

doi: 10.3799/dqkx.2024.049

岩浆热源型高温热泉中的微生物群落特征及其主控环境因素辨识

赵倩¹, 王露霞¹, 李煜¹, 郭清海^{1,2,*}

1. 中国地质大学(武汉)环境学院, 湖北武汉 430078

2. 中国地质大学(武汉)生物地质与环境地质国家重点实验室, 湖北武汉 430078

摘要: (目的) 探究微生物群落在岩浆热源型高温热泉的分布特征及其对环境变化响应, (方法) 选取云南腾冲 3 处热泉及其流径上的 14 个样品, 对样点进行物化指标测定和 16S rRNA 基因扩增子测序, 并分析微生物群落与环境因子之间的相关性。(结果) 3 处热泉在属水平上具有不同的优势类群, 蛤蟆嘴及其流径为 *Thermus*、*Hydrogenobacter*、*Caldimicrobium* 和 *Fervidobacterium*; 朗蒲及其流径为 *Candidatus_Caldiarchaeum*、*Ignavibacterium* 和 *Thermodesulfovibrio*; 桥泉及其流径为 *Candidatus_Nitrosocaldus*、*Chloroflexus*、*Meiothermus*、*Ralstonia* 和 *Gemmata*。典范对应分析结果表明热泉中基本物化参数(T 和 S(-II))、主量元素(Mg、Ca 和 K)和微量元素(W、Al、Ba、Rb、Li 和 Cs)对微生物群落影响显著($P < 0.05$, 方差分解分析结果表明它们的解释量分别为 21.07%、6.69%和 6.24%, 共同解释量为 7.32%, 环境因子解释量总计 41.32%)。(结论) 云南腾冲岩浆热源型热泉的水化学组成差异在一定程度上驱动了微生物优势类群发生演替。

关键词: 微生物群落; 岩浆热源型热泉; 环境因子; 微生物多样性

中图分类号: P593

Characteristics of microbial communities and the controlling environmental factors identification in magma-heated high-temperatures hot springs

Zhao Qian¹, Wang Luxia¹, Li Yu¹, Guo Qinghai^{1,2,*}

1. School of Environmental Studies, China University of Geosciences, Wuhan 430078, China

2. State Key Laboratory of Geobiology and Environmental Geology, China University of Geosciences, Wuhan 430079, China

Abstract: (Objective) To study the distribution characteristics of microbial communities in magma-heated high-temperature hot springs and their response to environmental changes, (Methods) fourteen samples were collected from three hot springs (HMZ, LP01 and QQ) and their flow paths in Tengchong, Yunnan Province. The physical and chemical parameters and amplicon sequencing for 16S rRNA genes were measured, and the relationship between microbial communities and environmental factors was elucidated. (Results) The three hot springs had different dominant taxa at genus level: *Thermus*, *Hydrogenobacter*, *Caldimicrobium*, and *Fervidobacterium* in HMZ and its flow path, *Candidatus_Caldiarchaeum*, *Ignavibacterium*, and *Thermodesulfovibrio* in LP01 and its flow path, and *Candidatus_Nitrosocaldus*, *Chloroflexus*, *Meiothermus*, *Ralstonia*, and *Gemmata* in QQ and its flow path. The canonical correspondence

*基金项目: 国家自然科学基金项目 (Nos. 42277188、42077278)

作者简介: 赵倩(1993-), 女, 中国地质大学(武汉), 博士后, 主要从事高温地热水生物地球化学方向的研究, E-mail: 1909034746@qq.com, ORCID: 0000-0001-6325-0048

*通信作者: 郭清海(1978-), 男, 中国地质大学(武汉), 教授, 主要从事高温地热系统地球化学方向的研究, E-mail: qhguo2006@gmail.com

analysis result showed that the basic physical and chemical parameters (i.e., temperature and sulfide), major elements (i.e., Mg, Ca, and K), and trace elements (i.e., W, Al, Ba, Rb, Li, and Cs) of hot springs were the controlling factors for the microbial communities ($P < 0.05$). The variance partitioning analysis further demonstrated their interpretational proportions by 21.07%, 6.69%, and 6.24%, respectively with a co-interpretational proportion by 7.32% and a total proportion of environmental factors by 41.32%. (Conclusion) The hydrochemical parameters of magma-heated high-temperature hot springs in Tengchong have promoted the succession of dominant microbial taxa to some extent.

Key words: Microbial community; magma-heated hot spring; Environmental factor; Microbial diversity.

0 引言

微生物在各种极端环境(例如热泉、深海、沙漠、碱湖、永久冻土等)中均能检测到(Merino *et al.*, 2019), 热泉是全球广泛分布且生物地球化学过程活跃的极端环境之一, 其成因、温度、pH、矿物质成分、水化学类型、地理位置等自然条件呈现多态化和极端化, 蕴藏着丰富的极端微生物资源(Hedlund *et al.*, 2015)。地热水从地下向地表的排泄过程形成了温度、化学和氧化还原等变化梯度, 根据各个物种对不同温度和化学条件的选择性适应, 不同的微生物群落占据了这些梯度的不同生态位(Reysenbach and Shock, 2002; Stetter, 1999)。因此, 热泉是研究环境参数对微生物进化、多样性和生理学影响的天然实验室(Alcorta *et al.*, 2018; Hamilton *et al.*, 2012; Menzel *et al.*, 2015; Purcell *et al.*, 2007; Skirmisdottir *et al.*, 2000)。

温度在地热环境中扮演着重要角色, 其影响水-岩相互作用和脱气等过程, 水-岩相互作用可以通过限制微量元素和电子供体/受体的可利用性来影响热泉微生物(Cole *et al.*, 2013; Fouke, 2011; Nordstrom *et al.*, 2005; Price and Giovannelli, 2017)。高温地热环境加剧了储层岩石与水的相互作用程度, 导致热泉中富集了大量具有毒性的微量元素(例如砷、锑、汞、硼、钡、钼等), 驱动微生物具备良好的重金属耐受性以适应这样的“恶劣”环境, 例如在西藏高砷热泉环境中亚砷酸盐氧化菌通过将毒性更高的 AsO_3^{3-} 转化为 AsO_4^{3-} 的方式来解毒(卿纯, 2023)。热泉环境中有机物含量有限, 但其存在大量微生物可利用的无机电子供体(例如 NH_3 、 Fe(II) 、硫化物矿物、甲烷、 $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ 等)和电子受体(Fe^{3+} 、 NO_3^- 、 NO_2^- 、 SO_4^{2-} 等), 驱使微生物通过化能自养方式(例如硝化、反硝化、硫酸盐还原和硫氧化、三价铁还原、二价铁氧化等)获得生存所需的能量(Reysenbach and Shock, 2002; Rothschild and Mancinelli, 2001; 张艳敏, 2018)。研究表明, 温度等环境因子对热泉环境中微生物群落具有重要影响(podar *et al.*, 2013; Miller *et al.*, 2009; Podar *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2013)。冰岛、意大利、俄罗斯和美国热泉样品中微生物类群的数量随着温度的上升(38~100 °C)而减少(Menzel *et al.*, 2015; Podar *et al.*, 2020)。我国西藏那曲地热区热泉沉积物中 Aquidicota 的相对丰度与温度(22~75 °C)呈正相关, 而 *Deinococcus-Thermus*、Cyanobacteriota 和 Chloroflexi 的相对丰度与之负相关, 更有趣的是, Cyanobacteriota 和 Chloroflexi 的相对丰度在中温范围内(43~55 °C)与温度正相关, 而在中高温范围内(55~75 °C)与温度负相关(Wang *et al.*, 2013)。以上研究表明, 地球上不同地区热泉环境的微生物组成与温度之间具有复杂的关系, 也并非只受温度这单一环境因子控制, 还需要考虑化学条件(例如 pH 值, 氧化还原条件、硫化物含量、砷含量等)和其它环境因素(例如地理位置)的影响(Menzel *et al.*, 2015; Purcell *et al.*, 2007)。

云南腾冲地区是我国滇-川-藏地热带内的代表性热泉区, 具备岩浆流体来源, 与非岩浆热源型地热系统相比, 岩浆热源释放出的强酸性岩浆流体具有极强的溶蚀岩石能力, 热储内的水-岩相互作用温度较高, 地热水中砷、锑、钨、钼、锂、铷、铯等微量元素的较高, 出

露众多水化学类型丰富的热泉，热泉温度最高可达到当地沸点（97.5℃）(Guo and Wang, 2012)，具有明显的地球化学梯度，是研究高温环境微生物多样性及其与环境因子响应关系的理想场所。近年来，众多研究者通过纯培养、高通量测序等技术手段对腾冲热泉不同样品中的泉古菌门(宋兆齐等, 2008)、厚壁菌门(宋兆齐等, 2015)、变形菌门(宋兆齐等, 2016)、嗜酸热硫化叶菌(韩剑等, 2010)、真菌(刘开辉等, 2017)等的微生物多样性进行了研究，通过特定的功能基因对具有固氮(冯灿等, 2018)、砷氧化(闫广盛等, 2022)、砷甲基化(Wang *et al.*, 2023)、铁与硫氧化(秦亚玲等, 2019)等的功能微生物进行了多样性探究，培养分离出木聚糖酶和纤维素酶活性嗜热菌株(明红, 2015; 牛铭铭, 2021; 赵卓丽, 2019)。以上研究对腾冲热泉中古菌、细菌、真菌以及不同特定功能嗜热菌的多样性有了初步的认识，但目前还需要对腾冲热泉微生物多样性、群落结构和地球化学（特别是微量元素）之间的关系进一步系统探究。本文通过地球化学分析、16S rRNA 基因扩增子高通量测序技术分析 & 统计学分析对腾冲地热区 3 处热泉及其流经上的 14 个样点进行微生物群落多样性及群落结构差异研究，旨在分析腾冲热泉地球化学与微生物群落结构之间的关系，探索环境因子对微生物群落结构的影响，分析在不同环境因子条件下同一热泉菌群的进化方向，该研究拓展了微生物群落结构如何响应环境因子变化在热泉环境中的认识，为下一步开发和利用热泉的功能菌群提供了基础资料，也为与世界其它地热系统进行比较提供了依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集及环境因子测定

本研究 2023 年 4 月在云南腾冲地热区内的桥泉（QQ, 98°26'16"E, 24°57'2"N）、蛤蟆嘴（HMZ, 98°26'17"E, 24°57'0"N）和郎浦（LP01, 98°23'24"E, 24°54'31"N）3 处中高温热泉及其流经上采集 14 个样品。使用无菌勺取热泉水与沉积物的混合物，混合均匀后装于无菌离心管中，放置于干冰保存，运回实验室后放于-80℃用于 DNA 的提取。温度（T）用水银温度计在泉口测量，pH、电导率（EC）、氧化还原电位（Eh）、总溶解固体（TDS）用便携式水质分析仪（赛默飞 Orion Star A320 和雷磁 DZB-718）在现场测定，还原性硫化物 S(-II)和亚铁 Fe(II)含量分别使用亚甲基蓝和邻菲罗啉分光光度法（哈希 DR900）现场测定，碱度用格兰氏法现场滴定（Appelo and Postma, 2004）后，通过配置“minteqv4UW”数据库的 PHREEQC 软件进一步计算 HCO_3^- 和 CO_3^{2-} 含量。采集热泉水经 0.22 μm 滤膜过滤后装于三个聚乙烯瓶（采样前用待采水样润洗 3 次）中，一份直接用于阴离子检测（赛默飞 ICS900），一份加入数滴优级纯硝酸用于阳离子检测（赛默飞 iCAP RQ），一份加入数滴 30%双氧水和优级纯硝酸用于微量元素检测（赛默飞 iCAP RQ），上述样品 4℃条件保存并于 2 周内完成测试。

1.2 16S rRNA 基因扩增子测序

样品 DNA 提取使用 Fast DNA SPIN Kit for Soil 试剂盒（美国 MP Biomedical），操作流程参照说明书，每个样点设置 3 个平行样。采用引物 515F（5'-GTGYCAGCMGCCGCGGTAA-3'）和 806R（5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3'）对 16S rRNA 基因进行 PCR 扩增，PCR 反应体系为：2.5 μL PCR 缓冲液（10 $\times$ ），2.0 μL dNTPs，1 μL 515F，1 μL 带有 barcode 标记的 806R，1 μL DNA 模版，0.3 μL rTaq DNA 聚合酶，17.2 μL 无菌去离子水，共计 25 μL 。PCR 扩增程序为：预变性 95℃ 5 min，变性 95℃ 45 s，退火 53℃ 30 s，延伸 72℃ 10 min（变性、退火、延伸进行 39 个循环），12℃ 保存。PCR 扩增产物经 1%琼脂糖凝胶电泳检测后切取回收，并采用 AxyPrep DNA 凝胶试剂盒（美国 Axygen）进行纯化，纯化后的 DNA 浓度采用 NanoDrop ND-1000 分光光度计（美国 NanoDrop

Technology)测定,达到测序标准的 DNA 样品用 Illumina Novaseq6000 平台进行高通量测序。

1.3 测序数据分析

原始测序序列先通过 FLASH V1.2.7 对样品的 reads 进行拼接处理之后,去除引物序列,然后使用 QIIME V1.9.1 进行质量控制,采用 USEARCH 去除嵌合体,从而得到有效序列(Magoc and Salzberg, 2011; Caporaso et al., 2010)。使用 UPARSE 软件以相似性大于等于 97% 水平聚类划分分类单元(Operational taxonomic units, OTUs),利用 RDP classifier 分类器比对 16S rRNA 数据库(SILVA V138),按照 0.5 置信度对 OTUs 代表序列进行物种注释(Edgar et al., 2011; Edgar, 2013)。统计学分析主要通过 R 语言软件实现,其中使用“vegan”包和“ape”包进行主坐标分析(Principal Coordinates Analysis, PCoA)用于比较样品间微生物群落结构的差异性;使用“vegan”包进行 Chao1 和 Shannon 指数计算用于 Alpha 多样性分析;使用“vegan”包进行 Mantel 分析,使用“vegan”包和“ggplot2”包进行典范对应分析(Canonical Correspondence Analysis, CCA)用于评价环境因子对微生物群落结构的影响;使用“psych”包和“pheatmap”包进行 Spearman 分析用于评价环境因子对主要微生物的影响;使用“vegan”包进行方差分解分析(Variance Partitioning Analysis, VPA)用于评估环境因子对群落结构变化的解释比例。

2 结果

2.1 热泉水化学特征

本次研究采集的热泉样品温度范围较广,介于 40~97 ℃,在泉口处蛤蟆嘴(HMZ, 97℃)和朗蒲(LP01, 95℃)的温度远高于桥泉(QQ, 74℃),3 处热泉的温度沿流经方向均呈明显下降趋势(见表 1)。所有样品的 pH 值较为接近,pH 在 7.03~9.20 之间,呈中-碱性;TDS 在 826.1~1453 mg/L 之间;水化学类型均为 Na-HCO₃ 型(图 1);热泉具备岩浆流体特征组分(As, Li, Rb, Cs, B 等),富含 As(153.76~540.65 μg/L)、Sb(3.06~42.87 μg/L)、W(39.04~85.52 μg/L)、Li(2239.77~4184.05 μg/L)、Rb(785.27~1029.33 μg/L)、Sr(32.14~966.68 μg/L)、Cs(203.88~648.32 μg/L)、B(4994.38~6087.20 μg/L)、Ba(10.98~182.54 μg/L)、Fe(4.77~290.42 μg/L)、Al(2.44~350.00 μg/L)等微量元素(图 2)。3 处热泉之间的水化学组分存在差异,就相对含量而言:蛤蟆嘴及其流经上样品的硫化物、Al、W、Li、B、Rb、Cs 含量高,而 Eh、Sr 和 Ba 含量低;朗蒲及其流经上的 Eh、碱度、HCO₃⁻、Na、Sr、Ba 含量高;而 As、Sb、W、Al 含量低;桥泉及其流经上的 SO₄²⁻、Mg、Si、As 和 Fe 含量高,而 EC、碱度、CO₃²⁻和 Cs 含量低(见表 1,附表 1 和图 1~2)。

表 1 样品采集信息和基本物化参数

Table 1 Information of sampling points and basic physical and chemical parameters

编号	位置	T	pH	Eh	EC	TDS	Fe(II)	S(-II)	碱度
		℃		mV	μS/cm	mg/L	mg/L	mg/L	CaCO ₃ mg/L
HMZ	蛤蟆嘴	97	9.20	-135	1881	994.1	0	0.78	595
HMZ-D1	蛤蟆嘴流经 1	80	8.82	-112.7	2028	1018	0	0.25	575
HMZ-D2	蛤蟆嘴流经 2	70	8.86	-111.4	2077	1024	0	0.19	615
HMZ-D3	蛤蟆嘴流经 3	64	8.85	-113.7	2089	1030	0	0.19	615
LP01	郎蒲	95	8.32	-135.2	2607	1280	0.04	0.05	1260

LP01-D1	郎蒲流径 1	80	8.62	-77.8	2937	1453	0	0.04	1240
LP01-D2	郎蒲流径 2	72	8.36	11.9	2940	1442	0.04	0.02	1230
LP01-D3	郎蒲流径 3	61	8.27	131.3	2926	1450	0	0.03	1305
LP01-D4	郎蒲流径 4	50	8.35	174.8	2878	1412	0	0	1340
LP01-D5	郎蒲流径 5	40	8.51	99.1	2522	1243	0	0	1290
QQ	桥泉	74	7.03	-2.8	1683	826.1	0	0.02	345
QQ-D1	桥泉流径 1	65	7.51	-32.4	1701	833.8	0	0	330
QQ-D2	桥泉流径 2	55	8.09	-66.8	1704	835.4	0.04	0	345
QQ-D3	桥泉流径 3	50	8.29	-77	1713	839.9	0	0	350

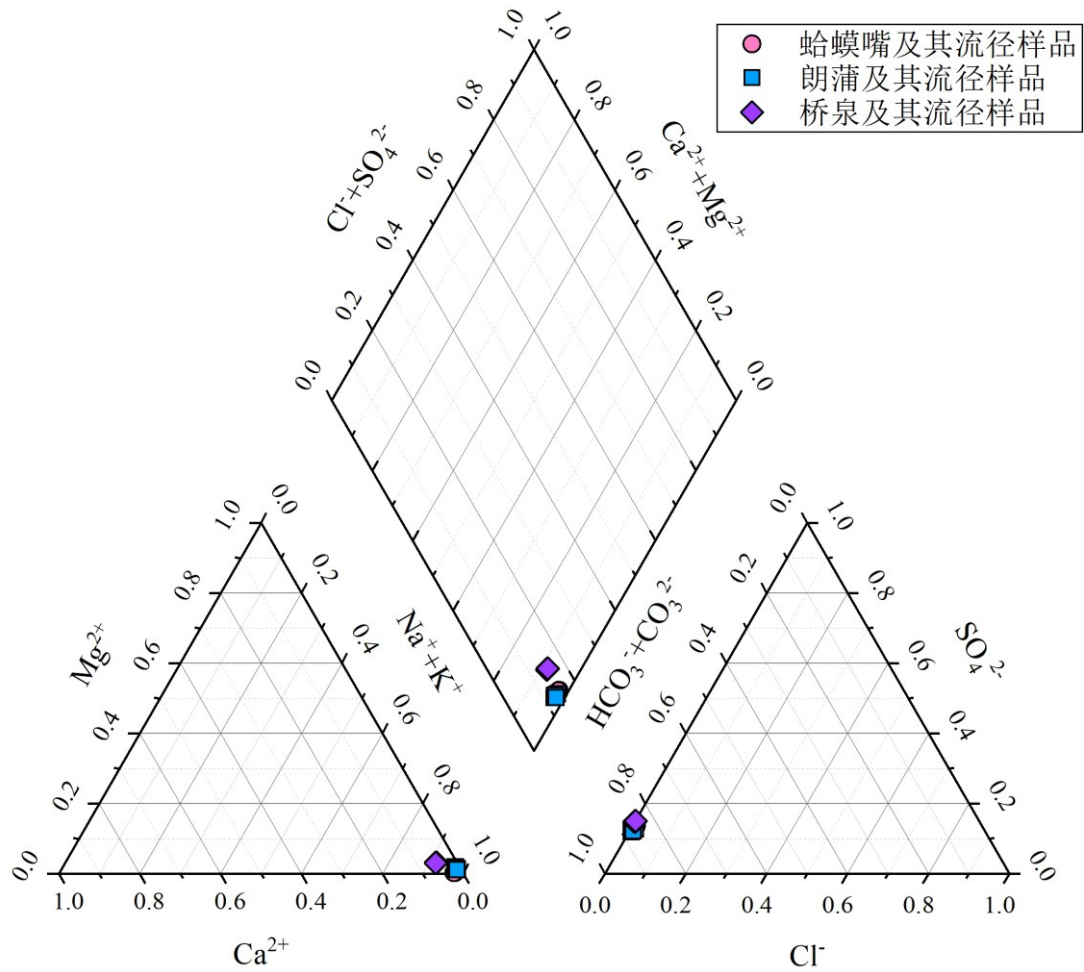


图 1 腾冲热泉样品 Piper 三线图

Figure 1 Piper diagram of the hot spring samples collected from Tengchong

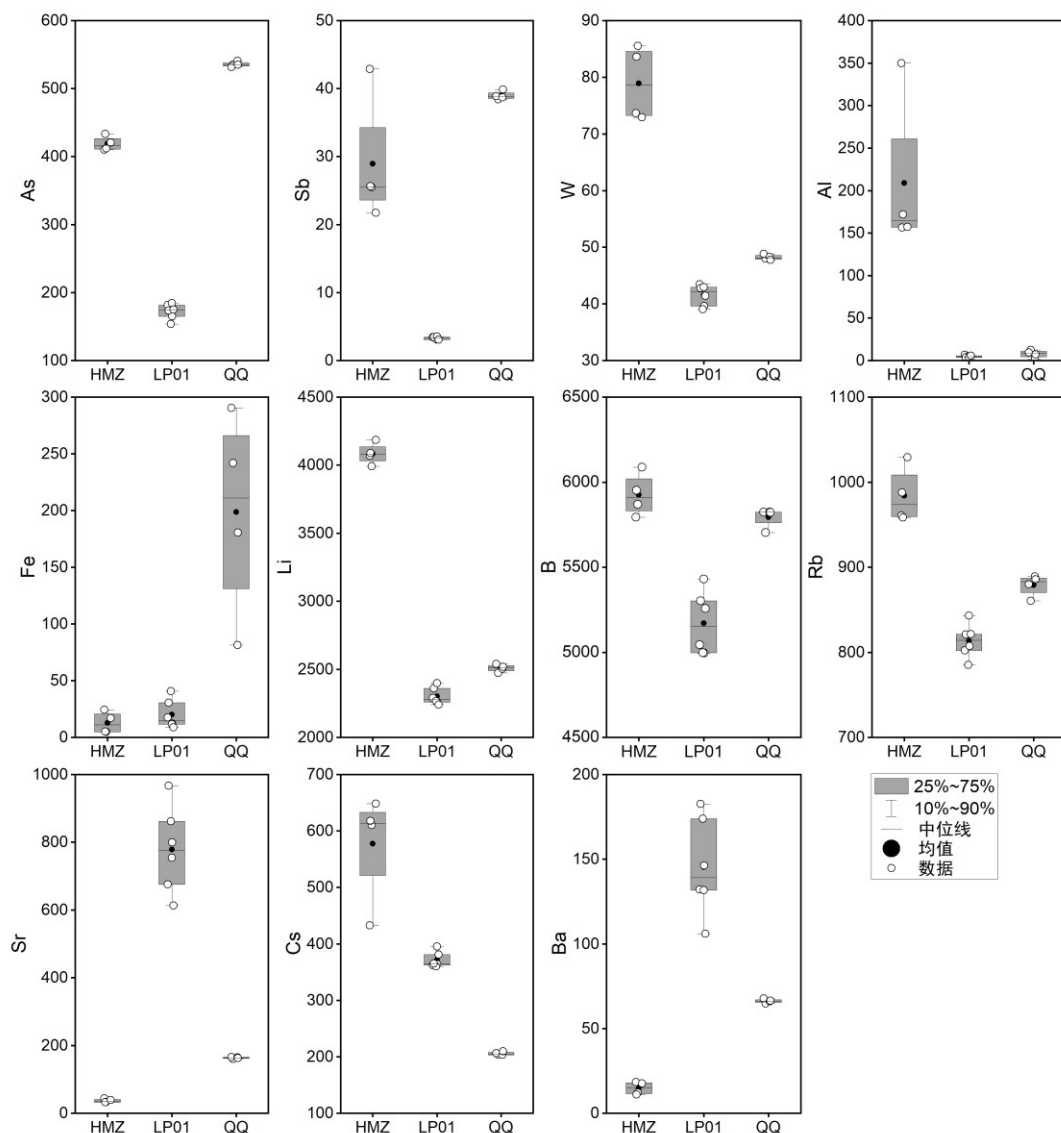


图 2 腾冲热泉样品微量元素浓度箱线图（单位：μg/L）

Figure 2 Box plots of concentrations of trace elements in the hot spring samples collected from Tengchong (unit: μg/L)

2.2 热泉微生物群落组成

在门水平上物种组成如图 3 所示，相对丰度排名前十的物种为 Aquificota (67.2%)、Crenarchaeota (25.2%)、Acetothermia (21.9%)、Deinococcota (21.2%)、Bacteroidota (14.6%)、Chloroflexi (14.2%)、Nitrospirota (11.8%)、Proteobacteria (8.4%)、Desulfobacterota (6.9%) 和 Sva0485 (5.7%)。3 处热泉间以及各热泉中组内各样品的微生物组成存在明显差异，蛤蟆嘴 (HMZ) 主要含有 Nitrospirota (11.1%)、Deinococcota (8.0%)、Acetothermia (6.0%) 和 Sva0485 (5.7%)，但流径上 (HMZ-D1) 出现高丰度的 Aquificota (67.2%)，其相对丰度随着流径距离的增加而明显降低。朗蒲 (LP01) 的主要物种为 Aquificota (45.6%) 和 Crenarchaeota (25.2%)，然而在流径上它们的含量明显下降，同时出现了 Acetothermia、Nitrospirota、Sva0485 和 Chloroflexi。桥泉 (QQ) 主要含有 Crenarchaeota (24.5%) 和 Acetothermia (16.4%)，它们在流径上含量均有所降低，而 Deinococcota、Chloroflexi 和 Nitrospirota 的丰度沿流径方向均有增加。

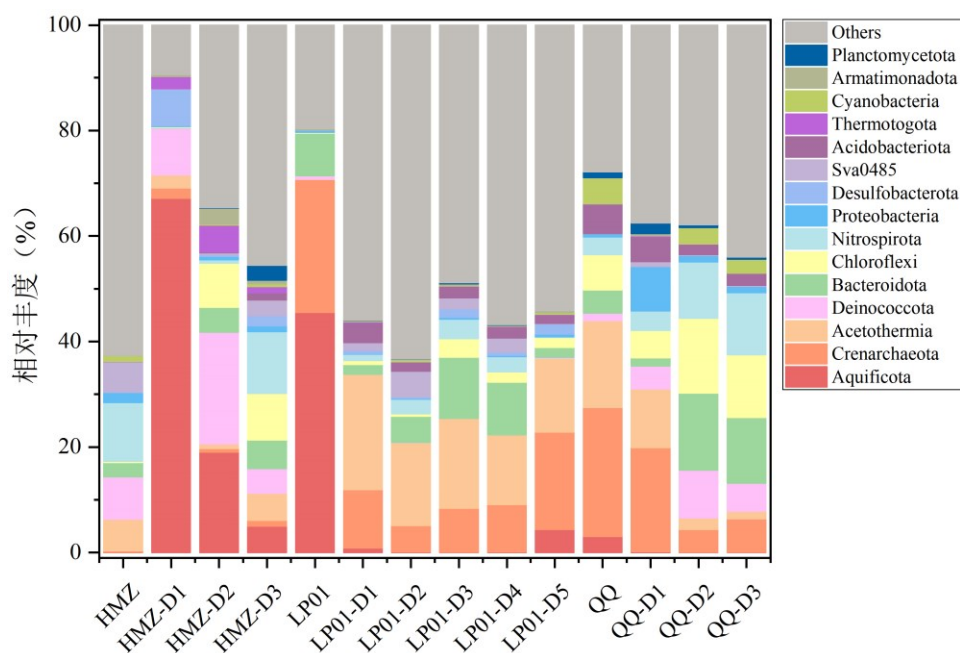


图 3 腾冲热泉样品门水平的物种组成

Figure 3 Phylum-level distribution of microbes in the hot spring samples collected from Tengchong

热图（图 4）是将不同丰度的物种分类聚集，通过颜色梯度（单元格内颜色表示经过 $\log_2(x+1)$ 转换的丰度， x 为物种的相对丰度）及相似程度来反应样品在属水平上微生物群落组成的相似性和差异性。在属水平上相对丰度排名前十的物种（见附表 2）包括 *Candidatus_Nitrosocaldus* (21.1%)、*Thermus* (21.1%)、*Hydrogenobacter* (11.5%)、*Chloroflexus* (11.4%)、*Meiothermus* (9.0%)、*Caldimicrobium* (6.9%)、*Candidatus_Caldiarchaeum* (5.1%)、*Fervidobacterium* (4.7%)、*Ignavibacterium* (4.3%) 和 *Ralstonia* (3.3%)。3 条流径之间的优势类群存在明显差异：*Thermus*、*Hydrogenobacter*、*Caldimicrobium* 和 *Fervidobacterium* 在蛤蟆嘴及其流径上为优势类群；*Candidatus_Caldiarchaeum*、*Ignavibacterium* 和 *Thermodesulfovibrio* 在朗蒲及其流径上为优势类群；*Candidatus_Nitrosocaldus*、*Chloroflexus*、*Meiothermus*、*Ralstonia* 和 *Gemmata* 在桥泉及其流径上为优势类群。3 处热泉的微生物群落结构的主坐标分析 (PCoA) 结果（图 5）同样表明，3 处热泉间的微生物群落结构差异显著（PERMANOVA 检验 $P = 0.001$ ），值得注意的是，一个朗蒲样品 (LP01) 与蛤蟆嘴流径的样品在 PCoA 图中的位置更接近，推测是它们的物种组成更相似（图 3）。

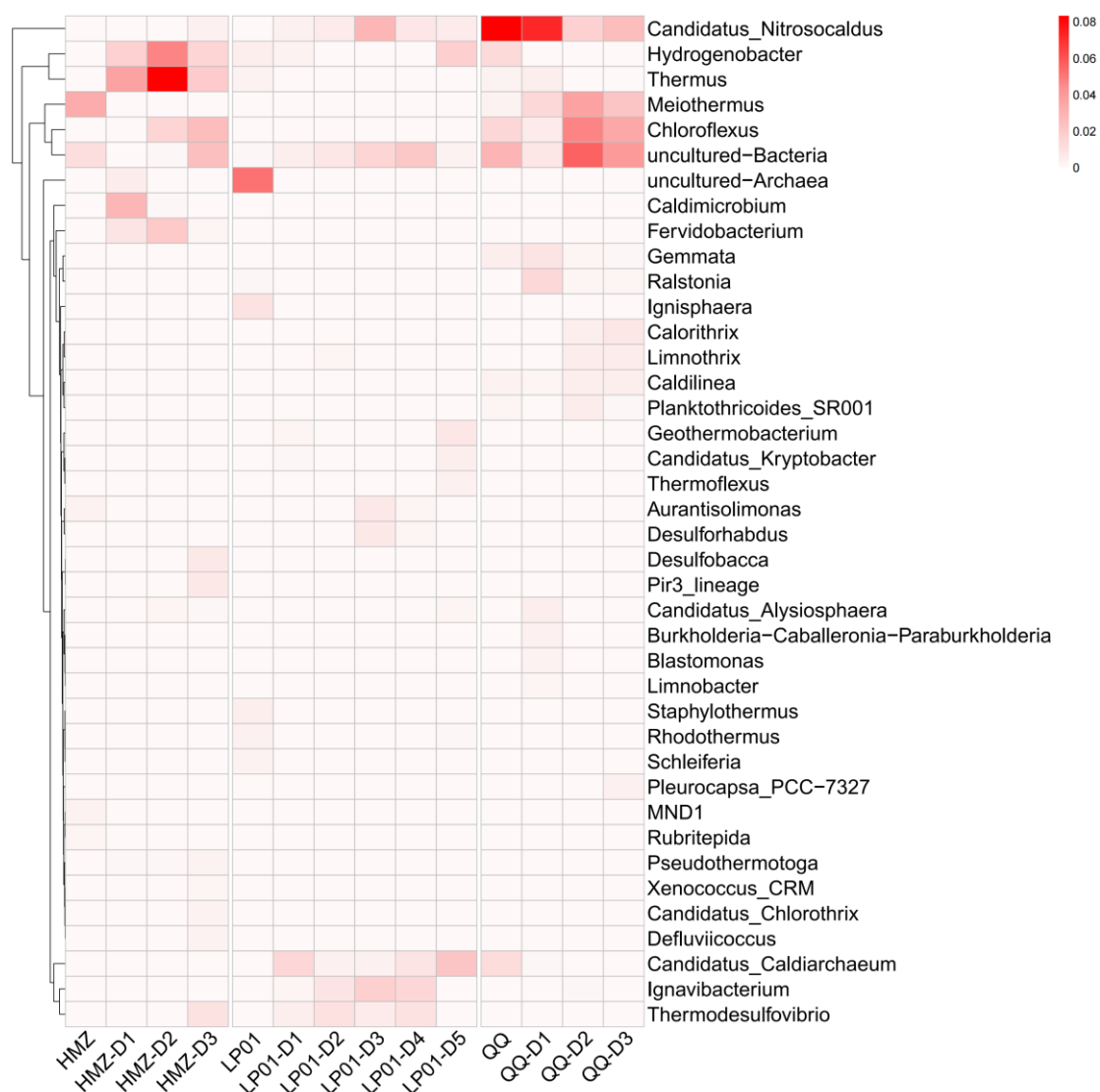


图 4 腾冲热泉样品属水平微生物的相对丰度热图（单元格内颜色表示经过 $\log_2(x+1)$ 转换的丰度， x 为物种相对丰度）

Figure 4 Heatmap of relative abundance of genus-level microbes in the hot spring samples collected from Tengchong (each cell color indicates transformed abundance ($\log_2(x+1)$), where x is the original relative abundance)

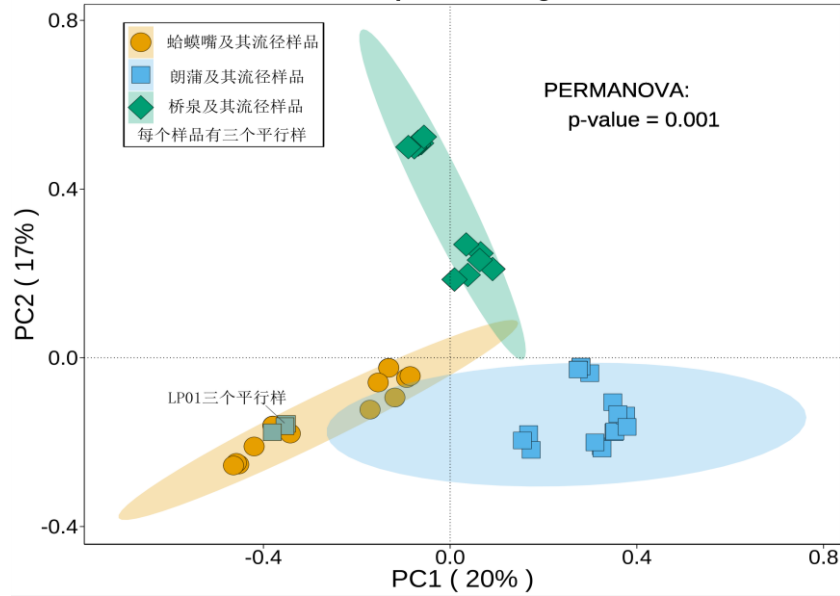
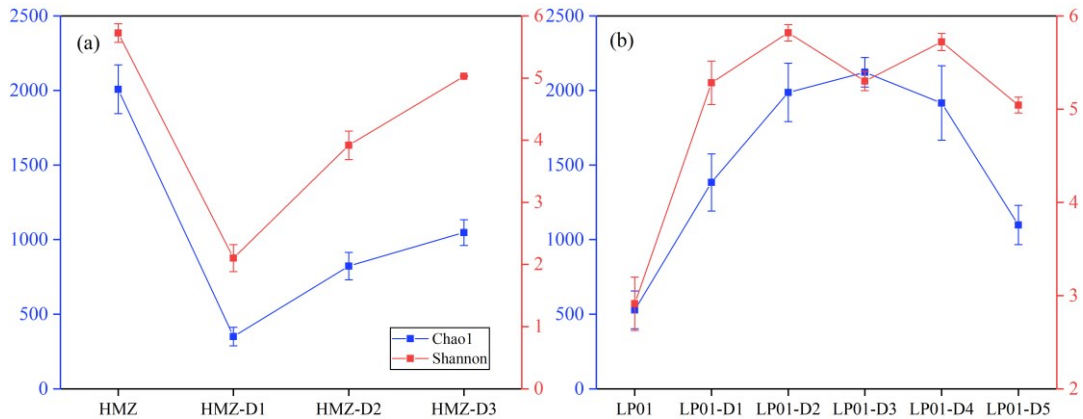


图 5 腾冲热泉样品微生物群落的 PCoA 分析

Figure 5 PCoA analysis of microbial communities in the hot spring samples collected from Tengchong

3 处热泉及其沿流径方向样品的 Alpha 多样性指数 Chao1 和 Shannon 统计结果如图 6 所示。3 个热泉泉口处 HMZ、LP01 和 QQ 的 Chao1 指数分别为 2008、529 和 778，说明 HMZ 的丰富度远高于 LP01 和 QQ，QQ 的丰富度略大于 LP01；然而，从各个热泉在其流径上的 Chao1 指数整体分布来看，在流径上的丰富度朗蒲>桥泉>蛤蟆嘴。此外，不同热泉沿各自流径方向上 Chao1 指数变化规律也存在差异：HMZ 在其第一个流径点（HMZ-D1）急剧下降，在之后的流径上（HMZ-D2~D3）缓慢升高；LP01 沿流径方向逐步上升，但在 HMZ-D3 之后明显降低；QQ 沿流径方向一直逐步增加。Shannon 指数在泉口及其沿流径方向的变化趋势基本与 Chao1 指数类似，反映了微生物多样性在泉口位置 HMZ>QQ>LP01，在流径上朗蒲>桥泉>蛤蟆嘴。



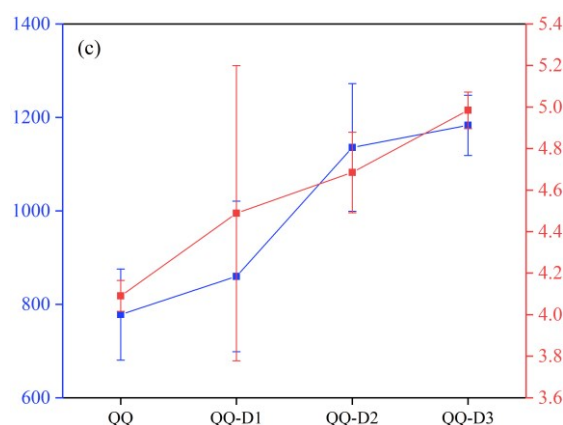


图 6 腾冲热泉样品微生物群落的 Alpha 多样性分析

Figure 6 Alpha diversity index analysis of microbial communities in the hot spring samples collected from Tengchong

2.3 环境因子与微生物群落的相关性

通过单一环境因子与微生物群落之间的相关性分析（Mantel 检验），结果表明，文中涉及的所有环境因子（表 1，附表 1 和图 2）中，pH、 CO_3^{2-} 、F、Cl、Eh、Fe、Fe(II)、Br 对群落组成无显著影响（ $P > 0.05$ ）。剔除以上无显著影响因子后，为了解其它环境因子与整体微生物群落之间的相关性，进行了典范对应分析（Canonical correspondence analysis, CCA），图 7 结果显示，环境因子中基本物化参数（T、S(-II)）、主量元素（Mg、Ca、K）和微量元素（W、Al、Ba、Rb、Li、Cs）对微生物群落有显著影响（ $P < 0.05$ ），其中，S(-II)、K、Al、W、Li、Cs、Rb 与蛤蟆嘴样品呈正相关，与朗蒲和桥泉样品呈负相关；而 Mg、Ca 和 Ba 与上述样品的相关性规律相反。

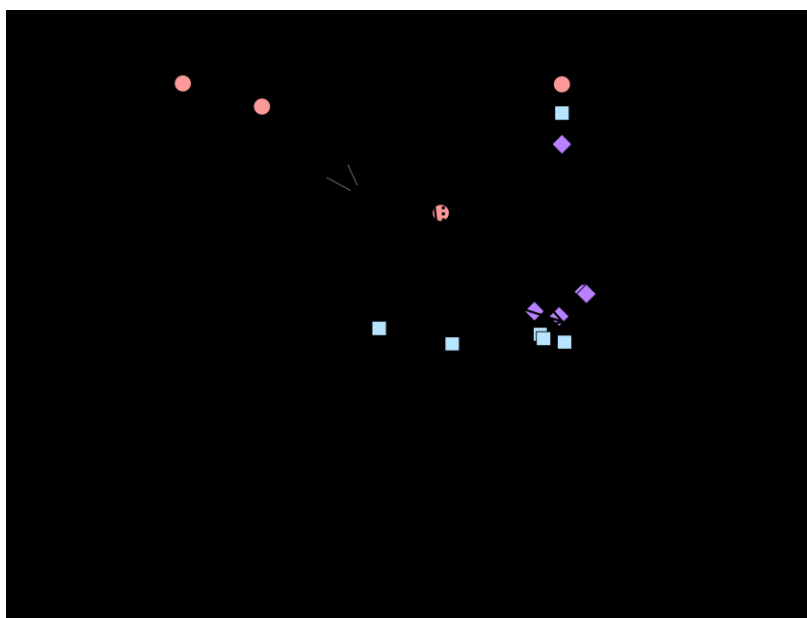


图 7 环境因子与微生物群落的 CCA 分析

Figure 7 Canonical correspondence analysis between environmental factors and microbial communities

为了进一步了解热泉中环境因子与微生物的相关性，选取属级别微生物与所有环境因子进行 Spearman 相关性分析（图 8），结果表明，各个环境因子对不同菌属微生物具有重要

影响, 3 条流径上的不同优势类群受控于不同的环境因子。对于蛤蟆嘴及其流径的优势类群, *Thermus* 和 *Caldimicrobium* 分别与 W、Al、B 和 NO_2^- 、Bb 呈正相关, 二者均与 Sr、Ba 呈负相关。对于桥泉及其流径的优势类群, *Meiothermus* 和 *Chloroflexus* 与 Rb、Sb、As、K、Si、 SO_4^{2-} 、 NO_2^- 呈正相关, 与 EC、TDS、碱度、 HCO_3^- 、 NO_3^- 、F 呈负相关; *Ralstonia* 与 CO_3^{2-} 和 Cs 呈负相关; *Candidatus_Nitrosocaldus* 与 S(-II)、pH、Cs 呈负相关, 而与 Eh、Ca、Mg 和 Fe 呈正相关; *Gemmata* 与 pH 分别呈负相关。对于朗蒲及其流径的优势类群, *Candidatus_Caldiarchaeum* 与 Eh 呈正相关, 而与 K、Li 呈负相关; *Ignavibacterium* 与 Ba、Sr、Eh 呈正相关, 而与 W、Al 呈负相关; *Thermodesulfobivrio* 与 EC、TDS、碱度、 HCO_3^- 、F、Na 呈正相关, 而与 Si、As 呈负相关。

利用方差分解分析 (VPA) 探讨所有环境因子对温泉微生物群落结构的影响, 给出各个环境因子对群落影响的相对贡献率, 从图 9 结果可知, 基本物化参数、主量元素和微量元素的独自解释量分别为 21.07%、6.69% 和 6.24%, 共同解释量为 7.32%, 环境因子未解释量为 58.68%

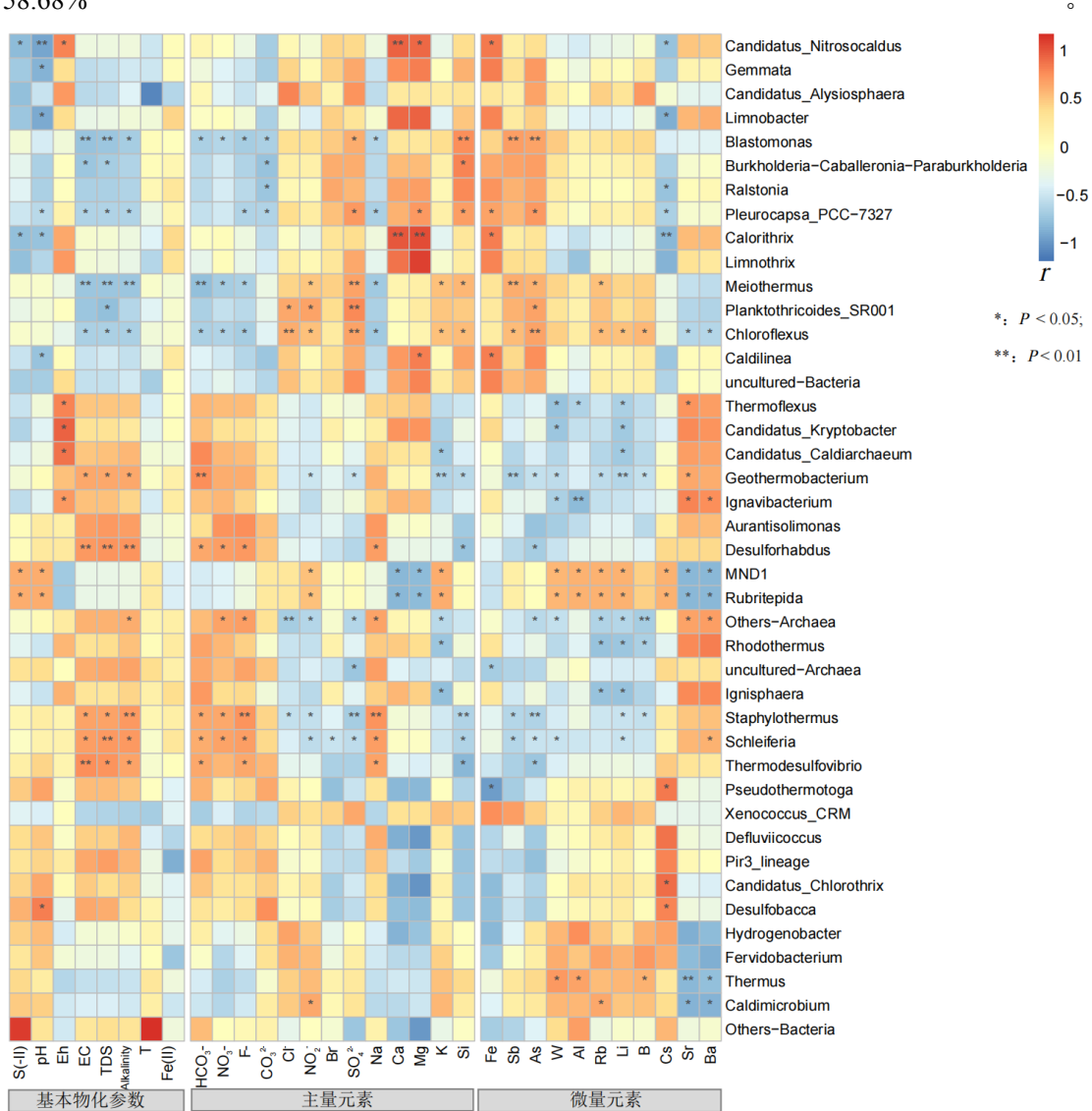


图 8 环境因子与属水平微生物的 Spearman 相关性分析

Figure 8 Spearman analysis between environmental factors and genus-level microbes

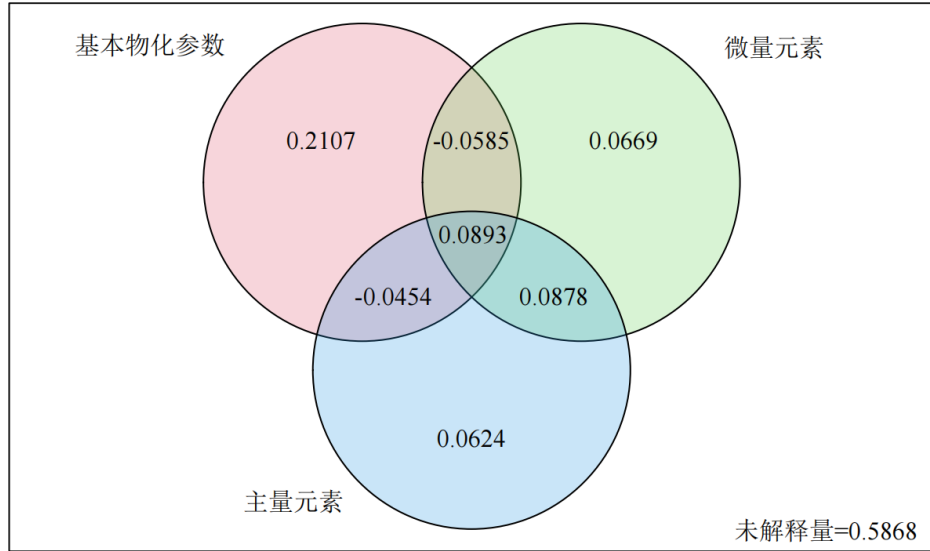


图 9 基本物化参数、主量元素和微量元素对微生物群落组成贡献 VPA 图

Figure 9 VPA plot of the contribution of basic physical and chemical parameters, major elements, and trace elements to microbial communities

3 讨论

3.1 基本物化参数对微生物群落的影响

由 VPA 结果可知, 环境因子中基本物化参数对微生物群落的影响最大。3 条热泉流径上温度是最直观的环境变量, 前人诸多研究表明温度显著影响热泉环境微生物群落组成和多样性分布(Hou *et al.*, 2013; Miller *et al.*, 2009), 冯灿等(2018)发现在蛤蟆嘴的流径上, 随着温度的降低主要固氮细菌群落在门水平上由 Firmicutes 和 Nitrospirata 演变成 Cyanobacteriota, 本研究在该流径上的优势类群在门水平上由 Nitrospirata 依次演替为 Aquificota 和 Deinococcota, 在属水平上由 *Meiothermus* 演替为 *Thermus*、*Caldimicrobium* 和 *Chloroflexus*。朗蒲和桥泉沿流径方向优势类群在门、属水平上也均发生了明显演化(图 3 和图 4), 其中变化最大的优势类群 *Candidatus_Nitrosocaldus* 相对丰度在 LP01~LP01-D3 段(温度 95~61℃)逐渐上升, 而在 LP01-D3~D5 段(温度 61~40℃)和 QQ-D1~D2 段(温度 65~55℃)明显下降, 由 *Candidatus_Nitrosocaldus* 生存最佳温度约为 68℃(Abby *et al.*, 2018)推测是温度驱动了群落结构变化。同样, 3 处热泉的微生物多样性沿流径方向也发生了明显的变化, 本研究大多数流径均符合微生物多样性随着温度的降低而增加的变化规律, 这与 Miller *et al.* (2009) 对美国黄石国家公园 2 条碱性热泉流径上微生物多样性对温度变化的响应一致, 但 HMZ~HMZ-D1 段和 LP01-D3~D5 段不符合这一规律, 这也说明温度并不是唯一决定微生物多样性的环境因素。

硫化物在热泉中也是较为直观的变量, 特别是在 HMZ~HMZ-D1 段优势类群由 *Meiothermus* 演替为 *Thermus*、*Caldimicrobium* 和其它的未知菌属, 推测与硫化物含量明显降低(由 0.78 mg/L 降至 0.25 mg/L)有关, 很可能蕴藏了与硫代谢功能相关的未知嗜热微生物。已有研究表明硫化物含量是热泉中的重要因素, 硫氧化细菌例如 *Loktanelle*(Perreault *et al.*, 2008; Trivedi *et al.*, 2020)和 *Halomonas*(Wang and Shao, 2021)与硫化物呈负相关关系 ($P < 0.05$), 它们能够氧化热泉中的硫化物, 导致其浓度降低。

pH 是腾冲热泉中真菌(刘开辉等, 2017)、美国黄石公园的浮游生物(Colman *et al.*, 2016)、

西藏热泉中间种群(张艳敏, 2018)等群落结构的重要环境因子。然而, 本研究 pH 在 7.03~9.20 之间, pH 的范围较窄, 近中性或弱碱性, 因此微生物与之响应较弱, 对整体微生物群落无显著影响, 但在一定程度上影响了物种分布, 如 pH 与桥泉优势物种 *Candidatus_Nitrosocaldus* 负相关。类似地, Eh、EC、TDS 和碱度也在一定程度上影响了优势物种(例如 *Candidatus_Caldiarchaeum*、*Meiothermus*、*Chloroflexus* 等)和稀有物种(例如 *Desulforhabdus*、*Thermoflexus*、*Geothermobacterium* 等)的分布(图 8), 闫广盛等(2022)研究表明 TDS 是影响滇藏热泉具有 *arxA* 基因微生物多样性的重要环境因子之一。

3.2 主量和微量元素对微生物群落的影响

与基本物化参数相比, 主量和微量元素对研究区微生物群落的解释量相对较少。目前, 大多数学者对环境因子与微生物群落相关性的研究主要考虑基本物化参数和主量元素, 普遍认为 pH、温度等是重要的环境因子, 却很少关注微量元素, 这可能与常见天然水体中它们的含量较低有关。然而, 与其它类型的热泉相比, 本研究区采集的岩浆热源型热泉中由于岩浆流体的输入和强烈的水-岩相互作用, 微量元素种类丰富, 含量普遍较高, 变化范围大, 且对微生物群落具有一定的响应。特别是, 本研究区热泉中富含具有毒性的微量元素例如 As、Ba、Sb, 它们与热泉沉积物中不同的微生物具有显著相关性(图 8), 在桥泉及其流径上样品中含量较高的 Sb 和 As 均与其优势物种 *Meiothermus*、*Chloroflexus* 正相关; 在朗蒲及其流径上含量较高的 Ba 与其优势物种 *Ignavibacterium* 正相关, 而在蛤蟆嘴及其流径上含量较低的 Ba 与其优势物种 *Thermus*、*Caldimicrobium* 负相关。由此说明, 除了常见基本指标之外, 热泉中各个微量元素的差异性分布对微生物群落组成也具有一定影响, 即使微量元素的解释量比基本物化参数的解释量明显低得多。有研究表明, As 浓度对滇藏地区富 As 热泉中的微生物群落结构具有显著影响(卿纯, 2023; 闫广盛等, 2022)。王宇鑫等(2023)发现在湖南锡矿山辉锑矿中锑的释放筛选了对 Sb 具有良好耐受性的微生物, 导致细菌群落的逐步演替。此外, 本研究热泉中同一主量/微量元素对不同的菌属具有相反的影响效应, 例如 Ca、Mg 与 *Candidatus_Nitrosocaldus* 呈正相关, 而与 *Rburitepida* 呈负相关; Rb 与 *Caldimicrobium*、*Meiothermus*、*Chloroflexus* 呈正相关, 而与 *Ignisphaera*、*Geothermobacterium* 等呈负相关。因此, 热泉中主量/微量元素与具备其相关代谢功能的微生物联系紧密, 特别是毒性重金属的富集筛选了具备其相应抗性的微生物, 驱动了微生物群落的演替, 热泉中不同化学组分的差异性分布孕育了多样化的微生物。

对于环境因子未解释部分, 已有研究表明沉积物矿物学特征和有机质成分、地理位置等也会影响环境中的微生物群落组成(Hou *et al.*, 2013; Sun *et al.*, 2022; 闫广盛等, 2022)。

4 结论

通过对云南腾冲地区3处岩浆热源型高温热泉(桥泉、蛤蟆嘴、朗蒲)及其流径的地球化学、微生物群落组成及其相关性分析, 结果表明, 热泉的水化学组成及其沉积物中微生物群落结构存在差异, 同一热泉沿流径方向上微生物群落组成和多样性均发生明显变化。环境因子对此3处热泉及其流径中微生物群落的影响显著, 基本物化参数(T、S(-II)等)、主量元素(Mg、Ca、K等)和微量元素(W、Al、Ba、Rb、Li、Cs等)的变化驱动了热泉优势类群在门、属水平上发生了演替, 其单独解释量分别为21.07%、6.69%和6.24%, 共同解释量为7.32%, 环境因子解释量总计41.32%。

References

Abby, S.S., Melcher, M., Kerou, M., et al., 2018. *Candidatus Nitrosocaldus Cavascurensis*, An Ammonia Oxidizing, Extremely Thermophilic Archaeon with A Highly Mobile Genome.

- Frontiers in Microbiology*, 9:28. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00028>
- Alcorta, J., Espinoza, S., Viver, T., et al., 2018. Temperature Modulates *Fischerella Thermalis* Ecotypes in Porcelana Hot Spring. *Systematic and Applied Microbiology*, 41 (6):531-543. <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2018.05.006>
- Colman, D.R., Feyhl-Buska, J., Robinson, K.J., et al., 2016. Ecological Differentiation in Planktonic and Sediment-Associated Chemotrophic Microbial Populations in Yellowstone Hot Springs. *FEMS Microbiology Ecology*, 92 (9): fiw137. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw137>
- Fouke, B.W., 2011. Hot - Spring Systems Geobiology: Abiotic and Biotic Influences on Travertine Formation at Mammoth Hot Springs, Yellowstone National Park, USA. *Sedimentology*, 58 (1):170-219. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2010.01209.x>
- Guo, Q.H. and Wang, Y.X., 2012. Geochemistry of Hot Springs in the Tengchong Hydrothermal Areas, Southwestern China. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 215-216:61-73. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2011.12.003>
- Hamilton, T.L., Vogl, K., Bryant, D.A., et al., 2012. Environmental Constraints Defining the Distribution, Composition, and Evolution of Chlorophototrophs in Thermal Features of Yellowstone National Park. *Geobiology*, 10 (3):236-249. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2011.00296.x>
- Hedlund, B.P., Murugapiran, S.K., Alba, T.W., et al., 2015. Uncultivated Thermophiles: Current Status and Spotlight on 'Aigarchaeota'. *Current Opinion in Microbiology*, 25:136-145. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2015.06.008>
- Hou, W., Wang, S., Dong, H., et al., 2013. A Comprehensive Census of Microbial Diversity in Hot Springs of Tengchong, Yunnan Province China Using 16S Rna Gene Pyrosequencing. *PLoS One*, 8 (1):e53350. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053350>
- Menzel, P., Gudbergssdóttir, S.R., Rike, A.G., et al., 2015. Comparative Metagenomics of Eight Geographically Remote Terrestrial Hot Springs. *Microbial Ecology*, 70:411-424. <https://doi.org/10.1007/s00248-015-0576-9>
- Merino, N., Aronson, H.S., Bojanova, D.P., et al., 2019. Living at the Extremes: Extremophiles and the Limits of Life in a Planetary Context. *Frontiers in Microbiology*, 10: 780. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00780>
- Meyer, S., Wegener, G., Lloyd, K.G., et al., 2013. Microbial Habitat Connectivity Across Spatial Scales and Hydrothermal Temperature Gradients at Guaymas Basin. *Frontiers in Microbiology*, 4:207. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00207>
- Miller, S.R., Strong, A.L., Jones, K.L., et al., 2009. Bar-coded Pyrosequencing Reveals Shared Bacterial Community Properties along the Temperature Gradients of Two Alkaline Hot Springs in Yellowstone National Park. *Applied and Environmental Microbiology*, 75 (13):4565-4572. <https://doi.org/10.1128/AEM.02792-08>
- Nordstrom, D.K., Ball, J.W. and McCleskey, R.B., 2005. Ground water to surface water: chemistry of thermal outflows in Yellowstone National Park. Bozeman: Montana State University, 73-94.
- Perreault, N.N., Greer, C.W., Andersen, D.T., et al., 2008. Heterotrophic and Autotrophic Microbial Populations in Cold Perennial Springs of the High Arctic. *Applied and Environmental Microbiology*, 74 (22):6898-6907. <https://doi.org/10.1128/AEM.00359-08>
- Podar, P.T., Yang, Z., Bjornsdottir, S.H., et al., 2020. Comparative Analysis of Microbial Diversity Across Temperature Gradients in Hot Springs Form Yellowstone and Iceland. *Frontiers in Microbiology*, 11:1625. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01625>

- Price, R.E. and Giovannelli, D., 2017. A Review of The Geochemistry and Microbiology of Marine Shallow-Water Hydrothermal Vents. In: Elias S.A., ed., Reference module in earth systems and environmental sciences, Oxford: Elsevier, 1-20.
- Purcell, D., Sompong, U., Yim, L.C., et al., 2007. The Effects of Temperature, Ph and Sulphide on The Community Structure of Hyperthermophilic Streamers in Hot Springs of Northern Thailand. *Fems Microbiology Ecology*, 60 (3):456-466. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00302.x>
- Reysenbach, A. and Shock, E., 2002. Merging Genomes with Geochemistry in Hydrothermal Ecosystems. *Science*, 296 (5570):1077-1082. <https://doi.org/10.1126/science.1072483>
- Rothschild, L.J. and Mancinelli, R.L., 2001. Life in Extreme Environments. *Nature*, 409 (6823):1092-1101. <https://doi.org/10.1038/35059215>
- Skirnisdottir, S., Hreggvidsson, G.O., Hjörleifsdottir, S., et al., 2000. Influence of Sulfide and Temperature on Species Composition and Community Structure of Hot Spring Microbial Mats. *Applied and Environmental Microbiology*, 66 (7):2835-2841. <https://doi.org/10.1128/AEM.66.7.2835-2841.2000>
- Stetter, K.O., 1999. Extremophiles and Their Adaptation to Hot Environments. *Febs Letters*, 452 (1-2):22-25. [https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(99\)00663-8](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(99)00663-8)
- Sun, X., Yang, J., Jiang, H., et al., 2022. Nitrite- and N₂O-Reducing Bacteria Respond Differently to Ecological Factors in Saline Lakes. *Fems Microbiology Ecology*, 98 (2). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiac007>
- Trivedi, C.B., Stamps, B.W., Lau, G.E., et al., 2020. Microbial Metabolic Redundancy Is a Key Mechanism in a Sulfur-Rich Glacial Ecosystem. *mSystems*, 5 (4). <https://doi.org/10.1128/msystems.00504-20>
- Wang, L. and Shao, Z., 2021. Aerobic Denitrification and Heterotrophic Sulfur Oxidation in the Genus Halomonas Revealed by Six Novel Species Characterizations and Genome-Based Analysis. *Frontiers in Microbiology*, 12:652766. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.652766>
- Wang, L.X., Guo, Q.H., Wu, G., et al., 2023. Methanogens-Driven Arsenic Methylation Preceding Formation of Methylated Thioarsenates in Sulfide-Rich Hot Springs. *Environmental Science & Technology*, 57 (19):7410-7420. <https://doi.org/10.1021/acs.est.2c08814>
- Wang, S., Hou, W., Dong, H., et al., 2013. Control of Temperature on Microbial Community Structure in Hot Springs of The Tibetan Plateau. *PLoS One*, 8 (5):e62901. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062901>

附中文参考文献

- 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.
- 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(1): 10-18 (in Chinese with English abstract).
- 韩剑, 陈波, 戴欣, 等, 2010. 云南腾冲热泉极端嗜酸热硫化叶菌多样性研究. *应用与环境生物学报*, 16 (5):692-696.
- Han J., Chen B., Dai X., 2010. Diversity of Thermoacidophilic *Sulfolobus* in Hot Springs in Tengchong of Yunnan, China. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 16(5):692-696 (in Chinese with English abstract).
- 刘开辉, 丁小维, 张波, 等, 2017. 高通量测序分析云南腾冲热海热泉真菌多样性. *微生物学报*, 57 (9):1314-1322.

- Liu K.H., Ding X.W., Zhang B., et al., 2017. High-Throughput Sequencing to Reveal Fungal Diversity in Hot Springs of Rehai at Tengchong in Yunnan. *Acta Microbiologica Sinica*, 57(9): 1314-1322 (in Chinese with English abstract).
- 明红, 2015. 云南腾冲热泉嗜热原核微生物资源挖掘和高温木聚糖酶筛选 (博士学位论文). 昆明: 云南大学.
- Ming H., 2015. Isolation of Thermophilic Prokaryotes and Screening of Thermostable Xylanases from Hot Springs in Tengchong of Yunnan Province, China (Dissertation). Yunnan University, Kunming (in Chinese with English abstract).
- 牛铭铭, 2021. 腾冲热泉微生物群落结构分析及木聚糖酶活性嗜热菌株的筛选(硕士毕业论文). 新乡: 河南师范大学.
- Niu M.M., 2021. Analysis of Microbial Community Structure in Tengchong Hot Spring and Screening of Thermophilic Strains with Xylanase Activity (Dissertation). Henan Normal University, Xinxiang (in Chinese with English abstract).
- 秦亚玲, 梁宗林, 宋阳, 等, 2019. 高通量测序分析云南腾冲热海热泉微生物多样性. *微生物学通报*, 46 (10):2482-2493.
- Qin Y.L., Liang Z.L., Song Y., et al., 2019. Amplicon-Based High-Throughput Sequencing Reveals the Microbial Diversity in Rehai Hot Springs, Tengchong, Yunnan Province. *Microbiology China*, 46 (10):2482-2493 (in Chinese with English abstract).
- 卿纯, 2023. 西藏东北部高砷热泉中微生物参与砷-硫的转化过程及其环境适应机制研究(博士学位论文). 武汉: 中国地质大学.
- Qing C., 2023. Microbially Mediated Arsenic-Sulfur Transformation and Microbial Survival Strategies in High Arsenic Hot Springs in Northeastern Tibet (Dissertation). China University of Geosciences, Wuhan (in Chinese with English abstract).
- 宋兆齐, 陈经全, 职晓阳, 等, 2008. 腾冲两热泉古菌多样性及系统发育的初步分析. *微生物学通报*, 35 (3):372-377.
- Song Z.Q., Chen J.Q., Zhi X.Y., et al., 2008. Crenarchaeal Diversity and Phylogenetic Analysis of Two Hot Springs in Tengchong. *Microbiology*, 35 (3):372-377 (in Chinese with English abstract).
- 宋兆齐, 王莉, 刘秀花等, 2015. 云南和西藏四处热泉中的厚壁菌门多样性. *生物技术*, 25 (5):481-486.
- Song Z.Q., Wang L., Liu X.H., 2015. Diversities of Firmicutes in Four Hot Springs in Yunnan and Tibet. *Biotechnology*, 25 (5):481-486 (in Chinese with English abstract).
- 宋兆齐, 王莉, 刘秀花, 等, 2016. 云南 4 处酸性热泉中的变形菌门细菌多样性. *河南农业大学学报*, 50 (3):376-382.
- Song Z.Q., Wang L., Liu X.H., 2015. The Diversities of Proteobacteria in Four Acidic Hot Springs in Yunnan. *Journal of Henan Agricultural University*, 50 (3):376-382 (in Chinese with English abstract).
- 王宇鑫, 鄢梦晓俊, 王玮琦, 等, 2023. 湖南冷水江锡矿山尾矿库细菌富集群落与辉锑矿的相互作用及其群落演替. *地球科学*, 48 (11):4311-4320.
- Wang X.Y., Wu M.X.J., Wang W.Q., et al., 2023. Interaction between Stibnite and Microbial Communities Enriched from Tailings at Xikuangshan Coupling with Bacterial Community Succession. *Earth Science*, 48 (11):4311-4320 (in Chinese with English abstract).
- 闫广盛, 马力, 王露霞, 等, 2022. 滇藏热泉arxA基因型厌氧砷氧化原核微生物多样性及其影响因素. *微生物学报*, 62 (6):1986-2000.

- Yan G.S., Ma L., Wang L.X., 2022. Diversity of Arsenic-Oxidizing Prokaryotes Containing *arsA* Gene in Yunnan-Tibet Hot Springs and the Influencing Factors. *Acta Microbiologica Sinica*, 62 (6):1986-2000 (in Chinese with English abstract).
- 张艳敏, 2018. 西藏热泉微生物种群构成与功能及高温铁循环微生物作用研究(博士学位论文). 武汉:中国地质大学.
- Zhang M.Y., 2018. Study on Microbial Structure and Function of Tibet Hot Springs and the Role of Thermophiles Promoting Iron Cycles. China University of Geosciences, Wuhan (in Chinese with English abstract).
- 赵卓丽, 2019. 瑞滇热泉原核微生物多样性研究及纤维素酶和木聚糖酶资源挖掘(硕士学位论文). 新乡:河南师范大学.
- Zhao Z.L., 2019. Study on Prokaryotic Microbial Diversity of Ruidian Hot Spring and Exploitation of Cellulase and Xylanase Resources (Dissertation). Henan Normal University, Xinxiang (in Chinese with English abstract).

附表 1 腾冲热泉样品的主量元素测试结果（单位：mg/L）

Table S1 Concentrations (in mg/L) of major elements in the hot spring samples collected from Tengchong

编号	HCO ₃ ⁻	CO ₃ ²⁻	F ⁻	Cl ⁻	Br ⁻	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	SO ₄ ²⁻	Na	Mg	K	Ca	Si
HMZ	244.06	42.83	8.32	335.45	0.67	2.95	1.29	33.13	381.30	0.08	55.84	2.01	107.25
HMZ-D1	455.79	34.51	7.57	341.94	0.00	2.88	1.28	30.46	350.76	0.03	52.29	1.31	100.88
HMZ-D2	509.90	42.03	7.90	351.19	0.00	2.96	1.29	33.26	357.88	0.03	52.82	1.26	99.54
HMZ-D3	531.98	41.98	8.12	357.42	0.00	2.92	1.28	32.82	362.95	0.06	54.36	2.00	99.29
LP01	1190.72	30.04	8.76	315.69	0.00	2.70	4.91	20.25	569.15	2.66	43.59	12.46	83.53
LP01-D1	1080.31	55.55	8.79	315.16	0.00	2.70	4.90	21.62	548.01	3.89	43.19	13.83	82.97
LP01-D2	1249.28	35.09	8.55	313.99	0.00	2.72	4.93	22.56	548.89	4.09	42.67	17.65	81.44
LP01-D3	1405.44	31.03	8.98	327.47	0.00	2.73	5.16	22.81	585.62	3.31	44.48	17.18	83.49
LP01-D4	1461.56	35.82	9.31	340.97	0.00	2.75	5.11	25.52	603.71	3.64	45.04	13.37	83.13
LP01-D5	1403.61	43.78	9.10	329.67	0.00	2.73	4.95	24.72	558.59	2.91	43.74	10.18	78.91
QQ	410.35	0.49	3.12	344.15	0.83	2.95	0.00	68.53	278.38	11.30	47.99	17.62	132.30
QQ-D1	385.70	1.36	4.07	340.42	0.60	2.83	0.00	68.06	285.92	11.32	49.19	18.05	131.46
QQ-D2	383.02	4.85	4.31	348.41	0.00	2.87	0.00	69.90	288.89	11.40	50.04	17.88	128.30
QQ-D3	377.35	7.24	4.66	347.97	0.57	2.87	1.48	69.78	283.19	11.44	49.22	17.48	128.53

附表2 腾冲热泉样品属水平主要微生物的相对丰度

Table S2 Genus-level distribution of major microbes in the hot spring samples collected from Tengchong

属水平物种	HMZ	HMZ-D1	HMZ-D2	HMZ-D3	LP01	LP01-D1	LP01-D2	LP01-D3	LP01-D4	LP01-D5	QQ	QQ-D1	QQ-D2	QQ-D3
<i>Candidatus_Nitrosocaldus</i>	8.2E-05	1.0E-04	8.6E-04	8.5E-03	9.2E-04	9.5E-03	1.5E-02	6.9E-02	1.9E-02	1.4E-02	2.1E-01	1.8E-01	4.0E-02	6.1E-02
<i>Thermus</i>	1.9E-03	8.8E-02	2.1E-01	4.6E-02	6.2E-03	2.9E-04	2.5E-04	2.3E-04	2.1E-04	1.5E-03	6.9E-03	1.1E-02	7.7E-04	7.5E-04
<i>Hydrogenobacter</i>	1.4E-04	4.0E-02	1.1E-01	3.7E-02	1.1E-02	7.5E-03	6.6E-04	1.5E-04	4.0E-04	4.1E-02	3.0E-02	1.8E-03	5.7E-04	6.7E-04
<i>Chloroflexus</i>	4.7E-04	3.9E-04	3.6E-02	6.1E-02	0.0E+00	0.0E+00	0.0E+00	0.0E+00	0.0E+00	0.0E+00	3.5E-02	1.5E-02	1.1E-01	8.2E-02
<i>Meiothermus</i>	7.8E-02	2.8E-04	7.1E-04	7.8E-04	0.0E+00	7.4E-05	6.5E-05	4.8E-05	3.2E-05	2.1E-04	7.4E-03	3.2E-02	9.0E-02	5.2E-02

<i>Caldimicrobium</i>	4.1E-04	6.9E-02	2.2E-03	7.7E-04	3.0E-05	3.4E-04	1.8E-04	1.4E-04	9.9E-05	3.1E-04	4.3E-04	2.6E-04	3.1E-04	2.7E-04
<i>Candidatus_Caldiarchaeum</i>	0.0E+00	1.1E-03	1.3E-03	8.2E-05	7.1E-04	3.4E-02	8.4E-03	9.2E-03	2.1E-02	5.1E-02	2.8E-02	2.8E-03	2.3E-04	2.5E-04
<i>Fervidobacterium</i>	1.6E-04	2.0E-02	4.7E-02	4.1E-03	1.5E-05	6.7E-04	2.0E-04	3.8E-05	5.9E-04	4.4E-04	5.1E-04	1.8E-03	1.6E-04	8.6E-05
<i>Ignavibacterium</i>	9.0E-05	0.0E+00	3.7E-04	1.5E-04	2.1E-04	4.0E-03	2.1E-02	4.3E-02	3.5E-02	6.6E-04	2.1E-04	6.9E-04	2.2E-03	1.9E-03
<i>Ralstonia</i>	5.7E-04	8.7E-04	3.7E-04	3.4E-04	2.1E-03	4.1E-04	3.9E-04	5.2E-04	3.5E-04	6.0E-04	1.8E-03	3.3E-02	5.0E-03	5.2E-03
<i>Thermodesulfovibrio</i>	7.9E-04	7.9E-05	1.2E-03	2.2E-02	1.4E-04	1.0E-02	2.4E-02	1.5E-02	2.2E-02	1.1E-03	0.0E+00	0.0E+00	4.8E-05	0.0E+00
<i>Ignisphaera</i>	7.3E-06	1.5E-04	5.9E-06	8.2E-06	2.2E-02	1.6E-04	1.5E-04	9.7E-05	2.0E-04	2.6E-04	2.6E-04	2.0E-04	5.3E-05	3.0E-05
<i>Gemmata</i>	0.0E+00	0.0E+00	2.7E-05	3.6E-04	1.0E-04	7.5E-05	1.9E-05	1.2E-04	2.9E-05	2.9E-04	1.1E-02	2.0E-02	4.9E-03	3.6E-03
Others	9.2E-01	7.8E-01	5.8E-01	8.2E-01	9.6E-01	9.3E-01	9.3E-01	8.6E-01	9.0E-01	8.9E-01	6.7E-01	7.0E-01	7.4E-01	7.9E-01