

DOI: 10.20103/j.stxb.202409102185

母雪艳, 李佳蔚, 郝兆, 王艳红, 黄帅帅 德吉, 周永洪. 西藏典型高山河流尼洋河水体细菌多样性及群落结构. 生态学报, 2025, 45(15): - .
Mu X Y, Li J W, Hao Z, Wang Y H, Huang S S, De J, Zhou Y H. Bacterial diversity and community structure of Niyang River, a typical alpine river in Tibet. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(15): - .

西藏典型高山河流尼洋河水体细菌多样性及群落结构

母雪艳^{1,2,3}, 李佳蔚^{1,2,3}, 郝兆^{1,2,3}, 王艳红^{1,2,3}, 黄帅帅^{1,2,3}, 德吉^{1,2,3}, 周永洪^{1,2,3,*}

1 青藏高原生物多样性与生态环境保护教育部重点实验室, 西藏大学, 拉萨 850000

2 生态环境学院, 西藏大学, 拉萨 850000

3 西藏雅尼湿地生态系统定位观测研究站, 西藏大学, 拉萨 850000

摘要:本研究通过高通量测序的方法探究了尼洋河水体细菌多样性及群落结构, 发现尼洋河上中下游以及支流之间细菌群落结构存在显著差异。尼洋河水体细菌群落主要由变形菌门、放线菌门、拟杆菌门、蓝藻门、浮霉菌门等类群组成, 优势种多为未知种, 分别为 *Sporichthyaceae*_sp.、*Pseudarcicella*_sp.、*Limnohabitans*_sp.、*Flavobacterium*_sp.、*Candidatus_planktophilia*、*Rhodoferrax*_sp.、*Candidatus_nanopelagicus* f-*Ilumatobacteraceae* 和 *hgcI*_sp. , 大量未知种的发现为青藏高原远古细菌多样性研究以及开发相关生物功能提供了可能。尼洋河上游的 ASV 数明显高于其它河段, α -多样性指数分析显示, 其 Shannon 指数、ACE 指数、辛普森多样性指数、pielou 指数、以及 Chao1 指数均显著高于其它分段, 说明尼洋河上游水体细菌的多样性最为丰富。中性群落拟合分析显示, 相较于确定性过程而言, 随机性过程对尼洋河水体细菌群落构建过程影响更大, 不同区段细菌菌群差异主要与物种替换相关。生态位分析显示, 巴河区段水体的生态位宽度均值最高但生态位重叠指数均值最低, 说明巴河区段细菌优势种之间竞争程度较低。总的来说尼洋河水体细菌资源丰富, 这对于青藏高原细菌多样性研究以及高原极端环境下功能性细菌开发利用具有重要意义。

关键词:高原河流; 尼洋河; 水体细菌; 多样性; 群落结构

Bacterial diversity and community structure of Niyang River, a typical alpine river in Tibet

MU Xueyan^{1,2,3}, LI Jiawei^{1,2,3}, HAO Zhao^{1,2,3}, WANG Yanhong^{1,2,3}, HUANG Shuaishuai^{1,2,3}, DE Ji^{1,2,3}, ZHOU Yonghong^{1,2,3,*}

1 Key Laboratory of Biodiversity and Environmental on the Qinghai-Tibetan Plateau, Ministry of Education, Tibet University, Lhasa 850000, China

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

3 Yani Wetland Ecosystem Positioning Observation and Research Station, Tibet University, Lhasa 850000, Tibet

Abstract: In this study, we investigated the bacterial diversity and community structure of the Niyang River by high-throughput sequencing, and found that there were significant differences in the bacterial community structure among the upper, middle, and lower reaches of the Niyang River, as well as among the tributaries. The bacterial community of the Niyang River was mainly composed of the taxa of Proteobacteria, Actinobacteria, Bacteroidota, Cyanobacteria, and Planctomycetota. The dominant species were mostly unknown species, including *Sporichthyaceae*_sp. , *Pseudarcicella*_sp. , *Limnohabitans*_sp. , *Flavobacterium*_sp. , *Candidatus_planktophilia* , *Rhodoferrax*_sp. , *Candidatus_nanopelagicus* , f-*Ilumatobacteraceae* , and *hgcI*-sp. , the discovery of a large number of unknown species provides possibilities for the study of ancient bacterial diversity on the Qinghai Tibet plateau and the utilization of related biological functions. The number of ASVs in the upper Niyang River was significantly higher than that in other river segments, and α -diversity index analyses

基金项目:西藏自治区科技计划重点研发项目 (XZ202301ZY0006G); 那曲市科技计划重点研发项目 (NQKJ-2023-15)

收稿日期:2024-09-10; **网络出版日期:**2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zyh800623@utibet.edu.cn

showed that its Shannon, ACE, Simpson, Pielou, and Chao1 indices were significantly higher than those in other segments, suggesting that the upper Niyang River had the most abundant bacterial diversity in the water column. Neutral community model analyses showed that stochastic processes are more closely related to the bacterial community construction process in the Niyang River than deterministic processes, and that the differences in bacterial flora in different sections were mainly influenced by species substitution. Ecological niche analysis further disclosed that the Bahe River exhibited the highest mean niche breadth yet the lowest mean niche overlap value, suggesting a relatively low level of competition among the dominant bacterial species in this tributary. In conclusion, the Niyang River harbors abundant bacterial resources, which is of great significance for the study of bacterial diversity in the Qinghai-Tibet Plateau and the development and utilization of functional bacteria in the extreme environment of the plateau.

Key Words: alpine rivers; Niyang River; water bacteria; diversity; community structure

河流作为地球水循环的重要组成部分,是重要的可用可再生淡水资源以及微生物资源库^[1],在陆地与海洋生态系统中的物质交换和能量传递中发挥重要作用^[2]。水体微生物是水生态系统的重要组成部分,在河流生态系统中行使功能因子的作用^[3]。解析河流水体微生物多样性及群落结构,有助于进一步探究微生物群落构建的影响因素,进而揭示河流水体微生物群落的构建机制。河流微生物对水生态环境的波动异常敏感,其群落能够迅速对环境变化做出反应,而呈现出不同的动态变化特征,并进化出适应机制^[4],因此其多样性及群落结构可作为河流生态系统是否健康的重要指标^[5]。青藏高原多样的地形地质特征及特殊的气候条件,使得其各河流域生态环境与其它地区河流存在显著差异。对于青藏高原境内河流等流动性较大的水体,特别是典型的高山河流水体微生物的相关研究还鲜有报道^[6]。

尼洋河是雅鲁藏布江以北最大的一条支流,源头位于米拉山以西的错木梁拉。河流流向呈西东走向,整个流域东西跨度达约 230 km,南北跨度大约 110 km,海拔跨度高达 2080 m,水电资源极为丰富,流域内有两座已投入使用的水电站。流域内有一较大的淡水冰川堰塞湖——巴松措^[7],在雅鲁藏布江与尼洋河交汇处形成了典型高原河流湿地——雅尼湿地^[8]。在印度洋暖流与太平洋寒流的双重作用下,尼洋河流域形成了多种气候带并存的独特气候条件^[9]。尼洋河流域植被类型也极为丰富,包含亚热带和热带山地针叶林、亚热带落叶阔叶林、亚热带季风常绿阔叶林、亚高山落叶阔叶灌丛、高寒草甸等多种植被类型^[10, 11]。尼洋河流域具有丰富的生态环境类型和丰富的生物多样性,但目前对于尼洋河流域的研究关注点主要集中于流域的水文特征、流域气候分布特征、水生生物种群研究等^[9, 12-15],而对于其水体微生物研究相对较少,仅见于底泥沉积物中微生物群落的研究^[16]。

本研究基于高通量测序技术,分析了尼洋河水体细菌多样性、细菌群落结构、以及不同河流分段细菌群落结构之间的差异,研究结果能够为高原河流及湿地的生物多样性研究提供数据支撑和模式参考,为高原生态环境保护提供理论依据,还将为高原极端环境下的功能性细菌资源的开发及利用奠定资源基础。

1 材料与方法

1.1 研究区域

尼洋河流域(92°10'E—94°35'E, 29°28'N—30°31'N)分布于西藏自治区林芝市工布江达县、八一镇、林芝县境内^[17],流域面积 17800 km²,总长约 307.5 km^[14],属于面积较大的天然盆地^[19]。尼洋河上游多为高山峡谷,以单河道为主,区域内样点平均海拔落差为 160.57 m,中游地貌为峡谷与宽谷交错分布,多为曲流与辫流交替,样点间海拔落差均值为 4.86 m,下游河道则多为宽阔河谷,河道多呈网状,样点间海拔均值最低,为 2.50 m。巴河是尼洋河最长的支流,其流域面积占尼洋河流域总面积的 24%^[18]。尼洋河流域属于高原温带季风气候区,年平均温度为 6.15 °C,年平均降水量在 571.77 mm,水资源储备丰富,相较于其他平原水体流域,该地区具有高海拔、高紫外辐射、高寒、长日照、地形组成复杂等地域特点,且上中下游地貌特征差异显著^[19]。

尼洋河径流主要补给来源为冰雪融水,对地下水和降水补给的依赖则相对较少^[20]。流域两岸生境类型多样性丰富,包括农田、水域、林地、草地、湿地、水电站等^[21-23]。

1.2 水样采集及高通量测序

在 2022 年 8 月对尼洋河水体细菌进行一次调查采样。结合地理位置与生境的差异,沿着尼洋河干流河岸每隔 20—30km 设一个样点,设置了 20 个样点,在其支流巴河区段设置了 8 个样点,总共 28 个样点,采用系统抽样法进行水体取样。由于巴河是尼洋河最大的支流,巴松措又是该支流内最大的冰川湖泊^[24],所以在巴河河段选取了 8 个样点进行水体样本采集,包括巴松措湖区的 3 个样点,其中包含 3 个不同深度的样本。根据各样点的地理位置特点,分别将 NY1—NY7 号样点划分为尼洋河上游,NY8—NY14 号样点划分为尼洋河中游,NY15—NY20 号样点划分为尼洋河下游,BH1—BH8 样点位于巴河段,其中 NY13 和 NY14 分别位于多布水电站的上游和下游,BH1 位于老虎嘴水电站、BH6、BH7、BH8 分别位于巴松措湖区的入湖口、湖心、出湖口(图 1)。在距离河岸 15 m 处利用水体采样器采集深度约为 50 cm 的水体样品,在巴松措湖中心则利用水体采样器分别采集了深度为 10 m、20 m 和 40 m 的水体样本。每个样点均采集水体样本 11.5 L,避光保存在 3 个无菌水样采集袋带回实验室。取 1 L 的水样通过 0.22 μm 无菌水系滤膜过滤富集菌株,滤膜置于-80℃冰箱保存,以便用于后续 DNA 提取。将抽滤获得的滤膜送至深圳华大基因股份有限公司,对合格的 DNA 样本的 16S V3-V4 区进行扩增,引物为 341F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3') 和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')。通过磁珠对 PCR 产物纯化并进行建库,对检测合格的文库在测序平台上进行测序。

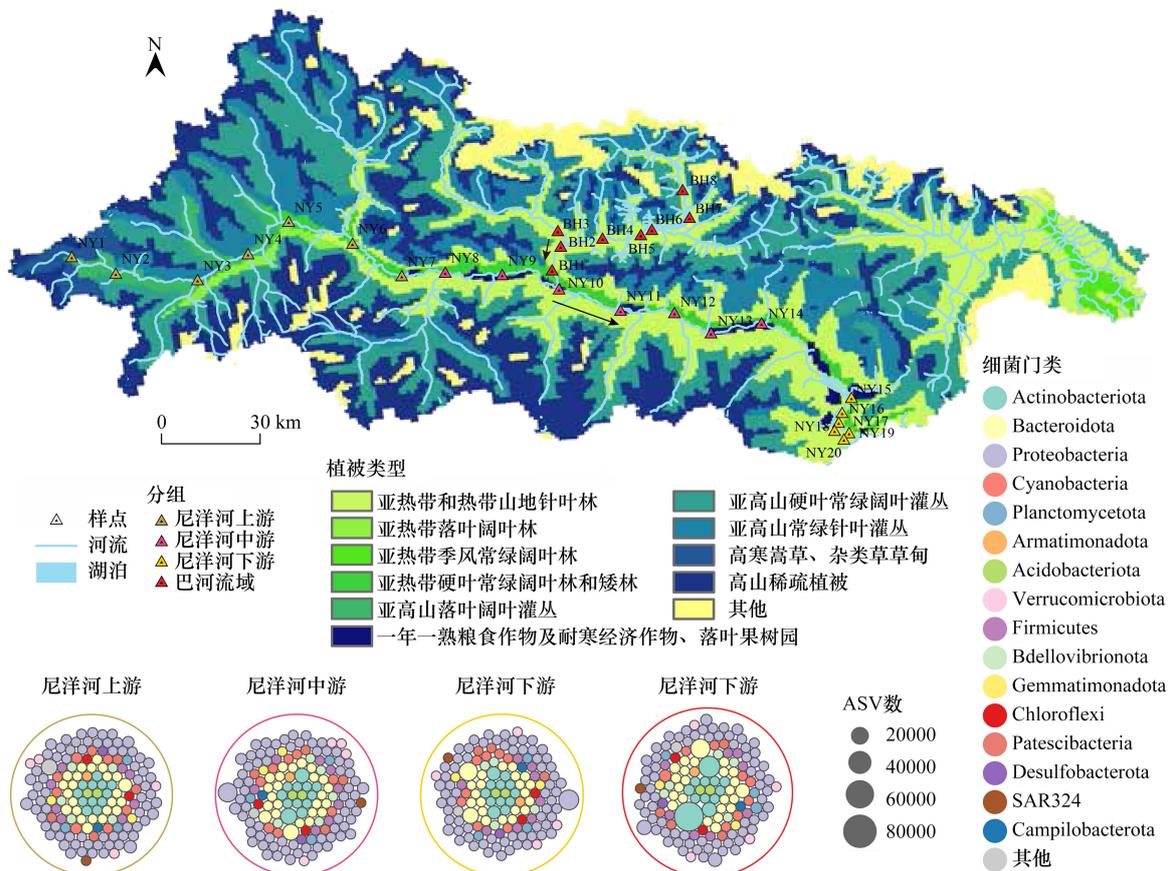


图 1 尼洋河水体采样点分布及门水平上物种分布

Fig.1 Distribution of sampling points in the Nyiang River and the species distribution radar chart at the phyla level

以不同色圈表示细菌不同门类,ASV 数量以色圈大小表示,仅显示丰度前 16 的细菌门类,丰富度较低的归类为 others

1.3 数据处理与分析

通过对原始数据进行拆分、拼接后利用 Qiime2 的 DADA2 软件对其进行过滤分析,合并得到 ASV(扩增子序列变体)特征序列以及 ASV 丰度表格,结合 SILVA V138 Quast et al. 2013 数据库对细菌进行注释分析。根据处理后的 ASV 数据,通过 R 4.1.2 vegan 包进行 α 多样性分析、PCOA 排序以及相似性分析(ANOSIM),群落的 β 多样性分析使用 adespatial 包进行计算;中性群落拟合分析(NCM)参照 Chen 等^[4] 人的研究方法进行分析,差异性分析使用 R 4.1.2 进行 Kruskal-Wallis 检验和 Wilcoxon 秩和检验。Levins 生态位宽度指数计算参照王艳红等^[25] 进行,生态位重叠指数利用 R 4.1.2 中的 SPSS 包进行计算。绘图使用 R 4.1.2 软件以及 Arcgis 10.8 软件进行。

2 结果与分析

2.1 尼洋河水体细菌多样性随水流动态波动

对门水平下的细菌物种进行分析,将物种数占比较少的细菌种类归类为 Others^[26],该部分细菌丰度在尼洋河上游分布量较高,在各区段中分别占比为 12.95%、1.59%、1.45%、1.79%。基于丰度前 149 的 ASV,尼洋河流域共获得细菌门类 16 个,分属于变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteriota)、拟杆菌门(Bacteroidota)、蓝藻(Cyanobacteria)、浮霉菌门(Planctomycetota)、厚壁菌门(Firmicutes)、疣微菌门(Verrucomicrobiota)、蛭弧菌(Bdellovibrionota)、Armatimonadota、骸骨细菌门(Patescibacteria)、芽单孢菌门(Gemmatimonadota)、绿弯菌门(Chloroflexi)、酸杆菌门(Acidobacteriota)、脱硫菌门(Desulfobacterota)、SAR324 和弯曲菌门(Campylobacterota)。整个尼洋河水体中相对丰度最高的门类为变形菌门(34.25%),其在尼洋河上游、中游、下游以及巴河区段的相对丰度占比分别为 46.18%、40.04%、37.45% 和 22.49%;其次是放线菌门(27.55%),在各分段中相对丰度占比分别为 4.78%、27.01%、20.95%、44.03%;除此之外,拟杆菌门(25.16%)的相对丰度也明显高于已注释的其它细菌门类。在尼洋河流域干流中最占优势的细菌门类均为变形菌门,但在巴河区段的优势菌门为放线菌门,且该门所属的细菌在巴河区段形成优势种。有趣的是,沿着水流方向放线菌门和蓝藻门的相对丰度在干流中下降,其相对丰度在巴河区段却出现增长,菌种数明显高于尼洋河上游,并且与拟杆菌门(沿水流方向)相对丰度变化相反。

在细菌属水平上,优势菌群类型沿河流下行方向呈现动态差异变化。整个流域中丰富度排名前 5 的属是 *Sporichthyaceae* (12.52%)、*Pseudarcicella* (11.08%)、*Limnohabitans* (10.76%)、*hgcl_clade* (8.97%) 和 *Flavobacterium* (7.53%)。*Limnohabitans* 是尼洋河干流中丰度最高的属群,平均占比为 13.63%;巴河区段内丰富度最高的属为 *Sporichthyaceae* (14.33%)。有趣的是在尼洋河上游区段,*Sporichthyaceae* ((0.62±0.19)%)、*Pseudarcicella* ((2.68±2.26)%)、*Limnohabitans* ((2.20±0.52)%) 以及 *hgcl_clade* ((1.57±1.14)%) 的相对丰度还处于较低水平,但到尼洋河中下游区段,上述四个属的占比明显上升,在下游区域各自占比分别增加到 (7.28±4.68)%、(19.36±8.39)%、(22.35±8.37)% 和 (8.62±5.05)% (图 2);在巴河区段,*Pseudarcicella* 属的相对丰度从样点 BH2 到 BH8 逐渐下降,且相对丰度变化与 *Sporichthyaceae* 的相对丰度变化过程形成明显差异(图 2)。在尼洋河中所含的稀有种占比沿水流方向呈现逐渐下降趋势(图 2)。巴河区段的表层、10 m、20 m、40 m 水体深度样本中,细菌的相对丰度以及群落结构组成在样本间无明显变化(图 2)。总的来说,尼洋河上游各物种丰度差异不显著,但到尼洋河中下游以及巴河区段 *Sporichthyaceae*、*Pseudarcicella*、*Limnohabitans* 等三类菌群的丰度优势逐渐形成(图 2)。

通过分析尼洋河细菌 ASV 水平的 Venn 图发现,尼洋河细菌种群丰度随河流流向呈降低趋势,上游水体样本的细菌 ASV 数最高(717),是尼洋河中游细菌 ASV 数(382)的 1.9 倍、尼洋河下游细菌 ASV 数(319)的 2 倍,巴河区段样品(430)的 1.7 倍;同时,四个水域共有的 ASV 数为 220 个,占整个流域 ASV 数的 27.30%;尼洋河上游特有物种最多,占上游水样全部 ASV 的 34.45%(图 2)。

四个区域的高通量测序文库覆盖率(*good_coverage*)均高于 99.97%,表明测序结果能够代表样品中微生物

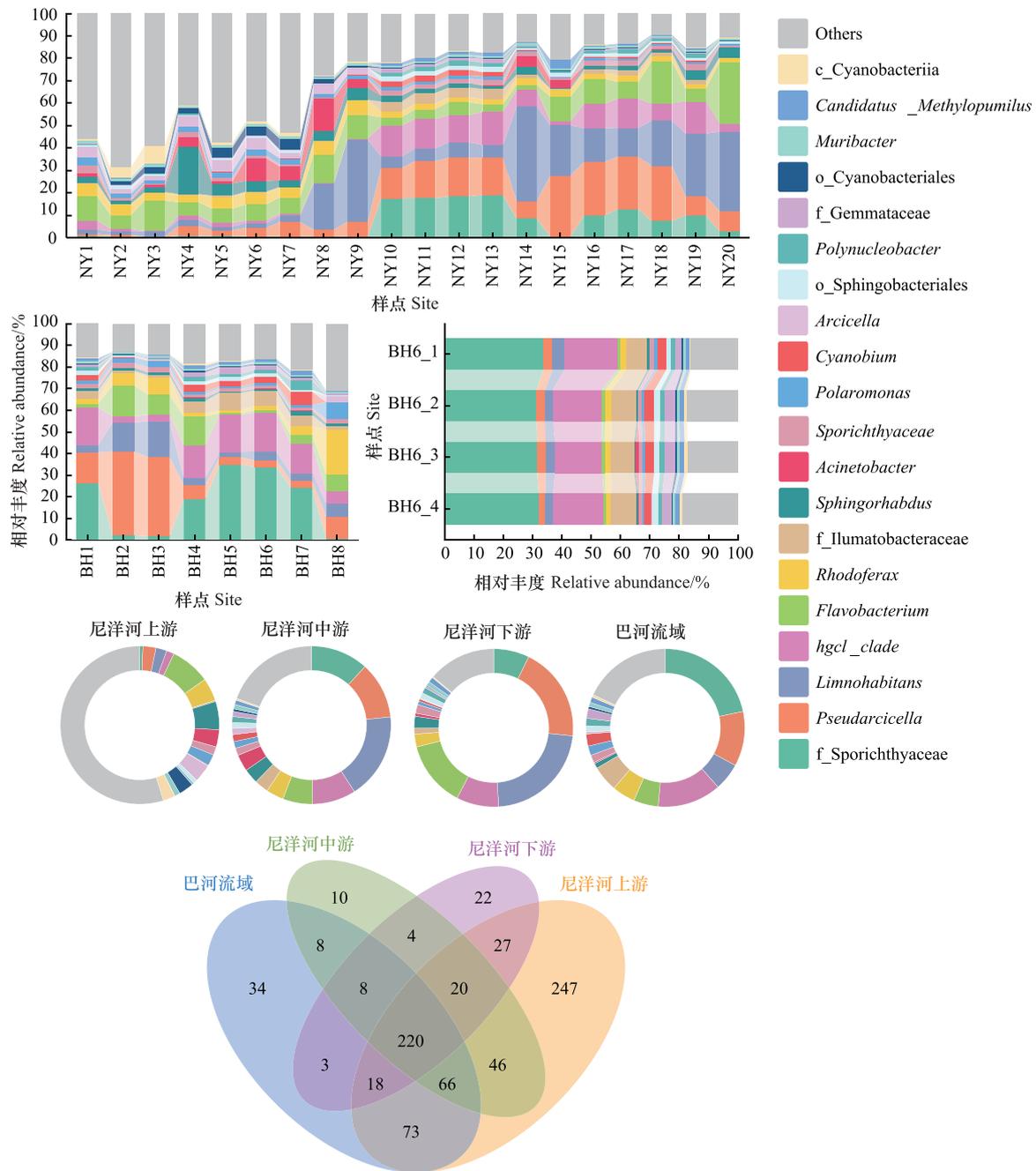


图 2 尼洋河水体属水平细菌物种组成

Fig.2 Bacterial species composition at genus level in the Niyang River

物的真实情况。为明确尼洋河水体细菌不同区段间细菌多样性的差异,对尼洋河四个区域水体样本中细菌的多样性指数进行分析。结果显示,在四个区段中 NYU 的细菌的多样性指数香农指数(H')、辛普森指数(D)、Pielou 均匀度指数(E)、Chao1 指数(S_{Chao1})以及 ACE(S_{ace})指数与 BH、NYM 以及 NYD 三个水域的多样性指数差异显著($P < 0.05$)。不同水域间平均 shannon 指数、平均 ACE 指数以及平均 Chao1 指数特征一致,均表现出尼洋河上游最高($H' = 4.75 \pm 0.18$, $S_{ace} = 479.81 \pm 48.75$, $S_{Chao1} = 479.28 \pm 48.54$),其次是尼洋河中游($H' = 3.33 \pm 0.29$, $S_{ace} = 222.68 \pm 51.92$, $S_{Chao1} = 222.30 \pm 51.93$)、巴河区段($H' = 3.18 \pm 0.39$, $S_{ace} = 207.31 \pm 57.04$, $S_{Chao1} = 207.02 \pm 57.13$),尼洋河下游多样性最低($H' = 2.97 \pm 0.26$, $S_{ace} = 186.75 \pm 24.16$, $S_{Chao1} = 186.61 \pm 24.19$)。多样性指数差异分析表明,尼洋河水体菌群多样性与流域区域密切相关,尼洋河上游 shannon 指数、ACE 指数以及 Chao1 指数

均显著高于尼洋河中游、下游以及巴河区段;从平均辛普森多样性指数来说,尼洋河上游细菌物种多样性最高,沿水流方向细菌物种多样性逐渐降低,尼洋河下游物种多样性最低,尼洋河上游细菌物种多样性显著高于其他三个水域。四个水域内细菌的 Pielou 均匀度指数表明,尼洋河上游细菌种群分布差异不明显,中游和巴河区段的细菌分布也相对均匀,而下游细菌菌群分布差异最为显著,表明随着尼洋河水流下行,菌群分布平衡被打破,逐渐形成优势种群(图 3)。

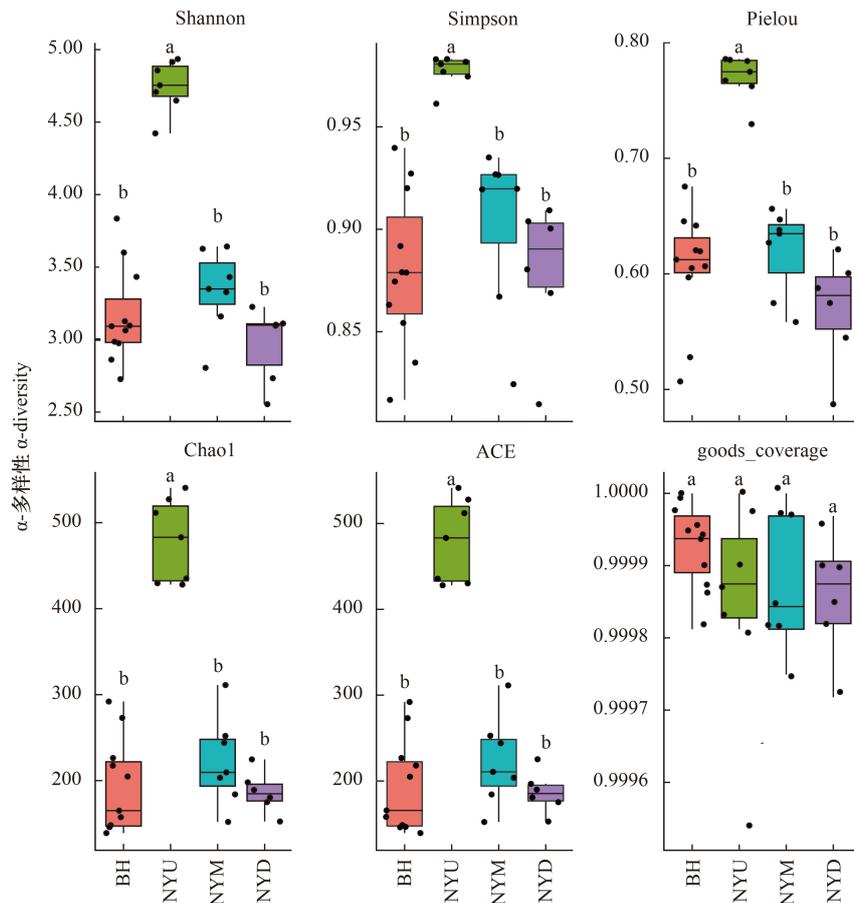


图 3 尼洋河水体细菌多样性指数差异

Fig.3 Analysis of bacterial diversity index in Nyang River River basin

NYU: 尼洋河上游; NYM: 尼洋河中游; NYD: 尼洋河下游; BH: 巴河流域; a, b 表示不同区域间物种多样性指数存在显著差异 ($P < 0.05$)

2.2 不同区段细菌群落结构差异

通过基于 Bray-Curtis 距离算法的 PCoA 分析检测不同水域样点细菌群落结构差异,结果显示四个水域所属样点明显分离。通过 ANOSIM 检验组间差异发现,不同水域细菌群落结构的组间差异显著大于组内差异 ($R^2 = 0.487$, $P < 0.001$),说明实验分组设计合理(图 4)。尼洋河水体的 β 多样性随水流下行发生显著变化,在四个区段中物种替换与丰富度差异的比值均大于 1,分别为 4.12、1.65、3.87、1.46,表明尼洋河水体的域外菌群流入替换对群落差异的贡献率均大于物种丰富度变化造成的差异,即尼洋河不同区段的菌群群落差异和物种替换具有较大的相关性(图 4)。

中性群落模型(NCM)可用于分析群落构建过程同受随机性因素相关性^[27]。通过中性群落模型进行计算,得到尼洋河上游、中游、下游、巴河区段以及总体细菌群落方差分别为 82%、73%、67%、81%和 82%,说明尼洋河细菌出现频率与相对丰度之间关系拟合程度较好,显示尼洋河水体细菌群落构建同随机性过程相关性较大,这种相关性沿干流水流方向逐渐降低,而支流巴河区段细菌群落构建同随机性过程的相关性仅次于尼

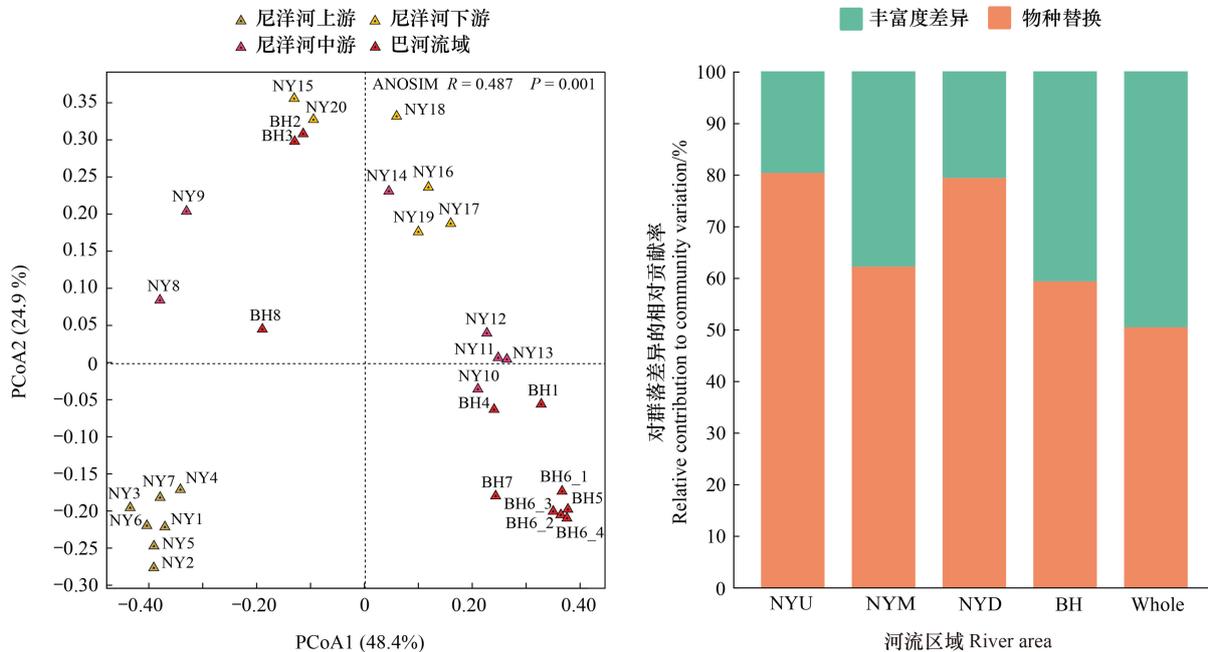


图 4 尼洋河水体细菌不同分段群落差异分析

Fig.4 Differential analysis of bacterial communities in different segments of Niyang River

Whole: 整个尼洋河流域

洋河上游(图 5)。

2.3 尼洋河水体的细菌生态位宽度及生态位重叠指数存在区域差异

尼洋河上游、中游、下游以及巴河区段的细菌生态位如图 6 所示,生态位宽度最大的是巴河区段($1 < B_i < 10.94$),其次是尼洋河上游($1 < B_i < 6.94$)和中游($1 < B_i < 6.96$),最小的是下游($1 < B_i < 5.96$),表明在巴河区段细菌能利用的资源最多,下游细菌能利用的资源最少。尼洋河上游生态位宽度低于 2 的细菌物种占比最多,说明该区段细菌对环境资源的利用存在较强选择性,适应环境的能力相对较弱。计算四个区段内细菌生态位宽度平均值显示,巴河区段的生态位宽度最高,其次是尼洋河上游和中游,而下游的生态位宽度均值最低,表明巴河区段的细菌对环境资源的利用度以及生境适应性更高。

生态位重叠指数可反映细菌物种间对特定维度资源的利用状况以及种间竞争的程度^[24, 28]。通过生态位重叠指数分析,显示尼洋河水体细菌优势种间竞争激烈。尼洋河各区段优势种生态位重叠值如图 7 所示,上游优势种生态位变化区间为 $[0.16, 0.98]$,在 45 组优势种种间比对中,生态位重叠值最大的是 *f_Sporichthyaceae* 与 *Sporichthyaceae_hgcI* (0.976),最小的是 *Limnohabitans_sp.* 和 *Candidatus_Nanopelagicus* (0.164)。生态位重叠值 $Q_{ik} < 0.3$ 的有 2 对,是 *Candidatus_Nanopelagicus* 和 *Pseudarcicella_sp.* ($Q_{ik} = 0.247$), *Limnohabitans_sp.* 和 *Candidatus_Nanopelagicus* ($Q_{ik} = 0.164$),说明这些物种间存在轻度竞争; $0.3 \leq Q_{ik} \leq 0.6$ 的种对有 8 对,占总对数的 17.78%,说明这些细菌物种间存在中度竞争; $Q_{ik} > 0.6$ 的种对有 34 对,占总对数的 77.78%,说明这些细菌物种间竞争激烈。尼洋河中游优势种生态位重叠指数范围为 0.268—0.999,其中 *Candidatus_Planktophilia* 和 *Sporichthyaceae_hgcI* 的重叠指数最高 (0.998), *Limnohabitans_sp.* 和 *f_Illumatobacteraceae* 的生态位重叠值最低 (0.268); $Q_{ik} > 0.6$ 的种对有 34 对,占总对数的 75.56%,表明尼洋河上游这多数细菌物种间存在较大的种间竞争。尼洋河下游优势种生态位重叠指数范围为 0.575—0.998,生态位重叠值最高的为 *f_Illumatobacteraceae* 和 *f_Sporichthyaceae* (0.998),重叠值最低的为 *Flavobacterium_sp.* 和 *Candidatus_Nanopelagicus* (0.575),生态位重叠值在 $0.3 \leq Q_{ik} \leq 0.6$ 的种对有 2 对,占总对数的 4.44%,95.56% 的物种种对 Q_{ik} 值大于 0.6,且 $Q_{ik} > 0.8$ 的种对有 29 对,说明在尼洋河下游区段优势种间对同一环境资源的竞

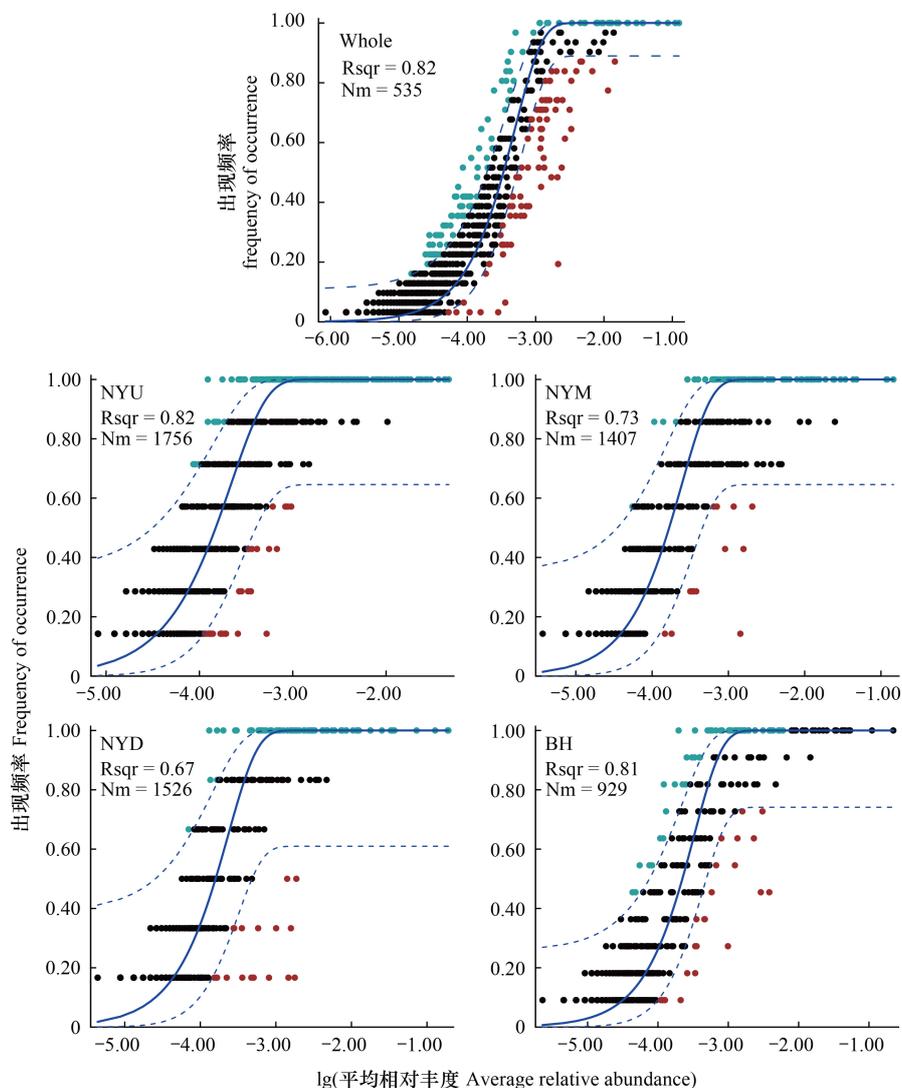


图 5 随机过程对尼洋河流域水体细菌的影响

Fig.5 Effects of stochastic processes on bacteria in the Niyang River

蓝色实线表示中性模型最佳拟合曲线,蓝色虚线表示 95%置信区间;出现频率高于模型预测的 ASV 用蓝色标注,出现频率低于模型预测的用红色标注;Rsqr 表示 R²;Nm 表示群落中物种扩散能力

争激烈;巴河区段优势种生态位重叠值 Q_{ik} 范围为 0.254—0.994,其中 $Q_{ik} < 0.3$ 的有 5 对,占总对数的 11.11%, $0.3 \leq Q_{ik} \leq 0.6$ 的种对数有 15 对,占总对数的 33.33%,重叠值 $Q_{ik} > 0.6$ 的对数有 25 对,占总对数的 55.56%。平均生态位重叠值尼洋河下游(0.832) > 尼洋河中游(0.758) > 尼洋河上游(0.570),说明生态位重叠值沿水流方向逐渐增加,优势种种间竞争逐渐加剧;巴河区段平均生态位重叠值(0.623)最低,说明该区域优势种种间竞争最小。

3 讨论

3.1 尼洋河流域细菌多样性变化

细菌在淡水系统中具有推动河流生态系统物质循环和能量流动的关键作用,是调节水质、维持河流生态系统平衡的重要因素,细菌群落对外界水环境变化极为敏感,是评价水体污染程度的指示生物^[29, 30]。尼洋河是西藏境内的一条典型的高山河流,所处的地质地理环境和气候条件独特,但是同全球其它多数水生生态系

统相似,变形菌门是其水体细菌中丰富度(34.27%)最高的门类,变形菌门含有的细菌物种以及其功能都极为丰富,广泛参与碳、氮以及硫的全球循环,具有多样的代谢途径,广泛分布于全球的水生态系统中^[31],说明尼洋河水体环境及其物质循环规律同大多数水生生态系统存在一定的相似性。尼洋河水体中放线菌门丰度仅次于变形菌门。太阳紫外辐射对各种水体微生物具有毒害作用,且细菌更易受到紫外线伤害^[32],放线菌具有较高的 G+C 含量,色素沉着以及产生孢子等可以帮助放线菌抵抗高强度紫外线辐射带来的伤害^[33]。巴河区段蓝细菌门出现明显增长,蓝细菌一般出现在 N、P 含量较丰富的水体中,有研究指出巴松措水体已富营养化,较长的水力滞留时间使营养物质在此处得以富集,资源供应充足,区域内细菌种间竞争减弱^[34]。

放线菌门细菌自身较小的体型和细胞壁结构使得放线菌更不易被捕食,沿水流方向会逐渐形成以放线菌为主的细菌群落^[35]。而本研究发现尼洋河水体放线菌门细菌同前人报道过的分布规律存在一定差异,表现为支流巴河区段明显高于尼洋河干流,且干流中放线菌门的丰度呈中游(NYM) > 下游(NYD) > 上游(NYU)的变化规律。至于为什么出现这种差异,可能与支流巴河有巴松措景区和老虎嘴水电站、中游有多布水电站等因素相关。

尼洋河水体中优势种分别为 *Sporichthyaceae*_sp.、*Pseudarcicella*_sp.、*Limnohabitans*_sp.、*Flavobacterium*_sp.、*Candidatus*_Planktophilia、*Rhodoferrax*_sp.、*Candidatus*_Nanopelagicus f-*Ilumatobacteraceae*_hgcl_sp.、*Limnohabitans*_sp.。尼洋河径流主要依靠冰川融水供给,极端高寒使得当地细菌的研究存在空缺,此外当支流汇入干流时其内携带的细菌物种也一同汇入干流,这可能是尼洋河水体细菌多为未知种的原因。这些未知种在尼洋河中成为优势种的原因可能是由于其进化出适应逆境的生存策略。*Sporichthyaceae*_sp.、*Candidatus*_planktophilia、*Candidatus*_nanopelagicus、hgcl_sp.均属于放线菌门的孢鱼菌科,能够依靠降解水体中的颗粒有机物进行生长,可通过形状变化策略等方式躲避捕食,应对不利条件,因此对环境变化有较好的适应能力^[36, 37]。*Candidatus*_planktophilia、*Candidatus*_nanopelagicus、hgcl_sp.属于放线菌门 hgcl 这一分支,能够利用水体中低浓度有机碳、具有通过放线紫红质利用阳光的潜在能力,并且对低氧环境具有耐受性,同时具有自养和异养两种方式使得其在开阔水域具有生存优势^[33, 36, 38]。*Pseudarcicella* 最初由 Kämpfer 等人从医用水蛭皮肤上发现,大多数物种能够降解纤维素^[39]。栖湖菌属的两个未知种在尼洋河流域成为优势种可能与其能够利用藻类及藻类衍生物充当唯一碳源进行生长,极强的环境适应性和营养竞争能力有关^[40, 41]。*Flavobacterium*_sp.属于具有反硝化功能的一类细菌,在氮转化过程中起重要作用,该属细菌具有较强的溶藻作用,分解有机物质进行生长^[42, 43]。*Ilumatobacteraceae* 分布于海洋、湖泊、河口浅滩、沙漠等地^[44-46],酸微菌均能进行异养生长,具有较强适应性^[46]。有研究指出,*Rhodoferrax*_sp.在低温环境中具有较强生命力,具有反硝化能力^[47]。后续探究尼洋河流域细菌群落结构的影响因素,需要结合本次发现的细菌多样性及群落结构特征,侧重于对该地区河流汇流、环境因子以及当地太阳辐射量等因素进行解析,此外大量未知种的发现为青藏高原远古细菌多样性研究以及开发相关生物功能提供了可能。

3.2 尼洋河流域细菌群落结构变化

通过中性群落拟合分析发现,尼洋河水体细菌群落的构建由随机性过程主导,这与 Zhao 等^[48]得到的结

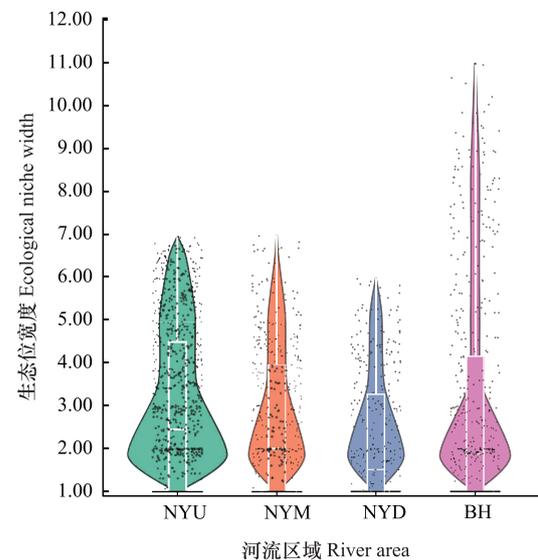


图6 尼洋河各分段细菌生态位宽度

Fig.6 Analysis of bacterial niche breadth in each section of Niyang River

图中小提琴图样宽度表示数据密度,宽度越大表示该生态位宽度内细菌数量越多,图形的尾部代表细菌生态位宽度的最高点及最低点

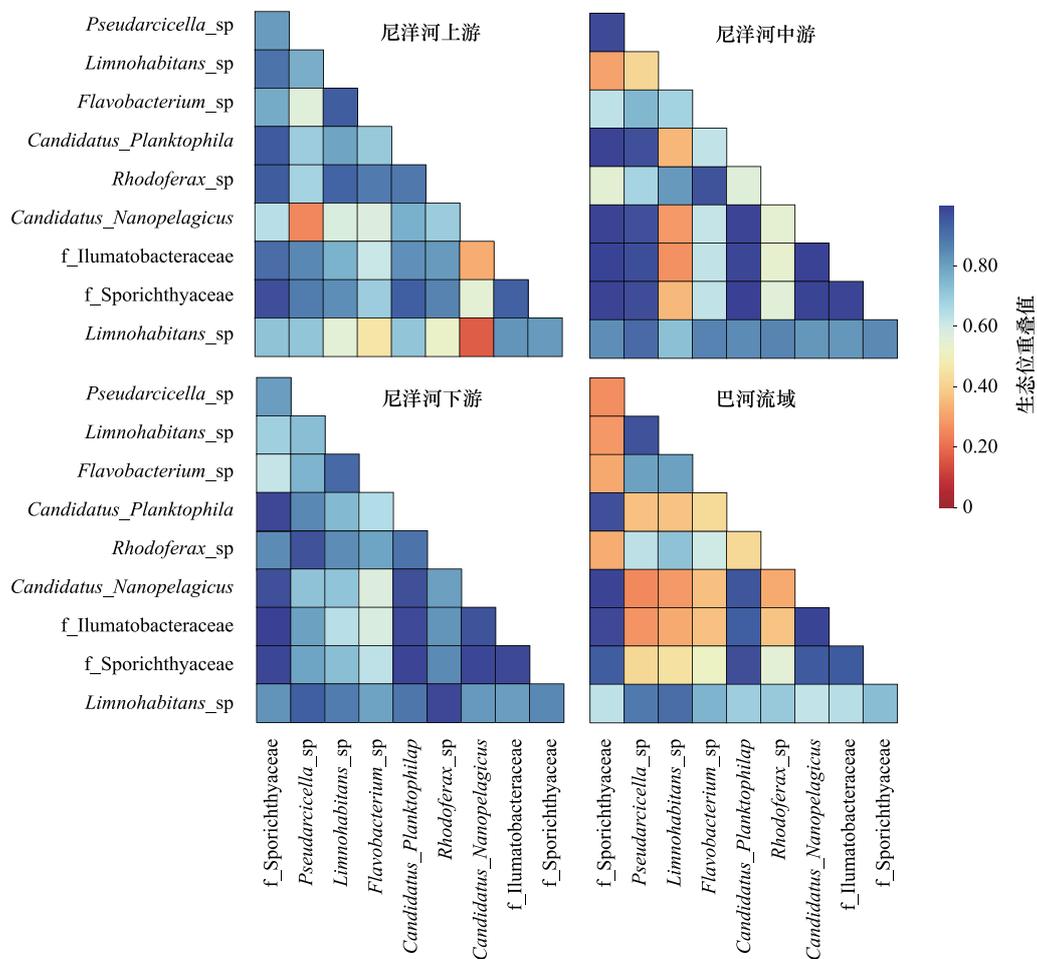


图7 尼洋河细菌优势种种间竞争程度

Fig.7 Degree of competition among dominant species of bacteria in Niyang River

图中两个优势种的生态位重叠值越高颜色越接近于深蓝色,生态位重叠值越低颜色越接近于红色

论一致。丰水期河流径流量大,河道及海拔落差等因素导致河流流速大,细菌群落迁移能力较强^[23, 49]。这可能是沿水流方向尼洋河细菌群落构建与随机过程相关性逐渐降低,但总体上仍呈现由随机过程主导的主要原因。同整个河流相比,尼洋河上游的细菌群落的构建更多与随机性因素相关。这可能是由于尼洋河上游样点间海拔落差变化明显高于其他区域,且为单河道,河水流动性强,细菌群落较强的迁移能力等因造成^[23]。巴河区段的细菌群落迁移能力在整个流域中最低,但该区域细菌群落构建与随机因素相关性仅次于尼洋河上游,其原因可能是由于在巴河区段存在水电站,且有一巨大冰川堰塞湖,二者的蓄水作用使得该处水位较深,加之河道逐渐变宽,水流速度减缓,一定程度上降低了细菌群落的迁移能力^[49, 50]。尼洋河下游表现出较强的种群迁移率,随机性过程占比最低,可能是由于研究时间处于丰水期,河流整体径流量较大,使得细菌群落扩散能力增强,但在尼洋河下游存在大型湿地,湿地对水体中的营养物质的滤过作用在一定情况下增强了确定性过程对尼洋河下游细菌群落构建的影响^[51]。

尼洋河各区段水体细菌群落结构差异明显,PCOA 分析结果可以将各流域明显区分开,但是分属于巴河区段的 BH2、BH3 样点与巴河区段其他样点水体细菌群落结构差异较大。BH3 位于支流朱拉曲以及朱拉曲与巴河交汇处,支流与干流由于存在环境差异以及输入到水体中的各种微生物源、物质的差异,水环境受到影响,直接或间接影响到细菌群落结构组成。

4 结论

本研究探讨了典型高山河流尼洋河水体细菌多样性及群落结构。结果显示,尼洋河水体细菌资源丰富,变形菌门、放线菌门、拟杆菌门、蓝藻、浮霉菌门为尼洋河水体细菌主要门类,变形菌门为尼洋河干流丰度最高门类,放线菌门为支流巴河区段丰度最高的门类。尼洋河优势种多为未知种,分别为 *Sporichthyaceae*_sp.、*Pseudarcicella*_sp.、*Limnohabitans*_sp.、*Flavobacterium*_sp.、*Candidatus*_Planktophilia、*Rhodoferrax*_sp.、*Candidatus*_Nanopelagicus *f*-*Ilumatobacteraceae*、*hgcl*_sp.、*Limnohabitans*_sp.。尼洋河水体细菌群落的构建由随机性过程主导,总体来说细菌丰富度差异和物种替换对细菌菌群差异的贡献的相同,但不同分段的菌群差异主要与物种替换相关。巴松措流域水体有富营养化趋势,应加强水质监管。

参考文献(References):

- [1] Kim H, Yeh P J, Oki T, Kanae S. Role of rivers in the seasonal variations of terrestrial water storage over global basins. *Geophysical Research Letters*, 2009, 36(17): L17402;1-L17402;5
- [2] 刘昌明, 刘晓燕. 河流健康理论初探. *地理学报*. 2008, (7): 683-92.
- [3] 罗建桦, 陶晔, 邢鹏, 吴庆龙. 湖泊微生物宏基因组学研究进展. *湖泊科学*, 2020, 32(1): 271-280.
- [4] Chen W D, Ren K X, Isabwe A, Chen H H, Liu M, Yang J. Stochastic processes shape microeukaryotic community assembly in a subtropical river across wet and dry seasons. *Microbiome*, 2019, 7(1): 138.
- [5] Zhang Q Q, Jian S L, Li K M, Wu Z B, Guan H T, Hao J W, Wang S Y, Lin Y Y, Wang G J, Li A H. Community structure of bacterioplankton and its relationship with environmental factors in the upper reaches of the Heihe River in Qinghai Plateau. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(2): 1210-1221.
- [6] 璩伟卿, 张博美, 黄雪, 任泽, 高红凯. 基于 16S rRNA 测序技术的青藏高原河流细菌群落多样性. *环境科学*, 2023, 44(1): 262-271.
- [7] 杨欣兰, 潘瑛子, 巴桑. 巴松措原生动植物群落结构季节及垂直分布. *生态学报*, 2022, 42(8): 3216-3227.
- [8] 刘昌胜, 屈兴乐, 任毅华, 孙凯歌, 方江平, 郑都, 向军, 罗大庆. 西藏雅尼国家湿地公园气候特征. *生态学杂志*, 2024, 43(6): 1756-1762.
- [9] 张涛, 蔡五田, 李颖智, 张智印, 耿婷婷, 边超, 赵森, 蔡月梅. 尼洋河流域水化学特征及其控制因素. *环境科学*, 2017, 38(11): 4537-4545.
- [10] 王俊伟, 李伟, 陈瑾芳, 田忠琼, 拉琼. 西藏尼洋河干流河岸带维管植物区系特征. *干旱区资源与环境*, 2023, 37(4): 137-145.
- [11] 张浔浔, 杨斌, 吴淑莹, 肖志强, 文浪, 段阳海, 孙建. 尼洋河流域植被特征时空变化及其对水热的响应. *草地学报*, 2021, 29(11): 2566-2576.
- [12] 李芳. 西藏尼洋河流域水生生物研究及水电工程对其影响的预测评价[D]. 西安: 西北大学, 2009.
- [13] 李朝霞, 牛文娟. 水电梯级开发对生态环境影响评价模型与应用. *水力发电学报*, 2009, 28(2): 35-40, 34.
- [14] 张仪辉, 梁康, 刘昌明, 吕锦心, 白鹏. 尼洋河流域极端气候时空分布特征及其可能成因. *地理研究*. 2022, 41(10): 2808-2820.
- [15] 刘海平, 叶少文, 杨雪峰, 张良松, 张惠娟, 范丽卿, 李钟杰. 西藏尼洋河水生生物群落时空动态及与环境因子关系: 4. 浮游动物. *湖泊科学*, 2016, 28(2): 370-378.
- [16] 刘晓丹, 黄毅, 王永花, 汪贝贝, 吴兵, 陆光华. 西藏尼洋河沉积物中微生物群落结构特征分析. *环境科学*, 2020, 41(7): 3249-3256.
- [17] 王建群, 陈红红, 洛珠玛. 藏东南尼洋河流域降水径流量平衡问题. *河海大学学报(自然科学版)*, 2015, 43(4): 283-287.
- [18] Zhang M F, Ren Q S, Wei X H, Wang J S, Yang X L, Jiang Z S. Climate change, glacier melting and streamflow in the Niyang River Basin, Southeast Tibet, China. *Ecohydrology*, 2011, 4(2): 288-298
- [19] 闫琦. 青藏高原湖泊微生物群落特征与构建机制[D]. 兰州: 兰州大学, 2023.
- [20] Wu J, Zhao Z Q, Meng J L, Zhou T. Analysis on water quality of the Tibetan Plateau based on the major ions and trace elements in the Niyang river basin. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2020, 18(2): 3729-3740.
- [21] 梁万栋, 王小姣, 高志康, 喻武, 周炼清, 万丹. 西藏尼洋河流域河谷地带土壤可蚀性 K 值空间分布特征. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2023, 51(12): 101-110.
- [22] 郝守宁, 董飞, 刘晓波, 郭永刚, 苏立彬. 西藏尼洋河流域土地景观格局演变的生态风险分析. *水土保持研究*, 2023, 30(2): 378-383, 430.
- [23] 赵珂梓. 近五十年尼洋河河道形态变化及其对环境变化的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2021.
- [24] 陈亚东, 任洸, 徐跑, 凡迎春, 徐东坡. 昆承湖优势种鱼类时空-营养生态位. *生态学报*, 2023, 43(4): 1655-1663.

- [25] 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. 中国环境科学, 2023, 43(4): 2028-2038.
- [26] Liu J X, Su J H, Zhang M T, Luo Z M, Li X Q, Chai B F. Bacterial community spacing is mainly shaped by unique species in the subalpine natural lakes of China. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 669131.
- [27] Burns A R, Stephens W Z, Stagaman K, Wong S, Rawls J F, Guillemin K, Bohannan B J. 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.
- [28] Wathne J A, Haug T, Lydersen C. Prey preference and niche overlap of ringed seals *Phoca hispida* and harp seals *P. groenlandica* in the Barents Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 194: 233-239.
- [29] 林海, 蔡怡清, 李冰, 董颖博, 李阳. 北京市妫水河底泥微生物群落结构特征. 生态学报, 2019, 39(20): 7592-7601.
- [30] Shade A, Read J S, Youngblut N D, Fierer N, Knight R, Kratz T K, Lottig N R, Roden E E, Stanley E H, Stombaugh J, Whitaker R J, Wu C H, McMahon K D. Lake microbial communities are resilient after a whole-ecosystem disturbance. *The ISME Journal*, 2012, 6(12): 2153-2167.
- [31] Zhou Z C, Tran P Q, Kieft K, Anantharaman K. Genome diversification in globally distributed novel marine Proteobacteria is linked to environmental adaptation. *The ISME Journal*, 2020, 14(8): 2060-2077.
- [32] Jeffrey W H, Pledger R J, Aas P, Hager S, Coffin R B, Von Haven R, Mitchell D L. Diel and depth profiles of DNA photodamage in bacterioplankton exposed to ambient solar ultraviolet radiation. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 137: 283-291.
- [33] Warnecke F, Sommaruga R, Sekar R, Hofer J S, Pernthaler J. Abundances, identity, and growth state of Actinobacteria in mountain lakes of different UV transparency. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(9): 5551-5559.
- [34] 周迪, 王东旭, 欧美香, 格桑曲珍, 德吉, 刘琳, 郭小芳. 巴松错水体细菌群落组成及其分子生态网络特征. 水生生物学报. 水生生物学报, 2024, 48(12): 2055-2068.
- [35] 燕炳成, 崔戈, 孙胜浩, 王沛芳, 王超, 吴程, 陈娟. 金沙江丰富类和稀有类浮游真核微生物的分布特征与影响因素. 环境科学, 2023, 44(7): 3864-3871.
- [36] Cruaud P, Vigneron A, Fradette M S, Dorea C C, Culley A I, Rodriguez M J, Charette S J. Annual bacterial community cycle in a seasonally ice-covered river reflects environmental and climatic conditions. *Limnology and Oceanography*, 2020, 65(S1): S21-S37.
- [37] Hahn M W, Moore E R, Höfle M G. Bacterial filament formation, a defense mechanism against flagellate grazing, is growth rate controlled in bacteria of different Phyla. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(1): 25-35.
- [38] Liu J W, Fu B B, Yang H M, Zhao M X, He B Y, Zhang X H. Phylogenetic shifts of bacterioplankton community composition along the Pearl Estuary: the potential impact of hypoxia and nutrients. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 64.
- [39] Kämpfer P, Rosselló-Mora R, Falsen E, Busse H J, Tindall B J. *Cohnella thermotolerans* gen. nov., sp. nov., and classification of 'Paenibacillus hongkongensis' as *Cohnella hongkongensis* sp. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2006, 56(Pt 4): 781-786.
- [40] Simek K, Kasalický V, Zapomělová E, Hornák K. Alga-derived substrates select for distinct Betaproteobacterial lineages and contribute to niche separation in Limnohabitans strains. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(20): 7307-7315.
- [41] Chai X L, Wu B R, Xu Z S, Yang N, Song L Y, Mai J J, Chen Y, Dai X H. Ecosystem activation system (EAS) technology for remediation of eutrophic freshwater. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 4818.
- [42] 丁宁, 杨莹莹, 仇志峰, 宋志文. 棘洪滩水库春季细菌多样性及影响因素. 环境污染与防治, 2022, 44(9): 1216-1221.
- [43] 胡海洋. Y 河微生物群落结构特征变化的影响研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2023.
- [44] Matsumoto A, Kasai H, Matsuo Y, Shizuri Y, Ichikawa N, Fujita N, Ōmura S, Takahashi Y. *Ilumatobacter nonamiense* sp. nov. and *Ilumatobacter coccineum* sp. nov., isolated from seashore sand. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2013, 63(Pt 9): 3404-3408.
- [45] Matsumoto A, Kasai H, Matsuo Y, Omura S, Shizuri Y, Takahashi Y. *Ilumatobacter fluminis* gen. nov., sp. nov., a novel actinobacterium isolated from the sediment of an estuary. *The Journal of General and Applied Microbiology*, 2009, 55(3): 201-205.
- [46] 何媛秋, 龙丽娟, 田新朋. 酸微菌纲(Acidimicrobiia)的研究概况. 微生物学通报, 2020, 47(6): 1945-1957.
- [47] 李亚莉, 杨正健, 许允, 马骏, 田盼. 清江上游利川段浮游细菌群落结构特征及其影响因素. 生态学杂志, 2020, 39(11): 3756-3765.
- [48] Zhao X H, Xie E. Reclaimed water influences bacterioplankton and bacteriobenthos communities differently in river networks. *Water Research*, 2023, 243: 120389.
- [49] 张利平, 吕慧, 唐佳玲, 王贵春, 吕斌. 淡水生态系统细菌群落多样性和结构研究进展. 湖北农业科学, 2024, 63(9): 73-77.
- [50] 朱彬, 魏玉峰, 符文熹. 老虎嘴水电站右坝肩边坡稳定性研究. 地质灾害与环境保护, 2017, 28(1): 49-53.
- [51] Hu S J, Niu Z G, Chen Y F, Li L F, Zhang H Y. Global wetlands: Potential distribution, wetland loss, and status. *Science of the Total Environment*, 2017, 586: 319-327.