

DOI: 10.20103/j.stxb.202502110277

刘丰瑜, 韩雪梅, 杨家顶, 常树佳, 林肖月. 汛期扰动下河流浮游真核微生物群落时序动态及其构建机制. 生态学报, 2025, 45(21): 10809-10821.

Liu F Y, Han X M, Yang J D, Chang S J, Lin X Y. Temporal dynamics and assembly mechanisms of riverine planktonic eukaryotic microbial communities under flood season disturbance. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(21): 10809-10821.

汛期扰动下河流浮游真核微生物群落时序动态及其构建机制

刘丰瑜¹, 韩雪梅^{1,*}, 杨家顶¹, 常树佳¹, 林肖月^{1,2}

1 海南师范大学生命科学学院, 热带岛屿生态学教育部重点实验室, 海南省热带动植物生态学重点实验室, 海口 571158

2 南阳师范学院生命科学学院, 南阳 473061

摘要: 汛期扰动是河流生态系统中的重要驱动力之一, 但其对浮游真核微生物群落构建机制的具体影响尚不明确。以河南省西南部南阳市的老鹳河为例, 通过对四个时期的连续采样及高通量测序分析, 研究了汛期扰动下浮游真核微生物群落的时序变化及构建机制。研究表明, 汛期扰动通过改变水文条件和水体理化环境, 导致群落构建机制出现阶段性变化: 在扰动后期, 随机过程主导群落构建 (NST 值显著升高), 随之环境过滤作用逐渐增强, 推动群落向确定性过程转变。不同丰度的类群表现出不同的响应策略: 优势类群通过稳定的环境响应 (环境解释度达到 70%) 维持其群落地位, 特别是在电导率和硝氮变化下表现出持续的选择效应; 条件稀有类群 (CRT) 对营养盐的变化极为敏感, 展现出潜在的环境指示作用; 绝对稀有类群 (ART) 则表现出高度随机性 (NST 值可达 100%) 及未解释的变异 (高达 90%)。首次揭示了汛期扰动下河流微生物群落构建的阶段性变化特征, 为理解河流生态系统对水文扰动的响应机制提供了新的视角。

关键词: 汛期扰动; 浮游真核微生物; 群落构建机制; 时序动态; 环境过滤

Temporal dynamics and assembly mechanisms of riverine planktonic eukaryotic microbial communities under flood season disturbance

LIU Fengyu¹, HAN Xuemei^{1,*}, YANG Jiading¹, CHANG Shujia¹, LIN Xiaoyue^{1,2}

1 Ministry of Education Key Laboratory for Ecology of Tropical Islands, Key Laboratory of Tropical Animal and Plant Ecology of Hainan Province, College of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158, China

2 College of Life Science, Nanyang Normal University, Nanyang 473061, China

Abstract: Flood disturbances are key drivers in river ecosystems, yet their specific impacts on the assembly mechanisms of planktonic eukaryotic microbial communities remain unclear. Four representative sites were established along the Laoguan River in Nanyang City, southwestern Henan Province, to represent gradients of human disturbance. Surface water samples were collected during pre- and post-flood periods across two consecutive years. Environmental variables, including hydrological and physicochemical parameters such as nutrients, conductivity, and chlorophyll a, were measured to evaluate their influence on community patterns. Microbial DNA was extracted from filtered water samples, and the V4 region of the 18S rRNA gene was sequenced on the Illumina MiSeq platform. After quality control, sequences were clustered into operational taxonomic units (OTUs) at 97% similarity and normalized to ensure comparability. Based on relative abundance thresholds, planktonic eukaryotic microorganisms were classified into dominant and rare ecological groups, enabling investigation of community assembly mechanisms under flood disturbance. Our findings indicate that flood disturbances, through changes in hydrological conditions and physicochemical parameters, induced phase transitions in community

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32360323); 海南省院士创新平台项目 (YSPTZX202130)

收稿日期: 2025-02-11; **采用日期:** 2025-09-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hanxuemei916@163.com

assembly mechanisms. After the disturbance, stochastic processes initially dominated community assembly, as indicated by a significant increase in the normalized stochasticity ratio (NST). However, environmental filtering gradually intensified and progressively steered the community toward deterministic processes. These transitions were accompanied by a marked reduction in alpha diversity (α -diversity) immediately after flooding, reflecting the strong disruption of community stability. Subsequent recovery during pre-flood periods highlighted the resilience of planktonic eukaryotic microorganisms. The temporal sequence of these processes underscores the complexity of microbial responses to natural disturbances, suggesting that community assembly is not fixed but highly dynamic. The response strategies of taxa with varying abundance patterns showed notable differences. Dominant taxa managed to maintain their ecological roles by responding consistently to environmental factors, which explained up to 70% of the variation. This was particularly clear in their steady reactions to changes in conductivity and nitrate-nitrogen ($\text{NO}_3\text{-N}$) levels, indicating strong environmental filtering and stable adaptation strategies. Conditionally rare taxa (CRT) were more sensitive to nutrient variations, making them reliable indicators of environmental variation. Their temporal heterogeneity suggested a potential role in signaling ecological shifts. In contrast, absolutely rare taxa (ART) demonstrated high stochasticity (NST values reaching 100%) and substantial unexplained variation (up to 90%), reflecting the unpredictability in their community dynamics. The weak environmental responses of ART suggest that micro-scale processes such as dormancy, microbial interactions, and viral lysis may underlie their assembly, emphasizing their contribution to maintaining community plasticity under disturbance regimes. Together, these results provide the first comprehensive evidence that flood disturbances trigger stage-dependent shifts in microbial community diversity and assembly processes, offering novel insights into how river ecosystems respond and adapt to hydrological perturbations.

Key Words: flood disturbance; planktonic eukaryotic microorganisms; community assembly mechanisms; temporal dynamics; environmental filtering

全球气候变化加剧了河流生态系统中的水文扰动事件。研究表明,极端降雨事件引发的汛期扰动,通过改变水文条件、理化环境和营养盐分布格局,能够显著影响河流生态系统的结构和功能^[1]。浮游真核微生物作为河流生态系统的关键组分,在物质循环和能量流动中发挥重要作用,同时表现出对环境变化的快速响应特征。尤其在汛期这种强烈的突发性扰动下,其群落构建机制可能会发生显著变化^[2],然而,当前我们对这一过程的动态特征及其驱动机制的认识仍然十分有限。已有研究揭示了浮游真核微生物群落对水文扰动的多种响应机制,包括群落多样性的变化、物种组成的重构以及生态位分化的调整^[3]。但是,这些研究大多集中于短期效应,缺乏对群落恢复过程的长期跟踪。

微生物群落的构建受确定性过程(如环境过滤和物种间相互作用)和随机性过程(如扩散限制和生态漂变)的共同影响^[4-6]。在水文扰动的背景下,这两类过程的相对重要性呈现显著的时间动态:扰动初期随机过程可能占主导地位,而在恢复过程中环境过滤的作用可能逐渐增强^[7-8]。然而,群落构建机制的动态转变特征及其生态学机制尚未得到充分验证。剧烈的环境扰动不仅改变群落结构,还会重塑物种间的相互关系网络,这种网络结构的简化削弱了确定性控制,进而提高随机过程在群落构建中的相对重要性^[7,9]。研究表明,不同丰度类群的构建机制存在差异:优势类群和条件稀有类群(Conditionally Rare Taxa, CRT)主要受环境过滤的调控,而绝对稀有类群(Absolutely Rare Taxa, ART)则更多地受随机过程的影响^[8]。

浮游真核微生物群落为研究确定性和随机性过程的动态平衡提供了理想的模型系统^[10]。在这些群落中,稀有类群虽然丰度较低,但在维持生态系统功能和稳定性方面起着不可或缺的作用^[11]。这些稀有类群可进一步划分为 CRT 和 ART 两类, CRT 对环境变化具有较高的敏感性,可能成为水质变化的重要指示类群;而 ART 则呈现高度随机的分布特征,主要由处于休眠状态的物种或偶然出现的物种组成^[12]。然而,这些类群在汛期扰动背景下的响应模式及其构建机制的动态变化特征仍需进一步研究。

本研究基于高通量测序数据,结合群落构建理论,系统地研究了汛期扰动下浮游真核微生物群落的时序动态及其构建机制。具体探讨了:(1)群落构建机制的阶段性变化特征及其驱动因素;(2)不同丰度类群(包

括优势类群、CRT 和 ART)的差异化响应策略;(3)关键理化因子对群落构建的选择效应。通过揭示水文扰动下微生物群落的响应机制,本研究为预测和评估气候变化背景下河流生态系统的健康状况提供理论支持,并为河流生态修复和管理提供科学指导。

1 材料与方法

1.1 研究区域与水样采集

研究区域位于河南省西南部南阳市的老鹤河,沿干流自上游至下游设置 4 个采样点:杨河(YH)、西峡北(XX)、挡子岭(DZL)和张营(ZY)(图 1)^[13]。采样点分别代表轻度、中度、重度和中度人为干扰强度。研究在两年内进行四次采样:第一年的汛期前(P0)和汛期后(PF),第二年的汛期前(P1)和汛期后(PF1),均在每年 5 月(汛期前)和 10 月(汛期后)进行。采用直立式采水器采集表层水样(0—0.5 m),每点设三个重复,共 48 个样本。

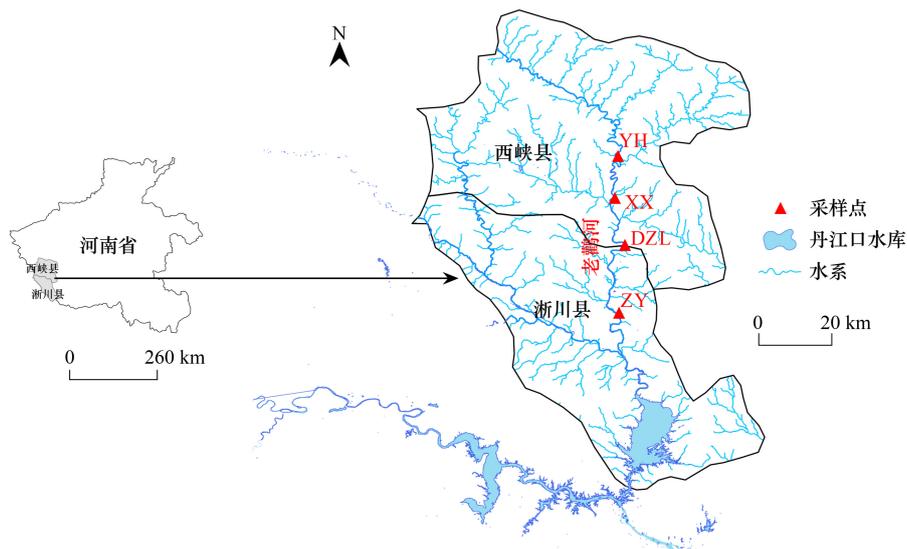


图 1 老鹤河干流采样点位置分布

Fig.1 Location of sampling sites in main stream of Laoguan River

YH:杨河;XX:西峡北;DZL:挡子岭;ZY:张营

1.2 环境因子测定

环境因子仅在 P0、PF 和 P1 三个时期进行了测定(PF1 阶段未测定),以验证环境因子对不同生态群落的影响。现场使用多参数水质测定仪(YSI EXO)测定溶解氧(Dissolved Oxygen, DO)、电导率(Conductivity, Cond)、氧化还原电势(Oxidation-Reduction Potential, ORP)、pH 值和水温(Temperature, T)。采用连续流动分析仪测定总磷(Total Phosphorus, TP)、总氮(Total Nitrogen, TN)、氨氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)和硝氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$);采用重铬酸钾回流法测定化学需氧量(Chemical Oxygen Demand, COD);采用分光光度法测定叶绿素 a(Chlorophyll a, Chl a)^[14]。

1.3 DNA 提取与测序

水样经 20 μm 和 0.45 μm 滤膜过滤后,使用 Omega Water DNA Kit 提取 0.45 μm 滤膜上的总 DNA。采用真核生物 18S rRNA 基因 V4 区特异性引物(0817F/1196R)进行 PCR 扩增,在 Illumina MiSeq PE300 平台(上海美吉生物医药科技有限公司)完成测序。

1.4 生物信息学分析

测序数据使用 fastp 进行质控,过滤低质量碱基($Q < 20$)及短片段(< 50 bp),去除含 N 碱基的 reads。采

用 FLASH 软件进行双端序列拼接(最小重叠 10 bp,最大错配率 0.2)。以 97%相似度在 UPARSE 平台进行操作分类单元(Operational Taxonomic Units, OTU)聚类。序列标准化至 20000 条/样本(Good's coverage>99%),使用 RDP classifier 进行物种注释(置信度>70%)。

1.5 数据分析

1.5.1 丰富稀有类群分类

依据物种 OTU 相对丰度阈值将浮游真核微生物划分为六个生态类群:绝对优势类(AAT,所有样品丰度 $\geq 1\%$)、绝对稀有类(ART,所有样品丰度 $< 0.01\%$)、中等丰度类(MT,丰度在 0.01%—1%之间)、条件稀有类(CRT,丰度 $< 1\%$ 且部分样品 $< 0.01\%$)、条件优势类(CAT,丰度 $> 0.01\%$ 且部分样品 $> 1\%$)和条件稀有优势类(CRAT,丰度在 $< 0.01\%$ 到 $\geq 1\%$ 之间波动)^[15]。AAT、CAT 和 CRAT 合并定义为优势类群。

1.5.2 统计分析

微生物群落 α 多样性通过 Sobs、Chao1、ACE 和 Shannon-Wiener 指数表征, β 多样性基于 Bray-Curtis 距离矩阵进行主坐标分析(Principal Co-ordinates Analysis, PCoA),并用 ANOSIM 检验组间差异。群落构建机制通过标准化随机性比率(Normalized Stochasticity Ratio, NST)和最近的系统发育指数(Beta-Nearest Taxon Index, β NTI)评估^[16],NST $> 50\%$ 表明随机过程主导, $|\beta$ NTI > 2 表明确定性过程起作用。空间变量由邻接矩阵主坐标(Principal Coordinates of Neighbor Matrices, PCNM)基于地理距离矩阵生成。环境和空间变量经标准化并通过 VIF < 20 筛选以避免多重共线性。环境和空间因素对群落构建的相对贡献通过变差分解(Variance Partitioning Analysis, VPA)评估,基于冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)并经 Monte Carlo 置换检验(permutations = 999, $P < 0.05$)。环境因子与群落结构关联通过 Mantel 检验验证(permutations = 9999)。统计分析在 R 3.6.3 中完成,使用 *vegan*、*ape*、*picante* 和 *NST* 等包,显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 汛期前后浮游真核微生物群落组成和 α 多样性

本研究通过高通量测序共获得 2376263 条有效序列,总碱基量达 926.31 Mb,序列平均读长 389.82 bp。基于 97%序列相似度聚类分析共识别出 932 个 OTU。样本稀释曲线分析表明(图 2),所有 48 个样品的物种累积曲线在测序深度达到 45000 条序列时趋于平稳,表明测序深度足以反映样品中的物种多样性。Pan OTU

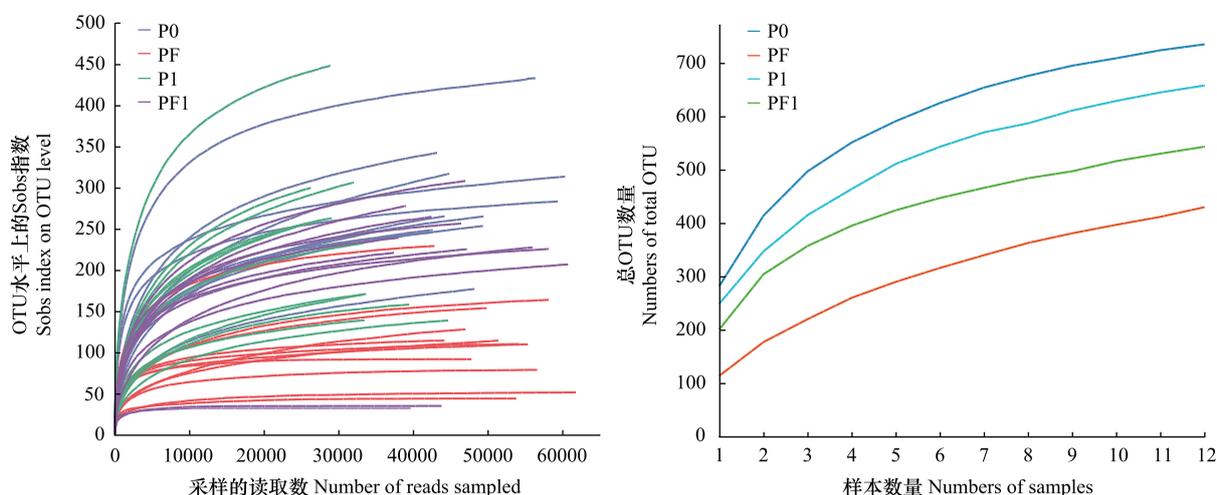


图 2 浮游真核微生物稀释曲线和 Pan OTU 累积曲线

Fig.2 Rarefaction curves for planktonic eukaryotic microorganisms and Pan OTU accumulation curves

P0: 第一年汛期前;PF: 第一年汛期后;P1: 第二年汛期前;PF1: 第二年汛期后;OTU: 操作分类单元 Operational taxonomic units;Sobs: 观察物种数 Observed species

累积曲线(图 2)显示,随着样本量的增加,新增 OTU 数量逐渐降低,4 个采样时期的群落物种累积曲线均趋于平稳。其中,汛期前 P0 和 P1 时期的群落物种丰富度明显高于其他时期。单个样本的 Good's coverage 指数范围为 99.72%—100%,平均值达 99.98%,进一步证实了本研究的测序深度充分覆盖了样品中的浮游真核微生物多样性。

共发现 OTU 种类数 833 个,其中汛期前 P0 时期为 735 个,P1 时期为 658 个;汛期后 OTU 数为 654 个,其中 PF 时期为 430 个,PF1 时期为 543 个。群落物种观测数(Sobs)及物种丰富度估计值(ACE 和 Chao1)在 P0 时期达到最高,随后在 PF 时期显著下降($P<0.05$);进入 P1 时期后,各项指标有所回升,但仍低于 P0 时期水平。群落多样性指数 Shannon-Wiener 也呈现相似的变化趋势,从 P0 时期的 2.9 降至 PF 时期的 2.3,并在 P1 时期略有回升(表 1)。

表 1 两个连续时期浮游真核微生物 α 多样性指数差异

Table 1 Differences in α -diversity indices of planktonic eukaryotic microorganisms between two consecutive periods

多样性指数 Diversity indices	第一年汛期前 Before the first flood season (P0)	第一年汛期后 After the first flood season (PF)	第二年汛期前 Before the second flood season (P1)	第二年汛期后 After the second flood season (PF1)
群落物种观测数 Observed species (Sobs)	282.6±18.3a	116.9±14.2c	236.5±26.0ab	210.3±24.9b
ACE 指数 Abundance-based coverage estimator (ACE)	325.7±18.9a	133.8±15.5c	281.1±28.4ab	240.3±29.4b
Chao1 指数 Chao1 index	332.1±19.7a	129.9±15.3c	283.7±29.3ab	243.1±29.7b
Shannon-wiener 指数 Shannon-wiener index	2.9±0.2a	2.3±0.1b	2.6±0.2ab	2.5±0.2ab

表中数据为平均值±标准误($n=12$),同一行不同小写字母表示在 $P<0.05$ 水平存在显著差异

2.2 汛期前后浮游真核微生物群落 β 多样性

时序分析显示,AAT 和 MT 类群仅在两个采样周期的汛期前(P0 和 P1)被检出(表 2)。Venn 图分析揭示了不同生态类群 OTU 的时空分布特征(图 3)。总类群、优势类群和 CRT 均呈现汛期前(P0、P1)高于汛期后(PF、PF1)的分布格局。不同类群在 4 个时期共有的 OTU 种类数存在差异,总类群为 275 个(29.51%),优势类群为 8 个(7.84%),CRT 为 74 个(9.19%),而 ART 未检出共有 OTU。

表 2 浮游真核微生物基于丰度生态类群的时序检出特征

Table 2 Temporal detection characteristics of abundance-based ecological groups of planktonic eukaryotic microorganisms

分类 Ecological groups	P0	PF	P1	PF1
绝对优势类 Absolute abundant taxa (AAT)	√		√	
条件优势类 Condition-specific abundant taxa (CAT)	√	√	√	√
条件稀有优势类 Condition-specific rare and abundant taxa (CRAT)	√	√	√	√
中等丰度类 Medium-abundance taxa (MT)	√		√	
条件稀有类 Condition-specific rare taxa (CRT)	√	√	√	√
绝对稀有类 Absolute rare taxa (ART)	√	√	√	√

√表示检出

基于 Bray-Curtis 距离的 PCoA 分析显示了不同生态类群在汛期前后的群落结构变化模式。ANOSIM 分析结果表明,所有生态类群在汛期前后均呈现显著分离($R>0.329$, $P=0.001$;图 4)。其中,CRT 和 ART 表现出更强的时间异质性($R>0.497$, $P=0.001$)。基于样本点聚集程度和 95%置信椭圆面积,在第一采样周期中,优势类群在汛期前(P0)表现出较高的群落稳定性,而在汛期后(PF)群落组成发生显著重构。类似的趋势也在第二采样周期观察到,即汛期前(P1)群落结构保持相对稳定,汛期后(PF1)群落组成产生显著变动。优势类群在汛期前后呈现相对规律的群落演替模式,而 CRT 和 ART 的群落演替呈现非线性特征,表明这些稀有类群对环境变化的响应更为敏感。

2.3 随机性因素在群落构建中的作用

基于 β NTI 和 RC_{Bray} 的群落构建机制分析表明,随机过程在浮游真核微生物群落构建中起主导作用,大多

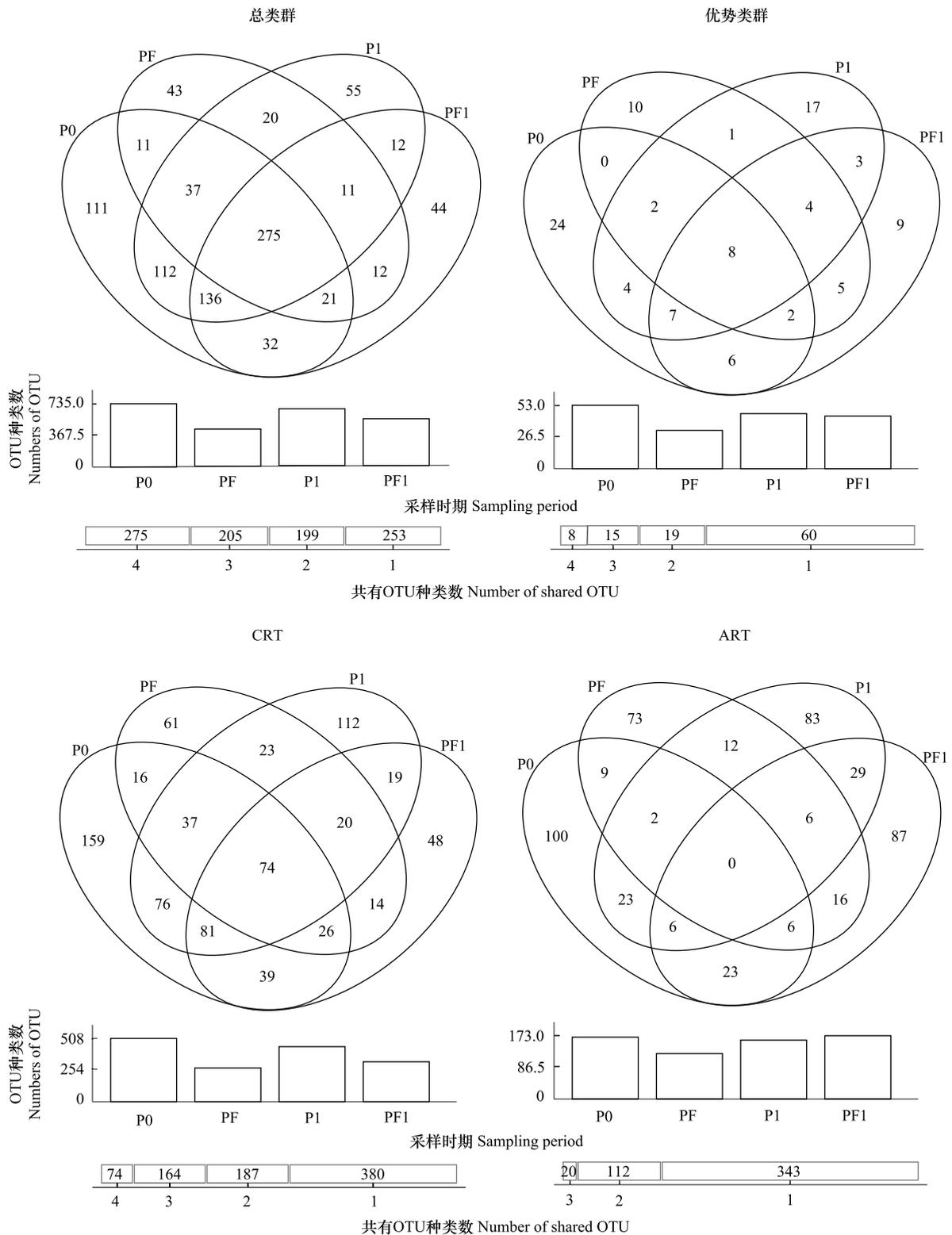


图3 不同时期浮游真核微生物 OTU 的 Venn 分布

Fig.3 Venn diagram showing OTU distribution of planktonic eukaryotic microorganisms across different periods

柱状图显示各时期 OTU 类群数。CRT:条件稀有类 Condition-specific rare taxa;ART:绝对稀有类 Absolute rare taxa

数生态类群的 NST 值均超过 50% (图 5)。通过时序分析本研究观察到,在两个采样周期中,汛期后 (PF、PF1) 的 NST 值均高于汛期前 (P0、P1),这一趋势在 ART 中尤为显著,其 NST 值高达 100%。在群落构建过程

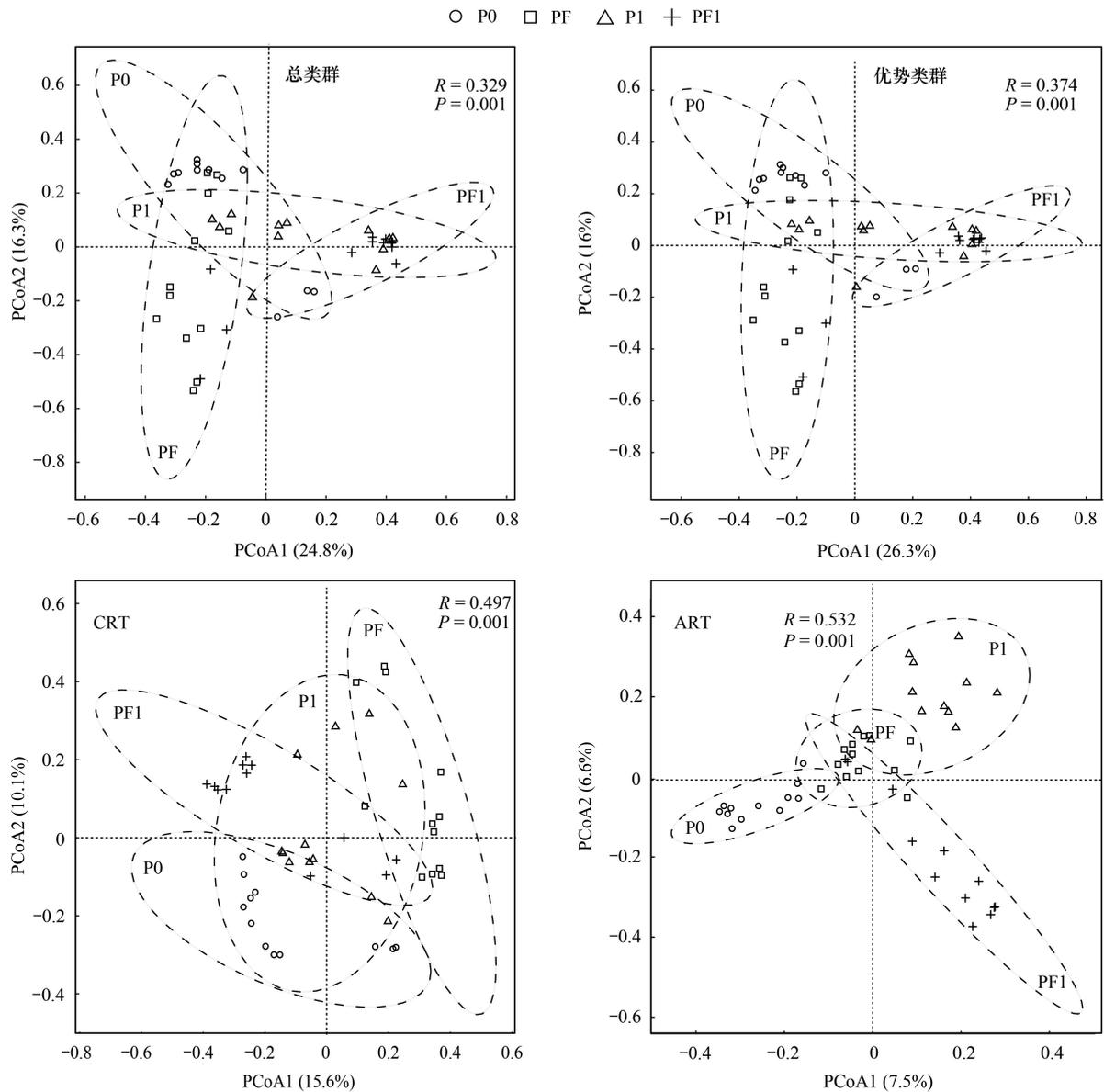


图 4 基于 Bray-Curtis 距离的浮游真核微生物生态类群季节性变化 PCoA 排序图

Fig.4 PCoA ordination plot based on Bray-Curtis distances showing seasonal variation in ecological groups of planktonic eukaryotic microorganisms

图中椭圆表示 95%置信区间, R 值表示 ANOSIM 分析的组间差异程度, P 值表示显著性水平; PCoA: 主坐标分析 Principal co-ordinates analysis

中, 随机性因素主要通过扩散限制和漂变两种机制发挥作用。其中, 所有类群和 ART 主要受漂变调控; 而优势类群和 CRT 则主要受扩散限制影响。与 ART 相比, 优势类群和 CRT 表现出更强的确定性过程作用。在所有生态类群中均未检测到异质性选择的影响, 但同质性选择的作用强度在不同类群间存在显著差异。

2.4 确定性因素在群落构建中的作用

基于冗余分析(RDA)的变差分解结果表明(图 6), 环境因子是驱动浮游真核微生物群落结构变异的主要力量。环境因子、空间因子(PCNM)和汛期扰动这三个因素共同作用, 能够较好地解释总类群和优势类群的群落变异, 但对绝对 ART 的解释度较低, 仅为 11%。

环境因子对优势类群的解释力最强, 总解释度达到 70%, 其中单独解释了 48% 的变异, 与汛期扰动的交互效应解释了 16%, 与空间因子的交互效应解释了 6%。CRT 呈现相似的模式, 环境因子的总解释度为 46%,

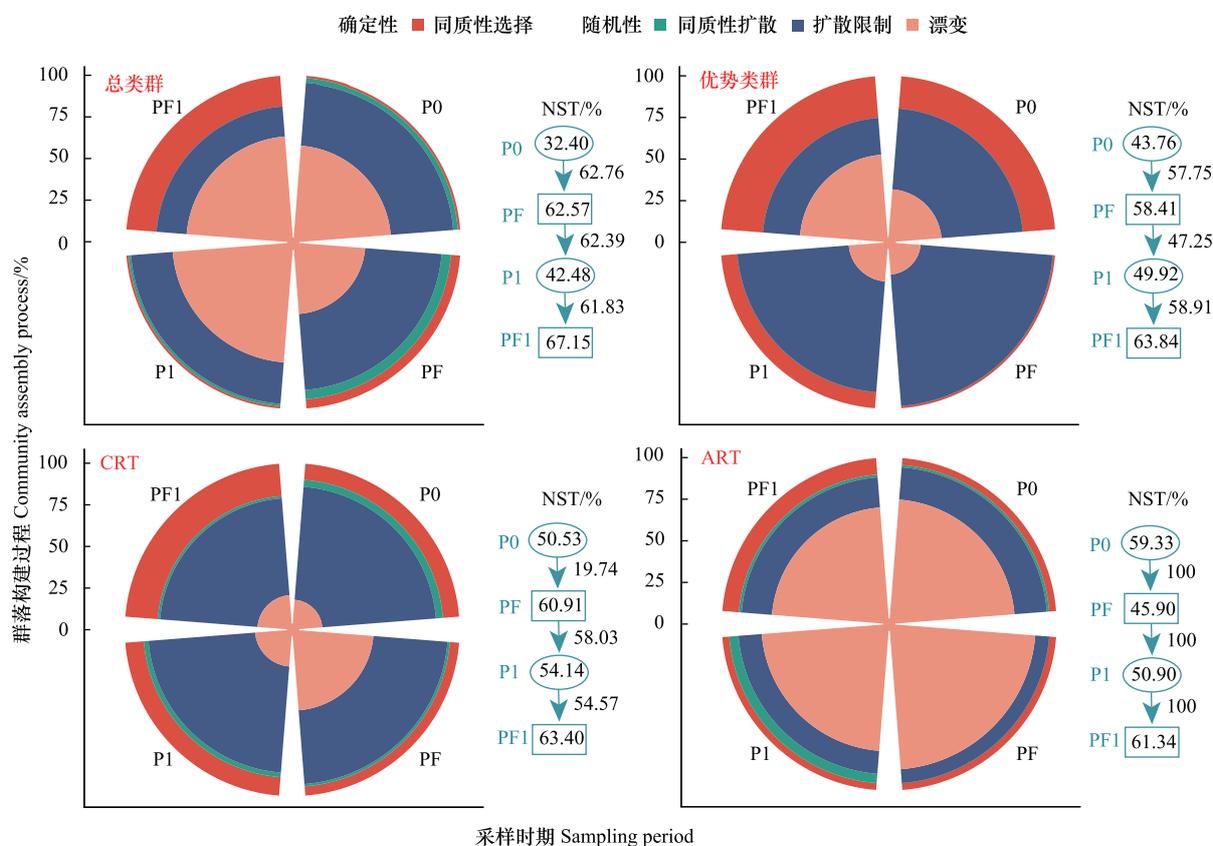


图5 浮游真核微生物生态类群群落构建机制的时空动态分析

Fig.5 Spatiotemporal dynamics analysis of community assembly mechanisms in ecological groups of planktonic eukaryotic microorganisms

红色:同质性选择;绿色:同质性扩散;蓝色:扩散限制;粉色:漂变;图中未观察到异质性的作用;右侧数值表示各时期的 NST 值;NST: 标准化随机性比率 Normalized stochasticity ratio

其中环境因子单独解释了 29% 的变异,与汛期扰动的交互效应解释了 13%。空间因子与其他因子的交互作用在各生态类群中普遍表现出较低的解释度。在不同生态类群中,未被解释的残差比例差异显著,ART 最高(90%),优势类群最低(30%)。

基于 Pearson 相关系数的 Mantel 分析表明(表 3),环境因子中水温、pH、Cond、ORP、DO、 NO_3^- -N 和 Chl a 与浮游真核微生物各生态类群呈显著相关($P < 0.05$);TN 仅与 CRT 和 ART 呈显著相关; NH_4^+ -N 和 TP 仅与 CRT 表现出显著相关性($P < 0.05$)。在空间因子方面,PCNM1 与总类群、优势类群和 CRT 呈显著相关($r = 0.082-0.117, P < 0.05$),而 PCNM2 仅与总类群和优势类群呈显著相关($r = 0.073-0.081, P < 0.05$)。

从三个时期(P0、PF 和 P1)的 Mantel 相关性分析来看(图 7),环境因子对微型真核生物群落分布的影响存在时空异质性。Cond 始终与优势类群及 CRT 保持显著正相关($P < 0.05$), NO_3^- -N 和 COD 也与优势类群和 CRT 表现出较强的正相关关系。但环境因子对 ART 的影响相对较弱,仅在特定时期受到 COD 和 Chl a 的影响。

3 讨论

3.1 汛期扰动对浮游真核微生物群落多样性的影响

研究发现,河流中的浮游真核微生物群落在汛期扰动后, α 多样性显著降低,这主要是由于水文条件的剧烈变化所致。强降雨引发的水文扰动带来了河流生态系统的一系列变化,如流速加快、悬浮物含量增加以及营养盐的分布发生改变^[17]。这一现象与 Zhao 等^[18]提出的中等扰动理论相吻合,表明汛期扰动的强度已经

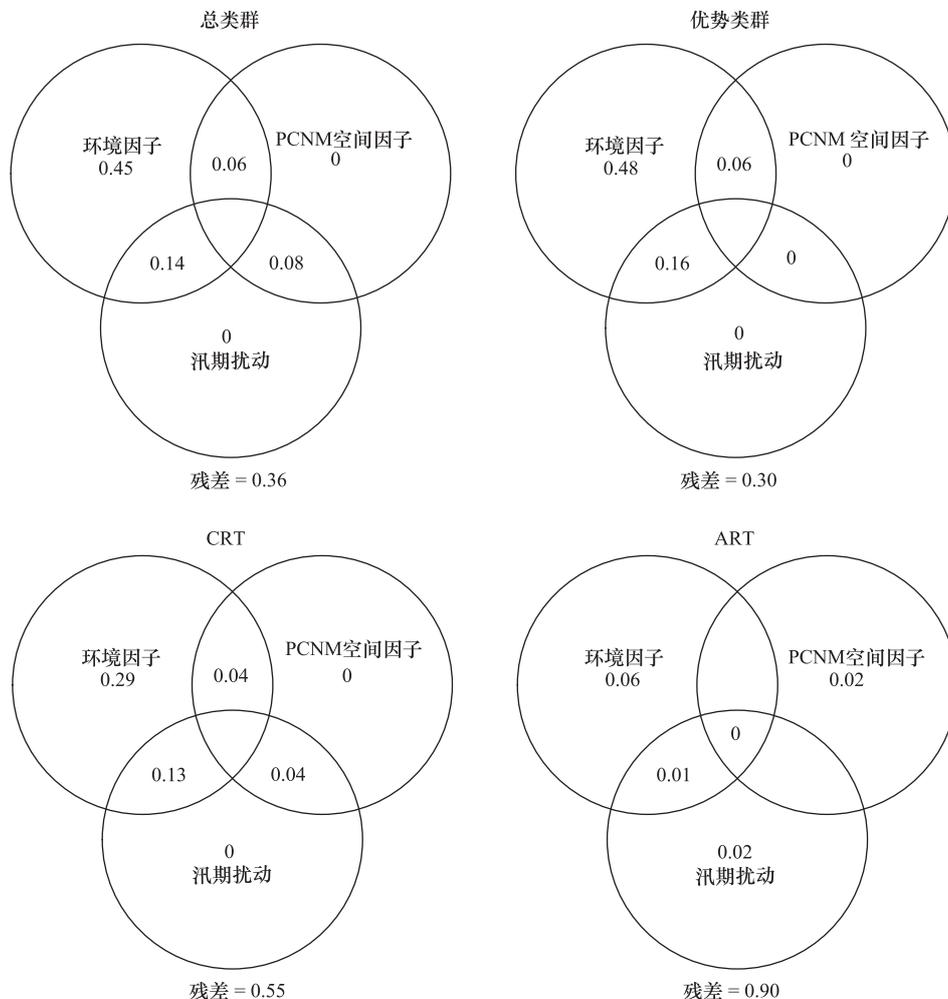


图 6 基于方差分解的浮游真核微生物群落结构变异及环境与空间驱动因素分析

Fig.6 Variance partitioning-based analysis of community structure variation and the roles of environmental and spatial drivers in planktonic eukaryotic microorganisms

数据来自于 P0、PF 和 P1 三个时期,数值表示各因子及其交互作用的解释比例,残差表示未被解释的变异比例;PCNM: 邻接矩阵主坐标分析 Principal coordinates of neighbor matrices

超出了群落的适应阈值。扰动后,群落展现出明显的弹性,表现为汛期前(P1)群落多样性的逐步恢复,这一现象与 Wang 等^[19]在湖泊生态系统中观察到的恢复模式相似。微生物快速的世代更替和广泛的扩散能力是促进群落恢复的关键因素^[20]。

3.2 群落构建机制的时空动态

本研究揭示了汛期扰动对浮游真核微生物群落构建机制的动态特征。结果表明,随机过程在群落构建中占主导地位,且这一主导作用在汛期结束后约 1 个月(PF 和 PF1 时期)进一步增强。其中,漂变是所有类群和 ART 的主要调控机制,而扩散限制则在优势类群和 CRT 中发挥更重要作用。造成这种时序模式的主要原因是汛期扰动破坏了既有的群落结构和种间关系网络,降低了物种间的生态位分化程度^[9];同时,频繁的水体混合增加了外来物种的输入,减弱了环境过滤的选择压力^[17]。这些因素共同作用,导致随机漂变和扩散过程在群落构建中起到了更为关键的作用。

尽管随机过程在群落构建中占据主导地位,但环境过滤仍在群落构建中发挥着重要作用,并且在不同时间尺度上展现出显著的时序特征。环境因素对群落变异的解释力随着时间的推移动态变化,尤其在总类群方面表现突出。在汛期后,环境过滤的同质化效应尤为明显,主要是由于河流流动性对微生物群落的筛选作用。

流动水体的环境条件要求物种具备相似的适应性特征,从而导致微生物群落的特征趋向一致。此外,研究未发现显著的异质性选择效应,表明环境梯度可能不足以驱动明显的生态位分化^[20]。这一结果表明,在河流生态系统中,尽管存在环境梯度,群落构建仍主要受到随机过程和环境过滤的主导作用^[21-22]。

表 3 基于 Mantel 检验的环境因子、空间因子与浮游真核微生物群落的相关性分析

Table 3 Mantel test-based analysis of the correlations between environmental factors, spatial factors, and planktonic eukaryotic microbial communities

因子 Factors	所有类群 All taxa		优势类群 Dominant taxa		条件稀有类 CRT		绝对稀有类 ART	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
环境因子 Environmental factors								
温度 Temperature	0.196	0.001 ***	0.194	0.001 ***	0.260	0.001 ***	0.182	0.002 **
酸碱度 pH	0.172	0.002 **	0.183	0.001 ***	0.105	0.015 *	0.074	0.050 *
电导率 Conductivity	0.272	0.001 ***	0.279	0.001 ***	0.146	0.010 **	0.179	0.002 **
氧化还原电势 Oxidizing-reduction potential	0.204	0.002 **	0.203	0.002 **	0.184	0.001 ***	0.183	0.002 **
溶解氧 Dissolved oxygen	0.179	0.002 **	0.191	0.001 ***	0.188	0.001 ***	0.247	0.001 ***
总氮 Total nitrogen	0.094	0.084	0.088	0.093	0.197	0.001 ***	0.108	0.024 *
氨氮 NH ₄ ⁺ -N	0.073	0.148	0.066	0.162	0.156	0.006 **	0.082	0.073
总磷 Total phosphorus	0.037	0.262	0.029	0.300	0.106	0.038 *	0.045	0.175
硝氮 NO ₃ ⁻ -N	0.115	0.031 *	0.106	0.036 *	0.208	0.001 ***	0.100	0.027 *
化学需氧量 Chemical oxygen demand	0.114	0.058	0.109	0.062	0.186	0.003 **	0.097	0.054
叶绿素 a Chlorophyll a	0.155	0.008 **	0.169	0.006 **	0.175	0.003 **	0.095	0.036 *
空间因子 Spatial factors								
空间因子 1 PCNM1	0.117	0.012 *	0.116	0.011 *	0.082	0.037 *	0.024	0.267
空间因子 2 PCNM2	0.081	0.029 *	0.073	0.041 *	0.063	0.065	0.033	0.175

r 值表示 Pearson 相关系数, *P* 值表示显著性水平, *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; PCNM: 邻接矩阵主坐标分析 Principal coordinates of neighbor matrices

从时间角度看,群落构建机制表现出明显的阶段性特征:汛期扰动初期,随机过程主导群落构建;随着时间推移,环境过滤作用逐渐增强。不同生态类群对随机过程的依赖程度存在显著差异,ART 几乎完全受漂变调控(NST 值高达 100%),而优势类群和 CRT 则表现出更强的扩散限制和确定性过程作用。这一动态转变过程反映了真核微生物群落对水文扰动的响应和适应机制。尤其在恢复期间,环境选择压力逐步增加,表明群落构建机制正在向确定性过程转变,这一转变可能是群落恢复的关键机制之一^[23-24]。这些结果表明,尽管河流环境为物种提供了某些生态位框架,但随机过程和环境过滤在特定时间段内可能占主导地位,而异质化选择作用较弱^[21-22]。

3.3 不同丰度类群的构建机制差异

研究发现,优势类群、条件稀有类群和绝对稀有类群在群落构建机制上存在显著差异,这主要归因于各类群特有的生态特征和环境响应策略^[25]。变差分解分析进一步表明,环境因素在群落变异中的作用显著,同时不同类群间的同质性选择作用强度也存在明显差异。这些差异可能反映了物种在生态策略和环境适应能力上的差异^[26-27]。

优势类群的群落构建主要受环境过滤调控,环境因子对其群落变异具有显著的解释能力。Mantel 分析表明,电导率与优势类群在三个时期均呈显著正相关($P < 0.05$),同时,硝氮和 COD 也表现出稳定的相关性,反映出优势类群对这些关键环境因子有一致的响应模式。这种稳定的响应特征表明,优势类群已形成较强的环境适应策略^[28-29]。电导率通过影响细胞的渗透压调节和能量代谢过程,在塑造优势类群群落结构中起着重要作用^[30]。作为水体营养状况和有机物含量的重要指标,硝氮和 COD 与优势类群的显著相关性表明,营养盐和有机质的可利用性是影响优势类群分布的关键因素^[31-32]。

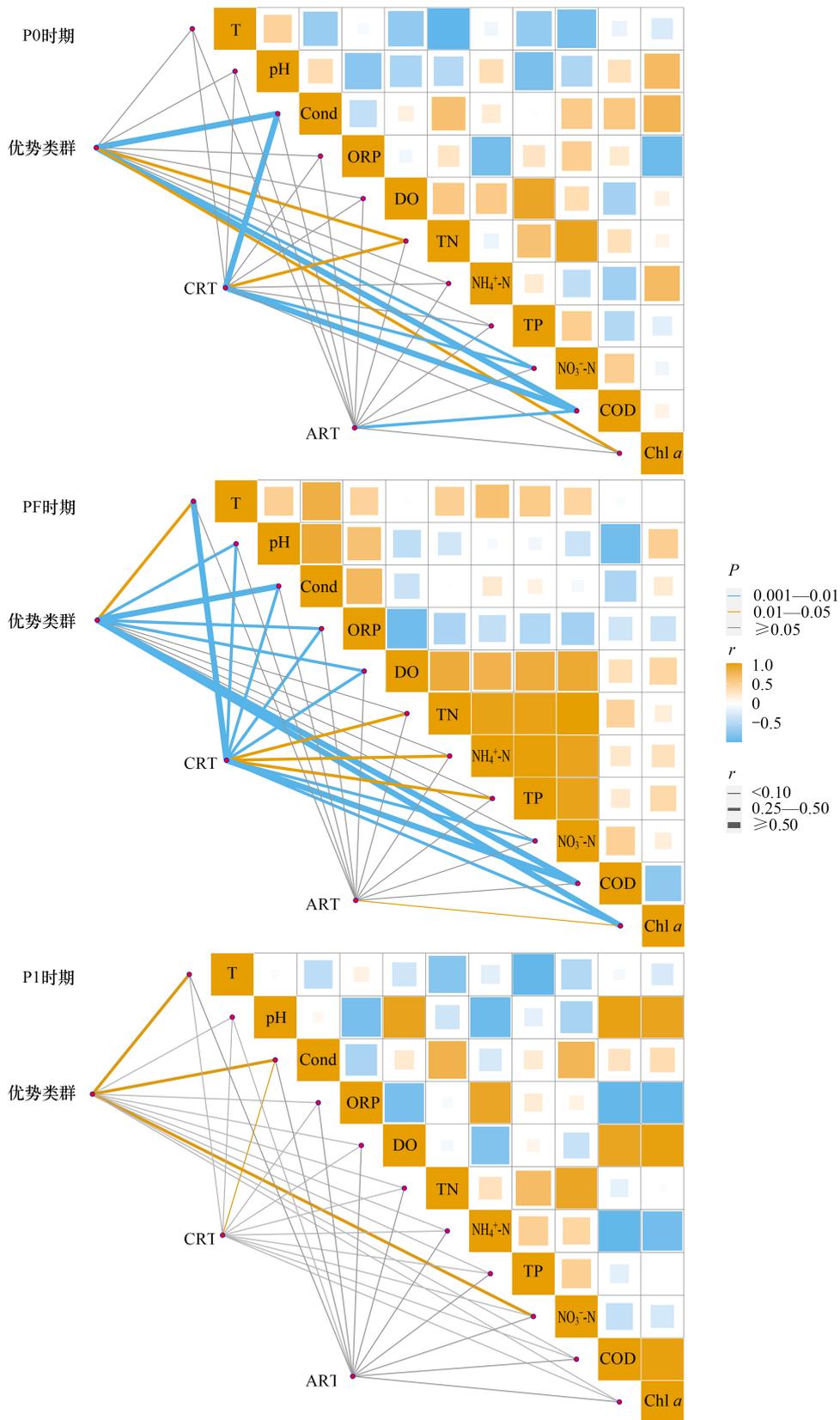


图 7 不同时期环境因子对微型真核生物群落分布的 Mantel 相关热图

Fig.7 Mantel correlation heatmaps revealing environmental effects on microeukaryotic community distribution across different periods

T:温度;pH:酸碱度;Cond:电导率;ORP:氧化还原电势;DO:溶解氧;TN:总氮;NH₄⁺-N:氨氮;TP:总磷;NO₃⁻-N:硝氮;COD:化学需氧量;Chl *a*:叶绿素 *a*

条件稀有类群在群落构建上表现出与优势类群相似的特征,对电导率、硝氮和 COD 的变化较为敏感,特别是在汛期扰动后表现出显著的时间异质性($r>0.497, P=0.001$)。这种对环境变化的敏感特征表明,条件稀有类群可能是环境变化的指示类群^[27,33]。条件稀有类群的敏感性可能源于其特定的生态位需求,使其能够对环境变化做出快速响应。

绝对稀有类群表现出与前两类群截然不同的构建特征。该类群的随机性非常强,NST 值在某些时段甚至可以达到 100%,而且其环境响应较弱,未解释的变异比例高达 90%。这种模式主要来源于 ART 的特殊生态特性:休眠状态普遍存在且种群规模极小,导致它们更容易受到随机漂变的影响^[34-35]。未解释的变异比例较高,进一步表明传统的环境监测方法未能充分捕捉到影响 ART 的微观过程,如微生物间的相互作用和病毒溶解效应^[30,36]。

4 结论

本研究揭示了汛期扰动下河流浮游真核微生物群落的时序动态模式和构建机制。研究表明,汛期扰动引发了群落构建机制的阶段性变化,表现为扰动后期随机过程主导群落构建,随后环境过滤作用逐步增强,主要通过电导率和硝氮的选择效应推动群落向确定性过程转变。在不同丰度类群中,优势类群通过稳定的环境响应维持群落地位,环境解释度可达 70%;条件稀有类群表现出对营养盐变化的高度敏感性,展现了环境指示潜力;绝对稀有类群则展现出强烈的随机性,且有高达 90%的未解释变异。研究结果深化了对水文扰动影响微生物群落构建的理解,为预测和管理河流生态系统应对极端气候事件提供了理论依据。

参考文献(References):

- [1] Parasiewicz P, King E L, Webb J A, Piniewski M, Comoglio C, Wolter C, Buijse A D, Bjerklie D, Vezza P, Melcher A, Suska K. The role of floods and droughts on riverine ecosystems under a changing climate. *Fisheries Management and Ecology*, 2019, 26(6): 461-473.
- [2] Milner A M, Picken J L, Klaar M J, Robertson A L, Clitherow L R, Eagle L, Brown L E. River ecosystem resilience to extreme flood events. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(16): 8354-8363.
- [3] Talbot C J, Bennett E M, Cassell K, Hanes D M, Minor E C, Paerl H, Raymond P A, Vargas R, Vidon P G, Wollheim W, Xenopoulos M A. The impact of flooding on aquatic ecosystem services. *Biogeochemistry*, 2018, 141(3): 439-461.
- [4] 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.
- [5] Wang J N, Pan Z, Yu J S, Zhang Z, Li Y Z. Global assembly of microbial communities. *mSystems*, 2023, 8(3): e0128922.
- [6] 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.
- [7] Wang Y C, Lv Y H, Wang C, Deng Y, Lin Y T, Jiang G Y, Hu X R, Crittenden J C. Stochastic processes shape microbial community assembly in biofilters: Hidden role of rare taxa. *Bioresource Technology*, 2024, 402: 130838.
- [8] Graham E, Stegen J. Dispersal-based microbial community assembly decreases biogeochemical function. *Processes*, 2017, 5(4): 65.
- [9] Yuan H Y, Mei R, Liao J H, Liu W T. Nexus of stochastic and deterministic processes on microbial community assembly in biological systems. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1536.
- [10] Zhang C M, Zhu F X, Wang Y Z, Zhu Y X, Song G F, Mi W J, Bi Y H. Assembly processes of eukaryotic plankton communities in the world's largest drinking water diversion project. *Science of The Total Environment*, 2023, 884: 163665.
- [11] Ma L, Niu W Q, Li G C, Du Y D, Sun J, Zhang Q, Siddique K H M. Crucial role of rare taxa in preserving bacterial community stability. *Land Degradation & Development*, 2024, 35(4): 1397-1410.
- [12] Gu Y B, Li J S, Liu Z H, Zhang M, Yang Z Y, Yin H Q, Chai L Y, Meng D L, Xiao N W. Different adaption strategies of abundant and rare microbial communities in sediment and water of east Dongting Lake. *Journal of Microbiology*, 2024, 62(10): 829-843.
- [13] 韩雪梅, 龚子乐, 杨晓明, 李玉英, 陈兆进, 朱会会, 王凡梅. 汛期前后老鹳河干流人类干扰下浮游细菌多样性及功能预测. *环境科学*, 2021, 42(2): 831-841.
- [14] Sun W, Xia C Y, Xu M Y, Guo J, Sun G P. Application of modified water quality indices as indicators to assess the spatial and temporal trends of water quality in the Dongjiang River. *Ecological Indicators*, 2016, 66: 306-312.
- [15] 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.
- [16] 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.
- [17] Zhang C M, Li H R, Zeng Y X, Ding H T, Wang B, Li Y J, Ji Z Q, Bi Y H, Luo W. Diversity and assembly processes of microbial eukaryotic communities in Fildes Peninsula Lakes (West Antarctica). *Biogeosciences*, 2022, 19(18): 4639-4654.
- [18] Zhao X, Yang Y, Feng K, Wang X H, Liu B F, Xie G J, Xing D F. Self-regulating microbiome networks ensure functional resilience of biofilms in sand biofilters during manganese load fluctuations. *Water Research*, 2021, 188: 116473.
- [19] Wang L, Yang T T, Hei P F, Zhang J, Yang J, Luo T, Zhou G, Liu C L, Wang R R, Chen F. Internal phosphorus cycling in macrophyte-dominated eutrophic lakes and its implications. *Journal of Environmental Management*, 2022, 306: 114424.
- [20] Xin Y, Zhang J Y, Lu T D, Wei Y S, Shen P H. Response of prokaryotic, eukaryotic and algal communities to heavy rainfall in a reservoir supplied with reclaimed water. *Journal of Environmental Management*, 2023, 334: 117394.
- [21] Magura T, Lövei G L, Tóthmérész B. Conversion from environmental filtering to randomness as assembly rule of ground beetle assemblages along an urbanization gradient. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 16992.
- [22] Sutton L, Mueter F J, Bluhm B A, Iken K. Environmental filtering influences functional community assembly of epibenthic communities. *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 736917.
- [23] Bontemps Z, Moënne-Loccoz Y, Hugoni M. Stochastic and deterministic assembly processes of microbial communities in relation to natural attenuation of black stains in Lascaux Cave. *mSystems*, 2024, 9(2): e0123323.
- [24] Gu Z Q, Liu K S, Pedersen M W, Wang F, Chen Y Y, Zeng C, Liu Y Q. Community assembly processes underlying the temporal dynamics of glacial stream and lake bacterial communities. *Science of The Total Environment*, 2021, 761: 143178.
- [25] Benone N L, Soares B E, Lobato C M C, Seabra L B, Bauman D, de Assis Montag L F. How modified landscapes filter rare species and modulate the regional pool of ecological traits? *Hydrobiologia*, 2022, 849(20): 4499-4514.
- [26] Jiao S, Lu Y H. Soil pH and temperature regulate assembly processes of abundant and rare bacterial communities in agricultural ecosystems. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(3): 1052-1065.
- [27] Nyirabuhoro P, Liu M, Xiao P, Liu L M, Yu Z, Wang L N, Yang J. Seasonal variability of conditionally rare taxa in the water column bacterioplankton community of subtropical reservoirs in China. *Microbial Ecology*, 2020, 80(1): 14-26.
- [28] Shade A, Jones S E, Caporaso J G, Handelsman J, Knight R, Fierer N, Gilbert J A. Conditionally rare taxa disproportionately contribute to temporal changes in microbial diversity. *mBio*, 2014, 5(4): e01371-14.
- [29] Dong Y Z, Wu S H, Deng Y, Wang S J, Fan H N, Li X L, Bai Z H, Zhuang X L. Distinct functions and assembly mechanisms of soil abundant and rare bacterial taxa under increasing *Pyrene* stresses. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 689762.
- [30] Santillan E, Constancias F, Wuertz S. Press disturbance alters community structure and assembly mechanisms of bacterial taxa and functional genes in mesocosm-scale bioreactors. *mSystems*, 2020, 5(4): e00471-20.
- [31] 肖玉娜, 程靖华, 莫晓聪, 李永蓉, 刘晓娟, 毕胜. 丹江口水库浮游植物群落时空变化及其与环境因子的关系. *湖泊科学*, 2023, 35(3): 821-832.
- [32] 张艳强, 王远飞, 王黎瑾, 唐世刚, 赵坤, 秦春燕, 林植华. 丽水市黄村水库水系浮游动物生态特征及影响因子. *上海师范大学学报: 自然科学版*, 2019, 48(4): 441-448.
- [33] Li L Y, Pujari L, Wu C, Huang D Y, Wei Y Q, Guo C C, Zhang G C, Xu W Z, Liu H J, Wang X Z, Wang M, Sun J. Assembly processes and co-occurrence patterns of abundant and rare bacterial community in the eastern Indian Ocean. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 616956.
- [34] Mueller R C, Gallegos-Graves L, Zak D R, Kuske C R. Assembly of active bacterial and fungal communities along a natural environmental gradient. *Microbial Ecology*, 2016, 71(1): 57-67.
- [35] Jones S E, Lennon J T. Dormancy contributes to the maintenance of microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(13): 5881-5886.
- [36] Xu M, Huang Q Y, Xiong Z Q, Liao H, Lv Z G, Chen W L, Luo X S, Hao X L. Distinct responses of rare and abundant microbial taxa to *In situ* chemical stabilization of cadmium-contaminated soil. *mSystems*, 2021, 6(5): e0104021.