https://doi.org/10.3799/dqkx.2019.198



达里诺尔湖夏季水体浮游细菌群落 垂向变化特征差异

杜 蕾,李文宝*,杨 旭,刘晶晶,李畅游

内蒙古农业大学水资源保护与利用自治区重点实验室,内蒙古呼和浩特 010018

摘 要:浮游细菌是湖泊水生态系统关键组成部分,在元素、能量迁移转化过程中作用明显.基于16S rRNA基因高通量测序 技术,以夏季内蒙古达里诺尔湖(简称"达里湖")为研究区,对内陆封闭型湖泊水体浮游细菌群落垂向变化特征及影响因素进 行了对比分析.结果显示:夏季达里湖浮游细菌群落多样性在表层水中最高,中层水最低;而丰富度则在底层水中最高,中层水 最低.此外,浮游细菌群落组成也存在一定程度的垂向差异:在纲类水平上,Actinobacteria丰度优势明显,表层水为24.70%、中 层水为21.06%、底层水为24.77%.冗余分析(RDA)结果表明不同深度水体中优势菌群受理化指标影响不同:表层水优势菌群 结构受总溶解性固体含量、电导率等理化指标的影响最明显;不同形态营养元素则是中层水优势菌群结构的主要影响因素;在 底层水中,优势菌群则受叶绿素、化学需氧量等理化指标的影响最明显.整体上,水深变化引起的湖水理化性质垂向差异成为 影响达里湖夏季水体浮游细菌群落结构特征的关键因素之一. 关键词:浮游细菌;水深;理化指标;达里诺尔湖;环境地质.

中图分类号: X172 **文章编号:** 1000-2383(2020)05-1818-12

Vertical Changes of Planktonic Bacteria Community and Predictive Functional Analysis in Summer Dali-Nor Lake

收稿日期:2019-08-09

Du Lei, Li Wenbao*, Yang Xu, Liu Jingjing, Li Changyou

IMAR Key Laboratory of Water Resources Protection and Utilization, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China

Abstract: Planktonic bacteria is the key component of water ecosystem, playing an important role in processes of materials and energy cycle. In this study, we have collected 43 water samples from the surface water, middle water and bottom water in the summer Dali-nor lake, an inland closed lake in the Inner Mongolia Plateau. Based on 16S rRNA gene-based high throughput sequencing technology, the vertical variation characteristics and ecological function of planktonic bacterial community have been analyzed in detail. The results show that: in summer, the diversity of phytoplankton community in Dali lake is the highest in surface water, the lowest in middle water, and the richness is the highest in bottom water, and the lowest in middle water. In addition, the Actinobacteria is the most dominant class, which is 24.70% in the surface water, 21.06% in the middle water, and 24.77% in the bottom water respectively. Redundancy analysis results show that the dominant microbial acceptance indicators in different depths of water have different effects. The dominant microflora in surface water of Dali-nor lake is most affected by TDS and *EC*, which represent exogenous input. The dominant microflora in middle water is mainly affected by different forms of

基金项目:国家自然科学基金项目(Nos.51469025,51669021).

作者简介:杜蕾(1996-),女,硕士研究生,主要研究方向为湖泊水环境演变及修复.ORCID:0000-0003-2501-6191. E-mail: 18847163393@163.com *通讯作者:李文宝, E-mail: tianshitd@126.com

引用格式:杜蕾,李文宝,杨旭,等,2020.达里诺尔湖夏季水体浮游细菌群落垂向变化特征差异.地球科学,45(5):1818-1829.

nutrient elements. In bottom water, the dominant microflora is most obviously affected by Chla and COD. And the change of water depth is also one of the key factors affecting the structure of dominant flora in middle and bottom water. On the whole, the vertical difference of the physical and chemical proxies caused by the change of water depth, has become one of the key factors affecting the structural characteristics of planktonic bacteria in summer Dali-nor lake.

Key words: planktonic bacteria; water depth; physical and chemical proxies; Dali-nor lake; environmental geology.

湖泊在区域生态系统中具有重要作用,其水体 中的菌群结构是这一生态系统中的关键组成部分 (del Giorgio and Bouvier, 2002; Comeau et al., 2012; Garcia et al., 2013; 吴庆龙和江和龙, 2017). 一般地,湖泊水体菌群主要由附着细菌和浮游细菌 组成,不过两者的功能存在差异(Bosshard et al., 2000; Newton et al., 2011; 任丽娟等, 2013). 其 中,浮游细菌不仅在湖泊水体物质能量循环中起 到主要作用,也驱动着整个生态系统的化学元素 循环(Jiang and Shen, 2007;张菲等, 2019).此 外,浮游细菌对水质、水环境变化非常敏感:不同 形态营养元素含量、水体理化指标等因子的改变 都会导致浮游细菌群落结构的变化(Jiang and Shen, 2007).因此,分析湖水中浮游细菌群落结 构变化及其对水体理化性质响应程度的差异,可 以很好地反映湖泊水环境状况,并且可作为分析 湖泊生态系统健康的重要指标(Ji et al., 2017).

尽管现有研究结果表明,不同水体中浮游细菌 的结构及其生态功能特征存在明显的差异(Sims et al., 2013;何敏等, 2018;张菲等, 2019),并显示受 到不同水体理化指标参数变化的影响,如水体温度 (WT)、溶解氧含量(DO)、溶解性总固体含量 (TDS)、营养元素 (如总磷 -TP、总氮 -TN)等 (Garcia et al., 2013; 吕明姬等, 2013; Kanukollu et al., 2015;冯灿等, 2018).但对于寒旱区封闭湖泊 水体细菌群落结构垂向变化的相关研究却较为少 见,尤其是在位于内蒙古生态关键带的湖泊,虽然 其水文过程简单,但是不同深度水体受外界环境 变化的影响不同,造成水体理化性质存在一定程 度的垂向差异(李文宝等, 2015, 2019; 甄志磊 等,2015),进而导致不同水体理化指标参数对 细菌群落结构变化的影响程度存在差异的可能 性.因此,对内蒙古高原具有重要生态环境意义 的区域内湖泊开展细菌群落结构垂向变化研究 具有鲜明的地域特色和生态学意义:既可以为探 讨区域水生态环境演变提供理论,又可以为开展 典型湖泊水环境保障提供基础材料.

基于此,本文将以内蒙古赤峰市克什克腾旗境

内达里诺尔湖(简称"达里湖")为研究区域,通过对 2018年夏季湖水进行垂向分层采样,在分析反映水 体性质的理化指标参数(如总溶解性固体(Total Dissolved Solid, TDS)、溶解氧(Dissolved Oxygen, DO)、水温(Water Temperature, WT)、水深 (Depth)、不同形态营养元素等)变化特征基础上, 讨论了门类水平上浮游细菌群落结构组成特征及 垂向变化,并分析了门类水平上优势浮游细菌群落 对不同水体理化指标参数变化的响应程度及差异, 为进一步开展达里湖水质变化及其与水体生态环 境演化过程的相关性研究提供基础.

1 材料与方法

1.1 达里湖概况

达里湖(43°12′~43°24′N,116°24′~116°56′E) 位于内蒙古自治区赤峰市克什克腾旗境内,属中 国北方典型高原内陆封闭湖泊,湖水无河流外 泄,补给源除大气降水以外,亮子河、沙里河、浩 来河与贡格尔河等4条河流及地下水的输入也 成为湖水的主要补给来源(图1),其中亮子河与 贡格尔河为主要补给河流,但由于年均降水量的 不同,导致达里湖每年入湖水量存在年份差异 (刘志娇,2015;李文宝等,2019).

近年来,达里湖水面面积约为189 km²,年均变 化在1~2 km²(王旭阳,2017).由于湖泊面积的改 变,造成达里湖不同区域的水深存在一定程度的波 动.具体上,达里湖水深由西南到东北逐渐变浅,湖 水最深处约13 m(Xiao *et al.*,2008).其中,达里湖 西南侧水深变化明显,形成水下陡坡.相对地,其他 区域湖底地形均比较平缓,湖水深度的变化也相对 平缓(Xiao *et al.*,2008; 王旭阳,2017).

1.2 样品采集

根据达里湖的水面面积、水深变化以及入湖河口的位置,采用GPS全球定位系统,在达里湖内共布设17个取样点,由南到北分别命名为DL-1、DL-2、DL-3、DL-4、DL-5、DL-6、DL-7、DL-8、DL-9、DL-10、DL-11、DL-12、DL-13、DL-14、DL-15、DL-16、

DL-17(图1,表1),于2018年7月上旬进行了湖水 样品采集,依取样点实际水深,将不同取样点样品 划分为表、中、底等3层.其中,将采集于湖水表层 0~15 cm 处样品定为表层水;采集于湖水-底泥交 界处以上约10 cm 处样品定为底层水;中层水则根 据取样点实际水深,仅对水深大于5m的取样点进 行了中层水取样,具体取样深度约为取样点水深的 二分之一(图1).此外,由于个别取样点水深较小 (表1),在实际取样过程中,如DL-9点仅采集表层 水,而DL-10点则仅采集表、底层水样.其他取样点 根据水深变化分别采集表、中、底层水体样品,共 计采集湖泊水样 43个.具体方法为:利用多参数 水质监测仪对水体温度、pH、DO、TDS等进行现 场测定,并使用标准分层取水器,采集各层水体 1.0 L,样品采集完成后,水样装入经过预处理灭 菌的聚乙烯取样瓶中,并立即密封避光低温保 存,运回实验室进行样品的前期处理:其中0.5 L 用于 TN、TP 等水体理化指标的测定, 0.5 L 用于 水样过滤收集浮游细菌,首先水样先经过5 µm 孔径滤膜过滤,以去除颗粒杂质,然后再经过 0.22 µm 孔 径 滤 膜 过 滤 (Kanukollu et al., 2016; Yang et al., 2017), 过滤完成后, 滤膜保存于 -20℃以下环境中,用于后续实验分析.

1.3 DNA 提取和高通量测序

按照 FastDNA® Spin Kit for Soil 试剂盒的具体实验操作步骤方法,提取湖水中微生物基因组DNA.以提取的总DNA为模板,采用引物 515F(5'-



Fig.1 Distribution of sample sites and water depth profile of Dali-nor lake

取样点位置分布及5m等水深线的区域示意图,修改自Xiao et al. (2008); 王旭阳(2017)

1	取样	点位	置及	水深	ミ情况

Table 1 Locations of sample sites and water depth changes in Dali-nor lake

表

点位	经度(°E)	纬度(°N)	水深(cm)
DL-1	116.667 3	43.376 8	153
DL-2	116.627 1	43.356 4	525
DL-3	116.609 6	43.324 9	515
DL-4	116.661 9	43.322 2	675
DL-5	116.683 1	43.315 8	590
DL-6	116.633 3	43.312 1	680
DL-7	116.593 1	43.296 5	680
DL-8	116.651 3	43.285 2	700
DL-9	116.564 5	43.267 5	45
DL-10	116.693 2	43.266 7	430
DL-11	116.608 8	43.273 7	820
DL-12	116.583 5	43.249 8	720
DL-13	116.681 4	43.245 2	370
DL-14	116.501 1	43.238 6	718
DL-15	116.625 8	43.240 5	750
DL-16	116.599 9	43.233 3	720
DL-17	116.543 8	43.231 6	775

GTGCCAGCMGCC GCGGTAA-3')和 806R(5'-GGACTACVSGGGTATCTAAT - 3')(Bates *et al.*, 2011; Liao *et al.*, 2015)进行基因 PCR 扩增,反应体系为4 μ L 5×FastPfu缓冲液,2 μ L 2.5 mmol/L dNTPs,0.8 μ L 引物(5 μ mol/L),0.4 μ L FastPfu 聚合酶,10 ng DNA 模板.PCR 产物采用2%琼脂糖凝胶电泳检测,在紫外灯下观察,并切取目标条带(400 bp).目标条带使用 Axy Prep DNA 胶纯化试剂盒(AXY-GEN 公司)进行纯化并回收 PCR 产物.

1.4 数据分析

原始测序序列使用 Trimmomatic 软件质控,利 用FLASH软件进行拼接:设置 50 bp的窗口,如果 窗口内的平均质量值低于 20,则从窗口开始截去后 端碱基,去除质控后长度低于 50 bp的序列;barcode 需精确匹配,引物允许 2 个碱基的错配,去除模糊碱 基;再根据重叠碱基 overlap 将两端序列进行拼接, overlap 需大于 10 bp,去除无法拼接的序列.使用的 UPARSE 软件,根据 97% 的相似度对序列进行 OTU 聚类;使用 UCHIME 软件剔除嵌合体.利用 RDP classifier 对每条序列进行物种分类注释,比对 Silva数据库,设置比对阈值为 70%.

通过计算样品的Shannon指数、Simpson指数、 Chao指数、Shannoneven指数以及文库覆盖率指数 (Coverage)分析了不同样本中菌群结构的差异;利用R语言Vegan包对湖水中浮游细菌群落结构进行了聚类与分析统计;Venn图利用R语言工具进行统计和作图;利用R语言Vegan包中RDA软件进行了理化指标参数与门类水平上优势浮游细菌种群间的相关性分析及图件处理;ANOSIM分析用于检验组间差异是否显著大于组内差异;VIF方差膨胀因子分析方法在进行环境因子分析前,对自相关环境因子进行剔除;Mantel检验用于探究优势菌群与理化指标的相关关系.

2 结果

2.1 达里湖水体理化性质的空间变化

达里湖是一个高原内陆封闭型湖泊,其补给一 排泄等水文循环过程相对简单(李文宝等,2019). 不过,在夏季,湖水受外部环境影响明显,使不同深度水体的理化性质存在一定程度的垂向差异(刘志娇,2015;李文宝等,2019).在此,选取TDS、DO、 EC、TN、TP等典型理化指标参数,对达里湖水体理 化性质的空间变化进行了分析.

在夏季,达里湖表层水更易受太阳辐射、大 气降水及河流输入等外界因素的直接影响,导致 达里湖水体的 EC、DO及 TDS 值等理化指标参 数的变化具有显著的水平及垂向差异(李文宝 等,2019),而不同区域取样点表层水中EC、DO 及 TDS 值多数高于底层水(图 2);当然,尽管不 同取样点水中 WT 和 SD 值的水平差异同样明 显,但是这 2个指标的垂向差异却相对较小(图 2);就不同形态 N、P 元素而言,除个别取样点 TN 垂向变化明显外,TP、DTP 和 DIP 值的水平 区域差异及垂向变化均相对较小(图 2).



Fig.2 Characteristics of classical physicochemical proxies in Dali-nor lake

表2 夏季达里湖不同深度水体环境因子的平均值

Table 2Average values of physicochemical proxies in summer Dali-nor lake									
	TN(mg/L)	TP(mg/L)	$\mathrm{DTP}(\mathrm{mg}/\mathrm{L})$	$\mathrm{DIP}(\mathrm{mg}/\mathrm{L})$	$WT(^{\circ}\mathbb{C})$	$SD(\mathrm{cm})$	DO(mg/L)	EC(ms/cm)	$\mathrm{TDS}(\mathrm{mg}/\mathrm{L})$
表层	4.01	1.97	1.79	1.71	20.24	33.35	6.87	938.24	469.29
中层	4.15	1.93	1.75	1.81	19.97	29.73	6.73	934.73	467.36
底层	4.05	1.94	1.78	1.80	20.20	31.73	6.68	929.53	464.80

注:平均值为每层水体所有取样点的平均值.黑体字代表平均值最高,斜体字代表平均值最低.

通过不同深度湖水中TDS、DO、EC、TN、TP 等理化指标参数平均值的对比分析,同样可以发现 达里湖表、中与底层水中理化指标参数的数值变化 的确存在一定程度的垂向差异(表2):表层水中多 个理化指标参数的平均值均高于中层与底层水中 的平均值,仅有TN、DIP两个理化指标参数的平均 值低于中层与底层水中的平均值;中层水则只有 TN、DIP等2个理化指标参数的平均值最高,而 TP、WT和DTP等3个理化指标参数的平均值最高,而 TP、WT和DTP等3个理化指标参数的平均值相对 最低;底层水中各理化指标参数的平均值均低于中 层水或表层水,且DO、EC和TDS等3个理化指标 参数的平均值均为不同深度湖水中最低(表2).

整体上,除了存在水平区域差异以外,在夏季 达里湖不同深度水体的理化指标参数也存在一定 程度的垂向差异.其中,DO、TDS、EC等指标参数 存在较为明显的垂向变化,而DTP、DIP、TP等不同 形态营养元素含量的垂向差异较小.

2.2 达里湖浮游细菌多样性分析

为了分析达里湖浮游细菌组成垂向相似性及 重叠情况,统计了达里湖表、中、底层湖水共有及独 有的OTUs(Operational Taxonomic Units)个数,利 用Venn图对达里湖表、中及底层水中浮游细菌群 落结构组成的差异情况进行了分析(图3).

夏季达里湖表、中、底水中共有2876个OTUs, 而表、中、底层水分别独有503、123、391个OTUs. 相对地,表层水和底层水共有1669个OTUs;中层 水和底层水共有931个OTUs;表层水和中层水共 有869个OTUs;表、中、底层水共有805个OTUs (图3).进一步,表层水中独有OTU数占其全部 OTU数的22.49%(百分比值由图3中具体OTU数 计算得出,下同),中层水中独有OTU数占其全部 OTU数的11.00%,底层水中独有OTU数以占其 全部OTU数的17.89%.显然,就独有OTU数的丰 富程度而言,表层水中最多,底层水次之,中层水最 少.整体上,虽然达里湖浮游细菌垂向群落结构的 差异不明显(ANOSIM检验, r=0.07, p=0.05, 显



图 3 达里湖不同深度水体 OTU 构成 Venn 图

Fig. 3 Veen diagram of OTU in different water layers of Dali-nor lake

图中数值代表不同水体中独有或共享的OTU个数,颜色无具体含义,仅为便于区分不同水深样品

示出组间差异不明显),特别是表层水和底层水中 细菌种类的相似度较高,但是两者依然保留了一定 数量的独特细菌种类.相对地,中层水中细菌种类 的丰富程度显然受到表层水和底层水中细菌种类 变化的共同影响(以底层水影响略明显).

进一步,在不同深度湖水样品测序结果文库 覆盖率均高于99.7%,结果可以反映样品真实性 的基础上(表2),选用了衡量样品丰富度、均匀 度的 Simpson、Shannon、Chao 和 Shannoneven 指数 表征了达里湖的物种组成多样性(Chao, 1984; Rogers *et al.*, 2016),进而讨论了不同深度湖水 中浮游细菌群落的垂向差异.

Shannon和 Simpson指数都可以表征浮游细菌物种的多样性,如 Shannon指数的值越大、Simpson指数的值越小,均说明水体浮游细菌的群落多样性越高.在达里湖,Shannon指数的最大值出现在表层水,最小值出现在中层水.相对地,Simpson指数的值在表层水最小,而在中层水最大(表3).这说明夏

中

底

0.39

0.92

表3 夏季达里湖浮游细菌垂向结构差异分析

 Table 3
 Analysis of vertical distribution of planktonic bacteria in summer Dali-nor lake

	Shannon	Simpson	Chao	Shannoneven	Coverage
表层	3.933	0.062	635.022	0.625	0.997 9
中层	2.947	0.248	580.327	0.477	0.997 6
底层	3.466	0.148	658.841	0.536	0.997 1

注:黑体字代表平均值最高,斜体字代表平均值最低.

季开放条件下达里湖中浮游细菌的群落多样性在 表层水中最高,底层水中居中,而在中层水中最低, 这也对应了OTU变化特征(图3).

此外,由Chao指数变化反映出底层水中浮游细菌的丰富度最高,其次是表层水,中层水最低.而由Shannoneven指数变化显示的浮游细菌分布均匀度则以表层水最高,底层水最低.显然,达里湖中层水中浮游细菌群落的多样性、丰富度均最低.这也说明夏季开放条件下,中层水浮游细菌群落的变化可能相对最为简单,而湖泊表层及底层水体浮游细菌群落构成较中层水体更为复杂.

虽然达里湖水体中浮游细菌群落垂向差异并 不特别明显,但是由于夏季开放环境下,湖泊表层 水更容易受到太阳辐射、大气降水、河流输入等外 界因素的直接影响,这导致表层水中浮游细菌的群 落多样性最高,分布最均匀及独有OTU数最丰富. 而底层水受到地下水的不断补给,可能造成其浮游 细菌丰富度、多样性及OTU数也均高于中层水.相 对地,受外界条件直接影响最弱的中层水则受表层 水和底层水中的浮游细菌种类变化的共同影响.

2.3 浮游细菌群落结构组成的垂向特征

基于不同深度湖水中浮游细菌群落结构的 垂向差异,在门、纲水平上对达里湖表、中和底 层水中的浮游细菌群落结构变化进行了统计和 分析.在计算过程中以"平均值"作为样品物种 丰度计算、物种层次和样品层次的统计,进而 分析了达里湖不同深度水体中浮游细菌群落结 构的变化及差异特征(图4).

在达里湖,不同深度湖水中浮游细菌群落组成 的垂向结构存在一定程度的差异,且各优势菌门 (纲)所占比例也不相同,如果以1%的丰度均值为 界限,则在表、中、底水中均能检测出11个浮游细菌 优势菌门、15个优势菌纲(图4,表4).在门类水平 上,变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、蓝细菌门(Cyanobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、软壁菌门(Tenericutes)、异常球菌-栖热 菌门(Deinococcus-Thermus)、疣微菌门(Verrucomicrobia)、硬壁菌门(Firmicutes)、浮霉菌门(Planctomycetes)、酸杆菌门(Acidobacteria)和绿菌门 (Chlorobi)等组成优势菌门.其中, Proteobacteria在 不同水深中所占比例均最大, Actinobacteria次之; 在纲类水平上,表层水中前3优势菌纲为Actinobacteria (24.71%), α -Proteobacteria (23.30%), Cyanobacteria(11.95%);中层水中前3优势菌纲为γ-Proteobacteria (38.68%) 、Actinobacteria (21.06%) 、 α -Proteobacteria(15.05%);底层水中前3优势菌纲为

Proportion of planktonic bacterial community structure at phylum (class) levels in different depths Table 4 门 Proteobacteria Actinobacteria Cyanobacteria 纲 α- Proteobacteria β- Proteobacteria γ- Proteobacteria 表 24.70 5.84 23.30 6.96 11.95 中 21.06 15.05 8.54 3.18 38.68 底 24.77 20.00 3.77 22.48 8.82 Deincoccus-Thermus 门 Bacteroidetes Tenenricutes Verrucomicobia 纲 Bacteroidetes_Incertae_Sedis Flavobacteria Mollicutes Deinococci Spartobacteria 4.52 表 3.31 1.823.55 1.34中 2.06 1 45 2.48 0.26 0.98 底 2.47 1 68 3.42 1.81 1.36 Firmicutes 门 Planctomycetes Acidobacteria Chlorobi 纲 Bacilli Clostridia 1.35 表 1.01 1.35 2.15 1.52

1.11

1.27

0.09

1.46

1.09

1.04

0.13

0.52

表4 不同深度湖水门(纲)类水平上浮游细菌群落结构比例(%)





Actinobacteria (24.77%)、γ - Proteobacteria (22.48%)、α-Proteobacteria(20.00%).虽然其他各 优势菌门、纲在达里湖不同深度湖水中丰度比例 相对较小,但是同样表现出了在表、中、底层湖水 中的丰度差异(图4,表4).而通过物种相似度的 聚类分析,可以发现在纲类水平上,中层水和底层 水中的优势菌纲的组成较为相似,并且和表层水 中优势菌门的组成存在一定程度的差异.而就物 种相似度而言,达里湖不同深度水体中的浮游细 菌优势门类可以分为2大类:以Proteobacteria、Actinobacteria和 Cyanobacteria组成的主力菌群;以 Chlorobia等和 Mollicutes等细菌纲类菌门组成的 其他优势菌群(图4b). 夏季,达里湖浮游细菌门类水平上Proteobacteria在不同深度湖水中均占有绝对优势,表层水约为 36.10%、中层水约为56.91%、底层水约为46.25%; 纲类水平上,Actinobacteria 丰度优势明显,表层水 为24.70%、中层水为21.06%、底层水为24.77%.整 体上,达里湖优势菌门(纲)的丰度特征和多数淡水 湖泊浮游细菌群落组成相似(Lauro *et al.*, 2011; 吴 庆龙和江和龙, 2017; 张煜晗等, 2018).

2.4 浮游细菌群落结构与湖水理化性质的相关分析

浮游细菌作为湖泊水体中主要的微生物种群, 其群落结构往往会对水体理化指标参数的垂向变 化存在一定程度的响应.因此,基于表、中及底层水



Fig. 5 The RDA analysis between planktonic bacterial flora and physicochemical proxies in different water layers of Dali-nor lake a. 表层水浮游细菌菌群与环境因子的 RDA 分析; b. 中层水浮游细菌菌群与环境因子的 RDA 分析; c. 底层水浮游细菌菌群与水体环境因子的 RDA 分析; 圆点代表不同水体取样点,直线箭头长度代表相关性的强弱,菱形代表优势菌门

体中TDS、DO、EC、TN、TP等水体理化指标参数的变化,利用冗余分析(RDA,Redundancy analysis,在DCA分析基础上进行)分析了门类水平上的浮游细菌群落变化与水体理化指标参数间的相互关系(He et al., 2017),讨论了不同深度湖水中浮游细菌群落结构变化的主要影响因素.同时,使用Mantel检验,分析样品浮游细菌群落结构差异与环境变量差异的相关性(表 5).在具体分析过程中,根据表、中、底层水样的实际采集情况,在多数理化指标相同的基础上进行了差异选择,如在中、底层水分析过程中,加入了水深指标(Depth),以分析不同区域水深变化对浮游细菌群落结构的影响.

具体来看,在湖泊表层,由于受到外部环境的 影响最为直接,致使反映外界输入情况的TDS、 DO、EC、SD等4个指标参数及反映水体营养水平 的TN指标参数成为影响表层水中浮游细菌群落结 构变化的明显因素(如TN的Manteltest, p=0.05, r=0.242; TDS的Manteltest, p=0.01, r=0.243; 图 5a,表 5),且上述5个指标参数和pH、TP、DTP、 DIP等4个指标参数对浮游细菌群落结构影响存在 反相关关系(图 5a);在中层水中,DTP、DIP、TN、 Depth、SD、TDS和DO是影响浮游细菌群落结构变化的明显因素,且不同形态营养元素的影响作用基本一致,与pH、COD等指标参数的变化呈反相关关系(如DTP的Mantel test, p=0.05, r=0.407; TDS的Mantel test, p=0.05, r=0.321; 图 5b,表 5); 而在底层水中,对浮游细菌群落结构影响最为明显的水体理化指标参数转变为COD、WT、Chl-a和Depth(如TDS的Mantel test, p=0.05, r=0.313; Depth的Mantel test, p=0.05, r=0.415; 图 5c,表 5).

整体上,达里湖不同深度水体中细菌群落结构 变化的影响因素的确存在差异,且水体理化指标 参数的变化在不同深度对浮游细菌群落结构的 解释程度也不相同.如表层水理化指标参数变化 总共可以解释约62.83%以上的菌群结构变化, 中层水理化指标参数变化总共可以解释约 99.44%以上的菌群结构变化,而底层水理化指 标参数变化总共可以解释约79.61%以上的菌群 结构变化(图5).当然,由于水深变化导致的湖水 受外界条件影响的差异,使得浮游细菌群落结构 变化的主要影响因素并不完全一致.

表 5 浮游细菌群落结构和理化指标的 Mantel检验

 Table 5
 Mantel test for the bacterioplankton community structure and physicochemical proxies

	表层		中	层	底层		
	r	р	r	р	r	р	
TN	0.243	0.047	0.318	0.031	-0.103	0.461	
TP	-0.140	0.383	-0.174	0.347	-0.138	0.450	
DTP	0.214	0.116	0.407	0.020	-0.023	0.902	
DIP	0.001	0.994	0.299	0.065	0.024	0.853	
COD	-0.076	0.594	0.007	0.978	0.054	0.777	
Chl-a	-0.041	0.790	0.007	0.957	-0.097	0.527	
pН	0.129	0.349	0.011	0.951	-0.161	0.323	
WT	0.167	0.132	0.011	0.975	0.104	0.534	
SD	-0.141	0.287	0.035	0.825	-0.125	0.424	
EC	0.243	0.014	0.306	0.055	0.326	0.022	
DO	-0.111	0.451	0.137	0.489	-0.092	0.580	
TDS	0.236	0.030	0.321	0.034	0.313	0.029	
Depth	0.147	0.358	0.237	0.184	0.415	0.030	

3 讨论

达里湖位于中国北方内陆地区,受到东亚夏 季风降水的影响,其补给来源主要为大气降水、河 流和地下水,而排泄方式则以蒸发为主(李文宝 等,2015,2019).夏季是达里湖与外界交换最为 活跃的阶段,如降水集中输入、河流补给增强、陆 源输入增加、蒸发作用强烈等,这一系列的变化往 往会对湖水理化指标参数的变化产生影响(刘志 娇,2015;李文宝等,2019).特别地,对于不同深度 湖水,所受外部环境影响的主要因素存在差异,这 也导致不同深度湖水的理化指标参数存在垂向差 异(图 2,表 2),而水体理化指标参数的变化往往 会对微生物群落结构产生影响.

在夏季,外源输入的增加会使水体中的 TDS (或EC)值上升(王雨山和郭媛,2015),导致这2项 环境因子成为夏季达里湖表层水中浮游细菌群落 结构变化最明显的影响因素(图5a).不过,由于达 里湖夏季相对短暂,因此上述开放条件下的外源输 入对达里湖的影响持续作用时间并不长,加之湖水 流动缓慢,上、下水体交换并不频繁,使得表层水体 理化指标参数变化信号并不能迅速传导给底层水 体(刘志娇,2015).需要指出的是,地下水输入是达 里湖较为稳定的水体补给源(李文宝等,2019),特 别是对于底层水,其环境理化指标参数的变化往往 会受到地下水输入及底泥释放的影响.因此,较为 稳定的湖水 Depth 指标、WT 值及 Chl-a 与 COD 成 为影响底层水浮游细菌群落结构的明显因素(图 5c).而中层水作为表层水和底层水间的"过渡桥 梁",虽然其水体性质可能受到表、底层水的共同影 响,但是基于水体理化指标分析可以看出不同形态 营养元素垂向的变化幅度较小(图2),显然这一变 化趋势部分说明了中层水浮游细菌群落结构受营 养元素的影响最为明显且受外界环境(如大气降 水、河流输入、地下水输入等)影响较弱.当然,中层 水相对稳定的水体理化指标参数对细菌群落结构 特征的解释程度最高,这也说明了夏季开放条件下 外界环境指标参数短期变化对表层细菌群落结构 影响的不确定性或解释率低的原因(图5a, 5b).

此外,水体理化指标参数的变化往往会对微生 物群落结构产生影响,就不同优势菌门来讲,如Proteobacteria,作为细菌中数量最大的一门,在达里湖 不同深度水体中均占据明显优势.但其物种多样性 丰富,既有好氧菌也存在厌氧菌,生存方式多样(鲍 素敏,2008;丁轶睿等,2017).因此,这导致在达里 湖不同深度湖水中, Proteobacteria 丰度变化与湖水 理化指标参数的相互关系复杂多变(图 5a);而相对 丰度排在第二位的Actinobacteria,其丰度变化往往 会受到水体富营养化等因素影响(Allgaier and Grossart, 2006; Zhi et al., 2009). 因此, Actinobacteria在中、底层湖水中均明显受到Chla含量变化的 影响且两者均为正相关关系.特别是在底层水体 中,Actinobacteria 丰度最高,而与Chla含量变化的 关系最明显,指示了夏季底泥释放对湖水造成的污 染(杨旭等, 2018);Cyanobacteria同样广泛分布于 自然界中,且能进行光合作用并释放氧气(Chen et al., 2017),因此不同深度湖水中Cyanobacteria丰度 与DO变化均呈现正相关关系,而与COD呈反相关 关系,其中表层水体中的Cyanobacteria 丰度最高也 对应了DO平均含量最高的特征(表2,表4).当然, 不同深度湖水中其他优势菌门的变化同样受理化 指标参数的变化影响,如Firmicutes的丰度变化往 往受到外界水体输入的影响(Deshmukh et al., 2011; 张煜晗等, 2018), 这也成为其在夏季达里湖 表层水体中丰度明显偏高的因素之一.

整体上,不同深度水体中浮游细菌群落结构变化和相应水体理化指标参数变化间的相关性垂向差异明显.在不同的深度,浮游细菌菌群结构对同一水体理化指标参数变化的响应也

存在差异,这和不同湖水理化指标参数随水深 变化出现差异有一定的关系.

4 结论

(1)达里湖夏季表、中、底水样中共检测出11 个浮游细菌优势菌门,15个优势菌纲(丰度不小 于1%).在门类水平上,Proteobacteria在不同深度 湖水中均占有绝对优势,表层水约为36.10%、中 层水约为56.91%、底层水约为46.25%;纲类水平 上,Actinobacteria 丰度优势明显,表层水为 24.70%、中层水为21.06%、底层水为24.77%.整 体上,达里湖优势菌门(纲)的丰度特征和多数淡 水湖泊浮游细菌群落组成相似.

(2)达里湖表、中、底层水中优势菌群的结构特 征及主要影响因素均存在一定程度的垂向差异:表 层湖水中优势菌群受到代表外源输入的TDS、EC 等理化指标参数的影响最明显;中层湖水中优势菌 群受DTP、DIP等不同形态营养元素的影响最明 显;底层湖水中优势菌群则受Chl-a、COD等理化指 标参数的影响最明显.在中、底层水中,水深变化成 为影响浮游优势菌群结构特征的关键因素之一.

References

- Allgaier, M., Grossart, H. P., 2006. Diversity and Seasonal Dynamics of Actinobacteria Populations in Four Lakes in Northeastern Germany. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(5): 3489-3497. https://doi. org/ 10.1128/aem.72.5.3489-3497.2006
- Bao, S. M., 2008. Horizontal and Seasonal Dynamics of the Bacterioplankton Community Composition in the Large Shallow Chaohu Lake, China (Dissertation). Anhui Agricultural University, Hefei (in Chinese with English abstract).
- Bates, S. T., Berg-Lyons, D., Caporaso, J. G., et al., 2011. Examining the Global Distribution of Dominant Archaeal Populations in Soil. *The ISME Journal*, 5(5): 908-917. https://doi.org/10.1038/ismej.2010.171
- Bosshard, P.P., Santini, Y., Grüter, D., et al., 2000. Bacterial Diversity and Community Composition in the Chemocline of the Meromictic Alpine Lake Cadagno as Revealed by 16S rDNA Analysis. *FEMS Microbiology Ecology*, 31(2):173-182.
- Chao, A., 1984. Non-Parametric Estimation of the Number of Classes in a Population. Scandinavian Journal of Statistics, 11: 265-270.

- Chen, K., Allen, J., Lu, J. R., 2017. Community Structures of Phytoplankton with Emphasis on Toxic Cyanobacteria in an Ohio Inland Lake during Bloom Season. Journal of Water Resource and Protection, 9(11): 1299– 1318. https://doi.org/10.4236/jwarp.2017.911083
- Comeau, A. M., Harding, T., Galand, P. E., et al., 2012. Vertical Distribution of Microbial Communities in a Perennially Stratified Arctic Lake with Saline, Anoxic Bottom Waters. *Scientific Reports*, 35(2): 604-613. https://doi.org/10.1038/srep00604
- del Giorgio, P. A., Bouvier, T. C., 2002. Linking the Physiologic and Phylogenetic Successions in Free-Living Bacterial Communities along an Estuarine Salinity Gradient. *Limnology and Oceanography*, 47(2): 471-486. https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.2.0471
- Deshmukh, K. B., Pathak, A. P., Karuppayil, M. S., 2011. Bacterial Diversity of Lonar Soda Lake of India. *Indian Journal of Microbiology*, 51(1): 107-111. https://doi. org/10.1007/s12088-011-0159-5
- Ding, Y.R., Li, D.L., Zhang, Y.M., et al., 2017. The Structure and the Diversity of Sediment Microbial Communities in Gehu Lake. Acta Scientiae Circumstantiae, 37(5): 1649-1656 (in Chinese with English abstract).
- Feng, C., Yang, J., Jiang, H.C, 2018. Diversity and Distribution of Nitrogen-Fixing Bacteria in Two Geothermal Channels in Tengchong Geothermal Zone, Yunnan Province. *Earth Science*, 43(S1): 10-18 (in Chinese with English abstract.
- Garcia, S. L., Salka, I., Grossart, H. P., et al., 2013. Depthdiscrete Profiles of Bacterial Communities Reveal Pronounced Spatio - Temporal Dynamics Related to Lake Stratification. *Environmental Microbiology Reports*, 5 (4): 549-555. https://doi. org/10.1111/1758 -2229.12044
- He, H., Chen, X. J., Hou, F.J., et al., 2017. Bacterial and Fungal Community Structures in Loess Plateau Grasslands with Different Grazing Intensities. *Frontiers in Microbiology*, 8:606. https://doi.org/10.3389/ fmicb.2017.00606.
- He, M., Lin, W., Zhang, W.S., et al., 2018. Morphological and Phylogenetic Diversity of Magnetotactic Bacteria in Pond Lianhua, Beijing. *Earth Science*, 43(S1): 106-114 (in Chinese with English abstract).
- Ji, P., Rhoads, W. J., Edwards, M. A., et al., 2017. Impact of Water Heater Temperature Setting and Water Use Frequency on the Building Plumbing Microbiome. *The ISME Journal*, 11(6): 1318-1330. https://doi.org/ 10.1038/ismej.2017.14

- Jiang, J. G., Shen, Y. F., 2007. Development of the Microbial Communities in Lake Donghu in Relation to Water Quality. *Environmental Monitoring and Assessment*, 127(1-3): 227-236. https://doi.org/10.1007/ s10661-006-9275-9
- Kanukollu, S., Wemheuer, B., Herber, J., et al., 2016. Distinct Compositions of Free-Living, Particle-Associated and Benthic Communities of the Roseobacter Group in the North Sea. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(1): 327-348. https://doi.org/10.1093/femsec/fiv145
- Lauro, F. M., DeMaere, M. Z., Yau, S., et al., 2011. An Integrative Study of a Meromictic Lake Ecosystem in Antarctica. *The ISME Journal*, 5(5): 879-895. https://doi. org/10.1038/ismej.2010.185
- Li, W.B., Li, C.Y., Liu, X.X., et al., 2015. Changes of Stable Oxygen and Hydrogen Isotopes and Their Responses to Freezing Process in Dali-Nor Lake in Cold-Arid Areas of China. *Earth Science*, 40(12): 2081-2090 (in Chinese with English abstract).
- Li, W.B., Liu, Z.J., Yang, X., et al., 2019. Changes of Stable Oxygen and Hydrogen Isotopes in Summer Dalinor Lake in Inner Mongolia of Northern China. *Journal of Lake Sciences*, 31(2): 539-550 (in Chinese with English abstract).
- Liao, X. B., Chen, C., Zhang, J. X., et al., 2015. Operational Performance, Biomass and Microbial Community Structure: Impacts of Backwashing on Drinking Water Biofilter. *Environmental Science and Pollution Research*, 22(1): 546-554. https://doi. org/10.1007/ s11356-014-3393-7
- Liu, Z.J., 2015. Tests of Hydrodynamics and Hydrogen and Oxygen Stable Isotopes in Lake Dalinuoer (Dissertation). Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot (in Chinese with English abstract).
- Lv, M.J., Wang, J., Fan, Z., et al., 2011. The Spatial Variations of Bacterioplankton Community Composition in Lake Dian Chi and Their Relation to Environmental Factors. Acta Scientiae Circumstantiae, 31(2):299-306 (in Chinese with English abstract).
- Newton, R. J., Jones, S. E., Eiler, A., et al., 2011. A Guide to the Natural History of Freshwater Lake Bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 75(1): 14– 49. https://doi.org/10.1128/mmbr.00028-10
- Ren, L.J., He, D., Xing, P., et al., 2013. Bacterial Diversity and Ecological Function in Lake Water Bodies. *Biodiversity Science*, 21(4): 422-433 (in Chinese with English abstract).
- Rogers, M. B., Firek, B., Shi, M., et al., 2016. Disruption of

the Microbiota across Multiple Body Sites in Critically Ill Children. *Microbiome*, 4(1): 66. https://doi.org/ 10.1186/s40168-016-0211-0

- Sims, A., Zhang, Y. Y., Gajaraj, S., et al., 2013. Toward the Development of Microbial Indicators for Wetland Assessment. Water Research, 47(5): 1711-1725. https:// doi.org/10.1016/j.watres.2013.01.023
- Wang, X.Y., 2017. Research on the Water Depth Retrieval of Dali Lake Basing on 3S Technology (Dissertation). Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot (in Chinese with English abstract).
- Wang, Y.S., Guo, Y., 2015. A Study of Groundwater Salinization Mechanism in Arid Areas Using Regional Deuterium Excess. *Hydrogeology & Engineering Geology*, 42 (6): 29-35 (in Chinese with English abstract).
- Wu, Q.L., Jiang, H. L., 2017. China Lake Microbiome Project. Bulletin Chinese Academic Science, 32(3): 273– 279 (in Chinese with English abstract).
- Xiao, J. L., Si, B., Zhai, D. Y., et al., 2008. Hydrology of Dali Lake in Central-Eastern Inner Mongolia and Holocene East Asian Monsoon Variability. *Journal of Paleolimnology*, 40(1): 519-528. https://doi.org/10.1007/ s10933-007-9179-x
- Yang, C. Y., Wang, Q., Simon, P. N., et al., 2017. Distinct Network Interactions in Particle - Associated and Free -Living Bacterial Communities during a Microcystis Aeruginosa Bloom in a Plateau Lake. *Frontiers in Microbiology*, 8: 1202. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01202
- Yang, X., Li, C.Y., Li, W.B., et al., 2018. Characteristics of Phosphorus Occurrence and Influence Factors of Sediment Release in Dali-Nor Lake. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 38(4): 92-97, 102 (in Chinese with English abstract).
- Zhang, F., Tian, W., Sun, F., et al., 2019. Community Structure and Predictive Functional Analysis of Surface Water Bacterioplankton in the Danjiangkou Reservoir. *Environmental Science*, 40(3): 1252-1260 (in Chinese with English abstract).
- Zhang, Y.H., Wu, L., Wu, L.W., 2018. Investigation of Microbial Diversity of Poyang Lake in China by Using Next - Generation Sequencing. Journal of Nanchang University (Natural Science), 42(2): 153-160 (in Chinese with English abstract).
- Zhen, Z.L., Zhang, S., Shi, X.H., et al., 2013. Research on the Evolution of Dali Lake Area Based on the Remote Sensing Technology. *China Rural Water and Hydropower*, (7): 6-9 (in Chinese with English abstract).
- Zhi, X. Y., Li, W. J., Stackebrandt, E., 2009. An Update of

the Structure and 16S rRNA Gene Sequence-Based Definition of Higher Ranks of the Class Actinobacteria, with the Proposal of Two New Suborders and Four New Families and Emended Descriptions of the Existing Higher Taxa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 59(3): 589-608. https:// doi.org/10.1099/ijs.0.65780-0

附中文参考文献

- 鲍素敏,2008. 巢湖水体浮游细菌群落结构时空差异的分子 生态学研究(硕士学位论文).合肥:安徽农业大学.
- 丁铁睿,李定龙,张毅敏,等,2017. 滆湖底泥细菌群落结构 及多样性.环境科学学报,37(5):1649-1656.
- 冯灿,杨渐,蒋宏忱,2018.云南腾冲两条热泉溪流的固氮 细菌群落多样性.地球科学,43(S1):10-18.
- 何敏,林巍,张文斯,等,2018.北京莲花池趋磁细菌的群落 多样性研究.地球科学,43(S1):106-114.
- 李文宝,李畅游,刘晓旭,等,2015.达里诺尔湖水体稳定 氢、氧同位素组成变化对结冰过程的响应.地球科学, 40(12):2081-2090.
- 李文宝, 刘志娇, 杨旭, 等, 2019. 内蒙古高原达里诺尔湖夏 季水体稳定同位素变化特征. 湖泊科学, 31(2): 539-550.
- 刘志娇, 2015. 达里诺尔湖水动力条件及氢氧稳定同位素试

验研究(硕士学位论文).呼和浩特:内蒙古农业大学.

- 吕明姬, 汪杰, 范铮, 等, 2011. 滇池浮游细菌群落组成的空间分布特征及其与环境因子的关系.环境科学学报, 31(2): 299-306.
- 任丽娟, 何聃, 邢鹏, 等, 2013. 湖泊水体细菌多样性及其生态功能研究进展. 生物多样性, 21(4): 422-433.
- 王旭阳,2017. 基于 3S 技术的达里诺尔湖水深反演研究(硕 士学位论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学.
- 王雨山,郭媛,2015. 干旱区地下水咸化机制的区域氘盈余 解析. 水文地质工程地质,42(6):29-35.
- 吴庆龙,江和龙,2017.中国湖泊微生物组研究.中国科学 院院刊,32(3):273-279.
- 杨旭,李畅游,李文宝,等,2018. 达里诺尔湖磷赋存特征及 底泥释放影响因素.水土保持通报,38(4):92-97,102.
- 张菲,田伟,孙峰,等,2019. 丹江口库区表层浮游细菌群落 组成与 PICRUSt 功能预测分析.环境科学,40(3): 1252-1260.
- 张煜晗,吴兰,吴凌伟,2018.基于高通量测序的鄱阳湖浮 游细菌多样性分析:以康山、梅溪、星子、南矶乡和吴城 为例.南昌大学学报(理科版),42(2):153-160.
- 甄志磊,张生,史小红,等,2013.基于遥感技术的达里诺尔 湖湖面演化研究.中国农村水利水电,(7):6-9.