

深水水库浮游细菌群落结构及组装模式的时空变化特征*

刘慧博^{1**}, 范逸飞^{1**}, 林 蓉², 朱进文², 阮琪祯¹, 王飞飞¹, 许文锋², 刘丽华², 曹文志^{1***}

(1: 厦门大学环境与生态学院, 厦门 361102)

(2: 福建省厦门环境监测中心站, 厦门 361022)

摘要: 浮游细菌在水库生态系统的物质循环中发挥着重要作用, 并驱动着生物地球化学循环。本研究选取我国东南地区深水型水库——万安水库, 以水温与溶解氧的垂直变化特征为依据, 基于 16S rRNA 扩增子测序技术, 对水库不同热分层时期浮游细菌群落组成、结构及其组装机制的变化进行研究。结果表明, 热分层形成期浮游细菌 α 多样性在温跃层最高, 滞水层最低; 稳定期在滞水层较高, 温跃层与混合层较低; 消退期在温跃层与滞水层较高, 混合层较低。分子生态网络分析表明, 热分层消退期浮游细菌的正相关较高, 模块化程度较低, 网络关联更复杂。热分层形成期关键物种占比最高 (30%), 其次为消退期 (24.38%) 和稳定期 (21.6%)。中性模型分别解释了形成期、稳定期、消退期 79.7%、78.8% 和 64.1% 的群落变化, 细菌群落组装主要以随机性过程为主, 同时环境因子也是影响浮游细菌群落组装的重要因素。三个热分层时期, 浮游细菌群落主要受溶解氧、水温、叶绿素 a、氮磷营养盐等的影响。本研究有助于水库的水质管理以及水生生态系统健康状况的评估。

关键词: 深水型水库; 热分层; 分子生态网络; 群落组装; 浮游细菌

Spatiotemporal variation characteristics of bacterioplankton community structure and assembly patterns in a deep-water reservoir

Liu Huibo^{1**}, Fan Yifei^{1**}, Lin Rong², Zhu Jinwen², Ruan Qizhen¹, Wang Feifei¹, Xu Wenfeng², Liu Lihua² & Cao Wenzhi^{1***}

(1: College of The Environment Ecology, Xiamen University, Xiamen 361102, P.R. China)

(2: Fujian Xiamen Environmental Monitoring Central Station, Xiamen 361022, P.R. China)

Abstract: Bacterioplankton play a crucial role in material cycling within reservoir ecosystems and drive biogeochemical cycles. This study selected Wan'an Reservoir, a deep-water reservoir in Southeastern China, based on the vertical variation characteristics of water temperature and dissolved oxygen and utilizing 16S rRNA gene amplicon sequencing technology, studied the variations in the composition, structure and assembly mechanism of bacterioplankton communities during different thermal stratification periods in the reservoir. The results indicate that during the formation of thermal stratification, the α -diversity of bacterioplankton was highest in the thermocline and lowest in the hypolimnion. During the stabilization period, α -diversity was higher in the hypolimnion and lower in both the thermocline and the mixed layer. In the recession period, α -diversity was elevated in both the thermocline and the hypolimnion, while it remained lower in the mixed layer. Molecular ecological network analysis indicates that during the recession periods of thermal stratification, there of positive correlation among bacterial lower level of modularity, and a more complex network association. During the period of thermal stratification formation, the proportion of key species was at its highest (30%), followed by the recession period (24.38%) and the stabilization period (21.6%). The neutral model explained 79.7%, 78.8%, and 64.1% of the community variations during the formation, stabilization, and recession periods, respectively. The assembly of bacterioplankton communities is primarily driven by stochastic processes; however,

*202408-08 收稿; 2024-12-02 收修改稿。

福建省水利科技项目 (MSK202103, MSK202216) 与福建省厦门环境监测中心站环保科技项目 (2022S01) 联合资助

**共同第一作者

***通信作者 E-mail: wzcao@xmu.edu.cn

environmental factors also play a crucial role in influencing bacterioplankton community structure. Throughout the three periods of thermal stratification, the bacterioplankton community is mainly affected by dissolved oxygen, water temperature, chlorophyll a, nitrogen and phosphorus nutrients. This study aids in the management of water environment and ecological status in reservoirs and the assessment of the health of aquatic ecosystems.

Keywords: Deep water reservoir; Thermal stratification; Molecular ecological network, Community assembly; Bacterioplankton

浮游细菌是指水体中浮游生活的原核生物类群, 其个体较小, 一般在 $0.2\sim 2\ \mu\text{m}$, 作为水生群落的重要组成部分, 不仅在水生食物网中发挥核心作用^[1,2], 也在水生生态系统的物质与能量循环中发挥着关键作用, 并驱动着生物地球化学循环^[3-5]。此外, 浮游细菌对水质和环境变化很敏感, 不同形式营养物质含量的变化都会影响浮游细菌群落结构的变化。例如, 细菌群落会随着流量、温度、硝酸盐浓度、溶解有机物和电导率的季节性变化, 甚至由雨水、冰雪融化引起的山洪等偶发事件而发生变化^[6,7]。同时, 也与浮游植物的发展、土地利用变化、营养物和溶解有机物浓度的变化、放牧的强度等因素有关^[8,9], 因此, 浮游细菌群落的变化可以作为分析水库生态系统健康状况的重要指标^[10-12]。

深水型水库作为重要的淡水生态系统, 在全球范围内发挥着关键的水资源调控、生态保护和人类供水的作用。最近有研究发现, 一些湖泊的水体滞留时间和深度与浮游细菌组成密切相关^[13,14], 水体分层和混合对亚热带深水型水库水体中的微生物群落结构有很强影响^[15]。一般来讲, 水库构成了河流系统的不连续性, 因为它们调节水流循环, 改变水的停留时间, 并通过保留河流输送的大部分悬浮物质来影响河流中的营养物和物质负荷^[16]。因此, 水库上下游部分的物理化学性质往往差异较大^[17], 不仅如此, 水库在垂直方向上存在明显的水体分层时, 由于不同深度水层中的物理、化学和生态条件存在显著差异, 都会影响水库内细菌群落的结构组成及组装模式^[18,19]。

随着分子生物学和高通量测序技术的不断发展, 水库不同深度细菌群落的动态特征和组装模式得以更全面、深入的探究。深层水体中的氧气、温度、光照等因素的变化, 以及由此导致的微生物生态位的分异, 都能塑造深水型水库中细菌群落的结构^[20]。分子生态网络是阐明微生物群落相互作用的重要工具, 利用可视化网络对其进行分析, 可以为复杂微生物群落的环境响应问题提供一些新见解, 补充传统研究方法难以给予的额外信息。在一个生态网络中, 节点表示微生物物种, 连线表示物种间的相互作用关系, 一系列拓扑参数如模块化、聚类系数和连接度等能够反映出该群落的系统特征^[21-23]。其中, 根据节点在网络中的位置和连通度可识别关键种, 关键种在水生生态系统中通常具有氮固定、生物降解、产生氧气、参与氮磷循环等功能, 关键种一旦从群落中消失, 就会导致生态网络系统发生重大改变^[24-28]。中性理论在形成生物群落中发挥重要作用, 也常被用于水生生态系统中浮游细菌群落的组装^[29,30]。通过中性理论可以了解群落组装模式以揭示不同生态系统的功能差异, 不同的组装机制可能导致生态系统在物质循环与能源流等方面的不同性能。因此, 研究深水型水库不同热分层时期不同深度浮游细菌群落的分子生态网络、群落组装模式可了解水质的变化趋势和潜在风险, 为水质监测和管理提供科学依据, 同时也有助于评估水生生态系统的稳定性和健康状况, 具有重要的生态学意义。

目前, 水库中浮游细菌的相关研究大多集中在与之存在上下营养级关系方面的研究, 例如与蓝藻、原生动物、浮游植物^[31]、真核微生物^[32]、浮游动物^[33]的关系; 筑坝活动对浮游细菌群落结构及多样性的影响^[34,35]; 时间变化与采样频次对浮游细菌群落动态的影响^[36]; 水库中浮游细菌的空间丰度及多样性^[37,38]; 水库中浮游细菌的群落组装模式^[39]; 水库中浮游细菌与富营养化及环境因子之间关系等方面的研究^[40,41]。但已有研究大多仅关注水库表层水体, 有关不同时期不同深度浮游细菌群落变化模式的研究较少^[42]。故本研究以我国东南地区九龙江流域上游深水型水库——万安水库为研究对象, 研究不同热分层时期不同深度浮游细菌群落的变化特征, 旨在(1)分析浮游细菌群落结构随水深变化模式;(2)探讨浮游细菌群落的分子生态网络与关键物种在不同热分层时期的变化特征;(3)不同热分层时期浮游细菌群落的组装模式以及影响浮游细菌变异的主要驱动因子。以期从热分层的角度更全面的表征深水型水库中浮游细菌群落的变化规律与组装机制。

1 材料与amp;方法

1.1 研究区域和样品采集

万安水库（25°20'58"~25°24'36"N，116°58'30"~117°03'36"E）位于福建省龙岩市新罗区白沙镇上游 2 km 的九龙江支流万安溪上，全长 28 km，规划面积 78.8 km²，其中水域面积 10.3 km²。库区平均宽度约 400 m，平均水深超过 40 m，最大水深约 70 m。万安水库不仅是重要的水源地，其水质状况对于周边区域生态系统的稳定具有重要影响。近些年由于城镇的发展，库区内存在大量的鱼、虾等养殖行为，使得万安水库的水质受到影响^[43]。本研究选取库区内的深水区域（117°02'57.113342"E，25°23'23.779113"N），分别于 2022 年 5 月、8 月与 10 月进行采样，每个热分层采集 3 个样本，每个样本是在周边 20 m 范围内采集五次后混合为一个样本，5 月与 8 月分 6 层，10 月分 5 层，共收集到 51 个样本，每个样本都进行了细菌测序分析。根据水库不同季节不同深度的变化规律，我们将 5 月、8 月与 10 月分为热分层的形成期、稳定期与消退期^[44]，并结合采样深度与不同水深的温度特征将水库不同深度划分为混合层、温跃层与滞水层^[45]（表 1）。

表 1 不同热分层时期混合层、温跃层、滞水层的深度

Tab.1 Depths of the mixed layer, thermocline, and stagnant water layer during thermal stratification				
热分层	次分层	形成期（m）	稳定期（m）	消退期（m）
混合层		7.45~33.08	8.88~44.57	0~34.64
温跃层	温跃层 1	0~7.45	0~8.88	34.64~44.15
	温跃层 2	33.08~40.94	44.57~49.87	
滞水层		40.94~60	49.87~60	44.15~45

使用 5 L 有机玻璃采水器分别在水深 0.5 m（U0.5）、10 m（U10）、25 m（U25）、35 m（U35）、45 m（U45）及 60 m（U60）采集水样。水样低温保存于保温箱中带回实验室用于浮游细菌 DNA 提取和水体理化指标测定。同时现场使用 Hondex 便携式数字声纳深度计测量水深，并采用 YSI-EXO3 便携式多参数水质测试仪垂向连续测定溶解氧（DO）、水温（T）、pH、叶绿素 a（Chla）、浊度及电导率（EC）等理化参数，以 Chla 浓度表征浮游植物生物量。

1.2 样品测定

总氮（TN）和总磷（TP）分别采用碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法（HJ 636-2012）和钼酸铵分光光度法（GB 11893-89）测定，高锰酸盐指数（COD_{Mn}）采用高锰酸盐指数测定标准（GB 11892-89）测定，营养盐采用连续流动化学分析仪（AA3，德国 Bran+Luebbe 公司）进行测定。水样于 48 h 内经无菌滤膜（0.22 μm）抽滤后获得的滤膜送至北京诺禾致源科技有限公司进行 16S rRNA 基因扩增子测序。以基因组 DNA 为模板，PCR 扩增细菌 16S rRNA 基因的 V3-V4 区，前引物为 314F:5'-CCTAYGGGRBGCASCAG；后引物为 806R:5'-R:GGACTACNNGGGTATCTAAT^[46, 47]。并基于 illumina NovaSeq 测序平台对文库进行双末端测序，经过 Reads 拼接过滤，ASVs（Amplicon Sequence Variants）降噪，最终在形成期、稳定期以及消退期分别获得 81446、80322 与 80291 条序列数，样品的抽平序列数分别为 34861、43019 与 28407，随后对得到的有效数据采用的 Silva 138.1 进行物种注释。细菌 16S rRNA 基因扩增子的测序数据保存于国家微生物学数据中心，登录号为 NMDC10019048。

1.3 数理统计与分析

本研究采用 R 语言中的 vegan 包计算细菌群落的 Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度指数、PCoA 主坐标分析以及 RDA 冗余分析，利用 ANOSIM 函数进行差异性检验。细菌群落之间互作关系的分子生态网络通过 R 语言 picante、WGCNA 与 ape 包确定节点和边的信息，随后使用 Gephi 软件进行可视化处理，构建生态网络图，并计算获得网络节点数、网络直径等拓扑结构参数。利用 R 语言的 igraph、sna 与 psych 包分别计算相关矩阵的 P 值和分析各节点在生态网络中的位置，获取各物种的模块内连通性（Z_i）和模块间连通性（P_i），由此识别微生物群落关键物种。Z_i反映一个节点在模块内的作用，P_i反映节点参与其他模块的程度。一般可将节点分为 4 个角色，分别是外围节点（peripherals）、连接器（connectors）、模块枢纽（module hubs）和网络枢纽（network hubs）。外围节点（Z_i<2.5，P_i<0.62）表示只有少数连接且基本与模块内节点相连，连接器（Z_i<2.5，P_i≥0.62）表示与其他模块的连接度高，模块枢纽（Z_i≥2.5，P_i<0.62）表示

与模块内节点有较为密切的连接，网络枢纽 ($Z \geq 2.5$, $P \geq 0.62$) 表示既与模块内节点高度连接又与其他模块的节点连通度高。一般将 $Z \geq 2.5$ 或 $P \geq 0.62$ 的节点视为关键物种，即除外围节点外的其他 3 类。利用 Hmisc、minpack.lm、stats4 的 R 包，中性模型估计随机过程对浮游细菌群落的贡献， R^2 表示模型拟合率，当 R^2 越接近 1 时，组装过程越符合随机过程。

2 结果

2.1 水体理化性质

形成期时，TN 在不同热分层中变化较小且相对较低；稳定期时，温跃层 1 相对较高，混合层与滞水层较低且变化较小；消退期时，从温跃层 1 到混合层先上升后下降，从温跃层 2 到滞水层上升到最大值 (3.8)。NO₃-N 在形成期时各热分层的变化相对较小且较高；稳定期与消退期变化模式类似，从温跃层 1 到混合层上升，从混合层到温跃层 2 下降，到滞水层再上升 (图 1，表 2)。NH₄⁺-N 在形成期与稳定期不同热分层中的变化较小；消退期时，温跃层 1 到混合层下降，混合层到滞水层先上升后略下降。TP 与 PO₄³⁻-P 的分布模式类似，形成期与稳定期变化较小，消退期在滞水层迅速上升。形成期时 COD_{Mn} 从温跃层 1 到混合层上升，从混合层到温跃层 2 先下降后上升，从温跃层 2 到滞水层持续下降；稳定期时，从温跃层 1 到混合层上升，从混合层到温跃层 2 逐渐降低后略微上升，到滞水层降低。形成期、稳定期及消退期的 DO、pH、水温与 Chla 均呈现出“上高下低”的状态。其中，形成期及稳定期的 Chla 浓度从温跃层 1 到混合层逐渐下降，到温跃层 2 小幅上升，到滞水层先降低后上升；形成期与稳定期 pH 变化相对较大，分别为 6.07~8.04 和 6.15~9.47，消退期 pH 整体变化较小；形成期的电导率在滞水层达到最高 (表 3)。整体从时间角度来看，形成期与稳定期的氮磷以及 COD_{Mn} 的变化小于消退期；营养盐在消退期的变化较大；不同热分层角度来看，滞水层的营养盐浓度较高，形成期与稳定期在温跃层 1 相对较高。

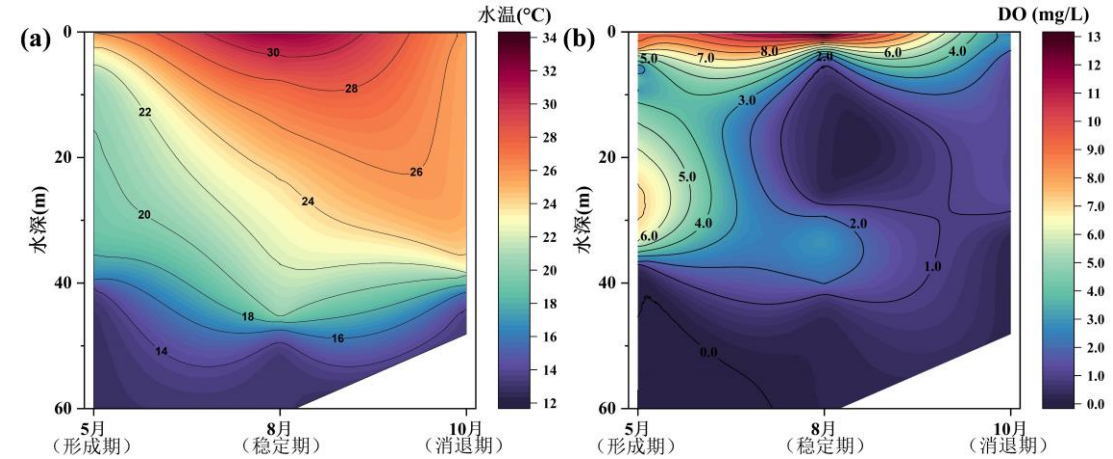


图 1 不同热分层形成时期垂向水温 (a)、DO (b) 变化 [44]

Fig.1 Vertical profiles of water temperature, dissolved oxygen

表 2 不同热分层时期水库营养盐垂向变化特征

Tab.2 Vertical variation characteristics of nutrients in reservoirs during different thermal stratification periods

水期	热分层	TN (μg/L)	TP (μg/L)	NO ₃ -N (μg/L)	NO ₂ -N (μg/L)	NH ₄ ⁺ -N (μg/L)	PO ₄ ³⁻ -P (μg/L)
形成期	U0.5	963.02±41.11	77.60±4.35	433.33±9.58	10.87±0.12	101.93±2.26	2.40±0.05
	U10	952.40±49.38	79.20±9.90	506.00±10.15	11.30±0.30	10±0.07	4.30±0.10
	U25	1184.23±173.11	119.40±18.10	486.33±6.43	12.47±0.12	26.47±0.27	2.30±0.35
	U35	1017.90±22.57	80.33±7.72	442.67±4.93	5.13±0.07	70.03±1.8	21.03±0.1
	U45	1156.96±74.08	76.53±3.46	492.67±6.66	7.13±0.09	87.27±0.40	24.90±1.21
	U60	1062.54±13.52	101.20±1.30	472.33±8.08	4.23±0.06	18.75±0.92	2.03±0.06
稳定期	U0.5	4614.95±25.00	161.57±1.99	45.67±0.58	0.35±0.07	127.73±0.75	0.83±0.06
	U10	883.69±6.02	147.35±2.29	450±10.70	12±0.39	150.06±5.16	20±0.07
	U25	914.11±17.71	165.69±2.07	42.67±0.58	0±0	10.83±0.98	1.43±0.38

	U35	759.27±9.09	147.46±1.06	241.67±2.08	0±0	81.40±3.92	2.15±0.07
	U45	1087.03±5.31	157.47±0.81	64.33±1.15	0±0	37.05±1.20	1.70±0.10
	U60	739.60±14.41	141.80±1.61	182.00±1.00	1.37±0.06	205.20±6.86	0.97±0.06
	U0.5	967.87±41.45	79.37±0.74	175.00±3.46	10.67±0.12	40.40±1.56	1.23±0.03
	U10	2196.92±19.99	152.33±1.15	468.67±14.43	3.53±0.15	9.33±0.40	3.80±0.07
消退期	U25	2166.61±31.71	188.58±16.09	395.63±2.83	10.67±0.40	50.97±0.12	2.97±0.09
	U35	144.73±3.23	25.46±0.90	130.00±1.73	14.60±0.17	720.03±48.56	74.83±1.85
	U45	3789.11±8.02	825.40±2.94	146.67±11.55	4.57±0.90	625.47±9.06	177.10±4.16

表 3 不同热分层时期水库理化性质垂向变化特征

Tab.3 Vertical variation characteristics of physicochemical properties in reservoirs during different thermal stratification periods

水期	热分层	COD _{Mn} (mg/L)	Chla (μg/L)	DO (mg/L)	pH	水温 (°C)	电导率 (μs/cm)
形成期	U0.5	2.04±0.006	17.44±0.1	9.30±0.2	7.75±0.01	25.63±0.1	39.20±0.1
	U10	3.11±0.002	1.20±0.02	4.53±0.02	6.40±0.001	20.51±0.006	33.10±0.06
	U25	2.69±0.02	0.27±0.01	7.11±0.01	6.59±0.02	19.41±0.003	28.10±0.06
	U35	7.12±0.03	0.32±0.02	3.98±0.03	6.29±0.01	18.02±0.01	31.50±0.2
	U45	3.42±0.02	0.13±0.01	0.03±0.001	6.31±0.01	13.00±0.002	40.60±0.06
	U60	2.81±0.02	0.33±0.01	0.00±0	6.62±0.01	12.85±0.01	130.70±0.06
稳定期	U0.5	9.97±1.4	7.94±0.2	11.62±0.2	9.49±0.04	32.37±0.2	49.67±0.5
	U10	7.05±0.2	0.54±0.03	0.45±0.01	6.45±0.01	27.27±0.03	40.40±0.1
	U25	6.10±0.2	0.35±0.01	0.36±0.01	6.14±0.01	23.68±0.01	30.00±0.06
	U35	3.15±0.2	0.21±0.02	2.72±0.01	6.22±0.001	22.24±0.01	29.17±0.06
	U45	5.84±0.2	0.31±0.01	0.39±0.01	6.09±0.01	20.5±0.03	35.80±0.8
	U60	2.99±0.8	1.74±0.01	0.18±0.001	6.31±0.01	13.13±0.001	48.73±0.06
消退期	U0.5	1.28±0.04	6.79±0.04	2.25±0.02	6.34±0.01	25.93±0.2	41.60±0.2
	U10	6.28±0.06	5.48±0.04	0.96±0.02	6.24±0.002	25.32±0.02	41.13±0.01
	U25	5.76±0.1	6.273±0.03	1.02±0.06	6.23±0.03	25.27±0.03	41.33±2.1
	U35	3.09±0.04	0.43±0.03	0.20±0.03	6.22±0.04	24.13±0.04	43.60±0.2
	U45	3.66±0.02	0.49±0.05	0.16±0.02	6.31±0.06	14.60±0.3	55.17±0.09

2.2 不同热分层时期浮游细菌多样性变化

不同热分层时期，万安水库浮游细菌主要以变形菌门（Proteobacteria）与放线菌门（Actinobacteria）为主；形成期与稳定期的蓝细菌（Cyanobacteria）、厚壁菌门（Firmicutes）与拟杆菌门（Bacteroidota）的丰度较高；稳定期的拟杆菌门（Bacteroidota）、疣微菌门（Verrucomicrobiota）以及蓝细菌（Cyanobacteria）丰度较高。不同热分层中，稳定期温跃层与混合层的放线菌门（Actinobacteria）丰度高于变形菌门（Proteobacteria）；消退期的厚壁菌门（Firmicutes）与拟杆菌门（Bacteroidota）在滞水层丰度增加；从形成期、稳定期到消退期，丰度较低的门类占比逐渐增大（图 2a-c）。在形成期、稳定期与消退期，浮游细菌 Shannon-Wiener 和 Pielou 指数在不同热分层之间的变化趋势基本一致（图 2d-e）。形成期时，α 多样性在温跃层高于混合层高于滞水层；且在温跃层与滞水层以及混合层与滞水层之间存在统计水平上的差异（ $P<0.05$ ），而温跃层与混合层的差异较小。稳定期则与形成期变化趋势相反，呈现滞水层高于混合层高于温跃层的趋势；Shannon-Wiener 多样性指数在温跃层与滞水层存在统计水平上的差异（ $P<0.05$ ）；消退期时，温跃层高于滞水层高于混合层，且在温跃层与混合层、混合层与滞水层存在统计水平上的差异（ $P<0.05$ ）。整体来讲，消退期温跃层与滞水层浮游细菌的 α 多样性平均值较高；滞水层与其他两层存在统计水平上的差异（ $P<0.05$ ），而温跃层与混合层之间的差异较小。

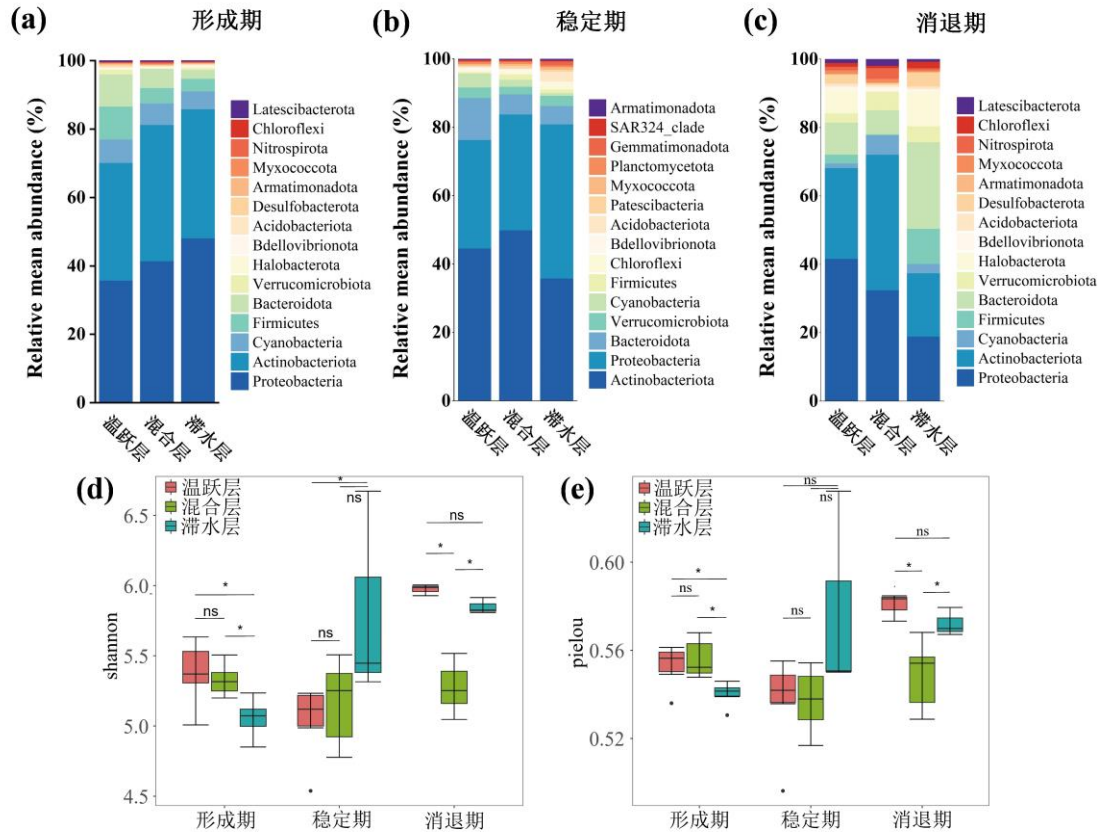


图 2 不同热分层时期浮游细菌群落 α 多样性与群落组成 (*代表表示 $P<0.05$ 水平上显著); (a) 形成期浮游细菌群落组成; (b) 稳定期浮游细菌群落组成; (c) 消退期浮游细菌群落组成; (d) 浮游细菌的 Shannon-Wiener 多样性; (e) 浮游细菌的 Pielou 多样性

Fig.2 Analysis of the α -diversity and community composition of bacterioplankton communities during different thermal stratification periods (* represents significant at the $P<0.05$ level); (a) Composition of in the formation period; (b) Composition in the stabilization period; (c) Composition in the recession period; (d) Shannon-Wiener diversity of bacterioplankton; (e) Pielou diversity of bacterioplankton

PCoA 分析进一步探究水库热分层是否会影响浮游细菌群落的变异 (图 3), 消退期时, 由于温跃层在混合层的下部, 且只存在一个温跃层, 温跃层、混合层、滞水层的浮游细菌均呈现显著分离的趋势 ($P=0.001$); 形成期时, 混合层与滞水层之间显著分离, 但温跃层与其它两层之间存在部分混合; 稳定期时, 同样是混合层与滞水层之间存在显著分离 ($P=0.001$), 但温跃层与混合层存在一定的混合, 主要原因是在形成期与稳定期时存在两个温跃层穿插在混合层的上下部分, 温跃层与混合层之间的交换与分隔带较为模糊。整体来看, 混合层与滞水层的浮游细菌存在显著差异, 形成期温跃层的细菌群落与其他两个热分层存在交集, 稳定期的温跃层与混合层差异较小。

2.3 不同热分层时期浮游细菌分子生态网络与关键物种

2.3.1 不同热分层浮游细菌共线网络分析

在不同热分层时期, 万安水库浮游细菌均以变形菌门、拟杆菌门、放线菌门、疣微菌门、蓝细菌为主。门水平上, 浮游细菌群落之间均以正相关为主 (图 4), 正相关意味着生态位重叠、共同聚集和互利关系, 而负相关则表示对抗、种间制约和具有不同生态位要求的分类群^[49], 这意味着它们的合作关系强于竞争或捕食关系, 比如共同分解废物或参与某种生物化学过程, 这种情况下, 它们之间的相互作用可能是为了减轻资源竞争, 从而使它们能够共存^[48]。

与消退期相比, 形成期和稳定期浮游细菌网络大多具有更大的规模 (节点数更多), 且形成期负相关性 (9.73%) 高于稳定期 (2.01%) 和消退期 (2.93%), 这表明形成期万安水库浮游细菌的网络更大更复杂且

细菌类群之间的竞争关系强于稳定期和消退期 [49]。尽管稳定期和消退期的模块化程度低于形成期，但其平均聚类系数和正相关性较高，节点之间的联系更加紧密，群落内部存在更多的相互作用和依赖关系。

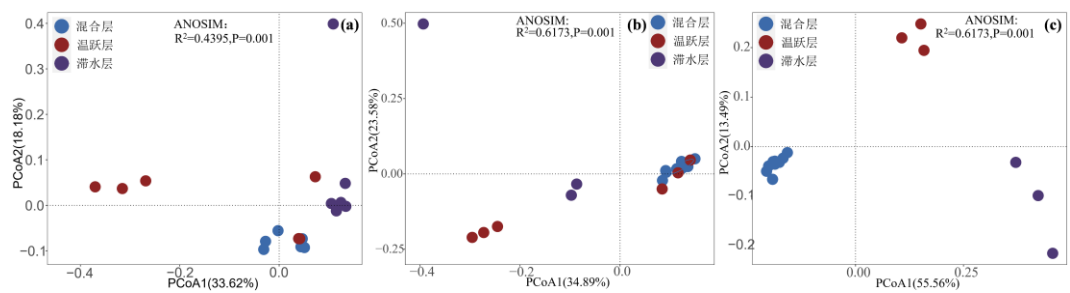


图 3 形成期 (a)、稳定期 (b)、消退期 (c) 浮游细菌群落的 PCoA 分析

Fig. 3 PCoA analysis of bacterioplankton communities during thermally stratified formation (a), stabilization (b), and recession (c) periods

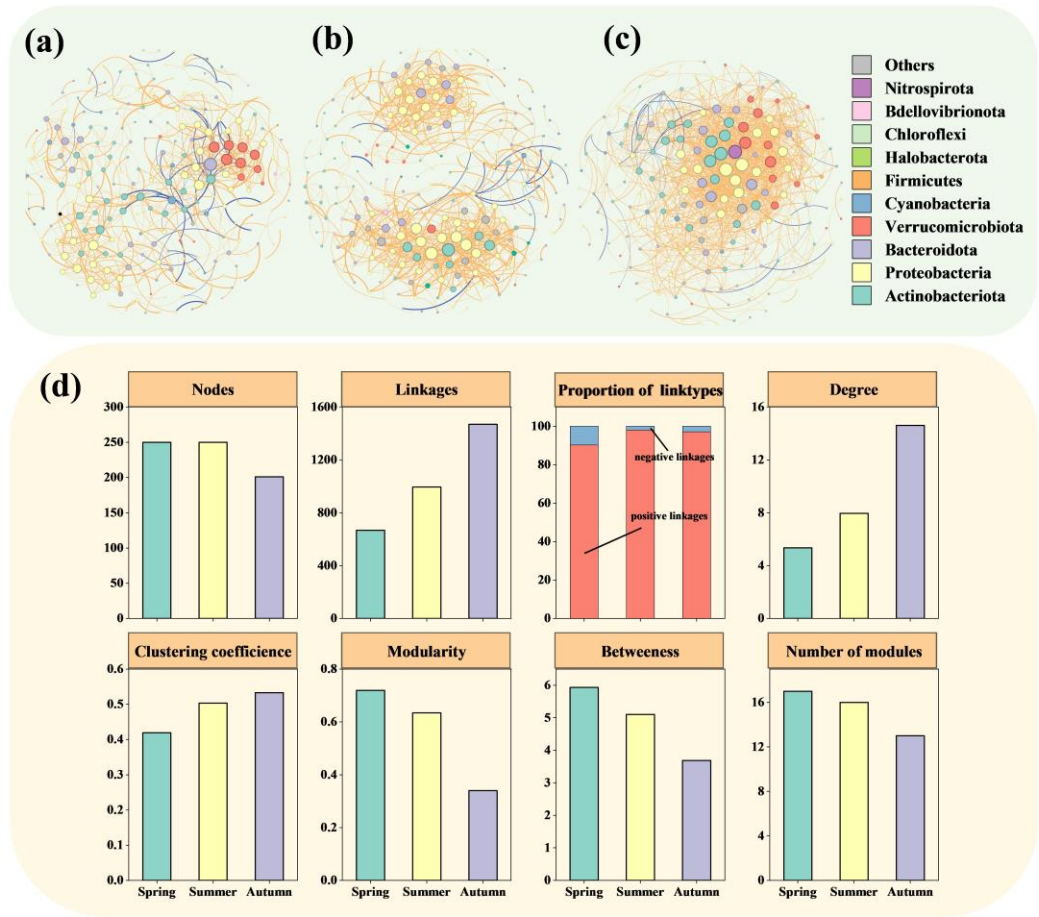


图 4 形成期 (a)、稳定期 (b)、消退期 (c) 浮游细菌分子生态网络与 (d) 不同热分层时期浮游细菌分子生态网络拓扑属性。不同颜色的节点代表不同的门，节点大小按度设置；蓝线代表负相关，黄线代表正相关

Fig. 4 Ecological network of bacterioplankton during thermally stratified formation (a), stabilization (b), and recession (c) periods and (d) topological properties of molecular ecological networks of bacterioplankton during different thermal stratification periods. Nodes of different colors represent different gates, and node size is set by degree; The blue line represents negative correlation, while the yellow line represents positive correlation

2.3.2 不同热分层期浮游细菌群落关键物种变化 万安水库不同热分层时期浮游细菌较多的关键物种均是变形菌门、放线菌门和拟杆菌门，但关键物种的数量和组成不同(图 5)。关键物种占比在形成期最高(30%)，其次为消退期(24.38%)和稳定期(21.6%)。形成期共识别出 75 个关键物种，其中变形菌门的细菌最多，放线菌次之，两者占比超过 50%；稳定期共识别出 54 个关键物种，放线菌门最多，拟杆菌门次之；消退期共识别出 49 个关键物种，其中变形菌门最多，占比超过 50%，其次为放线菌门。在三个热分层时期，关键物种占比最多的浮游细菌门类均为变形菌门，表明变形菌门在整个水库生态网络中起关键作用。

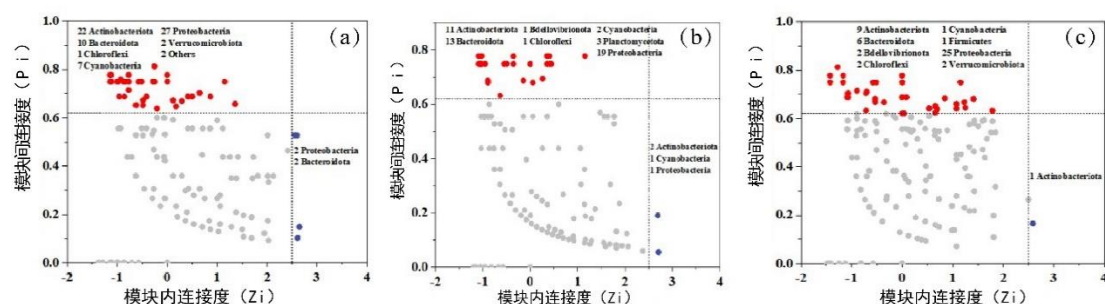


图 5 形成期 (a)、稳定期 (b)、消退期 (c) 浮游细菌网络 Zi-Pi 图

Fig. 5 Zi-Pi plots of bacterioplankton network during thermally stratified formation period (a), stabilization period (b), and recession period (c)

2.4 不同热分层时期浮游细菌群落组装模式

通过中性模型拟合结果发现，万安水库浮游细菌群落组装在三个时期主要以随机性过程为主，表明浮游细菌物种的数量会因为随机性的出生、死亡、迁移等过程而发生波动，即使物种在功能上相似，也可能因为这些随机性事件而发生变化。其中，形成期随机过程的相对贡献最大，稳定期次之，消退期最低。中性模型分别解释了形成期、稳定期、消退期 79.7%、78.8%和 64.1%的群落变化，拟合值良好，表明其能解释大部分的浮游细菌的群落组装过程，其中消退期浮游细菌的迁移速率($m=0.0225$)高于形成期($m=0.021$)高于稳定期($m=0.0187$)。

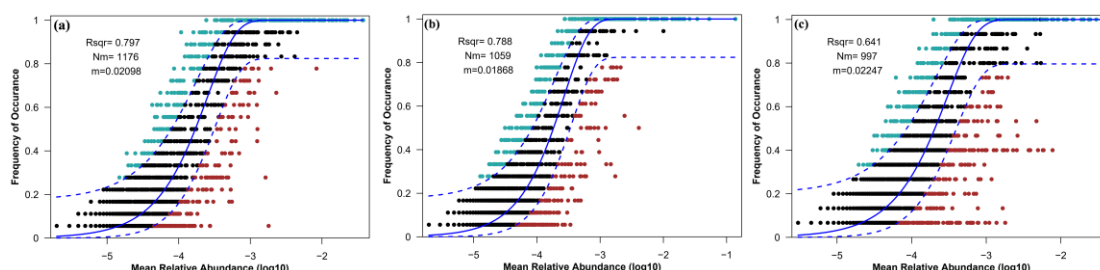


图 6 形成期 (a)、稳定期 (b)、消退期 (c) 浮游细菌群落组装的中性模型拟合, m 为迁移速率;

Nm 表示群落中每个样本所有 ASV 丰度与迁移率 (m) 的乘积

Fig. 6 Bacterioplankton community assembly during thermally stratified formation (a), stabilization (b), and recession (c) periods Neutral community model fit, m represents the migration rate, and Nm denotes the product of the abundance of all ASVs in each sample and the migration rate (m).

2.5 驱动浮游细菌群落结构变化的主要因素

冗余分析 (RDA) 分析显示, 浮游细菌群落结构主要受溶解氧、氮磷、电导率等环境因子的显著影响 (图 7)。三个热分层时期 DO 均是影响水库浮游细菌的主要环境因子之一, 其中, 形成期温跃层 1 由于处于水库的表层, 浮游细菌群落结构主要受到 DO 和 Chla 的正相关影响; 温跃层 2 主要受 TN 和 PO_4^{3-} -P 的正相关影响; 混合层主要受 TP 和 NO_3^- -N 的正相关影响; 滞水层主要受 COD_{Mn} 、TN、 PO_4^{3-} -P 的正相关影响, 而受 DO 的负相关影响 (图 7a)。稳定期时, 温跃层浮游细菌群落主要受 TN、DO、 COD_{Mn} 、Chla 的正相关影响; 混合层正好与温跃层相反, 滞水层主要受 NH_4^+ -N、EC 的正相关影响, 受 TP 的负相关影响 (图 7b); 消退期时, 混合层主要受 DO 和 Chla 的正相关影响, 受到 NH_4^+ -N 的负相关影响, 滞水层主要受到 EC、TP、 PO_4^{3-} -P 的正相关影响 (图 7c)。

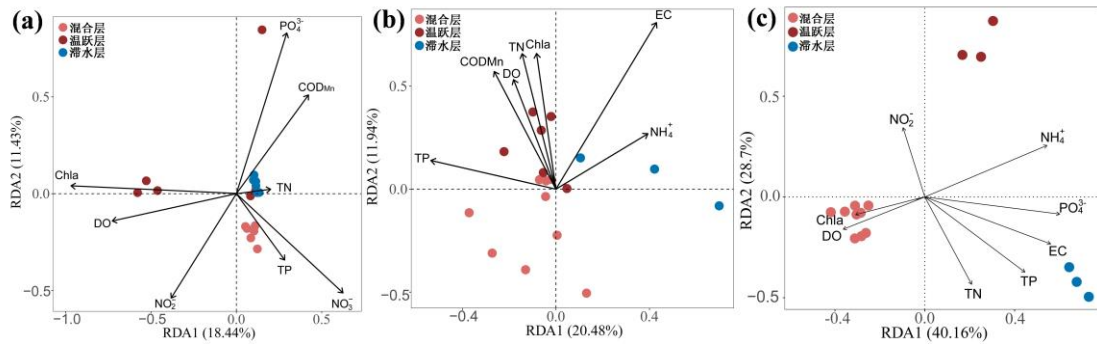


图 7 环境因子与浮游细菌群落的 RDA 分析。形成期 (a); 稳定期 (b); 消退期 (c)。

Fig. 7 RDA analysis of environmental factors and bacterioplankton community. Thermal stratification formation period (a), stabilization period (b), and recession period (c)

3 讨论

3.1 热分层对浮游细菌多样性及关键物种的影响

热分层会影响浮游细菌的多样性与组成 (图 2d-e), 尤其是滞水层与上层之间会存在显著的分隔, 冗余分析显示, 这主要与 DO 的浓度有关 (图 7) [44]。形成期时, 当水深超过 36.68 m 时处于缺氧状态; 稳定期时, 水深超过 40.39 m 进入缺氧状态, 滞水层中的缺氧层出现深度较热分层形成期时有所增加; 到了消退期, 缺氧现象较热分层稳定期进一步加剧, 在水深超过 2.79 m 后皆处于缺氧状态 DO 浓度的变化是造成浮游细菌热分层分宜的主要原因 [44]。值得注意的是, 变形菌门中也不乏有一些寡营养和厌氧微生物, 如 *Desulfobacteraceae*, 因此在缺氧的滞水层依然存在浮游细菌多样性较高的情况。同时, 水温也是影响浮游细菌多样性变化的重要因素 (图 7), 三个时期中, 水温均在滞水层后骤降, 因为每种细菌都有自己温度的生态位 [50-52]。

浮游细菌在不同热分层时期的反应不仅可以通过群落组成来反映, 还可以通过不同物种的相互作用来反映 [53], 网络分析表明 (图 4), 各个类群之间的相互作用对浮游细菌群落产生较大的影响 [54]。万安水库浮游细菌的网络拓扑参数如节点数、边数、聚类系数、平均连通性等不同热分层时期均表现出不同的变化特征 [55, 56]。消退期的连接数、平均聚类系数均高于形成期与稳定期, 表明消退期的网络关联更复杂, 对外部环境干扰的敏感性也更高 [57]。同时我们发现消退期 Chla 浓度高于形成期和稳定期, 加上较高氮磷等营养物质的积累, 造成消退期时浮游植物大量繁殖, 它们通过光合作用产生大量可溶性有机物, 包括碳氢化合物和有机酸, 为细菌提供了丰富的营养, 使浮游细菌网络结构变得更加复杂 [39]。

变形菌门与放线菌门作为水库中不同时期不同热分层浮游细菌群落中最丰富的门类 (图 5) [58-60], 同样

也指示了水库生态系统中的营养水平^[61]与脱氮除磷过程^[62]。例如, β -变形菌中的无机化能类、可以氧化氨的 *Nitrosomonas* 以及 γ -变形菌中的 *Vibrionaceae* 和 *Pseudomonadaceae* 等对生物的脱氮过程都有重要的作用^[63]。变形菌与放线菌可以通过将氮磷等营养物质与与其他菌群联系在一起,并有助于稳定细菌群落结构,它们在淡水生态系统中多样性与丰富度的差异是由不同的局部水文环境造成的^[64, 65]。除了一些丰度较高的物种外,三个热分层时期,网络分析识别出关键物种的数量和组成也不尽相同,一些在不同时期中扮演关键节点的物种如稳定期疣微菌门的相对丰度并高,说明水体中一些低丰度的细菌在群落的组装中也发挥着重要作用^[66, 67]。

3.2 热分层对浮游细菌群落组装过程的影响

生态位理论和中性理论是解释生物多样性形成和维持的主要模型,生态位理论认为生物群落受环境选择和生物相互作用的调节,这是一个确定性过程;中性理论认为,随机过程,包括物种的出生、死亡、迁移和扩散,形成了生物群落^[29, 30, 68]。万安水库不同时期浮游细菌中性模型的拟合值表明($R^2=0.641-0.797$),随机过程在群落组装过程中起到一定的影响作用^[68-70],说明除了随机性过程影响着万安水库的浮游细菌外,还可能存在确定性过程的影响。由于万安水库地处九龙江流域北溪的上游,是当地甚至其他地区的重要水源地,水库蓄水和调水的需求使水库在水文和水质理化性质每年都会发生较大的变化,这可能会影响万安水库中的中性(扩散相关)过程,驱动着万安水库浮游细菌的群落组装过程。同时,我们发现三个热分层时期浮游细菌的迁移率不同,表明水库的热分层时期也对浮游细菌群落的组装机制产生了一定的影响。在形成期与消退期,浮游细菌的扩散能力较强,稳定期最弱。主要是因为形成期与消退期时水库表层和底层的水体混合较为频繁,各水层之间的界面较为模糊,尚未形成稳定的分层结构,这种混合过程将浮游细菌从一个水层带到另一个水层,从而增强了细菌的扩散能力,同时,形成期与消退期温度梯度变化较为剧烈,导致混合层、温跃层与滞水层之间的温度梯度较大(表1),这种温度差异可能刺激浮游细菌的新陈代谢和活性,使其更容易扩散。由于缺氧层的存在,好氧与厌氧的细菌可能由于梯度流被携带到不同的热分层中,改变了其原来的生境类型,促进了形成期与消退期浮游细菌迁移率的增加。此外,研究表明,养殖污染会增强浮游细菌群落组装中随机性过程的驱动作用^[71],万安水库目前存在养殖活动^[43],在形成期与消退期较高的富营养化阶段,生态漂变等随机性过程则变得越来越重要,而环境选择的相对重要性降低^[72]。

3.3 驱动深水型水库浮游细菌群落结构变化的主要因素

形成期的温跃层 DO 和 Chla 均较高(表1),是影响浮游细菌群落的主要环境因子,较高的浮游植物生物量释放的溶解有机碳(DOC)被认为是细菌的重要优质碳源^[73],因为 DOC 可以被细菌群落快速消耗并再矿化^[74],为细菌的生长提供丰富的营养物质^[75, 76],造成形成期温跃层最高的浮游细菌 α 多样性,因此,不同优势浮游植物群落产生有机物质量的差异可导致利用这些有机物的浮游细菌群落组成的变化^[77];混合层浮游细菌主要与 TP、 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N 相关,这些环境因子的浓度相对较低,不会造成浮游细菌的爆发性生长,因此浮游细菌的多样性没有受到显著的影响;滞水层位于整个水库的底层,由于缺氧,微生物的异养呼吸作用减弱,导致有机物质分解速度减缓,相对活泼的不饱和脂肪族化合物显著减少,而惰性有机组分如稠环芳烃等则增加^[78],营养物质含量较低,同时,滞水层的浮游细菌主要受到 TN 的影响,且 TN 相较于其他两层较高,对细菌造成负面影响,不能耐受低 DO 的细菌受到影响,因此形成期滞水层浮游细菌的 α 多样性较低^[79]。

稳定期的温跃层主要受到 Chla、TN、DO、 COD_{Mn} 的强相关影响,较低的 DO、营养物质以及偏酸性的环境不利于浮游细菌与浮游植物的生长,因此温跃层浮游细菌的 α 多样性最低,Chla 的浓度较形成期显著下降也能得到证明(表1),浮游植物生物量的下降从而削弱了对 NH_4^+ -N 的吸收利用造成 NH_4^+ -N 的积累^[80, 81],同时 DO 浓度较低,表层好氧的细菌多样性受到影响^[82];混合层的细菌主要与 NH_4^+ -N、TN、 COD_{Mn} 负相关,而 TN、 COD_{Mn} 、 NH_4^+ -N 较低,因此浮游细菌较温跃层细菌的 α 多样性略有上升;到了滞水层,主要与 NH_4^+ -N、电导率正相关,而滞水层的 NH_4^+ -N 含量较高,不能耐受高 NH_4^+ -N 低 DO 的细菌受到影响一些硝化系统中的氨氧化细菌(AOB)可以利用氨或亚硝酸盐作为主要生存能源,并以二氧化碳作为主要碳源,而且在低 DO 环境下仍然能够生存和发挥作用^[83]。

消退期时,混合层的浮游细菌主要与 Chla、DO、 COD_{Mn} 强相关,而混合层的 Chla 浓度较高,DO 较

低, COD_{Mn} 相对较高, 富营养化可能导致细菌的多样性受到影响^[84], 因此混合层浮游细菌的 α 多样性降低^[40]; 温跃层的 TN、TP、营养盐都较低, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 较高, 对浮游细菌的制约较低, 因此多样性也较高; 滞水层的浮游细菌主要与 EC、TN、 $\text{PO}_4^{3+}\text{-N}$ 强相关, 滞水层的 EC、TN、 $\text{PO}_4^{3+}\text{-N}$ 都较高, 影响了浮游细菌的多样性。形成期和稳定期的温跃层 1 处于水库的表层, 受水库中网箱养殖等生产活动的影响, 表层与中层水体受到的扰动较大, 氮、磷等营养盐排入水体, 使温跃层 1 与混合层之间的界限模糊, 而滞水层位于整个水库的底层, 水温、DO 较低, EC 较高, 受环境因子的驱动, 该区域的微生物进一步分化趋向于适应低温厌氧型, 与其它区域显著分异, 但同时形成期时, 由于温跃层 2 的存在加强了与滞水层之间的联系 (图 3), 这与已有研究结果相似^[41]。消退期时, 水深较浅, 温跃层仅存在于下层, 分层较为稳定, 因此各分层之间的界面较为明显, 浮游细菌也呈现较显著的分异特征, 由于营养物质组成的差异, 浮游细菌的迁移率也较高。

万安水库中的浮游细菌群落会因环境变化与随机性过程共同主导变化与迁移, 这是群落适应性、环境因子和人类活动变化共同导致的结果^[85]。水库中的 DO、温度、营养物质与 Chla 的差异是造成浮游细菌群落结构与组成的重要影响因素。营养盐不仅可以通过“上行效应”影响水体浮游细菌的营养代谢进而影响群落的分布与组成^[86, 87], 也可通过影响水体中与浮游细菌食物链相关的捕食者的组成和丰度间接影响其群落结构和多样性^[88]。同时, 在不同时期主要的影响因子存在差异 (图 7), 这是由于底物浓度的变化以及不同时期与人类活动的影响不同导致参与水体氮循环不同过程细菌类群的比例发生了变化, 因为细菌群落在应对不同的环境变化时会表现出不同的生活策略^[89]。水体热分层对 DO 含量显著影响, 阻碍水体表层向底层的耗氧补偿^[90], 且沉积物需氧量为水体的 2~6 倍^[91], 氧气消耗导致水体底层形成缺氧区, 水底的缺氧环境会引起沉积物中溶解性物质释放, 水体底部离子浓度升高^[92], 使得电导率一般在滞水层表现出最大值。且水体热分层结构同样阻碍营养盐的上下交换, 使得上下层水体营养盐分布差异显著。而浮游细菌是水生生态系统中磷释放^[93]和氮固定的重要参与者^[62], 不同的养分浓度形成了不同环境的栖息地, 栖息地异质性最终造成了不同深度浮游细菌的群落组成与组装的差异^[94, 95]。

整体而言, 万安水库从热分层形成期到稳定期, 由于 DO 浓度与 Chla 下降, 氮、磷等营养盐的增加, 关键物种数量下降, 浮游细菌的迁移率降低, 细菌共生网络的正相互作用逐渐增强, 模块化程度降低, 网络变得更加复杂; 到消退期时, 氮磷等营养物质进一步增加, DO 浓度进一步降低, Chla 有所增加, 关键物种略有增加, 细菌群落的迁移率增加, 细菌共生网络的正相关降低, 但整体仍较高, 模块化程度进一步降低 (图 8)。

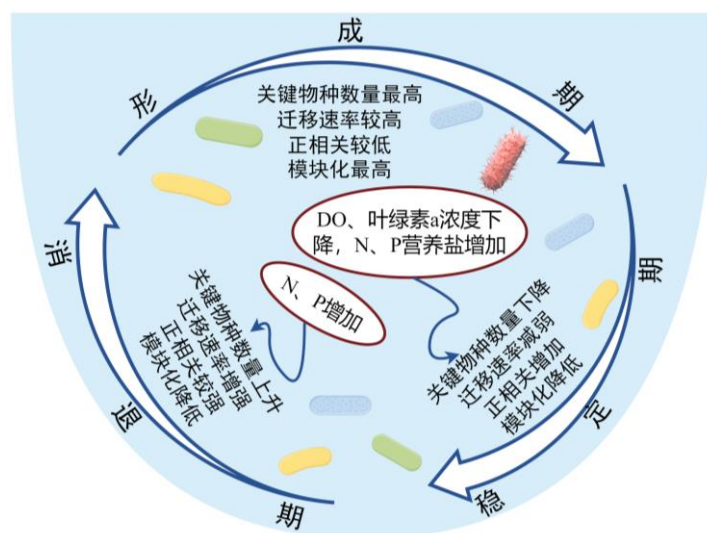


图 8 深水型水库不同热分层时期浮游细菌群落响应外界环境变化的动态模式

Fig. 8 Dynamic patterns of bacterioplankton communities responding to changes in the external environment during different thermal stratification periods in deep-water reservoir

4 结论

(1) 万安水库存在明显的热分层结构,且不同热分层时期的不同热分层会影响细菌的群落的组成与结构。消退期由于营养物质积累较高,浮游细菌的正相关关系较高,其连接数、平均聚类系数均高于形成期和稳定期,且模块化程度较低,网络关联更复杂,对外界变化的响应更加敏感;由关键物种分析可知,水体中一些低丰度的细菌在细菌群落组装中也发挥着关键作用。

(2) 万安水库不同热分层时期浮游细菌群落组装机制是以随机过程为主,但也存在一定环境因素的影响,水库蓄水和调水以及养殖污染是影响浮游细菌群落组装过程的重要驱动因素。由于缺氧层的存在,好氧与厌氧的细菌可能由于梯度流被携带到不同的热分层中,改变了其原来的生境类型,促进了形成期与消退期浮游细菌迁移率的增加。

(3) 不同热分层时期,尽管不同水层浮游细菌的主要影响因子有所差异,但基本都受到 DO、水温、Chla、氮磷营养盐等环境因子的显著影响。关键物种的数量随浮游细菌的迁移率波动,细菌共生网络的相互作用、网络复杂度与模块化程度也随之改变。

5 参考文献

- [1] Cotner JB, Biddanda BA. Small Players, Large Role: Microbial Influence on Biogeochemical Processes in Pelagic Aquatic Ecosystems. *Ecosystems*, 2002, **5**(2): 105-121. DOI: 10.1007/s10021-001-0059-3.
- [2] Pernthaler J. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications. *Nature Reviews Microbiology*, 2005, **3**(7): 537-546. DOI: 10.1038/nrmicro1180.
- [3] Garcia SL, Salka I, Grossart H-P, et al. Depth-discrete profiles of bacterial communities reveal pronounced spatio-temporal dynamics related to lake stratification. *Environmental Microbiology Reports*, 2013, **5**(4): 549-555. DOI: <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12044>.
- [4] Wang YJ, Cao XY, Zeng J, et al. 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. DOI: <https://doi.org/10.1002/lno.11373>.
- [5] Xu Q, Jia KL, Li WB et al. Characteristics of the Summer Phytoplankton Community Structure in Dalinor Lake, *Journal of Hydroecology*, 2016, **37**(06): 14-22. DOI: 10.15928/j.1674-3075.2016.06.003. [徐琼, 贾克力, 李文宝等. 达里诺尔湖夏季浮游植物群落结构及分布特征. *水生态学杂志*, 2016, **37**(6): 14-22.]
- [6] Crump BC, Peterson BJ, Raymond PA, et al. Circumpolar synchrony in big river bacterioplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, **106**(50): 21208-21212. DOI: 10.1073/pnas.0906149106.
- [7] Portillo MC, Anderson SP, Fierer N. Temporal variability in the diversity and composition of stream bacterioplankton communities. *Environmental Microbiology*, 2012, **14**(9): 2417-2428. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2012.02785.x>.
- [8] Leff LG. Longitudinal changes in microbial assemblages of the Ogeechee River. *Freshwater Biology*, 2000, **43**(4): 605-615. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00553.x>.
- [9] Winter C, Hein T, Kavka G, et al. Longitudinal Changes in the Bacterial Community Composition of the Danube River: a Whole-River Approach. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, **73**(2): 421-431. DOI: 10.1128/AEM.01849-06.
- [10] Fortunato CS, Eiler A, Herfort L, et al. Determining indicator taxa across spatial and seasonal gradients in the Columbia River coastal margin. *The ISME Journal*, 2013, **7**(10): 1899-1911. DOI: 10.1038/ismej.2013.79.
- [11] Sun MY, Dafforn KA, Brown MV, et al. Bacterial communities are sensitive indicators of contaminant stress. *Marine Pollution Bulletin*, 2012, **64**(5): 1029-1038. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.01.035>.
- [12] Kuang JL, Huang LN, He ZL, et al. Predicting taxonomic and functional structure of microbial communities in acid mine drainage. *The ISME Journal*, 2016, **10**(6): 1527-1539. DOI: 10.1038/ismej.2015.201.
- [13] Kong ZY, Kou WB, Ma YT, et al. Seasonal dynamics of the bacterioplankton community in a large, shallow, highly dynamic freshwater

- lake. *Canadian Journal of Microbiology*, 2018, **64**(11): 786-797. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjm-2018-0126>.
- [14] Lindström ES, Agterveld MPK-V, Zwart G. Distribution of Typical Freshwater Bacterial Groups Is Associated with pH, Temperature, and Lake Water Retention Time. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, **71**(12): 8201-8206. DOI: 10.1128/AEM.71.12.8201-8206.2005.
- [15] Yu Z, Yang J, Amalfitano S, *et al.* Effects of water stratification and mixing on microbial community structure in a subtropical deep reservoir. *Scientific Reports*, 2014, **4**(1): 5821. DOI: 10.1038/srep05821.
- [16] Batalla RJ, Vericat D. An appraisal of the contemporary sediment yield in the Ebro Basin. *Journal of Soils and Sediments*, 2011, **11**(6): 1070-1081. DOI: 10.1007/s11368-011-0378-8.
- [17] Sabater F, Armengol J, Sabater S. Measuring discontinuities in the ter river. *Regulated Rivers: Research & Management*, 1989, **3**(1): 133-142. DOI: <https://doi.org/10.1002/rrr.3450030113>.
- [18] Zheng YY, Liu, SY, Liu H, *et al.* Seasonal Stratified Characteristics of Water Bodies in a Sub-deep Reservoir. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2021, **36**(02): 359-370. DOI: 10.12101/j.issn.1004-390X(n).201907059. [郑莹莹, 刘树元, 刘虹等. 亚深型水库水体季节性分层特征研究. 云南农业大学学报(自然科学), 2021, **36**(2): 359-370.]
- [19] Wang YB, Wang XY, Pang SJ, *et al.* Water quality characteristics and distribution of bacterial communities during thermal stratification in the Miyun reservoir. *Environmental Science*, 2019, **40**(06): 2745-2752. DOI: 10.13227/j.hjkk.201809074. [王禹冰, 王晓燕, 庞树江等. 水库水体热分层的水质及细菌群落分布特征. 环境科学, 2019, **40**(6): 2745-2752.]
- [20] Xue YG, Liu F, Sun M, *et al.* Community Structure and Influencing Factors of Bacterioplankton in Spring in Zhushan Bay, Lake Taihu. *Environmental Science*, 2018, **39**(3): 1151-1158. DOI: 10.13227/j.hjkk.201707164. [薛银刚, 刘菲, 孙萌等. 太湖竺山湾春季浮游细菌群落结构及影响因素. 环境科学, 2018, **39**(3): 1151-1158.]
- [21] Kara EL, Hanson PC, Hu YH, *et al.* A decade of seasonal dynamics and co-occurrences within freshwater bacterioplankton communities from eutrophic Lake Mendota, WI, USA. *The ISME Journal*, 2012, **7**(3): 680-684. DOI: 10.1038/ismej.2012.118.
- [22] Chen ZJ, Xu G, Ding CY, *et al.* Illumina MiSeq sequencing and network analysis the distribution and co-occurrence of bacterioplankton in Danjiangkou Reservoir, China. *Archives of Microbiology*, 2020, **202**(4): 859-873. DOI: 10.1007/s00203-019-01798-7.
- [23] Zhang JX, Chen Y, Huo Y, *et al.* 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. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.watres.2021.117460>.
- [24] Roguet A, Laigle GS, Thieria C, *et al.* Neutral community model explains the bacterial community assembly in freshwater lakes. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, **91**(11). DOI: 10.1093/femsec/fiv125.
- [25] Missaghi S, Hondzo M, Herb W. Prediction of lake water temperature, dissolved oxygen, and fish habitat under changing climate. *Climatic Change*, 2017, **141**(4): 747-757. DOI: 10.1007/s10584-017-1916-1.
- [26] Genitsaris S, Monchy S, Viscogliosi E, *et al.* Seasonal variations of marine protist community structure based on taxon-specific traits using the eastern English Channel as a model coastal system. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, **91**(5). DOI: 10.1093/femsec/fiv034.
- [27] Zeng YH, Baumbach J, Barbosa EGV, *et al.* Metagenomic evidence for the presence of phototrophic Gemmatimonadetes bacteria in diverse environments. *Environmental Microbiology Reports*, 2016, **8**(1): 139-149. DOI: <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12363>.
- [28] Gilbert JA, Steele JA, Caporaso JG, *et al.* Defining seasonal marine microbial community dynamics. *The ISME Journal*, 2011, **6**(2): 298-308. DOI: 10.1038/ismej.2011.107.
- [29] Zhou JZ, Ning DL. Stochastic Community Assembly: Does It Matter in Microbial Ecology? *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2017, **81**(4): 10-1128. DOI: 10.1128/mmbr.00002-17.
- [30] Zhang WJ, Pan YB, Yang J, *et al.* The diversity and biogeography of abundant and rare intertidal marine microeukaryotes explained by environment and dispersal limitation. *Environmental Microbiology*, 2018, **20**(2): 462-476. DOI: <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13916>.
- [31] Liu LM, Yang J, Lv H, *et al.* Phytoplankton Communities Exhibit a Stronger Response to Environmental Changes than Bacterioplankton in Three Subtropical Reservoirs. *Environmental Science & Technology*, 2015, **49**(18): 10850-10858. DOI: 10.1021/acs.est.5b02637.

- [32] Isabwe A, Ren K, Wang YM, *et al.* Community Assembly Mechanisms Underlying the Core and Random Bacterioplankton and Microeukaryotes in a River-Reservoir System. *Water*, 2019, **11**(6): 1127. DOI: 10.3390/w11061127.
- [33] Chen HH, Wang WP, Xue, YY, *et al.* Effect of food and copepod trophic level on zooplankton community structure in a subtropical stratified reservoir. *Journal of Lake Sciences*, 2022, **34**(1): 174-183. DOI: 10.18307/2022.0105. [陈辉煌, 王文平, 薛媛媛等. 食物与桡足类营养级对亚热带分层水库浮游动物群落结构的影响. 湖泊科学, 2022, **34**(1): 174-183.]
- [34] Ruiz-González C, Proia L, Ferrera I, *et al.* Effects of large river dam regulation on bacterioplankton community structure. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, **84**(2): 316-331. DOI: 10.1111/1574-6941.12063.
- [35] Yang ML, Shi J, Wang BL, *et al.* Control of Hydraulic Load on Bacterioplankton Diversity in Cascade Hydropower Reservoirs, Southwest China. *Microbial Ecology*, 2020, **80**(3): 537-545. DOI: 10.1007/s00248-020-01523-8.
- [36] Nyirabuhoro P, Gao XF, Ndayishimiye JC, *et al.* Responses of abundant and rare bacterioplankton to temporal change in a subtropical urban reservoir. *FEMS Microbiology Ecology*, 2021, **97**(4). 10.3390/w10030256 10.1093/femsec/fiab036.
- [37] Wei GS, Li J, Wang NX, *et al.* Spatial abundance and diversity of bacterioplankton in a typical stream-forming ecosystem, Huangqian Reservoir, China. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2014, **24**(10): 1308-1318.
- [38] Yang Q, Wan CY, Zou X, *et al.* Compositional variations and the environmental responses of bacterioplankton in the Pengxi River of the Three Gorges Reservoir, China. *Journal of Freshwater Ecology*, 2020, **35**(1): 449-467. DOI:10.1080/02705060.2020.1852123.
- [39] Chen ZJ, Liu YQ, Li YY, *et al.* The Seasonal Patterns, Ecological Function and Assembly Processes of Bacterioplankton Communities in the Danjiangkou Reservoir, China. *Frontiers in Microbiology*, 2022, **13**. DOI: 10.3389/fmicb.2022.884765.
- [40] Jiao CC, Zhao DY, Zeng J. The assembly mechanisms of bacterial communities in lakes and their responses to eutrophication. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, (14): 1-20. DOI: 10.20103/j.stxb.202310312356. [焦聪聪, 赵大勇, 曾巾. 湖泊细菌群落组装机制及其对富营养化的响应. 生态学报, 2024, (14): 1-20.]
- [41] Zhou L, Li YS, Huang XD, *et al.* Spatial distribution of bacterioplankton community in Hongchaojiang Reservoir and its relationship with environmental factors. *Acta Microbiologica Sinica*, 2020, **60**(10): 2253-2264. DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20190597. [周磊, 李育森, 黄仙德等. 洪潮江水库浮游细菌群落空间分布及其与环境因子的关系. 微生物学报, 2020, **60**(10): 2253-2264.]
- [42] Zhang WW, Gao SS, Li ML, *et al.* Vertical distribution characteristics and driving factors of bacterioplankton and nitrogen phosphorus cycle genes in danjiangkou reservoir. *Environmental Science*, 2024, **45**(07): 3995-4005. DOI: 10.13227/j.hjks.202307255. [张玮玮, 高姗姗, 李梦璐等. 丹江口水库浮游细菌和氮磷循环基因垂直分布特征及其驱动因素. 环境科学, 2024, **45**(7): 3995-4005.]
- [43] Lin BM. Investigation and Development of Silverfish Resources in Wan'an Reservoir. *China Fisheries*, 2006, (07): 74-75. [林炳明. 万安水库银鱼资源调查与开发. 中国水产, 2006, (7): 74-75.]
- [44] Chen K, Wang FF, Ruan QZ, *et al.* Stratification of dissolved oxygen in deep reservoirs: A case study of Wan'an reservoir. *Journal of Hydroecology*, 2024, **45**(02): 20-30. DOI: 10.15928/j.1674-3075.202308120217. [陈侃, 王飞飞, 阮琪祯等. 深型水库溶解氧分层规律及其机制探究——以万安水库为例. 水生态学杂志, 2024, **45**(2): 20-30.]
- [45] 沈吉, 刘正文, 羊向东等. 湖泊学. 北京: 高等教育出版社, 2020. 235-236.
- [46] Berg J, Brandt KK, Al-Soud WA, *et al.* Selection for Cu-Tolerant Bacterial Communities with Altered Composition, but Unaltered Richness, via Long-Term Cu Exposure. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, **78**(20): 7438-7446. doi:10.1128/AEM.01071-12.
- [47] Michelsen CF, Pedas P, Glaring MA, *et al.* Bacterial diversity in Greenlandic soils as affected by potato cropping and inorganic versus organic fertilization. *Polar Biology*, 2014, **37**(1): 61-71. 10.1007/s00300-013-1410-9.
- [48] Fan Y, Chen K, Dai Z, *et al.* Land use/cover drive functional patterns of bacterial communities in sediments of a subtropical river, China. *Science of The Total Environment*, 2024, **947**174564. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.174564>.
- [49] Huang Y, Zhang H, Liu X, *et al.* Iron-Activated Carbon Systems to Enhance Aboriginal Aerobic Denitrifying Bacterial Consortium for Improved Treatment of Micro-Polluted Reservoir Water: Performances, Mechanisms, and Implications. *Environmental Science & Technology*, 2022, **56**(6): 3407-3418. 10.1021/acs.est.1c05254.
- [50] Zhu CM, Zhang JY, Nawaz MZ, *et al.* Seasonal succession and spatial distribution of bacterial community structure in a eutrophic freshwater Lake, Lake Taihu. *Science of The Total Environment*, 2019, **669**: 29-40. DOI:

<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.087>.

- [51] Tsujimura S, Ishikawa K, Tsukada H. Effect of temperature on growth of the cyanobacterium *Aphanizomenon flos-aquae* in Lake Biwa and Lake Yogo. *Phycological Research*, 2001, **49**(4): 275-280. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1440-1835.2001.00255.x>.
- [52] Bouchard JN, Purdie DA. Effect of elevated temperature, darkness, and hydrogen peroxide treatment on oxidative stress and cell death in the bloom-forming toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Journal of Phycology*, 2011, **47**(6): 1316-1325. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01074.x>.
- [53] Jiao CC, Zhao DY, Zeng J, *et al.* 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. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140010>.
- [54] Zhao M, Ma YT, He SY, *et al.* Dynamics of bacterioplankton community structure in response to seasonal hydrological disturbances in Poyang Lake, the largest wetland in China. *FEMS Microbiology Ecology*, 2020, **96**(8). DOI: 10.1093/femsec/fiaa064.
- [55] Zhou JZ, Deng Y, Luo F, *et al.* Phylogenetic Molecular Ecological Network of Soil Microbial Communities in Response to Elevated CO₂. *mBio*, 2011, **2**(4): 10-1128. DOI: 10.1128/mbio.00122-11.
- [56] Chen ZJ, Tian W, Li YJ, *et al.* Responses of rhizosphere bacterial communities, their functions and their network interactions to Cd stress under phytostabilization by *Miscanthus* spp. *Environmental Pollution*, 2021, **287**: 117663. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117663>.
- [57] Yang YZ, Gao YC, Huang XN, *et al.* Adaptive shifts of bacterioplankton communities in response to nitrogen enrichment in a highly polluted river. *Environmental Pollution*, 2019, **245**: 290-299. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.11.002>.
- [58] Mohiuddin MM, Salama Y, Schellhorn HE, *et al.* Shotgun metagenomic sequencing reveals freshwater beach sands as reservoir of bacterial pathogens. *Water Research*, 2017, **115**: 360-369. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.02.057>.
- [59] Newton RJ, Jones SE, Eiler A, *et al.* A Guide to the Natural History of Freshwater Lake Bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2011, **75**(1): 14-49. DOI: 10.1128/mmbr.00028-10.
- [60] Dziallas C, Grossart H-P. Temperature and biotic factors influence bacterial communities associated with the cyanobacterium *Microcystis* sp. *Environmental Microbiology*, 2011, **13**(6): 1632-1641. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02479.x>.
- [61] Yan QY, Bi YH, Deng Y, *et al.* Impacts of the Three Gorges Dam on microbial structure and potential function. *Scientific Reports*, 2015, **5**(1): 8605. DOI: 10.1038/srep08605.
- [62] Yang X, Xie P, Ma ZM, *et al.* Decrease of NH₄⁺-N by bacterioplankton accelerated the removal of cyanobacterial blooms in aerated aquatic ecosystem. *Journal of Environmental Sciences*, 2013, **25**(11): 2223-2228. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(12\)60282-4](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(12)60282-4).
- [63] Yang H, Zhang GZ, Yang XN *et al.* Microbial Community Structure and Diversity in Cellar Water by 16S rRNA High-throughput Sequencing. *Environmental Science*, 2017, **38**(04): 1704-1716. DOI: 10.13227/j.hjlx.201608097. [杨浩, 张国珍, 杨晓妮等. 16S rRNA 高通量测序研究集雨窖水中微生物群落结构及多样性. *环境科学*, 2017, **38**(4): 1704-1716.]
- [64] Fazi S, Vázquez E, Casamayor EO, *et al.* Stream Hydrological Fragmentation Drives Bacterioplankton Community Composition. *PLOS ONE*, 2013, **8**(5): e64109. DOI: 10.1371/journal.pone.0064109.
- [65] Warnecke F, Amann R, Pernthaler J. Actinobacterial 16S rRNA genes from freshwater habitats cluster in four distinct lineages. *Environmental Microbiology*, 2004, **6**(3): 242-253. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2004.00561.x>.
- [66] Liu LM, Yang J, Yu Z, *et al.* The biogeography of abundant and rare bacterioplankton in the lakes and reservoirs of China. *The ISME Journal*, 2015, **9**(9): 2068-2077. DOI: 10.1038/ismej.2015.29.
- [67] Pan YD, Guo SJ, Li YY, *et al.* Effects of Water Level Increase on Phytoplankton Assemblages in a Drinking Water Reservoir. *Water*, 2018, **10**(3): 256. DOI: 10.3390/w10030256.
- [68] Chen WD, Ren KX, Isabwe A, *et al.* Stochastic processes shape microeukaryotic community assembly in a subtropical river across wet and dry seasons. *Microbiome*, 2019, **7**(1): 138. DOI: 10.1186/s40168-019-0749-8.
- [69] Zhang ZF, Pan J, Pan YP, *et al.* Biogeography, Assembly Patterns, Driving Factors, and Interactions of Archaeal Community in Mangrove Sediments. *mSystems*, 2021, **6**(3). DOI: 10.1128/msystems.01381-20.

- [70] Zhang T, Xu S, Yan RM, *et al.* Similar geographic patterns but distinct assembly processes of abundant and rare bacterioplankton communities in river networks of the Taihu Basin. *Water Research*, 2022, **211**: 118057. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.watres.2022.118057>.
- [71] Qin MY, Xu HM, Zhao DY, *et al.* 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. DOI: <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15922>.
- [72] Jiao CC, Zhao DY, Zhou TX, *et al.* Habitat-specific regulation of bacterial community dynamics during phytoplankton bloom succession in a subtropical eutrophic lake. *Water Research*, 2023, **242**: 120252. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.watres.2023.120252>.
- [73] Cole JJ, Findlay S, Pace ML. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series*, 1988, **43**(1/2): 1-10.
- [74] Obermstererr I, Herndl GJ. Phytoplankton extracellular release and bacterial growth: dependence on the inorganic N:P ratio. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, **116**(1/3): 247-257.
- [75] Jones SE, Newton RJ, McMahon KD. Evidence for structuring of bacterial community composition by organic carbon source in temperate lakes. *Environmental Microbiology*, 2009, **11**(9): 2463-2472. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.01977.x>.
- [76] Gu J, Ning XY, Jin H, *et al.* Research progress in the effect of sediment resuspension on the photosynthesis and growth of submerged macrophytes. *Ecological Science*, 2016, **35**(1): 200-208. DOI: 10.14108/j.cnki.1008-8873.2016.01.031. [谷娇, 宁晓雨, 靳辉等. 沉积物再悬浮对浅水湖泊沉水植物光合作用及生长影响的研究进展. 生态科学, 2016, **35**(1): 200-208.]
- [77] Hannen EJv, Mooij W, Agterveld MPv, *et al.* Detritus-Dependent Development of the Microbial Community in an Experimental System: Qualitative Analysis by Denaturing Gradient Gel Electrophoresis. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, **65**(6): 2478-2484. DOI: 10.1128/AEM.65.6.2478-2484.1999.
- [78] Qu L, He C, Wu Z, *et al.* Hypolimnetic deoxygenation enhanced production and export of recalcitrant dissolved organic matter in a large stratified reservoir. *Water Research*, 2022, **219**: 118537. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2022.118537>.
- [79] Zhang HH, Chen SN, Huang TL, *et al.* Vertical Distribution of Bacterial Community Diversity and Water Quality during the Reservoir Thermal Stratification. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2015, **12**(6): 6933-6945.
- [80] Tuantet K, Temmink H, Zeeman G, *et al.* Nutrient removal and microalgal biomass production on urine in a short light-path photobioreactor. *Water Research*, 2014, **55**: 162-174. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.watres.2014.02.027>.
- [81] Su XX, He Q, Mao YF, *et al.* Dissolved oxygen stratification changes nitrogen speciation and transformation in a stratified lake. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, **26**(3): 2898-2907. DOI: 10.1007/s11356-018-3716-1.
- [82] Sand-Jensen K, Borum J. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany*, 1991, **41**(1): 137-175. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90042-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90042-4).
- [83] Bellucci M, Ofiteru ID, Graham DW, *et al.* Low-Dissolved-Oxygen Nitrifying Systems Exploit Ammonia-Oxidizing Bacteria with Unusually High Yields. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, **77**(21): 7787-7796. doi:10.1128/AEM.00330-11.
- [84] Sheng F, Xue-mei D. Changing of Microbial Community in a Large Eutrophic Shallow Lake. *Procedia Environmental Sciences*, 2011, **10**: 1416-1424. <https://doi.org/10.1016/j.proenv.2011.09.226>.
- [85] Ung P, Peng C, Yuk S, *et al.* Dynamics of bacterial community in Tonle Sap Lake, a large tropical flood-pulse system in Southeast Asia. *Science of The Total Environment*, 2019, **664**: 414-423. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.351>.
- [86] Sun H, Pan BZ, He HR, *et al.* Assembly processes and co-occurrence relationships in the bacterioplankton communities of a large river system. *Ecological Indicators*, 2021, **126**: 107643. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107643>.
- [87] Bouvy M, Bettarel Y, Bouvier C, *et al.* Trophic interactions between viruses, bacteria and nanoflagellates under various nutrient conditions and simulated climate change. *Environmental Microbiology*, 2011, **13**(7): 1842-1857. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02498.x>.
- [88] Ma YT, Li JQ, Wu J, *et al.* Bacterial and Fungal Community Composition and Functional Activity Associated with Lake Wetland Water Level Gradients. *Scientific Reports*, 2018, **8**(1): 760. DOI: 10.1038/s41598-018-19153-z.
- [89] Xiong JB, Ye XS, Wang K, *et al.* Biogeography of the Sediment Bacterial Community Responds to a Nitrogen Pollution Gradient in

- the East China Sea. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, **80**(6): 1919-1925. DOI: 10.1128/AEM.03731-13.
- [90] Antonopoulos VZ, Gianniou SK. Simulation of water temperature and dissolved oxygen distribution in Lake Vegoritis, Greece. *Ecological Modelling*, 2003, **160**(1): 39-53. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00286-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00286-7).
- [91] Su L, Huang TL, Li N, *et al.* Characteristics of sediment oxygen demand in a drinking water reservoir. *Environmental Science*, 2018, **39**(03): 1159-1166. DOI: 10.13227/j.hjxx.201706141. [苏露, 黄廷林, 李楠等. 分层型水源水库沉积物需氧量特性. 环境科学, 2018, **39**(3): 1159-1166.]
- [92] Müller S, Mitrovic SM, Baldwin DS. Oxygen and dissolved organic carbon control release of N, P and Fe from the sediments of a shallow, polymictic lake. *Journal of Soils and Sediments*, 2016, **16**(3): 1109-1120. DOI: 10.1007/s11368-015-1298-9.
- [93] Wang YY, Chen FZ. Decomposition and phosphorus release from four different size fractions of *Microcystis* spp. taken from Lake Taihu, China. *Journal of Environmental Sciences*, 2008, **20**(7): 891-896. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(08\)62143-9](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(08)62143-9).
- [94] Yang X, Huang TL, Zhang HH. Effects of Seasonal Thermal Stratification on the Functional Diversity and Composition of the Microbial Community in a Drinking Water Reservoir. *Water*, 2015, **7**(10): 5525-5546. DOI: 10.3390/w7105525.
- [95] Pouliot J, Galand PE, Lovejoy C, *et al.* Vertical structure of archaeal communities and the distribution of ammonia monooxygenase A gene variants in two meromictic High Arctic lakes. *Environmental Microbiology*, 2009, **11**(3): 687-699. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01846.x>.