processes in assembling freshwater bacterioplankton community. *Science of the Total Environment*, 2020, 706: 135724.
- [132] Van Le V, Kang M, Ko S R, Jeong S, Park C Y, Lee J J, Choi I C, Oh H M, Ahn C Y. Dynamic response of bacterial communities to *Microcystis* blooms: a three-year study. *Science of the Total Environment*, 2023, 902: 165888.
- [133] Wang S H, Yuan S W, Che F F, Wan X, Wang Y F, Yang D H, Yang H J, Zhu D, Chen P. Strong bacterial stochasticity and fast fungal turnover in Taihu Lake sediments, China. *Environmental Research*, 2023, 237: 116954.
- [134] Sun X J, Cao X Y, Zhao D Y, Zeng J, Huang R, Duan M, Yu Z B. The pattern of sedimentary bacterial communities varies with latitude within a large eutrophic lake. *Limnologia*, 2021, 87: 125860.
- [135] Li Y, Wu H N, Shen Y, Wang C, Wang P F, Zhang W L, Gao Y, Niu L H. Statistical determination of crucial taxa indicative of pollution gradients in sediments of Lake Taihu, China. *Environmental Pollution*, 2019, 246: 753-762.
- [136] Zhou X T, Lennon J T, Lu X, Ruan A D. Anthropogenic activities mediate stratification and stability of microbial communities in freshwater sediments. *Microbiome*, 2023, 11(1): 191.
- [137] Kuang B, Xiao R, Wang C, Zhang L, Wei Z Q, Bai J H, Zhang K G, Campos M, Jorquera M A. Bacterial community assembly in surface sediments of a eutrophic shallow lake in Northern China. *Ecology & Hydrobiology*, 2022.
- [138] Zhang W H, Wan W J, Lin H, Pan X, Lin L, Yang Y Y. Nitrogen rather than phosphorus driving the biogeographic patterns of abundant bacterial taxa in a eutrophic plateau lake. *Science of the Total Environment*, 2022, 806: 150947.
- [139] Qin M Y, Xu H M, Zeng J, Zhao D Y, Yu Z B, Wu Q L. Composition and assembly of bacterial communities in surface and deeper sediments from aquaculture-influenced sites in Eastern Lake Taihu, China. *Aquatic Sciences*, 2020, 82(4): 80.
- [140] Hou D W, Zhou R J, Zeng S Z, Wei D D, Deng X S, Xing C G, Weng S P, He J G, Huang Z J. Stochastic processes shape the bacterial community assembly in shrimp cultural pond sediments. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2021, 105(12): 5013-5022.
- [141] Xiao X, Pei M, Liu X, Zhao Y, Liang Y T. Planktonic algal bloom significantly alters sediment bacterial community structure. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(10): 2547-2556.
- [142] Qin M Y, Xu H M, Zhao D Y, Zeng J, Wu Q L. Aquaculture drives distinct patterns of planktonic and sedimentary bacterial communities: insights into co-occurrence pattern and assembly processes. *Environmental Microbiology*, 2022, 24(9): 4079-4093.
- [143] Xing P, Tao Y, Jeppesen E, Wu Q L. Comparing microbial composition and diversity in freshwater lakes between Greenland and the Tibetan Plateau. *Limnology and Oceanography*, 2021, 66(S1): S142-S156.
- [144] Gu Y A, Li Z D, Lei P, Wang R, Xu H, Friman V P. Phylogenetic distance-decay patterns are not explained by local community assembly processes in freshwater lake microbial communities. *Environmental Microbiology*, 2023, 25(10): 1940-1954.
- [145] Hanashiro F T T, De Meester L, Vanhamel M, Mukherjee S, Gianuca A T, Verbeek L, van den Berg E, Souffreau C. Bacterioplankton assembly along a eutrophication gradient is mainly structured by environmental filtering, including indirect effects of phytoplankton composition. *Microbial Ecology*, 2023, 85(2): 400-410.
- [146] Yan Q Y, Stegen J C, Yu Y H, Deng Y, Li X H, Wu S, Dai L L, Zhang X, Li J J, Wang C, Ni J J, Li X M, Hu H J, Xiao F S, Feng W S, Ning D L, He Z L, Van Nostrand J D, Wu L Y, Zhou J Z. Nearly a decade-long repeatable seasonal diversity patterns of bacterioplankton communities in the eutrophic Lake Donghu (Wuhan, China). *Molecular Ecology*, 2017, 26(14): 3839-3850.
- [147] Geng M D, Zhang W Z, Hu T, Wang R, Cheng X Y, Wang J J. Eutrophication causes microbial community homogenization via modulating generalist species. *Water Research*, 2022, 210: 118003.
- [148] 孟凡凡, 胡益, 王建军. 微生物性状揭示物种分布格局、群落构建机制和生态系统功能. *微生物学报*, 2020, 60(9): 1784-1800.
- [149] 靳一丹, 陆雅海. 大数据时代土壤微生物地理学研究综述. *生态学报*, 2022, 42(13): 5152-5164.
- [150] Hernández Medina R, Kutuzova S, Nielsen K N, Johansen J, Hansen L H, Nielsen M, Rasmussen S. Machine learning and deep learning applications in microbiome research. *ISME Communications*, 2022, 2: 98.