J. Lake Sci.(湖泊科学), 2026, 38(2):000-000
DOI 10.18307/2026.0233

喜马拉雅东南雅鲁藏布江流域河流浮游细菌多样性与生物地理模式*

卫佩佩[1,2,3]，徐佳杰[1,2,3]，卜令苏[1,2,3]，刘 傲[1,2,3]，彭红丹[1,2,3]，谭加敏[1,2,3]，吴湘君[1,2,3]，巴 桑[1,2,3**]
（1：西藏大学生态环境学院青藏高原湿地与流域生态系统实验室，拉萨 850000）
（2：西藏大学生态环境学院那曲麦地卡高寒湿地生态系统自治区野外科学观测研究站，拉萨 850000）
（3：西藏大学地球第三极碳中和研究中心，拉萨 850000）

摘要：浮游细菌是河流等淡水生态系统中的重要组成部分，为探究喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落的季节动态及其驱动机制，本研究利用 16S rRNA 高通量测序技术，分别于春季（5 月）、夏季（7 月）和秋季（9 月）对喜马拉雅东南端流域河流 33 个不同样点的浮游细菌开展了时空尺度上的群落多样性、生物地理学模式及驱动因子分析。结果表明：（1）变形菌门、放线菌门、拟杆菌门和蓝藻门为三季共有的优势门类，变形菌门丰度最高且呈现春季 > 秋季 > 夏季的季节性差异；春季细菌群落 Shannon 指数、Simpson 指数和 Chao1 指数均为最低，且与夏季和秋季差异显著。（2）三个季节浮游细菌群落之间存在显著差异，β 多样性及组分分解表明三个季节群落差异主要由物种周转驱动。各季节浮游细菌群落存在显著的地理距离衰减趋势，且秋季衰减速率最快。（3）中性模型及校正随机率结果显示，随机性过程主导春季浮游细菌群落的组装，而夏、秋季以确定性过程为主导。（4）共现网络分析显示，三个季节浮游细菌群落之间的物种互作关系以协同作用为主导。（5）相较于地理因素，浮游细菌群落受到环境因素的影响更大，影响春季浮游细菌群落的关键驱动因子是电导率（EC），化学需氧量（COD），总氮（TN）、海拔（ALT）和溶解氧（DO），夏季为浊度（TUR）、电导率（EC）和酸碱度（pH），秋季为浊度（TUR）、海拔（ALT）、溶解氧（DO）、电导率（EC）和水温（WT）。综上表明喜马拉雅东南端流域河流中浮游细菌群落受地理距离、物种互作及不同环境因子的共同驱动，且存在季节性差异。
关键词：浮游细菌；群落结构；生物地理学模式；群落组装机制；环境因子

Diversity and Biogeographic Patterns of Bacterioplankton in the Yarlung Zangbo River Basin, Southeastern Himalaya*

Wei Peipei[1,2,3], Xu Jiajie[1,2,3], Bu Lingsu[1,2,3], Liu Ao[1,2,3], Peng Hongdan[1,2,3], Tan Jiamin[1,2,3], Wu Xiangjun[1,2,3],Ba Sang[1,2,3**]
(1: *Laboratory of Wetland and Catchment Ecosystem in Tibetan Plateau, School of Ecology and Environment, Xizang University, Lhasa 850000, P.R.China*)
(2: *Nagqu Mitika Alpine Wetland Ecosystem Field Scientific Observation and Research Station in Tibet Autonomous Region, School of Ecology and Environment, Xizang University, Lhasa* 850000, *P.R.China*)
(3: *Center for Carbon Neutrality in the Earth's Third Pole, Xizang University, Lhasa 850000, P.R.China*)

Abstract: Bacterioplankton play an important role in freshwater ecosystems such as rivers. In order to explore the seasonal dynamics and driving mechanisms of bacterioplankton communities in the Yarlung Zangbo River basin in the southeastern Himalayas, we analyzed the diversity, biogeographical patterns and driving factors of bacterioplankton communities at 33 different sites over the course of a year using 16S rRNA high-throughput sequencing technology. Our focus was on spring (May), summer (July) and autumn (September). The results showed that: (1) Proteobacteria, Actinobacteriota, Bacteroidota and Cyanobacteria were the dominant phyla throughout the year.

*2025-04-21 收稿；2025-06-19 收修改稿。
西藏自治区科技计划项目(XZ202501ZY0018)、2024 年度中央支持地方高校改革发展专项资金项目(藏财预指[2024]1 号)和西藏大学研究生“高水平人才培养计划”项目(2025-GSP-S098)联合资助。
**通信作者；E-mail: basang2003@utibet.edu.cn。

Proteobacteria had the highest abundance, with spring having the highest abundance, followed by autumn and then summer. The bacterioplankton community diversity indices (Shannon, Simpson and Chao1) in spring were the lowest and differed significantly from those in the other seasons. (2) Significant differences were observed among the bacterioplankton communities in the three seasons, with β diversity and component decomposition indicating that these differences were primarily driven by species turnover. A significant trend of geographic distance attenuation was observed in each season, with autumn experiencing the fastest decline rate. (3) The Neutral Community Model and the Modified Stochasticity Ratio indicated that stochastic processes dominated the assembly of bacterioplankton communities in spring, whereas deterministic processes dominated in summer and autumn. (4) Co-occurrence network analysis revealed that the interactions between species in the bacterioplankton communities during the three seasons were primarily synergistic and that each network exhibited a high degree of modularity. (5) Bacterioplankton communities are influenced more by environmental factors than geographical factors. The key factors affecting bacterioplankton communities in spring are EC, COD, TN, ALT and DO, whereas in summer they are TUR, EC and pH. In autumn, the key factors are ALT, DO, EC and WT. These results demonstrate that bacterioplankton communities in the rivers of the southeastern Himalayan basin are influenced by geographical distance, species interactions and various environmental factors, with differences observed across seasons.
Keywords: bacterioplankton; community structure; biogeographic patterns; community assembly mechanism; environmental factors

享有“亚洲水塔”之称的青藏高原是我国众多河流、湖泊的发源地和聚集区[1]，拥有着独特的气候和水文特征且对环境变化反应迅速[2,3]，其作为中国乃至亚洲的重要生态安全屏障，是研究生物多样性和生态功能的理想自然实验室[4,5]。在青藏高原高寒高海拔的环境背景下，河流生态系统在区域水平衡及生物地球化学循环中占据着重要地位[6]。喜马拉雅东南端流域河流作为西藏水能资源最丰富的河流，环境独特且复杂。该流域的江、河、湖泊是我国许多重点保护动植物的绝佳生存地和栖息地，对于维持区域生物多样性有着不可替代的作用。河流微生物是河流维持生态系统平衡过程中最基础的部分，其分布、丰富度及多样性调控着河流生态系统结构与功能[7]，且河流微生物不同于其他生境的微生物，河流是一个高度动态的系统且具有连续性，可以更好地了解微生物群落随时间推移而变化的生态和进化过程[8]。

浮游细菌是河流微生物中数量最多、种类最丰富的类群，具有个体小、繁殖快、分布广、种类多和适应能力强等特点[9-11]，在河流生态系统中扮演着非常重要的角色。作为微生态食物网中的生产者和有机物分解者，浮游细菌与水体中的有机物和无机营养盐之间通过物质循环和能量流动形成复杂的生态过程[12,13]，某些浮游细菌可以行使固氮、氨化、硝化和反硝化等作用[14,15]，从而快速响应环境变化来促进河流生态的稳定[16-18]。因此，探索河流生态系统中浮游细菌群落与环境因子之间的联系，对于了解浮游细菌对环境变化的响应模式具有关键作用。已有大量研究表明河流浮游细菌的群落分布及丰度变化与环境因子之间存在显著相关性，且具体影响因子呈现流域特异性：珠江下游以水温、溶解氧、总磷和透明度为主[19]，澜沧江流域集中于水温、浊度、溶解氧和总氮[20]，青藏高原河流则主要由电导率主导[21]。同时，海拔、地理距离、空间和时间变量也是驱动河流细菌群落结构变化的重要因素[22-24]。此外，研究河流浮游细菌的群落构建，除了考虑环境选择，还需要探索影响微生物群落组装的生态过程。确定性过程和随机性过程是微生物群落构建的关键机制[25]，前者认为群落构建受物种间的相互作用（如竞争、共生和捕食）和环境条件等确定性因素的控制[26]，而后者认为群落构建受物种的随机形成和灭亡、有限扩散和迁移等随机性因素控制[27]。已有学者在青藏高原河流微生物的相关研究中发现[28]，确定性过程主导高原典型河流微生物群落的构建。但针对于喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌的群落构建及影响因子的相关研究仍然匮乏。

随着分子生物学技术的不断发展，基于 16S rRNA 高通量测序技术进行环境微生物分析的研究日益丰富，其优点在于不以传统的纯培养为前提而直接从环境中获取样本，大大减少了对环境微生物研究的局限性[29]。目前对喜马拉雅东南端流域河流的研究主要集中在土地利用[30]、水化学特征[31]及气候变化[32]等方面，但在该流域对河流浮游细菌群落的相关研究鲜有报道。本研究利用 16S rRNA 高通量测序技术，从时空尺度上对喜马拉雅东南端流域河流的浮游细菌群落进行分析，探讨不同季节浮游细菌群落之间的差异及其与环境因子的联系，旨在揭示该流域浮游细菌群落多样性、生物地理学模式及驱动因子，研究结果将弥补喜马拉雅东南端流域河流中浮游细菌群落结构及组装机制研究的空白，并阐明浮游细菌群落对环境变化

的响应及适应机制，对于维持喜马拉雅东南端流域河流生态系统的稳定和生物多样性具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与采样点布设

本研究区域位于西藏东南部派镇至巴昔卡段河流，河长 496 km，水面落差 2725 m，水流湍急[33,34]。该段多峡谷，降水主要集中在 7～9 月，月均最高温多出现在 7 月[35]。根据喜马拉雅东南端流域河流的自然地貌和环境状态，在该流域共设置了 33 个采样点（图 1），从时间尺度分别于春季（5 月）、夏季（7 月）和秋季（9 月）开展野外调查及采样，采样过程中利用全球定位系统（Explorist500, 美国麦哲伦公司）记录样点经度、纬度和海拔（altitude, ALT）。

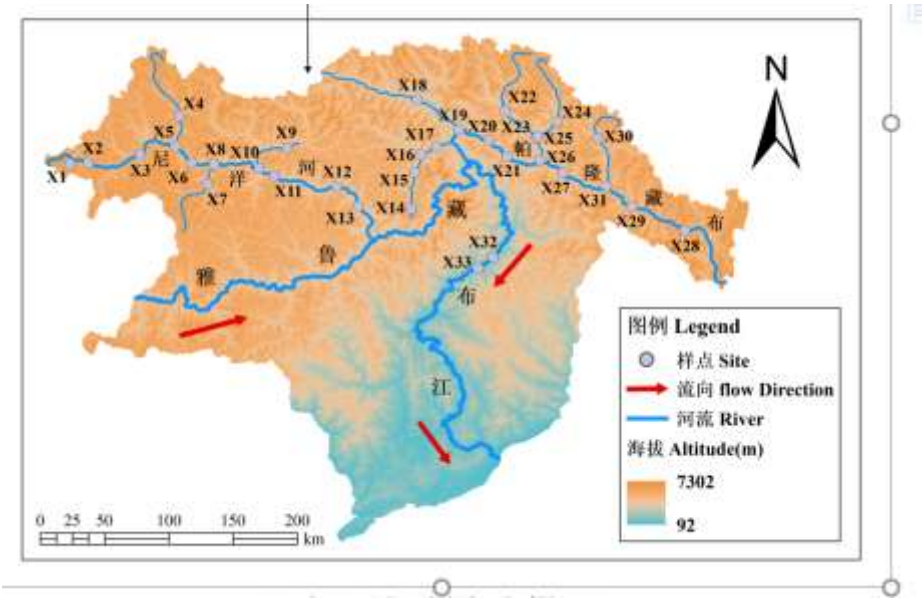

图 1 喜马拉雅东南端流域河流采样点分布

Fig.1 Distribution of river sampling sites in the southeastern basin of the Himalayas

1.2 样品采集及预处理

在各样点采集约 9 L 表层水样（约 20 cm 深），将每个水样充分摇匀取 700 mL 原水后，先通过 200 μm 尼龙过滤网去除杂质，再利用 0.22 μm 的聚碳酸酯膜（Millipore Corporation, Billerica, MA, 美国）进行抽滤，最后迅速将含有 DNA 样品的滤膜封装在无菌冷冻管并放置于液氮中保存。按照以上操作，每个样点重复 3 次，三个季节共得到 297 份水体样本。

1.3 环境因子数据收集

采样过程中，现场使用便携式仪器进行理化因子检测，其中酸碱度（pH）、水温（water temperature, WT）、电导率（electric conductivity, EC）由 HI98195 高精度便携式多参数综合水质测试仪（HANNA, 意大利）测得；水体浊度（turbidity, TUR）使用 HI98703 精度浊度分析仪（HANNA, 意大利）获取；水体溶解氧浓度（dissolved oxygen, DO）采用 HI98193 便携式溶解氧测定仪（HANNA, 意大利）进行检测；水流速度（water velocity, v）由 FP-111 直读式流速仪（Globalwate, 美国）测量。总氮（total nitrogen, TN）、总磷（total phosphorus, TP）和化学需氧量（chemical oxygen demand, COD）参照水和废水监测分析方法（第四版）[36]以及地表水环境质量标准（GB3838-2002）进行测定。

1.4 DNA 提取和高通量测序

根据制造商北京诺禾致源生物科技有限公司的说明，采用 CTAB 方法提取水体样本基因组 DNA，使用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 纯度和浓度。采用引物 341F（5’-CCTAYGGGRBGCASCAG-3’）和 806R（5’-GGACTACNNGGGTATCTAAT-3’）对 16S rRNA V3-V4 区进行 PCR 扩增。DNA 扩增反应条件：在

98℃下进行 1 分钟的第一次变性，然后在 98℃（10 s）、50℃（30 s）和 72℃（30 s）下进行 30 次循环，最后在 72℃下保持 5 分钟。DNA 样品扩增检测合格后，进行 PCR 产物的混合和纯化。生物测序在北京诺禾致源生物科技有限公司 Illumina NovaSeq 6000 平台上进行。

1.5 数据处理与分析

所测序列利用生态学定量研究工具 QIIME 2 2023.5 进行 DADA2 降噪，获得 310917 条 ASVs（Amplicon Sequence Variants, 扩增子序列变异），然后使用 Greengene2 数据库进行注释[37]，最终在春季、夏季和秋季分别以 56108、67774、70210 条序列数进行抽平。在此基础上，使用 R 中 vegen 包计算 α 多样性指数（Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数）；利用 R 中 vegen 包基于 Bray-Curtis 距离分析非度量多维尺度分析（Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS）和相似性分析（Analysis of Similarities, ANOSIM）；使用 R 中 vegan 包和 geosphere 包分析 Bray-Curtis 相似性随地理距离变化的衰减特征；采用 R 中 adespatial 包根据 Jaccard 相异指数分析 β 多样性及其组分分解，分解为物种周转（或替换）和物种嵌套（或丰富度差异）；使用 R 中 Hmisc 包和 NST 包计算中性群落模型（Neutral Community Model, NCM）和校正随机率（Modified Stochasticity Ratio, MST），分析确定性和随机性过程对浮游细菌群落构建的重要性；为降低共现网络的复杂性，利用 R 中 psych 包进行 Spearman 相关性分析，筛选具有相关性（$|R| > 0.6$, $P < 0.05$）的节点进行网络构建，再利用 Gephi 软件进行网络拓扑参数的计算与可视化处理；使用 R 中 vegan 包计算典型对应分析（Canonical Correspondence Analysis, CCA），分析各季节浮游细菌群落的环境驱动因子；使用 vegan 包计算方差分解分析（Variance Partitioning Analysis, VPA）确定环境因素和地理因素对浮游细菌群落结构变化的解释率。

2 结果与分析

2.1 浮游细菌群落组成与 α 多样性

研究结果显示，喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落在门水平上相对丰度 ＞1%的优势类群共有 11 个，包含变形菌门（Proteobacteria, 52.06%）、放线菌门（Actinobacteriota, 11.35%）、拟杆菌门（Bacteroidota, 10.88%）、蓝藻门（Cyanobacteria, 4.56%）、疣微菌门（Verrucomicrobiota, 3.28%）等（图 2 a）。从季节上看，春季相对丰度最高的五个优势门分别为变形菌门（66.27%）、放线菌门（9.28%）、蓝藻门（4.11%）、疣微菌门（3.63%）和拟杆菌门（3.32%）（图 2 b）；夏季分别为变形菌门（40.20%）、拟杆菌门（15.43%）、放线菌门（13.11%）、蓝藻门（4.93%）和酸杆菌门（Acidobacteriota, 3.55%）（图 2 c）；秋季则为变形菌门（52.14%）、拟杆菌门（12.52%）、放线菌门（11.31%）、蓝藻门（4.57%）和 Patescibacteria（3.35%）（图 2 d）。可见，变形菌门在三个季节中均占据主导地位，且春季 ＞ 秋季 ＞ 夏季。此外，疣微菌门、酸杆菌门和 Patescibacteria 分别是春、夏、秋三个季节前五优势门中特有的细菌门类。对该流域不同季节浮游细菌 α 多样性（Shannon 指数：群落多样性；Simpson 指数：物种优势度；Chao1 指数：物种丰富度）进行差异性分析（图 2 e-g），结果显示，夏季细菌群落的 Shannon 指数、Simpson 指数和 Chao1 指数均大于春季和秋季，春季最小，且春季 Shannon 指数、Simpson 指数和 Chao1 指数均与夏季/秋季差异显著（$P < 0.001$），但在夏季与秋季之间未发现差异性。

2.2 季节和距离对浮游细菌群落分布的影响

基于 Bray-Curtis 距离的 NMDS 分析和 ANOSIM 相似性分析结果如图 3 a 所示。结果表明，季节变化对浮游细菌群落产生了影响，三个季节之间具有显著差异（$R = 0.424$, $P < 0.001$）。距离衰减关系显示（图 3 b），三个季节浮游细菌群落相似性与地理距离之间均呈极显著负相关（$P < 0.001$），表现出距离衰减效应。其中，秋季（$R^2 = 0.1605$, $P < 0.001$）浮游细菌群落的衰减速率最为快速，其后依次为春季（$R^2 = 0.0676$, $P < 0.001$）和夏季（$R^2 = 0.0557$, $P < 0.001$）。

对喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落总体 β 多样性进行分析（图 3 c），结果表明，该流域春季浮游细菌群落总 β 多样性为 44.64%，夏季为 47.44%，秋季为 45.18%。春、夏、秋三个时间尺度下，周转组分在浮游细菌群落组成差异的贡献中均占主导地位，贡献率分别为 84.04%、61.07%、70.70%；嵌套组

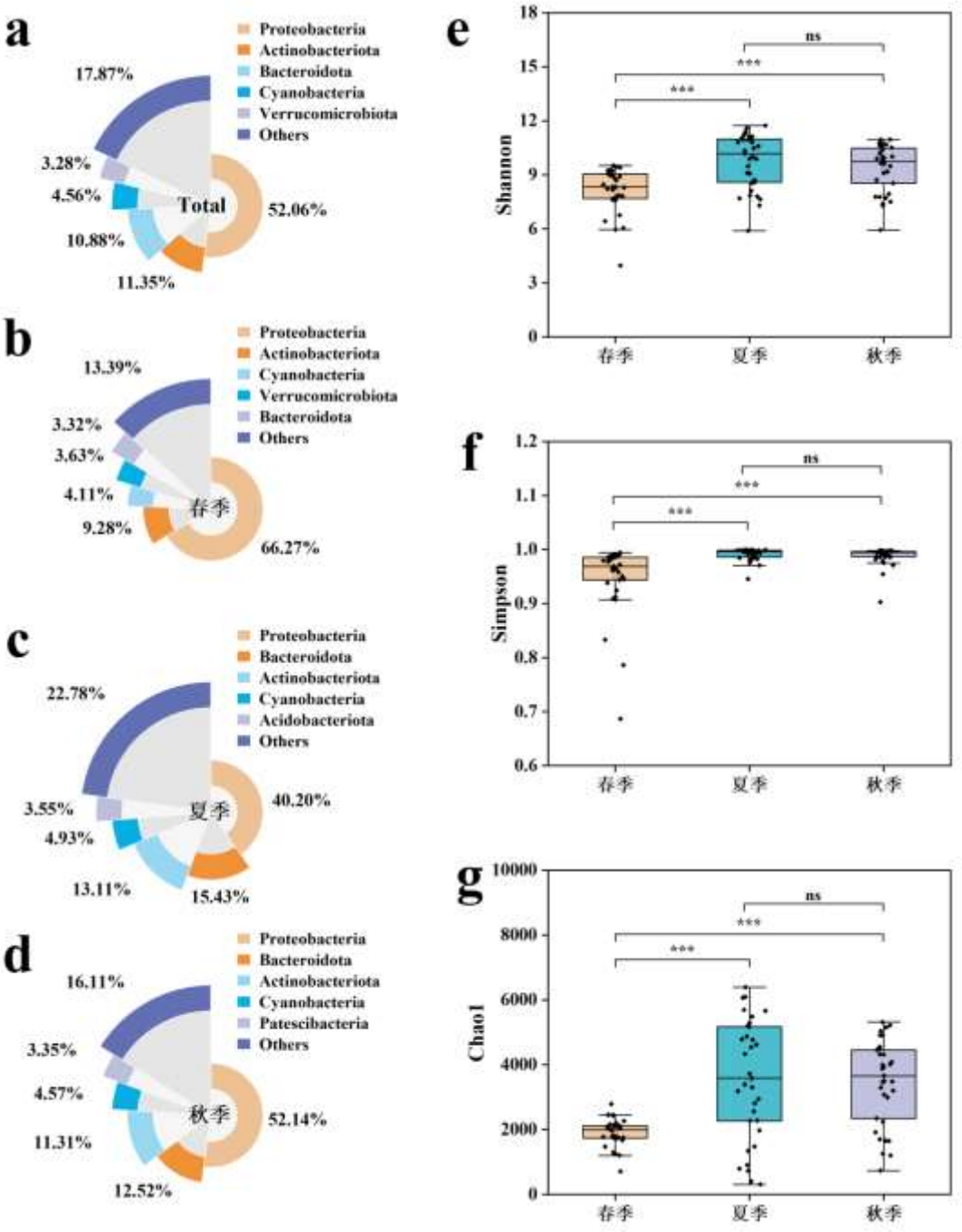

图 2 喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落组成（a.Total；b.春季；c.夏季；d.秋季）及 α 多样性（e.Shannon 指数；f.Simpson 指数；g.Chao1 指数）（***，$P < 0.001$；ns 表示无显著差异）

Fig.2 Communities composition (a. Total; b. Spring; c. Summer; d. Autumn) and α diversity (e. Shannon diversity index; f. Simpson diversity index; g. Chao1 diversity index) of bacterioplankton in the river of the southeastern Himalayan basin (***, $P < 0.001$; ns: There is no significant difference)

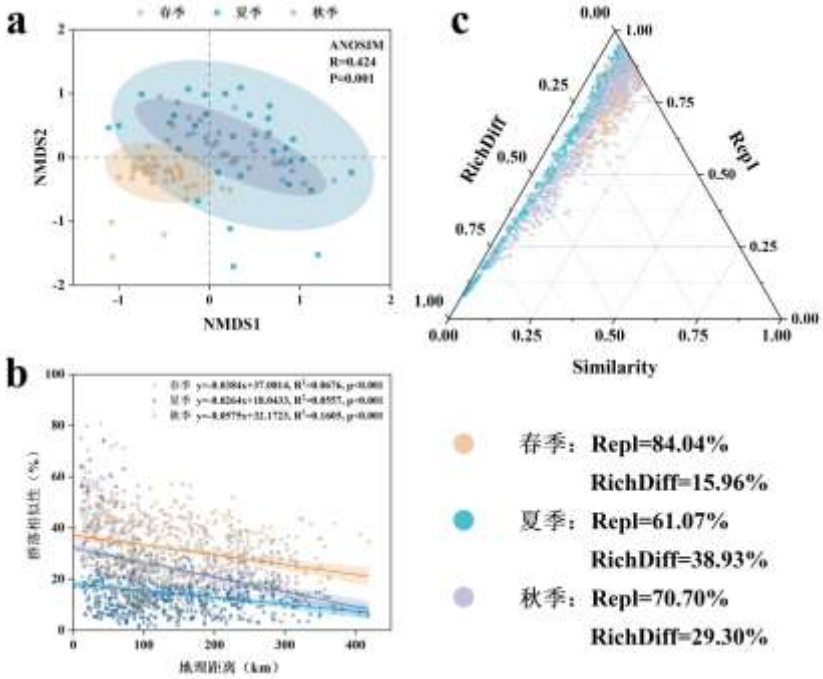

图 3 喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落 β 多样性（a.群落 NMDS 分析；b.群落地理距离衰减；c.群落 β 多样性组分分解，周转（Repl）和嵌套（Richdiff）表示 β 多样性的两种组分）

Fig.3 β diversity of bacterioplankton communities in the river of the southeastern Himalayan basin (a. Communities NMDS analysis; b. Communities geographic distance attenuation; c. Decomposition of the β diversity component of the communities, Repl and Richdiff denote the two components of β diversity)

分对 β 多样性的贡献相对较小，分别为 15.96%、38.93%、29.30%。为了明确季节变化对该流域浮游细菌群落组成差异的影响，将不同季节的浮游细菌群落 β 多样性分解为物种周转和物种嵌套。对三个季节配对样点之间的浮游细菌群落进行 β 多样性组分分解，结果显示，春、夏、秋均有 528 组配对样点，三个季节配对样点之间的 β 多样性均主要由周转组分（0.75、0.58、0.64）贡献，占比分别为 84.08%、61.08%、70.69%，嵌套组分（0.14、0.37、0.27）占比分别为 15.92%、38.92%、29.31%。综上，该流域浮游细菌群落样点间的物种组成差异主要由物种周转引起，且春季浮游细菌群落物种更替相对强于其他两个季节。

2.3 浮游细菌群落的组装机制

确定性过程和随机性过程在微生物群落组装过程中至关重要，利用 NCM 对每个生态过程的相对贡献率进行量化（图 4 a-c）。该流域三个季节的中性群落模型 R^2 为春季（0.684） > 秋季（0.585） > 夏季（0.418），表明随机性过程在春季河流浮游细菌群落的组装过程中的重要性大于秋季和夏季。然而，这一结果并不能确定该流域浮游细菌群落组装过程是否受随机性或确定性过程主导，因此进一步利用 MST 量化确定性过程和随机性过程在该流域浮游细菌群落构建中的相对重要性（图 4 d）。结果显示，春季的 MST 数值分布多数处于 0.5 阈值线以上，这表明随机性过程在春季浮游细菌群落组装中占主导；夏季和秋季的 MST 数值分布更多处于 0.5 阈值线以下，表明两者以确定性过程为主。

2.4 浮游细菌共现模式

为探究该流域浮游细菌的相互作用，三个季节的共现网络分析（图 5）与拓扑参数（表 1）结果显示：春季浮游细菌共现网络由 115 个节点和 560 条边组成，其中 98.26%的节点与春季浮游细菌前五个优势门相关，且所有的边均为正相关；夏季浮游细菌共现网络由 95 个节点和 628 条边组成，85.26%的节点与夏季浮游细菌前五个优势门相关，99.36%的边为正相关；秋季浮游细菌共现网络由 141 个节点个 1276 条边

组成，87.23%的节点与秋季浮游细菌前五个门相关，97.96%的边为正相关。此外，三个季节的模块化系数分别为 0.653、0.454、0.513，均大于 0.4，说明三个季节都存在明显的模块化程度。

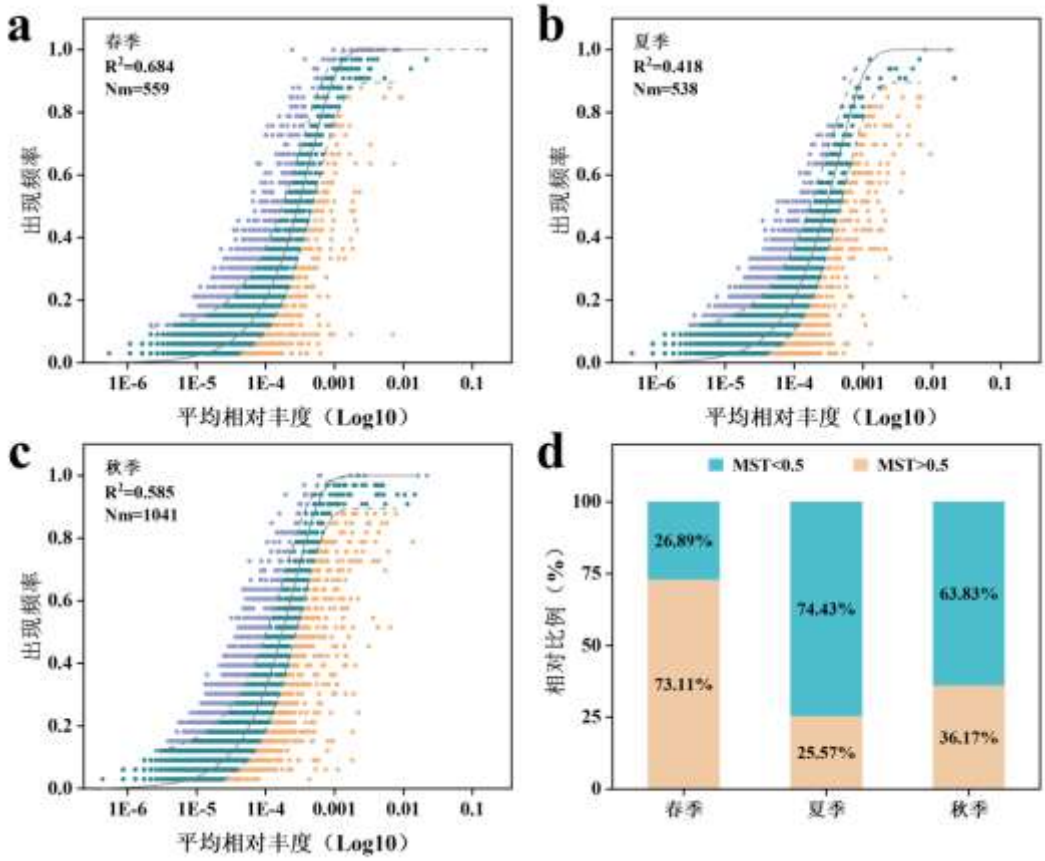

图 4 喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落中性模型（a.春季；b.夏季；c.秋季）和校正随机率（MST）（d）

Fig.4 Neutral model (a. Spring; b. Summer; c. Autumn) and modified stochasticity ratio (MST) (d) of bacterioplankton communities in the river of the southeastern Himalayan basin

2.5 驱动浮游细菌群落的关键环境因子

对 3 个季节水体理化因子调查分析已发表在前期文章[38]，本研究采用相关性分析分别将环境因子与浮游细菌生物多样性指数及部分类群进行分析（图 6 a）。春季群落 Chao1 指数与水温之间存在显著负相关（$P<0.05$），Shannon 指数和 Simpson 指数与水温之间相关性不显著；相反，夏、秋两个季的 Shannon 指数和 Simpson 指数与水温之间均具有显著负相关，而 Chao1 指数与水温不存在显著相关。此外，绝大多数理化因子与门级类群丰度具有相关性。春季 TN 与变形菌门显著正相关（$P<0.05$），但与放线菌门及蓝藻门显著负相关（$P<0.05$），pH 则与疣微菌门呈极其显著负相关。夏季 pH 与酸杆菌门呈极显著正相关（$P<0.01$）；DO 与变形菌门及酸杆菌门呈显著正相关（$P<0.05$），与蓝藻门呈极显著负相关（$P<0.01$）；WT 与放线菌门呈极显著正相关（$P<0.01$），与酸杆菌门呈极显著负相关（$P<0.01$）；TUR 与蓝藻门呈极其显著负相关（$P<0.001$），与酸杆菌门呈极其显著正相关（$P<0.001$）。秋季 WT 与放线菌门呈极显著正相关（$P<0.01$），与 Patescibacteria 呈极其显著负相关（$P<0.001$）；TUR 与变形菌门呈显著正相关（$P<0.05$），与蓝藻门呈极其显著负相关（$P<0.001$）。

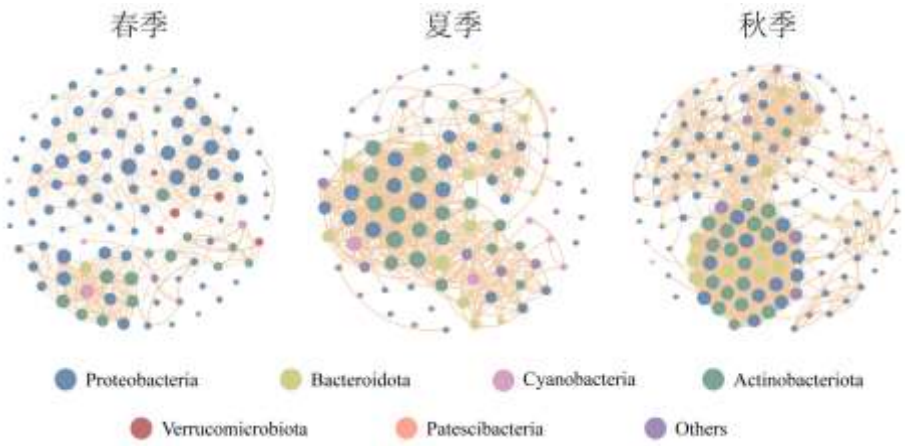

图 5 喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落共现网络

Fig.5 Bacterioplankton communities co-occurrence network in the river of the southeastern Himalayan basin

表 1 喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落共现网络的拓扑结构特征

Tab.1 The topological characteristics of co-occurrence networks of bacterioplankton communities in the river of the southeastern Himalayan basin

网络拓扑指标 Network topological indicators	春季	夏季	秋季
节点数 Number of nodes	115	95	141
边数 Edges	560	628	1276
连接部件 Connected component	10	21	11
网络直径 Network diameter	13	5	9
平均度 Average degree	9.739	13.221	18.099
模块化系数 Modularity coefficient	0.653	0.454	0.513
图密度 Density of figure	0.085	0.141	0.129
平均聚类系数 Mean clustering coefficient	0.689	0.777	0.805
平均路径长度 Mean path length	4.408	2.24	3.274
正相关比例 Positive correlation (%)	100%	99.36%	97.96%
负相关比例 Negative correlation (%)	0	0.64%	2.04%

对三个季节去趋势对应分析（Detrended Correspondence Analysis, DCA）发现，排序轴梯度最大值均大于 3，故采用典范对应分析（CCA）分析各季节环境因子对浮游细菌群落的影响，结果如图所示（图 6 b-d），春、夏、秋 3 个季节的 CCA 前两轴分别解释了浮游细菌群落结构总变化的 25.36%、23.45%、28.26%。在春季，第一主轴和第二主轴对浮游细菌群落结构变化的解释度分别为 14.07%和 11.29%，其中，EC、COD、TN、ALT 和 DO（R^2 = 0.75、0.56、0.44、0.42、0.42，P < 0.001）是影响春季浮游细菌群落变化最大的环境因子。在夏季，第一主轴和第二主轴对浮游细菌群落变化的解释度分别为 12.29%和 11.16%，TUR、EC 和 pH（R^2 = 0.95、0.90、0.55，P < 0.001）是影响夏季浮游细菌群落变化最大的环境因子。秋季第一主轴和第二主轴对浮游细菌群落结构变化的解释度分别为 14.92%和 13.34%，TUR、ALT、DO、EC 和 WT（R^2 = 0.96、0.83、0.80、0.75、0.73，P < 0.001）是影响秋季浮游细菌群落变化最大的环境因子。利用方差分解分析（VPA）说明地理因素和环境因素对喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落差异的解释度，分析发现（图 6 e），环境因素单独解释了群落差异的 11.97%，大于地理因素（4.54%）对群落差异的解释度，两者共同解释的部分占 1.40%，未解释的部分占 82.09%。

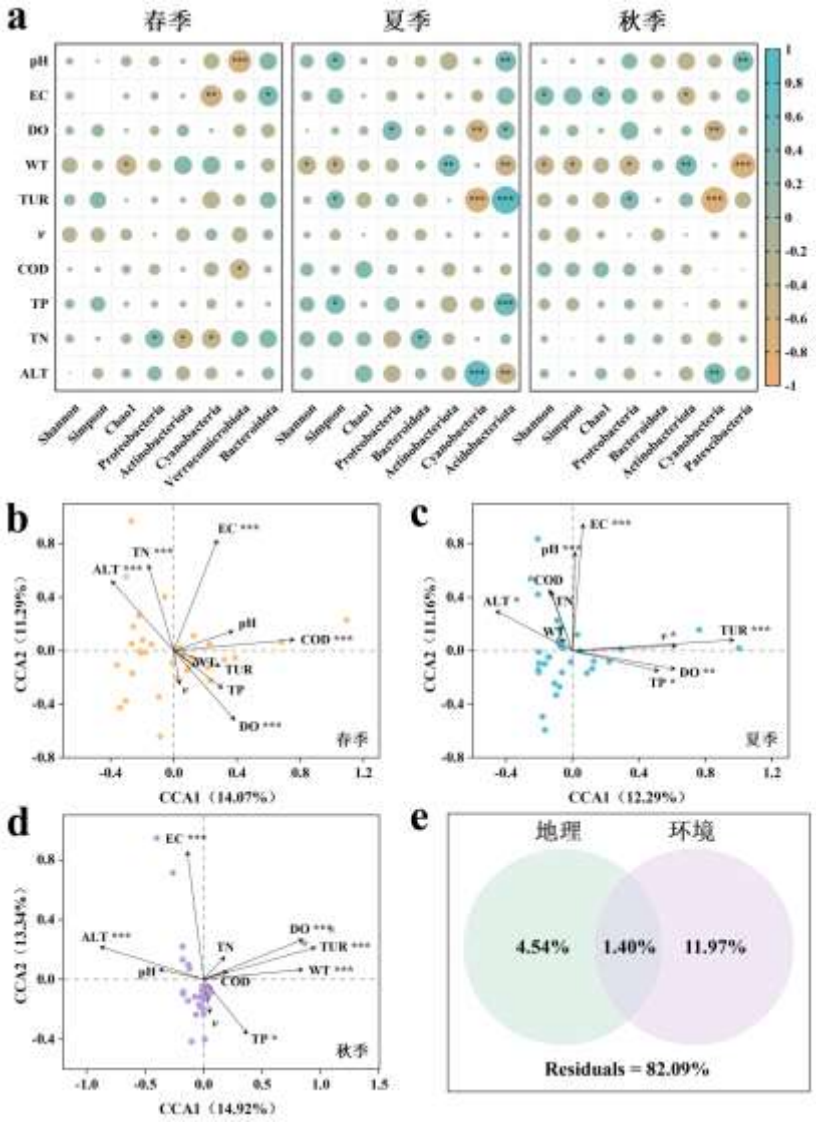

图 6 喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落与环境因子相关性分析（a）、CCA 分析（b.春季；c.夏季；d.秋季）及 VPA 分析（e）（*，$P < 0.05$；**，$P < 0.01$；***，$P < 0.001$；pH：酸碱度，EC：电导率，DO：溶解氧，WT：水温，TUR：浊度，v：流速，COD：化学需氧量，TP：总磷，TN：总氮，ALT：海拔）

Fig.6 Correlation analysis between bacterioplankton communities and environmental factors (a), CCA analysis (b. Spring; c. Summer d. Autumn) and VPA analysis (e) in the river of the southeastern Himalayan basin (*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; pH: potential of hydrogen, EC: electric conductivity, DO: dissolved oxygen, WT: water temperature, TUR: turbidity, v: water velocity, COD: chemical oxygen demand, TP: total phosphorus, TN: total nitrogen, ALT: altitude)

3 讨论

3.1 浮游细菌群落多样性与时空分布格局

喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落组成结果显示，变形菌、放线菌、蓝藻、拟杆菌均为春、夏、秋三个季节的优势菌门且以变形菌门为主导，这些分类群通常是淡水生态系统中营浮游生活的细菌群落结构特征[39,40]。变形菌门在季节变化中仍保持最高丰度，已有研究表明[41,42]，变形菌门因较强的适应能力[43,44]

使其在淡水生态系统中无处不在，且该类群包含许多具有多种生理功能和代谢的细菌类型，参与碳循环、氮循环、污染物降解等过程[45,46]。在时空变化和不同的生境条件下，浮游细菌群落表现出不同的群落组成和优势类群。例如，漓江流域水体中变形菌门的丰度最高，其次是放线菌门、拟杆菌门和厚壁菌门[47]；还有研究发现，中国河流浮游细菌的主要优势门之间差异显著，有变形菌门、放线菌门、拟杆菌门、蓝藻菌门等[48]。在本研究中随着时间变化优势菌门占比也发生变化，三个季节中夏季的拟杆菌门、放线菌门、蓝藻门的相对丰度占比均为最高，可能是夏季水温升高，水体有机物大量增加，多数细菌在此适宜的环境下进行大量繁殖，使得夏季浮游细菌的相对丰度较高。此外，研究还发现酸杆菌门是夏季前五优势门中特有的细菌门类，该流域夏季处于丰水期，雨水丰厚，河流沿岸土壤中的微生物通过地表径流被带入河流，导致夏季河流微生物的群落组成发生变化，而陈海生等[49]研究发现，在雅鲁藏布江流域沿岸，植被根际土壤中酸杆菌门的丰度较高，这在一定程度上也解释了酸杆菌门在夏季相对丰度增加的现象。

有研究表明，季节性变化对浮游细菌群落生物多样性具有显著影响[47,50]。本研究对该流域三个季节浮游细菌的 Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数进行了差异分析，发现夏季浮游细菌群落的 Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数指数均大于其他两个季节，可能是因为夏季环境条件更有利于浮游细菌的生长和繁殖[51]。然而，春季的 α 多样性指数在三个季节中最低，且春季的 Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数与夏季和秋季之间均存在极显著差异，三个季节中春季水温相对低于夏季和秋季，造成这种差异的原因可能是由于在青藏高原独特的环境下，春季水温较低，未能达到微生物生长的最适状态，导致春季生物多样性显著低于其他两个季节[52]。值得注意的是，夏季与秋季之间的 α 多样性指数不存在显著差异，表明虽然两个季节的环境条件有所变化，但其变化对于浮游细菌群落产生的影响并不显著，使群落在两个季节中相对稳定。

β 多样性是指不同地点物种组成的差异性，由物种周转和嵌套这两种过程决定[53]。喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落 β 多样性分析结果显示，三个季节中物种周转对群落 β 多样性的形成更为重要。每个物种都有其适应的生存环境，故在某个环境状态下，物种组成可能会因为环境压力或外界干扰而发生替换现象，这一结果与 Shen 等的研究相似[54]。有研究表明，群落 β 多样性的变化可能是随机事件、自相关的生物过程和环境因素共同作用的结果[55]。春季浮游细菌群落物种更替大于夏、秋季，且春季的 α 多样性最低，与夏、秋季存在显著差异，可能是与物种受到扩散限制或生境变化有关，说明了春季浮游细菌群落的生物异质性。

刘茹等[39]研究发现，不同气候带的河流水体中，高原气候区浮游细菌群落距离衰减最强。巢欣等[38]和杨胜娴等[56]调查发现雅鲁藏布江流域浮游植物群落在时空上存在地理衰减；也有研究发现雅鲁藏布江中游原生动物群落存在距离衰减效应[57]。在本研究中，喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌群落在不同时间上均表现出明显的区域异质性，群落相似性随着地理距离的增加而下降，且在秋季最为明显，说明秋季的浮游细菌物种对地理距离的变化最为敏感。这种结果可能是由扩散限制导致。随着地理距离的增加，不同生境物种生态位更加分化，使得群落的物种组成和结构在地理距离上表现出更明显的异质性[58]。有研究发现[59,60]，季节性降水使浮游细菌以更高的迁移率克服扩散障碍进而增加群落相似性。伴随着季节和水文条件的变化，秋季降雨量及冰川融水减少，河流流量下降，河流连通性因降雨和水流量减少而降低，浮游细菌受到扩散限制进而影响了浮游细菌群落的相似性，因此地理距离衰减在秋季表现出更为明显的变化。

3.2 浮游细菌群落的构建机制

微生物群落多样性的生态过程由确定性过程和随机性过程共同塑造[25,61]，两者分别基于生态位理论和中性理论解释微生物群落的形成和组装过程[62]，并且在不同环境条件下发生着动态变化。在本研究中，春季随机性过程占主导，夏季和秋季确定性过程占主导。有研究表明，群落组装初始更容易受随机性过程的影响，随着微生物的生长繁殖和环境的变化，确定性过程在群落中逐渐占主导[63]。青藏高原季节变化明显，冬季气温整体在 0℃以下，在这种极端环境下喜马拉雅东南端流域河流部分浮游细菌在越冬过程中产生消亡，春季降雨和水流量逐渐增加、水温回升但仍处于较低且不稳定的状态，细菌受到水流速度和不稳定因素的影响而不均匀的扩散到新的生境中，且 β 多样性分析中物种替换在春季最强，故随机性过程在该流域春季浮游细菌群落构建中占主导。随着季节和环境变化，夏季和秋季河流水体有机物大量增加[64]，在温度、

营养物质、光照等条件适宜状态下，浮游细菌可能会通过自身生长和繁殖的优势来适应环境变化或产生竞争和共生等相互作用争夺更优的生态位[65,66]，使得群落结构受环境和物种间相互作用而逐渐趋于稳定。

3.3 浮游细菌群落共现网络模式

共现网络用来反映微生物网络中的相互作用与复杂关系[67]。本研究中，春、夏、秋均以正相关的边为主，说明在这三个季节中浮游细菌群落之间的协同关系强于竞争关系。有研究表明，在极端环境下，微生物之间更容易表现出协同作用而非竞争，这种作用有利于微生物在极端环境中表现出更高的生存效率来维持群落的稳定性[68,69]。秋季网络结构中点和边的数量以及平均度、平均聚类系数均为最大，说明秋季浮游细菌之间的相互作用更为复杂，群落更稳定。春季网络直径和模块化系数最大，网络直径越大说明群落的网络结构越分散，物种的分布越为广泛，较高的模块化表明春季浮游细菌生态位划分最为明确，可能是因为地处青藏高原，春季冰川融化，水温、水体中的溶解氧、有机物等某些因素发生变化[70]，微生物需要划分更明确的生态位来适应这种变化，从而维持群落整体的稳定性，这一结果也说明了春季浮游细菌群落中随机性过程占主导。

3.4 浮游细菌群落的关键驱动因子

浮游细菌群落 α 多样性与环境因子之间的相关性分析发现，水温（WT）是影响浮游细菌群落 α 多样性的主要环境因子。Ji 等[71]对青藏高原湖泊水体细菌研究发现，水温（WT）与其他环境因子共同影响了细菌群落多样性。青藏高原河流具有高寒高海拔的特殊生境且喜马拉雅东南端流域河流补给一部分来源于冰川融水[72]，使得这种极端生境下的微生物对水温变化更为敏感，故季节性的温度变化对细菌体内的酶活性产生不同程度的影响，间接调控细菌的生存繁殖、生长代谢以及物种间的相互作用。

环境因子与浮游细菌群落门级水平的相关性分析发现，变形菌门作为绝对优势种群，在三个季节分别受不同环境因子的影响。研究表明[73-75]，总氮（TN）浓度会影响浮游细菌的生长和代谢，氮作为微生物生长过程中的必需元素之一，参与微生物体内重要化合物的合成和氮代谢。且已有研究证实变形菌门在 C、N、S 循环中具有重要作用[76]。春季变形菌与总氮（TN）呈显著正相关，说明春季河流总氮含量促进了变形菌的生长和代谢，进而增加了变形菌门的丰度，而放线菌和蓝藻与总氮（TN）呈负相关，可能是因为物种间相互作用或环境变化导致总氮含量的增加影响了其丰度。在夏季，变形菌与水中溶解氧（DO）呈显著正相关。溶解氧（DO）是浮游细菌生存的必要因子，随着溶解氧含量的变化，细菌的有氧呼吸、体内的氧化还原反应及某些代谢途径也发生变化[77]，进而影响微生物的群落分布和结构变化。秋季变形菌与浊度（TUR）呈显著正相关。浊度的变化可能伴随着水体悬浮颗粒和有机物含量的波动[78]，适宜的浊度有利于细菌的生长和繁殖。除三个季节相同的优势门以外，各季节还存在独立的优势菌门，如疣微菌门在春季与 pH 呈极其显著的负相关，夏季的酸杆菌门和秋季的 Patescibacteria 均与 pH 呈极显著正相关，与水温（WT）呈极显著负相关。pH 和水温（WT）都可以直接影响细菌体内的酶活性进而调控细菌的生物过程[79,80]。三个季节中不同梯度的 pH 和水温（WT）对浮游细菌群落的影响不同，可能是由于不同细菌所需要的光照条件、营养物质及其生活习性的不同引起的，并且在夏季，除 pH 和水温（WT）之外，溶解氧（DO）、浊度（TUR）、总磷（TP）和海拔（ALT）都对酸杆菌门存在显著的正向或负向影响，表明在夏季多种环境因子的共同作用促进了酸杆菌门丰富的增加。这也说明喜马拉雅东南端流域河流中浮游细菌群落与绝大多数环境因子具有相关性，存在季节性差异。

CCA 分析的结果显示，电导率（EC），化学需氧量（COD），总氮（TN）、海拔（ALT）和溶解氧（DO）是影响春季浮游细菌群落变化的主要环境因子，浊度（TUR）、电导率（EC）和酸碱度（pH）是影响夏季浮游细菌群落变化的主要环境因子，浊度（TUR）、海拔（ALT）、溶解氧（DO）、电导率（EC）和水温（WT）是影响秋季浮游细菌群落变化的主要环境因子，其中，三个季节浮游细菌群落均受电导率（EC）的影响。研究发现，电导率（EC）可以反映水环境中各种离子的浓度[28]，通过影响微生物细胞膜的结构与功能来调节细胞渗透性[81]，进而对浮游细菌的生长产生影响。化学需氧量（COD）与水体有机物的含量有关，大多数异养细菌以水体中的有机物作为生长繁殖的物质基础[82]，故而水体中适当的化学需氧量（COD）对浮游细菌的生存具有重要作用。此外，海拔（ALT）在不同季节中也具有一定的影响力，喜马拉雅东南端流域海拔落差将近 4000 m，随着海拔的降低或升高，不同区域的环境因子（光照、水温、溶

解氧等）也随之发生变化，浮游细菌受到水体理化因子及环境变化的影响更大，因此在环境因素与地理因素的 VPA 分析中，浮游细菌群落受到环境因素的影响更大。

4 结论

本研究基于 16S rRNA 分析春、夏、秋三个季节喜马拉雅东南端流域河流生态网络中的浮游细菌生物多样性及生物地理学模式，研究发现三个季节共有的优势门为变形菌门、放线菌门、蓝藻门、拟杆菌，其中，变形菌门在季节变化中表现出高丰度，疣微菌门、酸杆菌门和 Patescibacteria 分别是春、夏、秋三个季节前五优势门中特有的细菌门类。春季 α 多样性指数在三个季节中均为最小并且与夏季和秋季之间均存在显著差异。NMDS 分析表明浮游细菌群落组成存在季节性差异，β 多样性组分分解分析发现差异来源于物种周转，且春季周转组分占比最大。三个季节浮游细菌群落均存在地理距离衰减趋势，且秋季衰减速率最快。中性群落模型和校正随机率结果显示随机性过程在春季浮游细菌群落中占主导，而确定性过程在夏季和秋季浮游细菌群落中占主导。该流域浮游细菌群落之间的相互关系以协同作用为主，其中秋季浮游细菌群落之间的关系更复杂，群落更稳定。相较于地理因素，浮游细菌群落受到环境因素的影响更大，影响春季浮游细菌群落的关键驱动因子是电导率（EC），化学需氧量（COD），总氮（TN）、海拔（ALT）和溶解氧（DO），夏季为浊度（TUR）、电导率（EC）和酸碱度（pH），秋季为浊度（TUR）、海拔（ALT）、溶解氧（DO）、电导率（EC）和水温（WT），不同的环境因子共同影响了喜马拉雅东南端流域河流浮游细菌的群落变化。

5 参考文献

[1] Zhang JY, Liu JF, Jin JL, *et al*. Evolution and trend of water resources in Qinghai-Tibet Plateau. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2019, 34(11): 1264-1273. DOI: 10.16418/j.issn.1000-3045.2019.11.009. [张建云, 刘九夫, 金君良等. 青藏高原水资源演变与趋势分析. 中国科学院院刊, 2019, 34(11): 1264-1273.]

[2] Yang K, Wu H, Qin J, *et al*. Recent climate changes over the Tibetan Plateau and their impacts on energy and water cycle: A review. *Global and Planetary Change*, 2014, 112: 79-91. DOI: 10.1016/j.gloplacha.2013.12.001.

[3] Bibi S, Wang L, Li XP, *et al*. Climatic and associated cryospheric, biospheric, and hydrological changes on the Tibetan Plateau: a review. *International Journal of Climatology*, 2018, 38: e1-e17. DOI: 10.1002/joc.5411.

[4] Fu BJ, Ouyang ZY, Shi P, *et al*. Current condition and protection strategies of Qinghai-Tibet Plateau ecological security barrier. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2021, 36(11): 1298-1306. DOI: 10.16418/j.issn.1000-3045.20210919001. [傅伯杰, 欧阳志云, 施鹏, 等. 青藏高原生态安全屏障状况与保护对策. 中国科学院院刊, 2021, 36(11): 1298-1306.]

[5] Cuo L, Zhang YX, Zhu FX, *et al*. Characteristics and changes of streamflow on the Tibetan Plateau: A review. *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 2014, 2: 49-68. DOI: 10.1016/j.ejrh.2014.08.004.

[6] Qu B, Zhang YL, Kang SC, *et al*. Water chemistry of the southern Tibetan Plateau: an assessment of the Yarlung Tsangpo river basin. *Environmental Earth Sciences*, 2017, 76(2). DOI: 10.1007/s12665-017-6393-3.

[7] Li Y, Lei MT, Yang N, *et al*. Research and prospect on river microbial ecology. *Water Resources Protection*, 2022, 38(01): 190-197. DOI: 10.3880/j.issn.10046933.2022.01.025. [李轶, 雷梦婷, 杨楠, 等. 河流微生物生态学的研究进展. 水资源保护, 2022, 38(01): 190-197.]

[8] Read DS, Gweon HS, Bowes MJ, *et al*. Catchment-scale biogeography of riverine bacterioplankton. *The ISME journal*, 2015, 9(2): 516-526. DOI: 10.1038/ismej.2014.166.

[9] Newton RJ, McMahon KD. Seasonal differences in bacterial community composition following nutrient additions in a eutrophic lake. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(4): 887-899. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2010.02387.x.

[10] Wang L, Wang SK, Zuo JE, *et al*. Urban river health assessment based on biotic integrity bacterioplankton-index of biotic integrity: A case study of Shenzhen River Basin. *Chinese Journal of Environmental Engineering*, 2023, 17(6): 2007-2014. DOI: 10.12030/j.cjee.202211054. [王力, 王丝可, 左剑恶, 等. 基于浮游细菌生物完整性指数的城市河流健康评价：以深圳河流域为例. 环境工程学报, 2023, 17(06): 2007-2014.]

[11] Wang H, Zhang W, Li Y, *et al*. Hydrodynamics-driven community coalescence determines ecological assembly processes and shifts bacterial network stability in river bends. *Science of The Total Environment*, 2023, 858: 159772. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.159772.
[12] Wang Y, Ye F, Wu SJ, *et al*. Biogeographic pattern of bacterioplanktonic community and potential function in the Yangtze River: roles of abundant and rare taxa. *Science of the Total Environment*, 2020, 747: 141335. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.14133.
[13] Yi ML, Fang Y, Hu GP, *et al*. Distinct community assembly processes underlie significant spatiotemporal dynamics of abundant and rare bacterioplankton in the Yangtze River. *Frontiers of Environmental Science & Engineering*, 2022, 16: 1-14. DOI: 10.1007/s11783-021-1513-4.
[14] 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.]
[15] Kuypers MMM, Marchant HK, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(5): 263-276. DOI: 10.1038/nrmicro.2018.9.
[16] 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: 10.1016/j.watres.2022.118057.
[17] Mo YY, Zhang WJ, Yang J, *et al*. Biogeographic patterns of abundant and rare bacterioplankton in three subtropical bays resulting from selective and neutral processes. *The ISME journal*, 2018, 12(9): 2198-2210. DOI: 10.1038/s41396-018-0153-6.
[18] Wu YY, Zhou SB, Li Y, *et al*. Climate and local environment co-mediate the taxonomic and functional diversity of bacteria and archaea in the Qinghai-Tibet Plateau rivers. *Science of The Total Environment*, 2024, 912: 168968. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.168968.
[19] Du WL, Sun JH, Mai YZ, *et al*. Spatial and temporal distribution characteristics of bacterioplankton community structure in the downstream of Pearl River. *Journal of Lake Sciences*, 2020, 32(02): 380-394. DOI: 10.18307/2020.0208. [杜宛璘, 孙金辉, 麦永湛, 等. 珠江下游浮游细菌群落结构的时空分布特征. 湖泊科学, 2020, 32(02): 380-394.]
[20] Cheng B, Wang X, Xu YQ, *et al*. Bacterioplankton Community Structure in the Lancang River Basin and the Analysis of Its Driving Environmental Factors. *Environmental Science*, 2018, 39(08): 3649-3659. DOI: 10.13227/j.hjkx.201711014. [程豹, 望雪, 徐雅倩, 等. 澜沧江流域浮游细菌群落结构特征及驱动因子分析. 环境科学, 2018, 39(08): 3649-3659.]
[21] Qu WQ, Zhang BM, Huang X, *et al*. Bacterial Community and Diversity of River Ecosystems on the Qinghai-Tibet Plateau Based on 16S rRNA Gene Sequencing. *Environmental Science*, 2023, 44(01): 262-271. DOI: 10.13227/j.hjkx.202202129. [璩伟卿, 张博美, 黄雪, 等. 基于 16S rRNA 测序技术的青藏高原河流细菌群落多样性. 环境科学, 2023, 44(01): 262-271.]
[22] Wu XB, Ye F, Jiang Y, *et al*. Bacterioplankton Community Structure in the Mainstream of Yangtze River and Driving Factors. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2019, 28(07): 1652-1662. DOI: 10.11870/cjlyzyyhj201907015. [吴晓冰, 叶飞, 姜毅, 等. 长江干流浮游细菌群落结构及影响因素. 长江流域资源与环境, 2019, 28(07): 1652-1662.]
[23] Liu R, Wu W, Zhou XD, *et al*. Bacterioplankton community structure in Weihe River and its relationship with environmental factors. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2017, 37(03): 934-944. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2016.0313. [刘睿, 吴巍, 周孝德, 等. 渭河浮游细菌群落结构特征及其关键驱动因子. 环境科学学报, 2017, 37(03): 934-944.]
[24] Yang Z, Li NY, Zhong B, *et al*. Nitrogen distribution and potential microbial driving processes in the upper reaches of Minjiang River. *Journal of Lake Sciences*, 1-17[2025-03-20]. DOI: 10.18307/2025.0425. [杨早, 李娜英, 仲波, 等. 岷江上游河流氮分布及潜在沉积物微生物驱动过程. 湖泊科学, 1-17[2025-03-20].]
[25] Zhou JZ, Ning DL. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology? *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2017, 81(4). DOI: 10.1128/mmbr.00002-17.
[26] Chave J. Neutral theory and community ecology. *Ecology letters*, 2004, 7(3): 241-253. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x.
[27] Vanwonterghem I, Jensen PD, Dennis PG, *et al*. Deterministic processes guide long-term synchronised population dynamics in replicate anaerobic digesters. *The ISME journal*, 2014, 8(10): 2015-2028. DOI: 10.1038/ismej.2014.50.
[28] Yang Q, Zhang P, Li XD, *et al*. Distribution patterns and community assembly processes of eukaryotic microorganisms along an altitudinal gradient in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River. *Water research*, 2023, 239: 120047. DOI: 10.1016/j.watres.2023.120047.

[29] Liu C, Li JB, Rui JP, *et al*. The applications of the 16S rRNA gene in microbial ecology: current situation and problems. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(09): 2769-2788. DOI: 10.5846/stxb201306181726. [刘驰, 李家宝, 芮俊鹏, 等. 16S rRNA 基因在微生物生态学中的应用. 生态学报, 2015, 35(09): 2769-2788.]

[30] Luo J, Xin LJ, Liu FG, *et al*. Study of the intensity and driving factors of land use / cover change in the Yarlung Zangbo River, Nyang Qu River, and Lhasa River region, Qinghai-Tibet Plateau of China. *Journal of Arid Land*, 2022, 14(4): 411-425. DOI: 10.1007/s40333-022-0093-x.

[31] 杨剑. 雅鲁藏布江中上游化学风化对气候变化的响应机制研究[学位论文]. 河南: 华北水利水电大学, 2023.

[32] You QL, Kang SC, Wu YH, *et al*. Climate change over the Yarlung Zangbo river basin during 1961-2005. *Journal of Geographical Sciences*, 2007, 17: 409-420. DOI: 10.1007/s11442-007-0409-y.

[33] 关志华, 陈传友, 区裕雄, 等. 西藏河流与湖泊. 北京: 科学出版社, 1984.

[34] Yang ZG, Zhuo M, Lu HY, *et al*. Characteristics of precipitation variation and its effects on runoff in the Yarlung Zangbo River basin during 1961-2010. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2014, 36(01): 166-172. DOI: 1000-0240.2014.0021. [杨志刚, 卓玛, 路红亚, 等. 1961-2010 年西藏雅鲁藏布江流域降水量变化特征及其对径流的影响分析. 冰川冻土, 2014, 36(1): 166-172.]

[35] 刘湘伟. 雅鲁藏布江流域水文气象特性分析[学位论文]. 北京: 清华大学, 2015.

[36] 国家环境保护总局, 水和废水监测分析方法编委会. 水和废水监测分析方法(第四版). 北京: 中国环境科学出版社, 2002.

[37] DeSantis TZ, Hugenholtz P, Larsen N, *et al*. Greengenes, a chimera-checked 16S rRNA gene database and workbench compatible with ARB. *Applied and environmental microbiology*, 2006, 72(7): 5069-5072. DOI: 10.1128/aem.03006-05.

[38] Chao X, Yang SX, Liu HQ, *et al*. Mechanism and driving factors of phytoplankton community construction in the lower reaches of Yarlung Zangbo River. *Journal of Lake Sciences*, 2025, 37(01): 215-229. DOI: 10.18307/2025.0135. [巢欣, 杨胜娴, 刘惠秋, 等. 雅鲁藏布江下游浮游植物群落构建机制及驱动因素. 湖泊科学, 2025, 37(01): 215-229.]

[39] 张利平, 吕慧, 唐佳玲, 等. 淡水生态系统细菌群落多样性和结构研究进展. 湖北农业科学, 2024, 63(09): 73-77.

[40] Zwart G, Crump BC, Kamst-van Agterveld MP, *et al*. Typical freshwater bacteria: an analysis of available 16S rRNA gene sequences from plankton of lakes and rivers. *Aquatic microbial ecology*, 2002, 28(2): 141-155. DOI: 10.3354/ame028141.

[41] Graham EB, Crump AR, Resch CT, *et al*. Deterministic influences exceed dispersal effects on hydrologically-connected microbiomes. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(4): 1552-1567. DOI: 10.1111/1462-2920.13720.

[42] Gweon HS, Bowes MJ, Moorhouse HL, *et al*. Contrasting community assembly processes structure lotic bacteria metacommunities along the river continuum. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(1): 484-498. DOI: 10.1111/1462-2920.15337.

[43] Lei TT, Chen LZ, Chen SX, *et al*. Progress in research on the adaptability of microorganisms to extremely cold environments. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(06): 2150-2164. DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20210641. [雷婷婷, 陈良仲, 陈绍兴, 等. 微生物对低温极端环境适应性的研究进展. 微生物学报, 2022, 62(06): 2150-2164.]

[44] Zhang QQ, Jian SL, Li KM, *et al*. Community structure of bacterioplankton and its relationship with environmental factors in the upper reaches of the Heihe River in Qinghai Plateau. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(2): 1210-1221. DOI: 10.1111/1462-2920.15358.

[45] Wang ZC, Ma Y, Li YXY, *et al*. Response of relationship between microplastic abundance and nitrogen metabolism function microorganisms and genes in water. *Environmental Science*, 2024, 45(6): 3661-3670. DOI: 10.13227/j.hjkx.202307060. [王志超, 马钰, 李雅馨月, 等. 水体微塑料丰度与氮代谢功能微生物及基因的响应关系. 环境科学, 2024, 45(6): 3661-3670.]

[46] Zang Y, Gao BL. Biodiversity and environmental adaptation of deep-sea hydrothermal vent Epsilon-proteobacteria. *Acta Microbiologica Sinica*, 2017, 57(9): 1392-1399. DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20170269. [臧扬, 高贝乐. 深海热液口 Epsilon-变形菌的物种多样性与环境适应机理. 微生物学报, 2017, 57(9): 1392-1399.]

[47] Liu B, Tian ZY, Xie PH, *et al*. Temporal and spatial dynamic changes of planktonic bacteria community structure in Li River, China: a seasonal survey. *Environmental Science and Pollution Research*, 2023, 30(51): 111244-111255. DOI: 10.1007/s11356-023-30166-8.

[48] Liu R, Wang P, Ding MJ, *et al*. Biogeographic patterns and assembly mechanisms of bacterial communities in rivers of China. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2024, 44(10): 142-155. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2024.0193. [刘茹, 王鹏, 丁明军, 等. 中国河流细菌群落分布格局及驱动机制. 环境科学学报, 2024, 44(10): 142-155.]

[49] Chen HS, Liu SP, Yang WQ, *et al*. Structure and diversity of bacterial community in rhizosphere soil of four dominant species along the bank of the lower reaches of Yarlung Zangbo River. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(4): 1527-1537. DOI: 10.5846/stxb202008112089. [陈海生, 刘守平, 杨万勤, 等. 雅鲁藏布江下游沿岸湿地建群种植物根际土壤细菌群落结构和多样性特征. 生态学报, 2022, 42(4): 1527-1537.]

[50] Liao NJ, Zhao HJ, Yang S, *et al*. Community structure and influencing factors of planktonic bacteria across summer and winter in the Maowei Sea of Beibu Gulf, Guangxi. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(19): 8109-8121. DOI: 10.20103/j.stxb.202208032206. [廖能健, 赵华显, 杨恕, 等. 广西北部湾茅尾海夏冬季浮游细菌群落结构及其影响因子. 生态学报, 2023, 43(19): 8109-8121.]

[51] Chen CC, Sun MD, Xie P, *et al*. Bacterial Communities in Lakes and Their Influence on Water Self-purification. *Environmental Science & Technology*, 2025, 48(2): 203-213. DOI: 1003-6504.1796.24.338. [陈聪聪, 孙明东, 谢培, 等. 湖泊细菌群落及其对水体自净影响的研究进展. 环境科学与技术, 2025, 48(2): 203-213.]

[52] Liu Q, Zhao E, Wang KH, *et al*.Water Environment Characteristics and Water Purification Capacity of Natural Wetlands in the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, 46(12): 1797-1806. DOI: 10.7541/2023.2022.0014. [刘倩, 赵娥, 王克焕, 等. 青藏高原天然湿地水环境特征和水质净化能力分析. 水生生物学报, 2022, 46(12): 1797-1806.]

[53] Soininen J, Heino J, Wang JJ. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(1): 96-109. DOI: 10.1111/geb.12660.

[54] Shen YJ, Zhang YF, Zhou XX, *et al*. Environmental DNA metabarcoding revealing the distinct responses of phytoplankton and zooplankton to cascade dams along a river-way. *Ecological Indicators*, 2024, 166: 112545. DOI: 10.1016/j.ecolind.2024.112545.

[55] Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological monographs*, 2005, 75(4): 435-450. DOI: 10.1890/05-0549.

[56] Yang SX, Yang Q, Li XD, *et al*. Deterministic processes dominate the geographic distribution pattern and community assembly of phytoplankton in typical plateau rivers. *Biodiversity Science*, 2023, 31(7): 43-57. DOI: 10.17520/biods.2023092. [杨胜娴, 杨清, 李晓东, 等. 确定性过程主导高原典型河流浮游植物地理分布格局和群落构建. 生物多样性, 2023, 31(7): 43-57.]

[57] Yang Q, Li XD, Yang SX, *et al*. Protozoan community diversity and its impact factor in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River in the wet season. *Biodiversity Science*, 2023, 31(4): 100-115. DOI: 10.17520/biods.2022500. [杨清, 李晓东, 杨胜娴, 等. 雅鲁藏布江中游丰水期原生动物群落多样性及其影响因子. 生物多样性, 2023, 31(4): 100-115.]

[58] Liu L, 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.

[59] Shu W, Wang P, Ding MJ, *et al*.Effects of Landscape Structures on Bacterioplankton Communities at Multi-spatial Scales in the Yuanhe River. *Environmental Science*, 2022, 43(3): 1434-1446. DOI: 10.13227/j.hjkx.202107173. [舒旺, 王鹏, 丁明军, 等. 不同空间尺度的景观结构对袁河浮游细菌群落的影响. 环境科学, 2022, 43(3): 1434-1446.]

[60] Qiu Y, Jin Y, Su ZH, *et al*. Analysis of the Spatial Changes in Bacterial Communities in Urban Reclaimed Water Channel Sediments: A Case Study of the North Canal River. *Environmental Science*, 2021, 42(5): 2287-2295. DOI: 10.13227/j.hjkx.202008246. [邱莹, 靳燕, 苏振华, 等. 城市再生水河道沉积物细菌群落空间变化分析: 以京津冀北运河为例. 环境科学, 2021, 42(5): 2287-2295.]

[61] Bai CR, Cai J, Tang XM, *et al*. Spatial patterns and community assembly mechanisms of bacterioplankton in large shallow lakes:A case study of Lake Taihu. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(4): 1433-1442. DOI: 10.18307/2023.0436. [白承荣, 蔡舰, 汤祥明, 等. 大型浅水湖泊中浮游细菌群落的空间格局及其驱动机制——以太湖为例. 湖泊科学, 2023, 35(4): 1433-1442.]

[62] Fargione J, Brown CS, Tilman D. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the national academy of sciences*, 2003, 100(15): 8916-8920. DOI: 10.1073/pnas.1033107100.

[63] Dini-Andreote F, Stegen J C, Van Elsas J D, *et al*. Disentangling mechanisms that mediate the balance between stochastic and deterministic processes in microbial succession. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(11): E1326-E1332.

[64] Yang Q, Zhang P, An RZ, *et al*. Spatial and temporal distribution patterns and driving mechanisms of ciliate communities in the midstream and downstream reaches of the Lhasa River. *Biodiversity Science*, 2022, 30(6): 136-150. DOI: 10.17520/biods.2022012. [杨清, 张鹏, 安瑞志, 等. 拉萨河中下游纤毛虫群落时空分布模式及其驱动机制. 生物多样性, 2022, 30(6): 136-150.]

[65] Pang XH, Lv LY, Niu Y, *et al*. The Spatial Pattern of Bacterioplankton Community Composition in Lake Taihu in Summer. *Acta*

Hydrobiologica Sinica, 2014, 38(2): 335-341. DOI: 10.7541/2014.48. [庞兴红, 吕丽媛, 牛远, 等. 太湖夏季浮游细菌群落多样性的空间格局. 水生生物学报, 2014, 38(2): 335-341.]

[66] Baines SB, Pace ML. The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: patterns across marine and freshwater systems. *Limnology and oceanography*, 1991, 36(6): 1078-1090. DOI: 10.4319/lo.1991.36.6.1078.

[67] Wang C, Shi ZY, Li AG, *et al*. Long-term nitrogen input reduces soil bacterial network complexity by shifts in life history strategy in temperate grassland. *Imeta*, 2024, 3(3): e194. DOI: 10.1002/imt2.194.

[68] Zhao Z, Zhao YX, Marotta F, *et al*. The microbial community structure and nitrogen cycle of high-altitude pristine saline lakes on the Qinghai-Tibetan plateau. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1424368. DOI: 10.3389/fmicb.2024.1424368.

[69] Zhao YX, Liu ZS, Zhang BF, *et al*. Inter-bacterial mutualism promoted by public goods in a system characterized by deterministic temperature variation. *Nature communications*, 2023, 14(1): 5394. DOI: 10.1038/s41467-023-41224-7.

[70] Feng L, Xu JZ, Zhai LX. The evolution characteristics of dissolved organic matter in cryoconite during ablation season on the surface of a typical continental glacier of Tibetan Plateau:a case study at Laohugou Glacier No. 12. *Journal of Glaciology and Geocryology,* 2021, 43(3): 874-884. DOI: 10.7522/j.issn.1000-0240.2021.0028. [冯琳, 徐建中, 翟立翔. 青藏高原典型大陆性冰川表面消融期溶解性有机质演化特征分析——以祁连山老虎沟 12 号冰川为例. 冰川冻土, 2021, 43(3): 874-884.]

[71] Ji M, Kong WD, Yue LY, *et al*. Salinity reduces bacterial diversity, but increases network complexity in Tibetan Plateau lakes. *FEMS Microbiology Ecology*, 2019, 95(12): fiz190. DOI: 10.1093/femsec/fiz190.

[72] Yao TD, Li ZG, Yang W, *et al*. Glacial distribution and mass balance in the Yarlung Zangbo River and its influence on lakes. *Chinese Science Bulletin*, 2010, 55(18): 1750-1756. DOI: 10.1007/s11434-010-3213-5. [姚檀栋, 李治国, 杨威, 等. 雅鲁藏布江流域冰川分布和物质平衡特征及其对湖泊的影响. 科学通报, 2010, 55(18): 1750-1756.]

[73] Wan YP, Qiu XC, Yin J, *et al*. Characteristics and Driving Factors of Bacterioplankton Community Structure in Yuehai Lake. *The Administration and Technique of Environmental Monitoring*, 2023, 35(6): 42-48. DOI: 10.19501/j.cnki.1006-2009.2023.06.007. [万永鹏, 邱小琮, 尹娟, 等. 阅海湖浮游细菌群落结构特征及其驱动因子. 环境监测管理与技术, 2023, 35(6): 42-48.]

[74] Xue YB, Zhu SN, Schultze-Kraft R, *et al*. Dissection of crop metabolome responses to nitrogen, phosphorus, potassium, and other nutrient deficiencies. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(16): 9079. DOI: 10.3390/ijms23169079.

[75] Cabello P, Roldan MD, Moreno-Vivian C. Nitrate reduction and the nitrogen cycle in archaea. *Microbiology*, 2004, 150(11): 3527-3546. DOI: 10.1099/mic.0.27303-0.

[76] Yue FJ, Li SL, Liu CQ, *et al*. Using dual isotopes to evaluate sources and transformation of nitrogen in the Liao River, northeast China. *Applied Geochemistry*, 2013, 36: 1-9. DOI: 10.1016/j.apgeochem.2013.06.009.

[77] 李佳倩. 东印度洋不同含氧区域环境因子与浮游细菌分布特征及多样性关系研究[学位论文]. 天津: 天津大学, 2019.

[78] He Y, Li XM, Li HQ, *et al*. Characteristics of Epiphytic Bacterial Community on Submerged Macrophytes in Water Environment Supplemented with Reclaimed Water. *Environmental Science*, 2024, 45(5): 2707-2714. DOI: 10.13227/j.hjkx.202305178. [贺赟, 李雪梅, 李宏权, 等. 再生水构建水环境中沉水植物附着细菌群落特征. 环境科学, 2024, 45(5): 2707-2714.]

[79] Liu HQ, Yang SX, Chao X, *et al*. Environmental Screening Drives the Assembly Process of Periphytic Algae Community in the Lower Reaches of Yarlung Zangbo River. *Environmental Science*, 2025, 46(2): 889-899. DOI: 10.13227/j.hjkx.202402145. [刘惠秋, 杨胜娴, 巢欣, 等. 环境筛选驱动雅鲁藏布江下游着生藻类群落组装过程. 环境科学, 2025, 46(2): 889-899.]

[80] Liu HB, Fan YF, Lin R, *et al*. Spatiotemporal variation characteristics of bacterioplankton community structure andassembly patterns in a deep-water reservoir. *Journal of Lake Sciences*, ,2025,37(5)]. DOI: 10.18307/2025.0536. [刘慧博, 范逸飞, 林蓉等. 深水水库浮游细菌群落结构及组装模式的时空变化特征. 湖泊科学,2025,37(5)]

[81] Wu TT, Xu JS, Zhou YP, *et al*. Variation in soil properties and bacterial community composition of different habitat soils in the Yellow River Delta, China. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(10): 2250-2261. DOI: 10.11654/jaes.2022-0169. [吴桐桐, 徐基胜, 周云鹏, 等. 黄河三角洲不同生境土壤理化特性及细菌群落结构特征. 农业环境科学学报, 2022, 41(10): 2250-2261.]

[82] 申玉春, 刘国才, 包文仲, 等. 池塘细菌生长与 pH、COD、水温以及浮游生物的关系. 河北渔业, 1996, (5): 8-10.