### DOI: 10.20103/j.stxb.202411052713

张家豪,吕鹏刚,苏学敏,周雄冬,徐梦珍.东江水源工程细菌群落分布特征及其构建机制.生态学报,2025,45(11):5595-5606. Zhang J H, Lü P G, Su X M, Zhou X D, Xu M Z.Distribution characteristics and assembly mechanisms of bacterial communities in East River Water Source Project.Acta Ecologica Sinica,2025,45(11):5595-5606.

# 东江水源工程细菌群落分布特征及其构建机制

张家豪<sup>1,2</sup>,吕鹏刚<sup>3</sup>,苏学敏<sup>3</sup>,周雄冬<sup>4</sup>,徐梦珍<sup>2,\*</sup>

1 重庆交通大学国家内河航道整治工程技术研究中心,重庆 400074

2 清华大学水利系水圈科学与水利工程全国重点实验室,北京 100084

3 深圳市东江水源工程管理处, 深圳 518036

4 中国科学院水生生物研究所,武汉 430072

摘要:调水工程在优化水资源配置的同时,也逐渐发展成为人工水生生态系统,其内部生物群落结构与构建机制多呈现与天然 河流不同的特征。以深圳市战略性跨流域调水工程东江水源工程为研究对象,选择细菌为指示物种,通过微生物采样和高通量 测序技术,研究调水工程中细菌群落的沿程变化特征及构建机制。这不仅关乎工程供水的水质安全,也具有重要生态学意义。 研究发现,自工程取水口至末端,细菌多样性整体呈现先降后升的趋势,且在工程泵站处多样性趋势发生显著转变,表明细菌群 落的变化与工程泵站运行密切相关。将工程以泵站为界分为四段,各段间细菌群落结构差异显著,且由条件稀有菌主导。由于 工程内部环境相对稳定,各分段细菌表型相似,仅好氧、兼性厌氧和革兰氏阴性菌存在显著差异,其中好氧型细菌在整个工程中 占据主导地位。基于零模型解析细菌群落构建机制发现,其主要由随机性过程控制,且主要表现为均匀扩散作用,扩散限制作 用仅在工程末端出现;确定性过程仅表现为异质选择作用,且沿程逐渐减弱。这表明由调水引起的细菌输运扩散在工程细菌群 落构建中扮演着关键角色。随机森林模型同样显示,环境因子对模型的解释力有限,仅沼蛤密度与硫酸盐浓度对细菌多样性作 用显著,表明由环境筛选导致的确定性过程较弱。研究有助于理解调水工程中人工生态系统的演变与适应机制,为调水工程水 质安全管理提供基础支撑。

关键词:细菌;调水工程;高通量测序;群落构建

## Distribution characteristics and assembly mechanisms of bacterial communities in East River Water Source Project

ZHANG Jiahao<sup>1,2</sup>, LÜ Penggang<sup>3</sup>, SU Xuemin<sup>3</sup>, ZHOU Xiongdong<sup>4</sup>, XU Mengzhen<sup>2,\*</sup>

1 National Inland Waterway Regulation Engineering Research Center, Chongqing Jiaotong University, Chongqing 400074, China

2 State Key Laboratory of Hydroscience and Engineering, Department of Hydraulic Engineering, Tsinghua University, Beijing 100084, China

3 Shenzhen East River Water Source Project Administration, Shenzhen 518036, China

4 Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China

**Abstract**: Water transfer projects, while optimizing water resource allocation, have gradually developed into artificial ecosystems after long-term operation. The structures and assembly mechanisms of biological communities in such artificial ecosystems often exhibit characteristics that differ from those in natural river systems. This study focused on the East River Water Source Project, a strategic inter-basin water transfer project in Shenzhen, using bacteria as indicator species. Through bacterial sampling and high-throughput sequencing, the study investigated the variation patterns and assembly mechanisms of bacterial communities along the project. The findings are crucial not only for the water quality safety of the project's water

收稿日期:2024-11-05; 网络出版日期:2025-04-07

基金项目:国家重点研发计划项目(2021YFC3200905);深圳市水务局项目(HS421016)

<sup>\*</sup>通讯作者 Corresponding author.E-mail: mzxu@ tsinghua.edu.cn

supply but also for understanding its ecological implications. The study found that bacterial diversity initially decreased and then increased from the intake to the endpoint of the project. Significant shifts in diversity occurred at the pump stations, indicating that the changes in bacterial communities were related to the operation of the pump stations. Dividing the entire project into four sections based on the location of these pump stations, significant differences in bacterial community structures were observed among sections. The community differences were primarily dominated by conditionally rare taxa. Given the relatively stable internal environment of the project, the bacterial phenotypes across the sections were similar. Only aerobic, facultative anaerobic, and Gram-negative bacteria showed significant differences among the four sections, with aerobic bacteria being the dominant group throughout the project. Based on null model analysis of bacterial community assembly mechanisms, it was found that the bacterial community assembly was mainly governed by stochastic processes in the project. In stochastic processes, homogeneous dispersal was predominant, and dispersal limitation was observed only at the end of the project. Deterministic processes were only driven by heterogeneous selection, which gradually weakened along the project. This suggests that bacterial transport and dispersion caused by water transfer play a key role in the assembly of bacterial communities within the project. The random forest model analyzing the relationship between environmental factors and bacterial diversity also indicated that environmental factors had limited explanatory power in the model. Only golden mussel density and sulfate concentration have a significant impact on bacterial diversity. This suggested that the deterministic processes caused by environmental selection were weak. This study provides valuable insights into the evolution and adaptive mechanisms of artificial ecosystems in water transfer projects. It also offers a foundation for improving the management of water quality within such projects, highlighting the importance of considering microbial community dynamics in future ecological assessments.

Key Words: bacteria; water transfer project; high-throughput sequencing; community assembly

跨流域调水工程通过连接水资源丰富的地区与缺水地区,实现区域间的水资源优化配置,有效缓解了水 资源分布不均问题。据不完全统计,全球已建成大型调水工程 350 余项<sup>[1]</sup>。20 世纪 80 年代以来,我国开始 大规模建设跨流域调水工程,目前已建、在建或拟建大型调水工程超过 130 项<sup>[2]</sup>。这些新兴的人工生态系统 为生物定植和扩散提供了独特的栖息地<sup>[3-4]</sup>。伴随我国国家水网的部署,调水工程所构建的"人工河流"在 水生生态系统中的作用日益凸显。与天然河流相比,调水工程运行调度场景相对稳定、干扰可控,是研究大型 生态系统中生物群落构建与演替的理想场所。

细菌作为调水工程中生物群落的重要组分,能够迅速响应环境变化,常被用作水生态系统的指示物种。 同时,细菌直接参与有机物降解<sup>[5]</sup>、氮磷循环<sup>[6]</sup>等重要生态过程,对维持水生态系统的稳定和健康至关重要。 在天然河流中,环境理化性质变化复杂,细菌群落受到季节<sup>[7]</sup>、水流交汇<sup>[8]</sup>、水质<sup>[9]</sup>等多种因素的影响,导致 其组成结构和功能发生变化。而在调水工程中,环境受人为工程干预影响较大,系统所受扰动多数可控,导致 细菌群落的组成和功能往往由调度活动主导,呈现出不同于天然河流的变化特征及更复杂的相互作用<sup>[10]</sup>。

近年来,随着生态位理论和中性理论的广泛应用<sup>[11]</sup>,研究者利用一系列定量分析方法,包括中性模型<sup>[12]</sup>、基于随机模型的标准化随机性比率<sup>[13]</sup>和最近类群指数<sup>[14—16]</sup>等,进一步解析了调水工程中的细菌群落构建过程。研究发现,不同调水工程因运行调度特点的差异,其驱动细菌群落构建的机制也有所不同。在南水北调中线工程中,由于跨越显著的环境梯度,从南到北物种的生态位空间差异明显,确定性过程通过筛选适应特定环境条件的物种,影响群落组成<sup>[17]</sup>;而东线工程因人为干扰更强且环境梯度不明显,随机性过程通过扩散效应或外源输入,成为塑造群落结构的主导力量<sup>[18]</sup>。在长距离调水活动中,局部环境的动态变化也会导致确定性和随机性过程对细菌群落的贡献发生调整<sup>[19]</sup>。然而,现有研究多聚焦于以明渠输水为主的南水北调等超大型调水工程<sup>[20-21]</sup>,对于隧洞式调水工程内部的群落构建机制尚缺乏深入认识。隧洞式调水工程由于其环境封闭性及局部点状干扰(如泵站)的独特性,可能进一步影响细菌群落的沿程变化及构建机制。因

此,亟需进一步研究调水工程中确定性和随机性过程的相对贡献及其与运行调度和环境因子的复杂交互作 用,以明确人工生态系统中细菌群落的构建机制,也能为工程水质管理提供科学依据。

本文以深圳市战略性跨流域调水工程东江水源工程为对象,通过微生物采样和高通量测序技术,分析典型调水工程中细菌群落的变化规律和主要驱动因素,揭示调水工程中细菌群落的构建机制,为工程水质安全和生态安全提供科学支撑。

### 1 研究区域与研究方法

### 1.1 研究区域概况

深圳东江水源工程(图1),线路总长约136km,其中输水主干线全长106km,年供水规模7.2亿m<sup>3</sup>,设计 取水流量26m<sup>3</sup>/s,后续扩容至30m<sup>3</sup>/s。工程自东江中游惠州河段取水,由东江泵站提升,经有压管道、箱涵 等输水,于马安镇与西枝江泵站抽提的西枝江水源交汇,随后由压力箱涵、无压隧洞等输水建筑等输送至深 圳。沿程设有四个主要泵站,其中东江泵站与西枝江泵站为引水提升泵站;水湖泵站与獭湖泵站为加压泵站, 无外界水源引入。本研究沿工程干线设置27个断面进行细菌采样,覆盖从工程取水口至末端的各个区域,包 括前池、隧洞、渡槽和有压建筑等多种结构类型。采样按照由下游至上游的顺序进行,在各断面的输水通道侧 壁及底部采集沉积物样品,每个断面重复三次,样品收集后在12小时内4℃冷藏运输回实验室,并在-20℃条 件下保存直至全部采样结束,随后进行 DNA 提取与测序分析。同时,根据国家标准(HJ 84—2016)对断面水 样进行了水质检测。鉴于东江水源工程中沼蛤(*Limnoperna fortunei*)污损问题严重,本研究还同步收集了各断



图1 研究区域及采样点分布

#### Fig.1 Study area and the sampling sites location

T:隧洞 Tunnel;F:前池 Forepay;P:有压输水建筑 Pressurized water conveyance structure;A:渡槽 Aqueduct

面的沼蛤附着密度数据。

1.2 细菌测序分析

使用 Fast DNA spin Kit for soil(MP Biomedicals, Solon, OH, USA)试剂盒提取样品 DNA,并通过 1.0%琼 脂糖凝胶电泳和 NanoDrop ND-2000 分光光度计(Thermo Scientific Inc., Waltham, MA, USA)检测 DNA 的产 量与提取质量。以提取的 DNA 为模板,采用通用引物对 338F/806R<sup>[22]</sup>对细菌 16S rRNA 基因 V3—V4 高变区 进行扩增(ABI GeneAmp 9700 型扩增仪)。PCR 反应体系总体积 20  $\mu$ L,包括 5 × 反应缓冲液(4  $\mu$ L)、dNTPs (2.5 mmol/L 4  $\mu$ L)、正反引物(5  $\mu$ mol/L 0.8  $\mu$ L)、模板 DNA(1  $\mu$ L)和 Pfu DNA 聚合酶(0.4  $\mu$ L),余量用超纯 水补足。PCR 条件设置为:95 ℃预热 3 min;扩增 27 个周期,每个周期 95 ℃变性 30 s,55 ℃退火 30 s,72 ℃延 伸 45 s;最后再 72 ℃延伸 10 min。所得产物在上海美吉公司的 Illumina MiSeq 平台(Illumina, San Diego, CA, USA)上进行高通量测序,得到双端序列用于后续分析。

通过 FLASH(v. 1.2.7)合并正向和反向双端序列,生成原始 FASTQ 文件<sup>[23]</sup>,然后利用 QIIME(v. 1.9.0)进行分析<sup>[24]</sup>。使用 fastp(v.0.20.0)对 FASTQ 文件进行质量筛选<sup>[25]</sup>,剔除短于 300 bp 或质量小于 20 的序列。 筛选后的序列根据 SILVA(http://www.arb-silva.de)进行对齐<sup>[26]</sup>,然后使用 UPARSE(v. 7.1)按 97%的序列相 似度阈值聚类为可操作分类单元(Operational taxonomic units, OTUs)<sup>[27]</sup>,在细菌 16S RNA 数据库 Silva (Release138 http://www.arb-silva.de)进行细菌的序列注释比对。按 OTUs 在不同样本中出现的频率和丰度 将注释好的数据分为稀有类群(Rare taxa, RT)、丰富类群(Abundant taxa, AT)、中等类群(Moderate taxa, MT)、 条件丰富类群(Conditional abundant taxa, CAT)、条件稀有类群(Conditional rare taxa, CRT)和条件稀有或丰富 类群(Conditional abundant or rare taxa, CART)<sup>[28]</sup>。

同时,利用 BugBase 确定细菌的高级表型<sup>[29]</sup>,包括革兰氏阳性(Gram positive)、革兰氏阴性(Gram negative)、形成生物膜(biofilm forming)、致病菌(pathogenic)、包含移动元件(mobile element containing)、好氧(aerobic)、厌氧(anaerobic)、兼性厌氧(facultatively anaerobic)、氧化胁迫耐受(oxidative stress tolerant),分析九种细菌表型在不同样点中的占比。

1.3 数据处理

采用 R 软件对测序获得数据进行分析(图 2),利用 ggplot2 包对数据进行可视化。

### 1.3.1 α 多样性计算

基于高通量测序数据,计算多个  $\alpha$ -多样性指数: Chao 1 指数( $S_{chao}$ ),估计可能未被发现的分类单元数 量,反映群落丰富度; Shannon 指数(H'),评估生物多 样性,值越大说明多样性越高;Pielou 指数(J'):评估物 种分布均匀性,取值范围 0—1,1 表示物种分布极其均 匀,0 表示分布极不均匀;和系统发育多样性(PD),计 算细菌的谱系多样性,值越大,从系统发育角度看多样 性越高。

### 1.3.2 排序分析与群落结构差异比较

为比较不同细菌群落之间的差异,本研究使用 Bray-Curtis 距离计算不同样点细菌群落间的群落距离, 并基于该距离利用非度量多维标度(Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS)方法对各群落数据进 行非约束性排序分析。聚类效果通过胁强系数(Stress) 进行评估:当Stress<0.2时,排序结果有解释意义;Stress





βNTI:最近类群指数 Beta-nearest taxon index; RC: Raup-Crik 指数

<0.1 时,排序结果较好; Stress < 0.05 时,排序结果有很好的代表性。并采用基于置换的多元方差分析 (Permutational Multivariate Analysis of Variance, perMANOVA)比较组间差异。

1.3.3 沿程群落特征分析

为分析细菌群落特征沿程变化规律,采用非参数化 Kruskal-Wallis 方法对沿程各分段的细菌群落特征进行差异检验。同时利用线性回归模型和局部加权回归(Locally weighted smoothing, Lowess)分析沿程变化中的线性和非线性趋势。同时利用 *R*<sup>2</sup>来衡量模型解释因变量变异的比例,评估模型拟合优度。

### 1.3.4 群落构建机制分析

根据 Stegen 等提出的计算框架,定量分析群落的构建机制<sup>[14-16]</sup>。比较群落间的平均最近类群距离 (Beta-mean nearest taxa distance,βMNTD)与随机生成的零模型构建群落的βMNTD,得到最近类群指数(Beta-nearest taxon index,βNTI),判断群落构建是否受确定性过程主导。若 βNTI>2,表明系统发育周转超过预期,受到确定性过程中的异质选择作用;若 βNTI<-2,则表明系统发育周转低于预期,受到确定性过程中的同质 选择作用。而对于-2 ≤ βNTI ≤ 2 的情况,则通过比较群落间的 Bray-Curtis 距离与零模型构建群落的 Bray-Curtis 距离,得到 Raup-Crick 指数(RC),判断群落是否受随机性过程主导。若 RC>0.95,说明存在超过预期的 周转,认为受扩散限制作用;若 RC<-0.95,说明存在低于预期的周转,说明受均匀扩散作用。若不属于以上情 况,则可能意味着群落构建不受单一过程主导,而是漂变、多样化、弱选择、弱扩散等多种因素的共同作用 结果。

### 1.3.5 环境因素影响分析

为识别影响工程中细菌群落多样性的关键环境因素及其影响模式,使用 randomForest 包构建随机森林回 归模型,通过均方误差增量(Incremental mean squared error, IncMSE)评估环境因素对细菌群落多样性指数的 贡献,并使用 rfPermute 包检验环境因素的显著性,以确定关键环境因素。此外,使用 pdp 包进行偏依赖图分 析,解释关键环境因素在连续梯度上对细菌群落多样性的影响模式。

### 2 结果与分析

### 2.1 沿程细菌组成

高通量测序共检测出 1779887 条序列,平均长度 419.5 bp,涵盖 32 门、75 纲、179 目、260 科、454 属、750 种,主要由变形菌门(Proteobacteria,相对丰度 27.4%—94.9%,下同)、绿弯菌门(Chloroflexi,0.1%—34.0%)、放线菌门(Actinobacteriota,1.0%—19.8%)、拟杆菌门(Bacteroidota,0.4%—43.0%)、厚壁菌门(Firmicutes,0.2%—21.5%)、硝化螺旋菌门(Nitrospirota,0.1%—24.8%)、酸杆菌门(Actidobacteriota,0.1%—11.4%)、蓝藻门(Cyanobacteriota,0.1%—5.0%)、髌骨菌门(Patescibacteria,0—3.3%)及粘细菌门(Myxococcota,0.0%—2.9%)等组成(图 3)。变形菌门在所有样本中普遍存在,且在所有采样点中的相对丰度最高,是最主要的细菌类群。各主要菌门的相对丰度沿程变化并未表现出明显的线性趋势。具体而言,除厚壁菌门和蓝藻门的线性拟合结果外(*R*<sup>2</sup> 值分别为 0.14 和 0.03),其他菌门的线性拟合 *R*<sup>2</sup> 值均小于或等于 0.01,表明其相对丰度沿程变化无显著的线性趋势。为研究其非线性趋势,进一步利用 Lowess 回归模型分析了各菌门的沿程变化(图 3)。所有菌门中 Lowess 拟合效果均优于线性拟合。对于变化幅度较大的菌门,其拟合曲线均呈现波动形式,如变形菌门呈现先降后升再降的趋势,而绿弯菌门则呈现先升后降再升的趋势。

如图 4 所示,工程内部各样点细菌的多样性指数整体呈现两端高、中间低趋势,表明工程进水端和出水端 细菌群落多样性更高,物种分布也更均匀。其中,Chao 1 指数 499.02—787.00,Shannon 指数 2.23—5.43, Pielou 指数 0.36—0.84,PD 指数 22.59—35.47。相较于其他三个指数,PD 指数的波动较小,这表明虽然各采 样点的物种组成变化导致多样性发生改变,但遗传多样性仍旧接近。各指数线性拟合 *R*<sup>2</sup> 值分别为;Chao 1; 0.06,Shannon: *R*<sup>2</sup><0.01,Pielou: *R*<sup>2</sup><0.01,PD: *R*<sup>2</sup>=0.24,表明各 α-多样性指数与相对丰度类似,并未呈现显著 的沿程单调变化趋势。



Fig.3 Bacterial composition at each sampling sites and changes along the project

进一步利用 Lowess 回归模型进行分析(图 4),结果显示各多样性指数拟合曲线均呈波动形式,且变化趋势基本一致,大致呈现出先下降后上升的单谷模式。拟合曲线最小值分别位于 35.9 km(*S<sub>chao</sub>*)、37.8 km(*H'*)、 37.8 km(*J'*)和 31.1 km(*PD*)处,与永湖泵站(F03)位置接近。同时,PD 指数在 14.2 km 处出现极值,与西枝 江泵站(F02)位置接近,表明细菌群落的变化可能与工程泵站运行有关。因此,本研究以泵站为界,将整个工 程划分为四个区段进行详细分析,旨在探究工程各段细菌群落的变化特征及泵站等影响因素的作用。



#### 图4 举了010小十的0-岁件任相相支化

### Fig.4 $\alpha$ -diversity calculated based OTU level changes along the project

S<sub>chao</sub>: Chao1 指数; H': Shannon 指数; J': Pielou 指数; PD: 系统发育多样性指数; 罗马数字表示工程分段编号; 虚线指示泵站位置; 阴影表示 回归模型 95%的置信区间

### 2.2 沿程细菌群落结构变化

基于属水平分类数据,对4个不同工程分段的细菌群落结构进行了 NMDS 分析(图 5),结果显示各分段间的细菌群落结构存在显著差异(perMANOVA: R<sup>2</sup>=0.223, P = 0.009),但同时也存在一定程度的重叠。具体而言,细菌群落在第 I、III、IV 分段间的区分度相对较高,而第 II 分段的细菌群落与其他分段均有重叠。群落结构的变化路径并不是沿工程水流流向单调变化,而是呈现往复模式,第 IV 段群落与第 I 段更为接近。在 NMDS 分析的第一轴和第二轴数值上,四段数值先增加再减小,表明细菌群落在调水过程中逐渐偏离初始状态,最终又趋近于初始状态。





为分析细菌群落结果随调水过程的变化,进一步分析了沿程各样点与工程取水口样点之间的群落距离与 沿工程的地理距离之间的变化规律(图6):各样点与东江取水口样点(T01)差异性先增大,随后减小,最后再 次增大,回归曲线的极值位置和西枝江泵站(F02)及獭湖泵站(F05)位置对应。随着东江取水口水源的输入, 细菌进入工程并开始沿程演变,群落逐渐偏离原始状态,群落间的差异增大。到达西枝江泵站(F02)时,新的 水源输入带来外来细菌和养分,环境变化及水流掺混导致群落间的差异缩小。然而,由于新水源本身的细菌 组成和水质特性与原始水源存在差异,群落并未完全恢复至初始状态,而是形成了一个新的、与原始水源和中 途水源均有所不同的群落结构。在獭湖泵站(F05)的扰动作用下,群落差异再次增大,直至工程末端。 同时,利用细菌分类对群落距离进行分解,以条件丰富(CAT)、条件稀有或丰富(CART)、条件稀有 (CRT)和中等类群(MT)四类菌群数据计算得到的群落距离也呈现与整体相似的沿程变化规律(图6)。稀有 菌群(CRT、CART)的群落距离与总体菌群计算出的群落距离接近,而根据非稀有菌群(CAT、MT)计算出的群 落距离小于根据其他类群及全部类群计算出的群落距离。这表明尽管在数量上占比有限,稀有菌群是调水工 程中细菌群落沿程不相似性的主要驱动力。



### 图 6 各样点与取水口样点的群落 Bray-curtis 距离与沿工程距离的关系

### Fig.6 Bray-Curtis distances and engineering distances from sampling sites to the water intake

ALL:所有细菌 all bacteria;CAT:条件丰富类群 conditional abundant taxa;CRT:条件稀有类群 conditional rare taxa;CART:条件稀有或丰富类群 conditional abundant or rare taxa;MT:中等类群 moderate taxa;虚线指示泵站位置;阴影表示回归模型 95%的置信区间

### 2.3 沿程细菌表型变化

细菌群落结构的变化伴随其性状和功能的改变。BugBase 细菌表型预测结果显示(图7),除好氧、兼性厌 氧和革兰氏阴性菌在各分段存在显著差异外(P<0.05),其余各细菌表型占比无显著差异。由于工程主要通 过封闭式管线输水,并沿程设有前池、排气口等通气设施,维持了环境的有氧状态。因此,好氧型细菌(29.7± 10.7)%占据主导地位,而厌氧型(2.5±2.3)%和兼性厌氧型(6.2±3.3)%占比则相对较少。同时,革兰氏阴性 菌(46.4±14.2)%较革兰氏阳性菌(6.5±5.0)%占比高。大部分细菌都具备形成生物膜的能力(42.9±14.0)%, 为其提供了一个保护性的环境,可以抵抗物理和化学的干扰。致病菌(12.9±13.6)%在獭湖泵站(56.9%)和 三棵松隧洞(45.4%)两个样点占比较高,其他工程段整体占比较低,对水质影响较小。包含移动元件的细菌 (12.0±12.0)%在獭湖泵站(52.5%)和三棵松隧洞(46.5%)两个样点也相对较高,增加了水质管理的复杂性。 2.4 细菌沿程变化机制

如图 8 所示,遗传发育信号分析显示存在显著的遗传发育信号,表明近缘 OTU 间存在相似的栖息地关 联,因此可利用遗传距离研究群落构建过程。进一步利用 βNTI 和 RC 指数,对沿程各段细菌群落的构建机制 进行定量分析(图 8)。工程各段 βNTI 值范围为-1.55—4.82,均大于-2,表明各段均无同质选择作用;且整体 呈减小趋势,表明异质选择作用逐渐减弱。Raup-Crick 指数范围为-1.00—1.00,表明两种随机性过程在工程 中均存在;但仅第 IV 段中 Raup-Crick 指数超过 0.95 的阈值,呈现扩散限制作用。总体而言,随机性过程对工 程中细菌群落构建起到的作用更强,在各段占比均超过 50%。随机性过程中,以均匀扩散为主,与调水工程 强扩散的特性相符合;而在工程的后段,扩散限制开始显现,这可能与扩散距离的增加有关。确定性过程主要 表现为异质选择,这可能与水体进入工程内部后各环境条件沿程发生改变有关,但随着调水进行,异质选择逐 渐减弱。

### 2.5 工程环境对细菌群落的影响

虽然工程内细菌群落构建主要由随机性过程主导,但由环境筛选导致的确定性过程仍起到一定作用,因此选用随机森林模型对各环境要素对细菌群落多样性的作用进行评估。模型结果表明(图9),工程内生物条件(沼蛤密度)、结构条件(工程距离、结构形式)及水质条件(如硫酸盐浓度、pH等)对细菌群落的 Shannon 指



图 7 各段细菌表型组成

Fig.7 Bacterial phenotypic composition in each segment P 值表示 Kruskal-Wallis 检测显著 6 0.04 1.0 ത് 皮尔逊相关系数 Pearson's r 0.03 0 4 0.5 യഠ 0.02 BNTI RC 2 00 0 0 Q 0.01 -0.5 0 E\$ ð 0 -1.0-2 0.25 0.75 1.00 I Π III IV Π III IV 0 0.50 I 系统发育距离 Phylogenetic distance 分段 Section 分段 Section 各段细菌群落 异质选择 扩散限制 均匀扩散 无主导 构建机制占比 Π Ш IV T

图 8 细菌建群机制分析

Fig.8 Analysis of microbial assembly mechanisms

红色点表示 P<0.05

数具有一定的解释能力(R<sup>2</sup> = 0.18)。IncMSE%分析结果显示, 沼蛤密度(5.8%)和硫酸盐浓度(5.6%)对细菌群落 Shannon 指数的影响显著(P<0.05), 其余各变量影响均不显著。部分依赖图进一步揭示了细菌群落 Shannon 指数对显著影响因素的非线性响应模式(图 9)。结果表明, 随着沼蛤密度和硫酸盐浓度增加,

5603

Shannon 指数呈现下降趋势;但在沼蛤密度较高时 Shannon 指数会随着密度升高而有所下降,硫酸盐浓度较高时 Shannon 指数则在较高水平上保持稳定。



图 9 基于随机森林模型和部分依赖图分析的细菌 α 多样性指数的关键影响因素及其影响模式

Fig.9 Key influences and their patterns of influence on the bacterial  $\alpha$  diversity index based on the random forest model and partial dependency plot analysis

\* P<0.05

### 3 讨论

3.1 工程内部细菌群落构建机制

生态系统中,确定性过程通过竞争排除、生态位分化和环境过滤等机制,筛选适应特定环境条件的物种, 影响其生存和繁衍;随机性过程则强调群落多样性的形成和维持主要受随机事件影响,如随机扩散、随机灭绝 等。东江水源工程与外界接触有限,水质沿程变化稳定,导致环境筛选作用相对减弱。以氧气利用类型为例, 沿程环境变化几乎没有改变细菌的氧气利用偏好组成(图7)。随机扩散和细菌群落间的相互作用在细菌群 落构建中的作用变得更加显著。同样,南水北调东线工程尽管长达1000多公里,但环境梯度相对较小,其内 部细菌群落构建仍然以随机性过程为主<sup>[19,30]</sup>。值得注意的是,东江水源工程的群落构建过程中,确定性过程 同样发挥着作用。随机森林模型分析显示,外界环境因素对细菌群落多样性有一定解释作用(图9)。这表明 在复杂的生态系统中,确定性过程与随机性过程并非完全对立,而是相互交织<sup>[31]</sup>。

3.2 工程运行的影响

调水工程的运行不可避免地对细菌群落产生影响。在水流输送过程中,若无外源输入,细菌群落因随机 消亡和竞争关系而发生偏移,导致多样性降低,同时群落相似性也随着距离取水口的增加逐渐降低,呈现距离 衰减关系(Distance-decay relationship,DDR)<sup>[32-33]</sup>。然而,东江水源工程中,主要菌门的相对丰度(图 3)与细 菌 α 多样性(图 4)均表现出波动性变化;群落相似性虽然整体符合距离衰减关系(Pearson 相关系数:0.274), 但也出现了明显的波动,且波动的峰谷位置与泵站的分布接近。泵站通过引入外界水源和前池开口运行,对 细菌群落的组成产生了显著影响,从而进一步影响了细菌多样性和相似性。例如,变形菌门的相对丰度在西 枝江泵站后出现回升,这可能与西枝江水源中外源变形菌的输入有关。泵站所引发的外界干扰在一定范围内 显著调整了工程内部的群落组成,其影响相比于扩散过程中的群落改变更为强烈,对半封闭系统内的细菌组 成产生了显著的作用<sup>[30,34]</sup>。因此,在调水工程的水质监测和管理工作中,应特别关注各水源汇入点邻近区域 的细菌群落变化,以更好地评估外界干扰对生态系统的潜在影响。

### 3.3 工程环境的影响

尽管细菌群落主要受到随机性过程控制,随机森林模型显示硫酸盐浓度与沼蛤密度对细菌群落也有一定 解释作用。硫酸盐是部分化能合成菌的利用底物,为微生物群落的代谢活动提供了能量来源,因此对细菌多 样性具有一定促进作用<sup>[35]</sup>。同时,东江水源工程自通水以来就发生了沼蛤的高密度附着和生物污损,在工程 前端及部分结构段沼蛤附着密度超过每平方米数万个<sup>[36—37]</sup>,它们也可通过直接滤食、改造环境、共生、死亡腐 败等方式重塑细菌群落<sup>[38]</sup>。沼蛤分泌的抗菌肽对细菌群落会产生筛选效应,能够促进如多核杆菌、气单胞菌 等革兰氏阴性菌的生长<sup>[39]</sup>。因此,在工程前端沼蛤附着密集区的影响下,革兰氏阴性菌成为了工程的优势菌 种。革兰氏阴性菌因其双层膜结构,展现出更强的耐药性和适应性,对抗生素和环境毒素有更高的抵抗 力<sup>[40]</sup>,这可能带来潜在的水质风险。因此,在东江水源工程的运行管理中,应加强对沼蛤附着区域的监测与 治理,以减少其对细菌群落和水质安全的负面影响。

### 4 结论

本文基于高通量测序技术,结合细菌表型分析、Lowess 回归分析、零模型构建等方法,揭示了东江水源工 程细菌群落的沿程变化特征和构建机制,并探讨了跨流域调水工程中的水质及生态风险。研究发现,细菌相 对丰度沿程并未表现出单调线性变化趋势,而 α 多样性指数则呈现出先下降后上升的波动变化形式。Lowess 回归分析有效地捕捉了细菌多样性的非线性变化趋势,其拟合曲线的极值与泵站位置的接近性表明,泵站的 扰动对工程内部细菌群落结构有显著影响。细菌群落距离的沿程变化与 α 多样性指数的变化趋势一致,进 一步证实了泵站对工程内部细菌群落结构的影响。工程内部细菌群落主要由好氧型细菌构成,致病菌的占比 相对较低,但革兰氏阴性菌的大量存在仍暗示了潜在的水质风险。由于工程内部环境相对稳定,且沿程水流 输送作用显著,细菌群落构建主要受随机性过程的主导。在随机性过程中,除了工程末端可能受到扩散限制 的影响外,其余部分主要受均匀扩散的影响,表明细菌的扩散能力是影响工程末端细菌群落结构的重要因素。 同时,工程内的沼蛤污损与硫酸盐浓度对细菌群落也有一定影响。

综上所述,调水工程中需要特别关注取水口水源和泵站开口等对工程内部生物群落的扰动作用。这些因 素不仅影响细菌群落的结构和功能,还可能对水质安全和生态平衡产生长远影响。因此,加强水源汇入点邻 近区域的细菌群落监测和管理,对于评估和减轻外界干扰对生态系统的潜在影响至关重要。

#### 参考文献(References):

- [1] 王光谦, 欧阳琪, 张远东, 魏加华, 任志远. 世界调水工程. 北京: 科学出版社, 2009.
- [2] 张家豪. 沼蛤污损对调水工程水量和水质安全的影响研究[D]. 北京:清华大学, 2024.
- [3] Chester E T, Robson B J. Anthropogenic refuges for freshwater biodiversity: their ecological characteristics and management. Biological Conservation, 2013, 166: 64-75.
- [4] Sousa R, Nogueira J G, Lopes-Lima M, Varandas S, Teixeira A. Water mill canals as habitat for Margaritifera margaritifera: Stable refuge or an ecological trap? Ecological Indicators, 2019, 106: 105469.
- [5] Hayer M, Wymore A S, Hungate B A, Schwartz E, Koch B J, Marks J C. Microbes on decomposing litter in streams: entering on the leaf or colonizing in the water? The ISME Journal, 2022, 16(3): 717-725.
- [6] Wu L, Han C, Zhu G W, Zhong W H. Responses of active ammonia oxidizers and nitrification activity in eutrophic lake sediments to nitrogen and temperature. Applied and Environmental Microbiology, 2019, 85(18): e00258-19.
- [7] Sun H, Pan B Z, He H R, Zhao G N, Hou Y M, Zhu P H. Assembly processes and co-occurrence relationships in the bacterioplankton communities of a large river system. Ecological Indicators, 2021, 126: 107643.
- [8] Hui C Z, Li Y, Liao Z Y, Zhang W L, Zhang H J, Niu L H, Wang L F. Confluences characteristics determine the influence scope of microbial community from confluence hydrodynamic zone on river network. Journal of Hydrology, 2022, 612: 128288.
- [9] Wang L F, Wang Y T, Li Y, Wang L Q, Zhu J X, Zhang W L, Zhang H J, Niu L H, Wu J. Effect of water chemistry on nitrogen transformation, dissolved organic matter composition and microbial community structure in hyporheic zone sediment columns. Environmental Research, 2022, 215: 114246.
- [10] Wang M Y, Liu X Y, Qu L, Wang T T, Zhu L, Feng J F. Untangling microbiota diversity and assembly patterns in the world's longest underground culvert water diversion canal. Environmental Monitoring and Assessment, 2023, 195(8): 981.

- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] Zhou J Z, Ning D L. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology? Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2017, 81 (4): e00002-17.
- [17] Liu Y P, Pan B Z, Zhu X Z, Zhao X H, Sun H, He H R, Jiang W X. Patterns of microbial communities and their relationships with water quality in a large-scale water transfer system. Journal of Environmental Management, 2022, 319: 115678.
- [18] Zhang L, Yin W, Wang C, Zhang A J, Zhang H, Zhang T, Ju F. Untangling microbiota diversity and assembly patterns in the world's largest water diversion canal. Water Research, 2021, 204: 117617.
- [19] Yang N, Hou X, Li Y, Zhang H J, Wang J, Hu X D, Zhang W L. Inter-basin water diversion homogenizes microbial communities mainly through stochastic assembly processes. Environmental Research, 2023, 223: 115473.
- [20] Wei J H, Zhang Q J, Yin Y, Peng K, Wang L C, Cai Y J, Gong Z J. Limited impacts of water diversion on micro-eukaryotic community along the eastern route of China's south-to-north water diversion project. Water Research, 2024, 262: 122109.
- [21] Ren Y M, Fan Q R, Ji G D, Li J J. Habitat-specific regulation of microbiota in long-distance water diversion systems. Water Research, 2025, 270: 122848.
- [22] Gregory Caporaso J, Lauber C L, Walters W A, Berg-Lyons D, Lozupone C A, Turnbaugh P J, Fierer N, Knight R. Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(Suppl 1): 4516-4522.
- [23] Magoč T, Salzberg S L. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. Bioinformatics, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [24] Gregory Caporaso J, Kuczynski J, Stombaugh J, Bittinger K, Bushman F D, Costello E K, Fierer N, Peña A G, Goodrich J K, Gordon J I, Huttley G A, Kelley S T, Knights D, Koenig J E, Ley R E, Lozupone C A, McDonald D, Muegge B D, Pirrung M, Reeder J, Sevinsky J R, Turnbaugh P J, Walters W A, Widmann J, Yatsunenko T, Zaneveld J, Knight R. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. Nature Methods, 2010, 7(5): 335-336.
- [25] Chen S F, Zhou Y Q, Chen Y R, Gu J. Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. Bioinformatics, 2018, 34(17): i884-i890.
- [26] Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, Gerken J, Schweer T, Yarza P, Peplies J, Glöckner F O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. Nucleic Acids Research, 2013, 41(Database issue): D590-D596.
- [27] Edgar R C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. Nature Methods, 2013, 10(10): 996-998.
- [28] Xue Y Y, Chen H H, Yang J R, Liu M, Huang B Q, Yang J. Distinct patterns and processes of abundant and rare eukaryotic plankton communities following a reservoir cyanobacterial bloom. The ISME Journal, 2018, 12(9): 2263-2277.
- [29] Ward T L, Larson J, Meulemans J, Hillmann B M, Lynch J, Sidiropoulos D N, Spear J, Caporaso G, Blekhman R, Knight R, Fink R, Knights D. BugBase predicts organism-level microbiome phenotypes. bioRxiv, 2017.
- [30] Liu H, Han H M, Zhang C Z, Yu X W, Nie W F, Shao Q Y, Yang P, Li X, Yang Y, Cao H. Patterns of bacterial distance decay and community assembly in different land-use types as influenced by tillage management and soil layers. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2023, 266: 115595.
- [31] Dini-Andreote F, Stegen J C, van Elsas 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.
- [32] Soininen J, McDonald R, Hillebrand H. The distance decay of similarity in ecological communities. Ecography, 2007, 30(1): 3-12.
- [33] Morlon H, Chuyong G, Condit R, Hubbell S, Kenfack D, Thomas D, Valencia R, Green J L. A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. Ecology Letters, 2008, 11(9): 904-917.
- [34] Lv J L, Yuan R Q, Wang S Q. Water diversion induces more changes in bacterial and archaeal communities of river sediments than seasonality. Journal of Environmental Management, 2021, 293; 112876.
- [35] Wasmund K. Deciphering community interactions of sulfate-reducing microorganisms in complex microbial communities of marine sediments. mBio, 2023, 14(4): e0051323.
- [36] 徐梦珍. 底栖动物沼蛤对输水通道的入侵及防治试验研究[D]. 北京:清华大学, 2012.
- [37] Zhao N, Xu M Z, Blanckaert K, Qiao C H, Zhou H M, Niu X L. Study of factors influencing the invasion of Golden Mussels (*Limnoperna fortunei*) in water transfer projects. Aquatic Ecosystem Health & Management, 2019, 22(4): 385-395.
- [38] Zhang J H, Xu M Z, Sun L, Reible D, Fu X D. Impact of golden mussel (*Limnoperna fortunei*) colonization on bacterial communities and potential risk to water quality. Ecological Indicators, 2022, 144: 109499.
- [39] 杨晴晴. 菲律宾蛉仔凝集素及其抑制腐败希瓦氏菌机制的研究[D]. 大连: 大连海洋大学, 2018.
- [40] Ruppé É, Woerther P L, Barbier F. Mechanisms of antimicrobial resistance in gram-negative bacilli. Annals of Intensive Care, 2015, 5:21.