

亚热带水库浮游细菌广布种与狭布种季节动态与进化特征

肖鹏¹, 蒋乐怡¹, 陈泓², 傅昶宁², 代瑞芬², 陈伟丽³,
江成劼¹, 刘小立¹, 朱永青⁴, 项旭志⁵, 李仁辉¹

(1.温州大学 生命与环境科学学院, 浙江 温州 325035; 2.福建省莆田环境监测中心站, 福建 莆田 351100;
3.莆田市生态环境局, 福建 莆田 351100; 4.上海市环境科学研究院, 上海 200003;
5.温州公用事业发展集团乐清水务有限公司, 浙江 温州 325600)

摘要: 水库作为重要的饮用水源地, 其水生态系统的健康至关重要。以福建省某水源水库为研究对象, 分析了水库拉氏尖头藻(*Raphidiopsis raciborskii*)水华季节演替过程中浮游细菌广布种和狭布种多样性、群落构建和进化特征。结果表明, 尖头藻水华在水库中具有明显的季节性变化, 细胞密度从春季逐步上升, 夏季达到峰值($3.5 \times 10^8 \text{ L}^{-1}$, 占浮游植物总量的90%以上), 秋季仍维持高丰度, 直至冬季逐渐消退。基于16S rRNA基因的高通量测序, 检测到水库中浮游细菌的主要类群为放线菌门(Actinobacteriota)、变形菌门(Proteobacteria)和疣微菌门(Verrucomicrobiota)。不同季节中, 夏季细菌群落的物种丰富度最高, 而冬季则表现出最高的Shannon多样性。随机森林结果表明尖头藻丰度显著影响了水库广布种和狭布种细菌群落的 α 及 β 多样性。广布种在各季节中均占据优势, 其群落构建受到确定性过程的主导, 水温和营养盐显著影响细菌群落的季节动态。广布种表现出较高的扩散能力和环境适应性, 尤其在夏秋季节达到最高多样性。而狭布种主要局限于特定季节, 尤其在冬季和夏季丰富度较高, 表现出较强的季节演替现象。广布种细菌的物种分化率较高, 灭绝率较低, 具有较强的生态扩展潜力。狭布种则表现出较高的物种灭绝率, 但具有向广布种转化的潜力, 尤其在春夏季节物种多样性潜力显著提升。

关键词: 尖头藻; 浮游细菌; 广布种; 狭布种; 群落构建

中图分类号: X826

文献标志码: A

文章编号: 1000-2367(2026)03-0032-09

水库是我国最重要的饮用水来源之一, 改善水库水质, 防控藻类水华, 降低水生态安全风险, 对保障供水安全、保护人民生命健康、维持经济社会可持续发展至关重要^[1]。水库在城市发展中具有重要地位, 被誉为城市的“生命水源”和关键基础设施^[2]。本研究的水库水源营养盐质量浓度在2011—2016年有上升趋势, 水库水生态系统的健康常年受到蓝藻水华影响, 每年夏秋季节蓝藻的细胞密度会显著上升, 其中尖头藻(*Raphidiopsis*)占绝对优势^[3]。

拉氏尖头藻(*Raphidiopsis raciborskii*)曾被命名为拉氏拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*), 目前在最新蓝藻分类系统中被归入念珠藻目(Nostocales)、束丝藻科(Aphanizomenonaceae)、尖头藻属(*Raphidiopsis*)。部分产毒的拉氏尖头藻能够合成次生代谢物——拟柱孢藻毒素(Cylindrospermopsin, CYNs)。由于该毒素具有细胞毒性、肝毒性和遗传毒性^[4], 对水环境造成污染, 进而影响人体的神经、肝脏及消化系统, 严重情况下甚至可能危及生命^[5]。尖头藻由于其细胞不易形成群体, 在水体表面水柱中均匀分布, 其

收稿日期: 2024-12-05; **修回日期:** 2025-01-20。

基金项目: 浙江省自然科学基金(LMS26C030003); 国家自然科学基金(32371634); 福建省环保科技计划项目(2023R009); 上海市生态环境局科学项目(沪环科[2024]第9号)。

作者简介: 肖鹏(1987—), 男, 湖北应城人, 温州大学副研究员, 博士, 研究方向为蓝藻生态学, E-mail: pxiao@wzu.edu.cn。

通信作者: 李仁辉, E-mail: renhui.li@wzu.edu.cn。

引用本文: 肖鹏, 蒋乐怡, 陈泓, 等. 亚热带水库浮游细菌广布种与狭布种季节动态与进化特征[J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 2026, 54(4): 32-40. (Xiao Peng, Jiang Leyi, Chen Hong, et al. Seasonal dynamics and evolutionary characteristics of generalist and specialist bacteria in a subtropical reservoir[J]. Journal of Henan Normal University(Natural Science Edition), 2026, 54(4): 32-40. DOI:10.16366/j.cnki.1000-2367.2024.12.05.0001.)

水华呈弥散型,与常见的聚集型蓝藻水华(如微囊藻和长胞藻水华等)存在明显区别^[6],尖头藻水华被认为是一种新型(弥散型)蓝藻水华。

浮游植物与藻际细菌之间代谢产物和信息物质的交换对水体微食物网的营养循环和能量流动有着重要影响^[7]。微囊藻可以利用藻际细菌中的 C-P 裂解酶基因,在缺磷环境中保持竞争优势而暴发蓝藻水华^[8],同一水体中不同微囊藻群体的藻际细菌群落具有明显的多样性和组成差异^[9],尖头藻也对周围的浮游细菌群落存在一定的利用偏好现象,其会利用部分细菌类群来转化吸收环境中的营养物质^[10]。浮游细菌是指水体中以浮游方式生活的原核生物,通常悬浮在水中并随水流移动,其个体大小大多在 0.2~2.0 μm 之间,具有种类多样、功能广泛、对环境变化敏感等特点,作为水生生态系统中的重要组成部分,浮游细菌在淡水生态系统的物质循环、能量流动和生态功能维持中发挥着重要的作用。广布种(generalist)和狭布种(specialist)是浮游细菌群落中两类具有明显地理分布差异的物种群体,前者在全球范围内有广泛的分布,而后者通常局限于某些特定区域或生态环境中^[11]。本研究以亚热带水源水库为研究对象,研究水体水质、浮游植物和微生物群落在全年 4 个季节的变化特征,重点关注水体浮游细菌广布种和狭布种的多样性、群落构建和进化特征,以为水库防控蓝藻水华,保障饮用水安全提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 水样采集与理化指标测定

本研究从水源水库选择了 10 个点位(附录图 S1),分别于 2022 年 11 月、2023 年 2 月、5 月和 8 月进行水样采集与分析。现场理化数据,包括水温、pH、溶解氧和电导率使用多参数水质分析仪(HACH HQ40)测定,水体营养盐包括总氮、总磷、氨态氮、硝态氮、正磷酸盐、高锰酸盐指数和叶绿素 *a* 均采用国标法在实验室进行测定^[12]。

1.2 浮游植物样品采集与鉴定

采集 500~1 500 mL 原水样品,加入 15% 体积比例的鲁格氏液固定,避光静置 48 h 后,用虹吸管小心移除上清液,将样品浓缩到 30~50 mL 后,使用光学显微镜鉴定浮游植物的形态,并基于检测样品的体积和浓缩倍数,计算原水样中浮游植物的细胞密度,每个样品至少观测 500 个细胞。同时,测定浮游植物种属的形态体积,计算水样中浮游植物的生物量^[13]。

1.3 环境微生物样品采集处理与高通量测序

采集 500~1 000 mL 原水样品,使用 0.22 μm 聚碳酸酯滤膜(Millipore)基于真空抽滤系统,将水样中的微生物细胞过滤富集到滤膜上。使用 DNA 提取试剂盒(MPbio 公司)提取滤膜样品总 DNA,再使用细菌通用引物 341F/806R 对样品中的细菌群落进行 PCR 扩增^[14],每个样品 3 个 PCR 平行,循环数不高于 30 次,切胶回收产物后,送到测序公司进行二代 Illumina PE250 高通量测序^[12]。

1.4 测序数据分析处理

公司测序下机数据,使用 R 软件的 dada 2 软件包对原始序列进行除杂(去引物、接头、未知序列和低质量序列)和去嵌合体,得到代表序列(ASV)^[15]。使用 Vsearch v2.28.1 软件中的 syntax 算法,基于 Silva v138.1 数据库^[16]对 ASV 序列进行物种注释,软件阈值为 0.8,去除匹配到古菌、真核生物、叶绿体、线粒体和非细菌序列,由于本研究评估尖头藻丰度对浮游细菌群落的影响,因此测序序列中注释到蓝藻的相关序列会从数据集中删除。基于样品中最小 reads 数,使用 R 软件的 vegan 包进行均一化^[17]。使用 qiime2 软件包中的 align-to-tree-mafft-fasttree 算法构建 ASV 序列系统发育树,再基于 core-metrics-phylogenetic 算法计算样品的 α 和 β 多样性^[18]。使用 R 软件的 vegan 包展示非度量多维尺度分析(NMDS)结果和计算相似统计分析(ANO-SIM)差异显著性;使用 EcolUtils 包分别基于 levins 和 shannon 算法划分广布种(generalist)和狭布种(specialist) ASV 代表序列,同时计算各 ASV 在所有样品中出现的频率,最终同时满足 levins、Shannon 和出现频率算法得到的结果中的前 10% 的 ASV,被认为是严格的 generalist 序列,由于部分稀有序列更容易被划分为 specialist,因此,只在全部样品中的 reads 总和大于 50 的 specialist 被认为是严格的 specialist^[19]。使用 R 软件的“rdacca.hp”包和“randomForest”包分别进行环境因子层次分割和随机森林分析^[12,20-21];使用

“iCAMP”包进行中性模型模型拟合^[22];使用 R 软件的“diversitree”包进行细菌广布种和狭布种双态物种分化、灭绝和转化率(BiSSE)计算^[23-24]。

2 结果与分析

2.1 水库浮游细菌群落物种组成

水库从春季(5月)开始,水体中尖头藻细胞密度为 $1.58 \times 10^7 \sim 3.55 \times 10^7 \text{ L}^{-1}$, 占有浮游植物比例为 43.94%~75.85%,并在夏季达到最高峰(细胞密度达 $35.06 \times 10^7 \text{ L}^{-1}$, 占全部浮游植物的 90%以上),随后在秋季也维持较高丰度($\sim 18.40 \times 10^7 \text{ L}^{-1}$),均形成尖头藻水华。直到冬季尖头藻水华才逐渐消退,其在所有浮游植物中的占比降至 30%以下(图 1(a-b)),表明水库在夏秋季节水体中暴发了严重的尖头藻水华。

基于细菌 16S rRNA 基因的高通量测序,在 4 个季节的 40 个样品中共检测到 9 196 472 条高质量序列,由于尖头藻也属于原核生物,为了排除尖头藻等蓝藻序列的干扰,本文中所有细菌群落数据均排除蓝藻序列,最后每个样品均一化到 25 045 条序列,一共检测到 5 511 个 ASV 代表序列。水库细菌群落主要由放线菌门(Actinobacteriota, 相对丰度范围为 21.4%~63.7%)、变形菌门(Proteobacteria, 相对丰度范围为 10.2%~49.7%)、疣微菌门(Verrucomicrobiota, 相对丰度范围为 4.5%~39.4%)和拟杆菌门(Bacteroidota, 相对丰度范围为 0.3%~18.8%),其他细菌门类的相对丰度较低。秋季变形菌门相对丰度较高,冬季放线菌门优势度上升,春季和夏季疣微菌门相对丰度增加,夏季尖头藻水华最高峰时,还检测到较高比例的绿弯菌门(Chloroflexi, 相对丰度范围为 0.5%~11.7%)。属水平上,水库周年细菌群落优势属包括 CL500-29 marine group(平均相对丰度 6.1%~47.2%)、hgcl clade(平均相对丰度 0.8%~29.1%)、LD29(平均相对丰度 0.6%~16.0%)、军团菌属(*Legionella*, 平均相对丰度 0~16.7%)、甲基孢囊菌属(*Methylocystis*, 平均相对丰度 0~27.5%)和土地芽胞杆菌属(*Terrimicrobium*, 平均相对丰度 0~9.0%)等。夏秋季节尖头藻水华时,苍黄杆菌属(*Luteolibacter*)和球衣菌属(*Sphaerotilus*)的优势度较高(图 1(d),(e))。

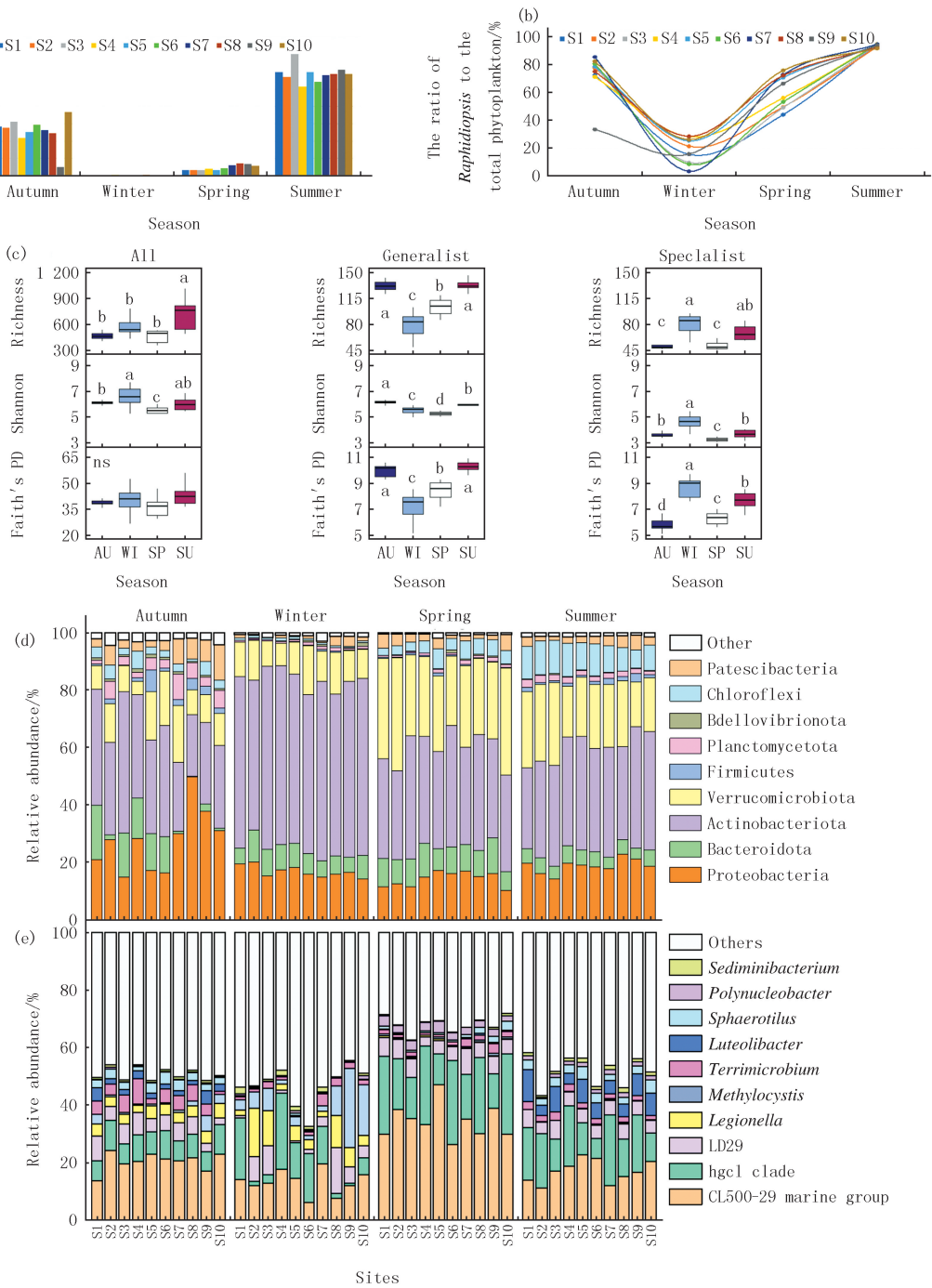
2.2 水库浮游细菌广布种和狭布种群落多样性

在 4 个季节 40 个样品的 5 511 个浮游细菌 ASV 序列中分别检测到 235 个广布种和 216 个狭布种类群,分别占所有序列的 4.26%和 3.92%。季节方面从秋季到第二年夏季分别检测到 199、160、190 和 223 年广布种,而狭布种分别为 101、112、114 和 158,广布种的检测率更高。水库整体微生物群落在夏季检测到最高的丰富度,其次为冬季,秋春季物种丰富度较低且显著低于夏季;在 Shannon 多样性方面,冬季整体细菌群落多样性最高,其次为夏季、秋季和春季;系统发育多样性方面,4 个季节整体细菌群落之间没有显著性差异(图 1(c))。广布种和狭布种之间相比较,夏秋季节广布种丰富度(Richness)、香农指数(Shannon)和系统发育多样性(Faith's PD)均显著高于冬春季节;而狭布种在冬夏季显著高于春秋季节。此外,水库广布种细菌不同季节丰富度和香农多样性均高于狭布种,系统发育多样性方面,除冬季外,其他季节广布种细菌群落均高于狭布种(图 1(c))。

不论是基于物种组成 Bray-Curtis 距离还是基于物种亲缘关系的加权 Unifrac 距离,水库全部细菌群落组成表现出显著的季节差异,不同季节的细菌群落样品分别聚在一起(ANOSIM $R > 0.77$ 且 $P = 0.001$),广布种和狭布种类群也同样表现出显著的季节演替现象,但是从 ANOSIM 分析结果来看,狭布种群落的季节演替强度明显高于广布种。狭布种对细菌群落季节差异的贡献高于广布种。此外,基于加权 Unifrac 距离的群落季节差异小于基于 Bray-Curtis 距离的群落差异,表明相比于物种组成,水库细菌群落显示出一定的遗传相似性(图 2(a))。

为了评估尖头藻丰度和其他环境因子对水库浮游细菌广布种和狭布种群落的影响,使用随机森林方法分析环境因子对广布种和狭布种 α 多样性(香农威纳、丰富度和系统发育多样性)以及 β 多样性(基于物种组成 Bray-Curtis 距离和基于加权 UniFrac 系统发育距离的 NMDS 分布)的潜在贡献,结果发现,尖头藻丰度(细胞密度和生物量)对浮游细菌广布种和狭布种多样性的贡献均较大,总体贡献排在前两位(图 2(b))。此外,硝态氮对广布种 α 多样性的贡献较大,而水温、水体富营养指数和氮磷比对狭布种 α 多样性和 β 多样性的贡献较大。这些结果表明,水库细菌广布种和狭布种群落多样性主要受到尖头藻丰度的影响,此外,狭布种

类群还受到水温和营养条件的影响.



(a) 水库不同季节尖头藻细胞密度; (b) 尖头藻细胞密度占全部浮游植物比例情况; (c) 水库细菌群落 α 多样性季节差异箱形图; (d) 水库不同季节细菌群落门水平相对丰度; (e) 属水平相对丰度. 注: All、Generalist 和 Specialist 分别代表整体、广布种和狭布种细菌群落; 箱形图之间的小写字母不相同表示存在显著性差异 (非参考 KW 检测, 校正后的 $P < 0.05$), ns 表示组间不存在显著性差异. 仅显示分别平均相对丰度最高的 9 个门和 10 个属; 不同的堆积柱形图代表不同的样品. AU、WI、SP 和 SU 分别代表秋、冬、春和夏季.

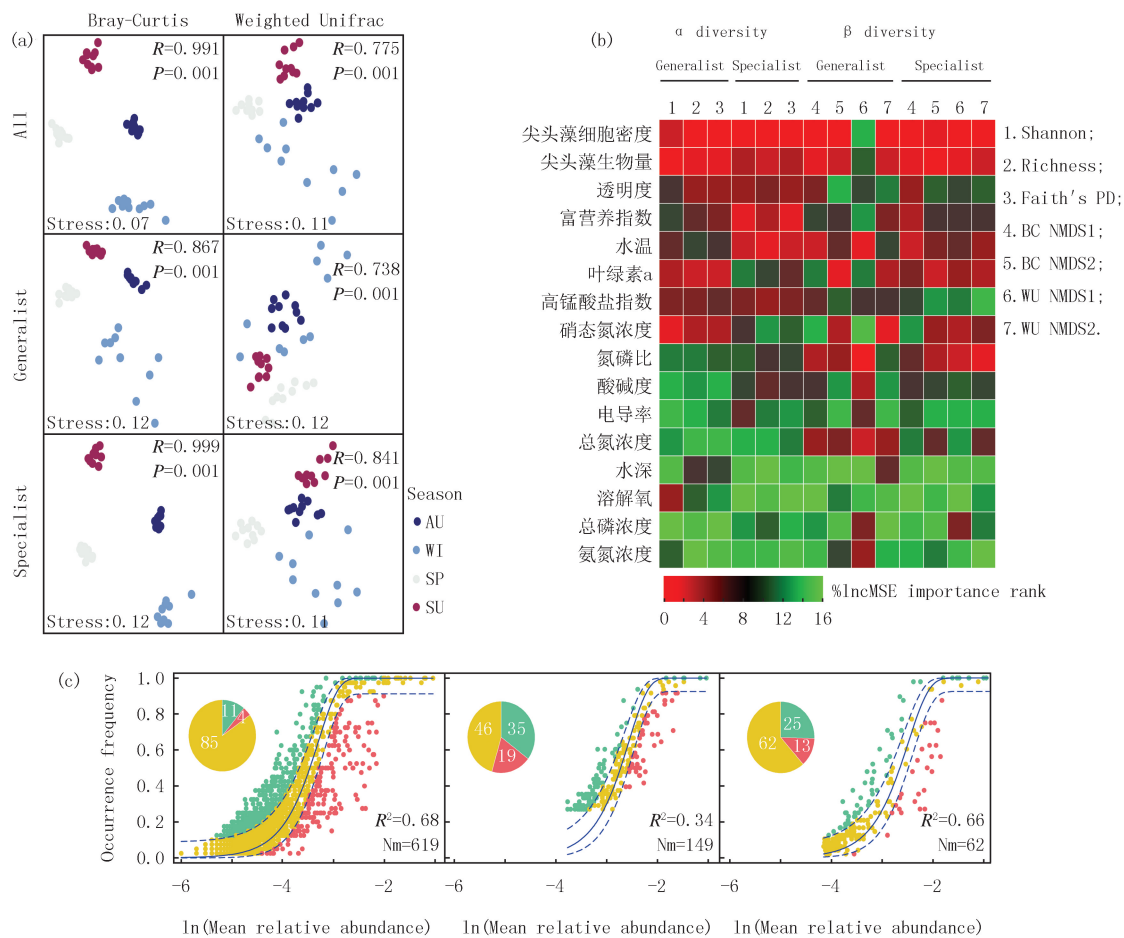
图1 水库环境因子对浮游细菌群落的潜在贡献比例

Fig.1 The potential contribution ratio of environmental factors in the reservoir to the bacterioplankton community

2.3 水库浮游细菌广布种和狭布种群落构建特征

微生物群落的构建受到随机性过程和确定性过程的共同影响, 基于中性模型的随机性过程分析结果表明, 水库整体细菌群落受到较强的随机性过程的影响 (中性模型 $R^2 > 0.5$), 确定性过程相对较弱. 水库广布种

细菌群落受到随机性过程的影响较弱(中性模型 $R^2=0.34$),而狭布种细菌群落构建受到随机性过程的主导(中性模型 $R^2=0.66$),广布种细菌群落的迁移能力(Nm)明显高于狭布种细菌群落,表明广布种相比狭布种细菌具有更强的扩散和环境适应能力.整体细菌群落中,85%的 ASV 符合中性模型,而广布种和狭布种群落中这一比例分别下降至 46%和 62%,且 35%和 19%的细菌 ASV 分别具有更强和更弱的扩散能力,狭布种这两个类群的比例均更低(图 2(c)).这些结果表明广布种细菌群落中细菌类群的扩散能力呈现双峰分布现象,中等扩散能力类群(符合中性模型的 ASV)相对较少.



(a)基于Bray-Curtis组成和Weighted Unifrac亲缘关系的水库整体(A11)、广布种(generalist)和狭布种(specialist)细菌群落组成不同季节非度量多维尺度排序(NMDS)分析;(b)环境因子对浮游细菌广布种和狭布种群落多样性的潜在贡献;(c)水库浮游细菌全部(A11)、广布种(Generalist)和狭布种(Specialist)群落中性模型拟合.注:NMDS应力值(stress)均小于0.2,ANOSIM R 值与 P 值显示在图片右上角,AU、WI、SP和SU分别代表秋、冬、春和夏季,所有数据基于ASV水平.BC NMDS1和BC NMDS2分别表示基于Bray-Curtis距离的NMDS轴1和轴2,WU NMDS1和WU NMDS2分别表示基于加权UniFrac距离的NMDS轴1和轴2;热图中从红色到绿色代表基于随机森林结果的重要性排序,越红表示潜在贡献越大.中性模型中蓝色线代表中性模型拟合结果及其95%置信区; R^2 和Nm分别表示中性模型拟合情况和物种迁移情况;绿色、黄色和红色分别表示检出率高于、符合和低于中性模型拟合结果的ASV;饼图中的数字分别代表高于、符合和低于中性模型拟合结合的ASV的比例.

图2 水库浮游细菌群落构建情况

Fig.2 The community assembly of bacterioplankton community in the studied reservoir

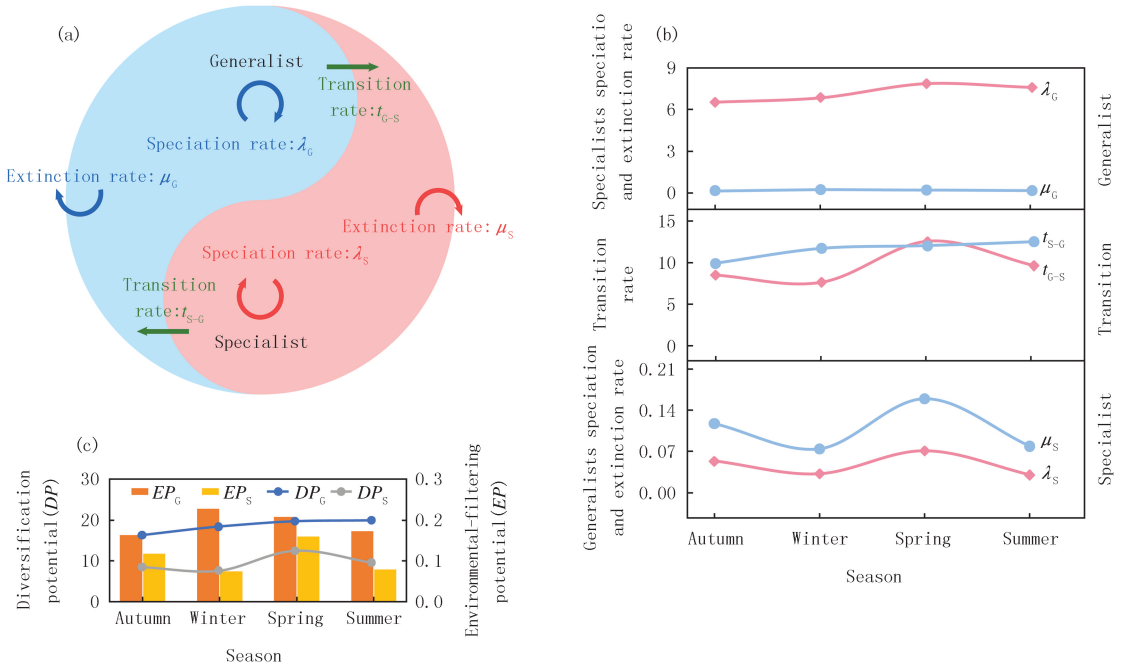
为了评估环境因子对水库广布种和狭布种细菌群落的潜在影响,选用层次分割方法来计算环境因子对细菌群落动态的贡献比例(附录图 S2),结果发现本研究所测定的 16 种环境因子对整体、广布种和狭布种细菌群落的解释度分别为 48.6%、50.8%和 66.1%,对狭布种群落的贡献最大.整体细菌群落主要受到水体氮磷比(4.91%)、水温(4.91%)、叶绿素 a (4.66%)和总氮(4.08%)的影响;而广布种群落主要受到水温(5.43%)、酸碱度(4.82%)、氮磷比(4.77%)、水体透明度(4.33%)和叶绿素 a (4.03%)等环境因子的影响;狭布种群落主要受到水温(6.93%)、叶绿素 a (6.60%)、氮磷比(5.96%)、尖头藻生物量(5.22%)和尖头藻细胞

密度(5.22%)等环境因子的影响(图 S2).

2.4 水库浮游细菌广布种和狭布种的进化特征

基于双态物种分化和灭绝率模型(BiSSE),计算了水库浮游细菌群落广布种和狭布种的物种进化率特征(主要为物种分化率、物种灭绝率以及物种之间转化率),结果表明水库广布种细菌存在较高的物种分化率(λ_G)和较低的物种灭绝率(μ_G);而狭布种刚好相反,狭布种物种灭绝率(μ_S)高于物种分化率(λ_S),表明广布种细菌具有比狭布种更高的物种分化潜力.狭布种向广布种的转化率(t_{S-G})高于广布种向狭布种的转化率(t_{G-S}),表明狭布种具有较强的向广布种过渡的潜力.季节动态上,春夏季广布种的物种分化率高于秋冬季,而春秋季节狭布种的物种分化率高于冬夏季(图 3(a,b)).

物种分化率(λ)和物种转化率(t)具有增加微生物群落多样性的潜力,而物种灭绝率(μ)则会降低微生物群落的多样性,为了评估这些进化特征对物种丰富度的影响,设定一个多样性潜力指数 $DP = \lambda + t - \mu$.由于物种灭绝可能在一定程度上受到环境因素的影响,我们定义环境过滤潜力 $EP = \mu$.比较不同季节广布种和狭布种的多样性和环境过滤潜力后发现,广布种细菌的多样性潜力在全年 4 个季节均高于狭布种细菌类群,环境过滤潜力上面也显示相似的趋势.季节动态方面,从秋季到第二年夏季,广布种多样性潜力逐渐增加,而狭布种在春秋季节高于冬夏季;广布种在冬春季节比在夏秋季节受到更强的环境过滤作用,而狭布种在春秋季节受到的环境过滤作用更大(图 3(c)).



(a) 基于双态物种分化和灭绝模型(BiSSE)的广布种和狭布种的进化特征模式图; (b) 细菌广布种和狭布种在不同季节的物种分化率与灭绝率趋势, 以及两个类群之间的转化率情况. 注: λ_G , 广布种分化率; μ_G , 广布种灭绝率, λ_S , 狭布种分化率, μ_S , 狭布种灭绝率, t_{G-S} , 广布种向狭布种的转化率, t_{S-G} , 狭布种向广布种的转化率; (c) 图为细菌广布种和狭布种在不同季节的多样性潜力(DP)和环境过滤潜力(EP). EP_G , 广布种环境过滤潜力, EP_S , 狭布种环境过滤潜力, DP_G , 广布种多样性潜力, DP_S , 狭布种多样性潜力.

图3 水库广布种与狭布种细菌群落进化特征
Fig.3 Evolutionary characteristics of generalist and specialist bacterial communities

3 讨论

3.1 水库尖头藻水华时间动态分析

本项目在福建某亚热带水源水库周年 4 个季节中检测到明显的尖头藻水华演替现象,从冬季(2 月)较低的丰度,春季(5 月)开始复苏,夏季(8 月)达到最高峰,秋季(11 月)回落.水库为贫中营养型水库,其水体中总氮在 1 mg/L 及以下,总磷在 0.05 mg/L 以下^[25],尖头藻能在水库中达到 $3.5 \times 10^8 \text{ L}^{-1}$ 的丰度,表明其

具有较强的适应能力和营养盐吸收效率,尖头藻自身可以固氮,还可以通过在体内积累蓝藻颗粒(cyanophycin)的方式吸收和固定水体中的氮营养盐,并在氮盐缺乏的时候分解供自身使用^[26];尖头藻还可以利用自身以及周边微生物群落分泌的碱性磷酸酶来竞争环境中的低浓度无机磷形成水华^[10];高浓度的铁离子也可以促进尖头藻在亚热带大沙河水库中形成水华^[27].高效的营养盐利用和环境适应能力可能是水库尖头藻水华暴发的主要原因之一.

3.2 细菌群落组成季节动态

基于 16S rRNA 基因扩增子测序方法,分析水库周年 4 个季节水体浮游细菌群落动态变化,结果发现除蓝藻门外,水库优势度最高的为放线菌门(Actinobacteriota)、变形菌门(Proteobacteria)和疣微菌门(Verrucomicrobiota)等.通常,淡水生态系统中细菌群落以 Proteobacteria 为主,Actinobacteriota 的耐受性较强,有些类群可以形成孢子,在低营养和低氧条件下生存^[28],此外,其还包含较多的对人类和水生动物具有潜在威胁的病原菌^[29],其在水库中的高优势度需要进一步关注.Verrucomicrobiota 中的物种曾被报道多含有 pho 基因,可以合成碱性磷酸酶供尖头藻利用,因此其在水库中较高相对丰度可能有助于尖头藻水华的暴发和维持^[10].沉积物杆状菌属(*Sediminibacterium*)被报道为一种蓝藻藻际共生菌属,可能与蓝藻宿主发生互作^[30],其可能在尖头藻水华发生发展过程中发挥重要作用,需要后续实验验证.

3.3 广布种和狭布种浮游细菌群落构建与进化特征

广布种细菌群落中同时拥有更强和更弱扩散能力的物种比例较高,这一现象可以通过生态学理论和生物地理学规律来解释.强扩散能力的物种通常具有广泛的生态位,它们能够在不同的环境中存活,对环境变化的适应性强.这种群体多属于广布种,它们有助于广布种细菌群落扩展到多样的环境中.弱扩散能力的物种则可能是狭布种类群(specialists),它们对环境要求严格,具有较窄的生态位.这些物种尽管扩散能力弱,但在特定的环境中具有竞争优势^[31].广布种细菌群落中,具有中等扩散能力的物种数量通常较少^[11,19,24].可能的解释为,水库中等扩散能力的细菌类群在适应新环境时既缺乏强扩散能力的快速定殖优势,又缺乏弱扩散物种在局部环境中的竞争优势.这种“中间型”物种在扩散与竞争的两端都不占优势,容易被强扩散者或强竞争者所排除,从而导致双峰分布^[32].中性模型结果显示,广布种细菌群落可能主要受到确定性过程的影响,而狭布种细菌类群主要受到随机性过程的主导(图 2(c)),但是层次分割结果表明,环境因子对狭布种的解释率(66.1%)高于广布种(50.8%)(图 3),两种结果不一致,可能是由于两种分析方法的侧重点不同,中性模型主要计算群落中不同类群的相对丰度与检出率的关系,而层次分割则是评估所选的环境因子与群落结构的关系.

水库广布种具有比狭布种更强的分化和灭绝潜力,可能是由于广布种拥有较强的扩散能力,它们在不同的环境中面临各自独特的进化压力,这些压力促使它们通过进化逐渐形成新的分类群而适应各自的新栖息地;当环境发生剧烈变化时,部分适应特定环境的广布种类群可能由于不适应突然变化的环境而灭绝^[13].不同季节狭布种的灭绝率高于分化率,可能是由于狭布种一般是专门适应于特定环境的类群,随机森林分析表明尖头藻丰度(尖头藻生物量和细胞密度)是影响浮游细菌群落多样性的关键环境因子(图 2(b)),层次分割分析结果也表明,水温和营养盐是影响水库广布种和狭布种细菌群落季节动态的主要因子(图 3),季节之间环境因子的变化更容易导致狭布种类群的灭绝率上升.有意思的是,狭布种向广布种的转化率略高于反向转化率,这一过程表明,水库部分狭布种可能通过基因调控或代谢适应,逐渐扩大其生态位,向广布种转化,微生物通过不断的进化和适应来维持其多样性^[33],广布种和狭布种各自的进化特征以及相互之间的潜在转化能力,有助于水库中物种多样性的动态平衡,对水库生态系统稳定性、适应性和恢复能力具有重要贡献.

4 结论

本研究在福建某亚热带贫中营养水源水库周年调查中检测到了严重的夏秋季尖头藻水华.水体浮游细菌群落以放线菌门、变形菌门和疣微菌门为主,水体细菌群落呈现出显著的季节演替现象,季节之间的差异主要由狭布种细菌类群贡献.狭布种细菌的群落构建主要受到随机性过程的主导,而确定性过程对广布种类群的贡献更大.水温和营养盐是影响水库浮游细菌群落构建的主要环境因子.水库广布种具有较强的分化潜力,而狭布种的灭绝率更高,广布种受到的环境过滤压力比狭布种更大,但可能是由于前者的环境适应力更

强,其多样化潜力也更强.本研究分析了尖头藻丰度、营养盐和水温等环境因子对藻际浮游细菌广布种和狭布种群落多样性和进化特征的影响,以期为藻际微生物多样性及其环境适应策略提供基础数据.

附录见电子版(DOI:10.16366/j.cnki.1000-2367.2024.12.05.0001).

参 考 文 献

- [1] Zhang Y L, Deng J M, Zhou Y Q, et al. Drinking water safety improvement and future challenge of lakes and reservoirs[J]. Science Bulletin, 2024, 69(22): 3558-3570.
- [2] 刘洋, 张毅杰, 章延, 等. 饮用水处理中藻类混凝消除技术的现状与趋势: 基于 CiteSpace 的可视化分析[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2024, 42(6): 53-66.
Liu Y, Zhang Y J, Zhang Y, et al. Current status and trends of algal coagulation elimination technology in drinking water treatment: a visual analysis based on CiteSpace[J]. Journal of Guangxi Normal University(Natural Science Edition), 2024, 42(6): 53-66.
- [3] 谭文明, 李惠平, 邱宇, 等. 深水型水库水质因子与藻类群落垂直演替及水华爆发机制分析[J]. 环境工程学报, 2023, 17(6): 2027-2036.
Tan W M, Li H P, Qiu Y, et al. Insights of water quality factors and algal community vertical succession and outbreak mechanism in deep-water reservoir[J]. Chinese Journal of Environmental Engineering, 2023, 17(6): 2027-2036.
- [4] Humpage A R, Fontaine F, Frosco S, et al. Cylindrospermopsin genotoxicity and cytotoxicity: role of cytochrome P-450 and oxidative stress[J]. Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A, 2005, 68(9): 739-753.
- [5] Stroski K M, Roelke D L, Kieley C M, et al. What, how, when, and where: spatiotemporal water quality hazards of cyanotoxins in subtropical eutrophic reservoirs[J]. Environmental Science & Technology, 2024, 58(3): 1473-1483.
- [6] Jia N N, Yang Y M, Yu G L, et al. Interspecific competition reveals *Raphidiopsis raciborskii* as a more successful invader than *Microcystis aeruginosa*[J]. Harmful Algae, 2020, 97: 101858.
- [7] Seymour J R, Amin S A, Raina J B, et al. Zooming in on the phycosphere: the ecological interface for phytoplankton-bacteria relationships[J]. Nature Microbiology, 2017, 2: 17065.
- [8] Zhao L, Lin L Z, Zeng Y, et al. The facilitating role of phycospheric heterotrophic bacteria in cyanobacterial phosphonate availability and *Microcystis bloom* maintenance[J]. Microbiome, 2023, 11(1): 142.
- [9] Smith D J, Tan J Y, Powers M A, et al. Individual *Microcystis* colonies harbour distinct bacterial communities that differ by *Microcystis* oligotype and with time[J]. Environmental Microbiology, 2021, 23(6): 3020-3036.
- [10] Lu Z, Cai Q J, Lai S Y, et al. Coupling of cylindrospermopsin and pho-harboring Verrucomicrobia supports the formation of *Raphidiopsis* blooms in low-phosphorus waters[J]. Water Research, 2024, 250: 121010.
- [11] Zuo J, Liu L M, Xiao P, et al. Patterns of bacterial generalists and specialists in lakes and reservoirs along a latitudinal gradient[J]. Global Ecology and Biogeography, 2023, 32(11): 2017-2032.
- [12] Xiao P, Wu Y, Zuo J, et al. Differential microbiome features in lake-river systems of Taihu basin in response to water flow disturbance[J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15: 1479158.
- [13] Li X C, Huo S L, Zhang J T, et al. Factors related to aggravated *Cylindrospermopsis* (cyanobacteria) bloom following sediment dredging in an eutrophic shallow lake[J]. Environmental Science and Ecotechnology, 2020, 2: 100014.
- [14] Klindworth A, Pruesse E, Schweer T, et al. Evaluation of general 16S ribosomal RNA gene PCR primers for classical and next-generation sequencing-based diversity studies[J]. Nucleic Acids Research, 2013, 41(1): e1.
- [15] Callahan B J, McMurdie P J, Rosen M J, et al. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data[J]. Nature Methods, 2016, 13(7): 581-583.
- [16] Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, et al. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools[J]. Nucleic Acids Research, 2013, 41: D590-D596.
- [17] Rognes T, Flouri T, Nichols B, et al. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics[J]. PeerJ, 2016, 4: e2584.
- [18] Bolyen E, Rideout J R, Dillon M R, et al. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2[J]. Nature Biotechnology, 2019, 37(8): 852-857.
- [19] Li S Z, Yan X, Abdullah A L M, et al. Ecological and evolutionary processes involved in shaping microbial habitat generalists and specialists in urban park ecosystems[J]. mSystems, 2024, 9(6): e00469-e00424.
- [20] Lai J S, Zou Y, Zhang J L, et al. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp R package[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2022, 13(4): 782-788.
- [21] Breiman L. Random forests[J]. Machine Learning, 2001, 45(1): 5-32.
- [22] Ning D L, Yuan M T, Wu L W, et al. A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming[J]. Nature Communications, 2020, 11: 4717.

[23] Fitzjohn R G,Maddison W P,Otto S P.Estimating trait-dependent speciation and extinction rates from incompletely resolved phylogenies [J].Systematic Biology,2009,58(6):595-611.

[24] He Q,Wang S,Feng K,et al.High speciation rate of niche specialists in hot springs[J].The ISME Journal,2023,17(8):1303-1314.

[25] 陈俊伟,蒋荣复.气象因子对莆田东圳水库水环境氮磷含量的影响研究[J].海峡科学,2023(11):9-12.

Chen J W,Jiang R F.Study on the influence of meteorological factors on nitrogen and phosphorus content in water environment of Dong-zhen Reservoir in Putian[J].Straits Science,2023(11):9-12.

[26] Lu Z,Ye J M,Chen Z J,et al.Cyanophycin accumulated under nitrogen-fluctuating and high-nitrogen conditions facilitates the persistent dominance and blooms of *Raphidiopsis raciborskii* in tropical waters[J].Water Research,2022,214:118215.

[27] Xiao L J,Xie J,Tan L,et al.Iron enrichment from hypoxic hypolimnion supports the blooming of *Raphidiopsis raciborskii* in a tropical reservoir[J].Water Research,2022,219:118562.

[28] Zhang H H,Ni T C,Liu X,et al.Ignored microbial-induced taste and odor in drinking water reservoirs:Novel insight into actinobacterial community structure,assembly,and odor-producing potential[J].Water Research,2024,264:122219.

[29] Delghandi M R,Waldner K,El-matbouli M,et al.Identification Mycobacterium spp.in the natural water of two Austrian Rivers[J].Micro-organisms,2020,8(9):1305.

[30] Sethuraman A,Stancheva R,Sanders C,et al.Genome of a novel *Sediminibacterium* discovered in association with two species of freshwa-ter cyanobacteria from streams in Southern California[J].G3,2022,12(7):jkac123.

[31] Bono L M,Draghi J A,Turner P E.Evolvability costs of niche expansion[J].Trends in Genetics,2020,36(1):14-23.

[32] Svoboda P,Lindström E S,Ahmed OSMAN O,et al.Dispersal timing determines the importance of priority effects in bacterial communi-ties[J].The ISME Journal,2018,12(2):644-646.

[33] King K C,Stevens E,Drew G C.Microbiome:evolution in a world of interaction[J].Current Biology,2020,30(6):R265-R267.

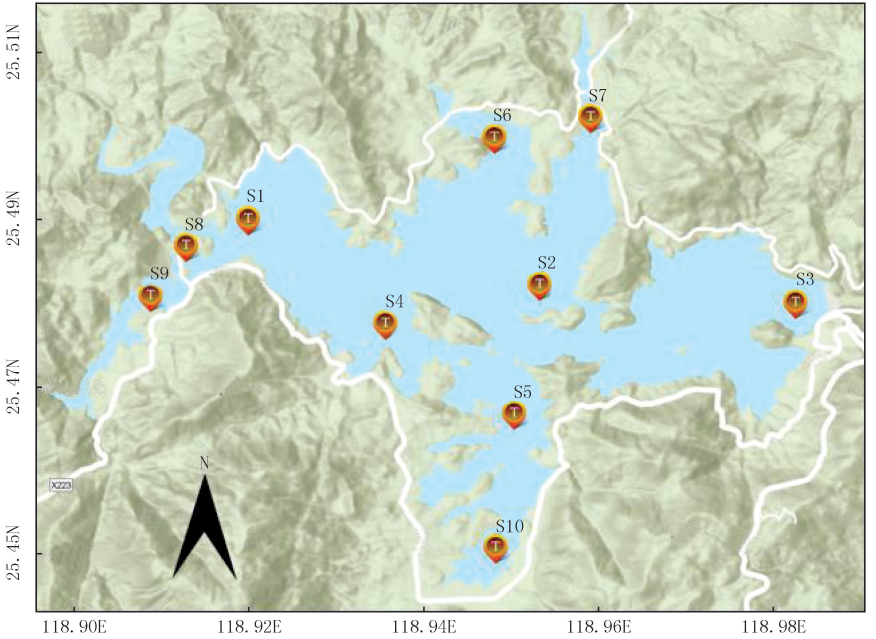
Seasonal dynamics and evolutionary characteristics of generalist and specialist bacteria in a subtropical reservoir

Xiao Peng¹, Jiang Leyi¹, Chen Hong², Fu Changning², Dai Ruifen², Chen Weili³,
Jiang Chengjie¹, Liu Xiaoli¹, Zhu Yongqing⁴, Xiang Xuzhi⁵, Li Renhui¹

(1. College of Life and Environmental Sciences, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China; 2. Putian Environmental Monitoring Center Station, Putian 351100, China; 3. Putian Municipal Ecological Environment Bureau, Putian 351100, China; 4. Shanghai Municipal Bureau of Ecology and Environment, Shanghai 200003, China; 5. Wenzhou Public Utilities Development Group Yueqing Water Affairs Co., Ltd., Wenzhou 325600, China)

Abstract: As a critical drinking water source, the health of reservoir ecosystems is of paramount importance. This study focuses on a subtropical reservoir in Fujian Province, analyzing the diversity, community assembly, and evolutionary characteristics of generalist and specialist planktonic bacteria during the seasonal succession of *Raphidiopsis raciborskii* blooms. The results revealed a clear seasonal pattern in *R. raciborskii* blooms, with cell density increasing from spring, peaking in summer ($3.5\times10^8\text{ L}^{-1}$, accounting for over 90% of total phytoplankton biomass), and remaining high in autumn before gradually declining in winter. High-throughput sequencing of the 16S rRNA gene identified Actinobacteriota, Proteobacteria, and Verrucomicrobiota as the dominant bacterial phyla. Bacterial species richness was highest in summer, while Shannon diversity peaked in winter. Generalist species dominated across all seasons, with their community assembly driven by deterministic processes, significantly influenced by temperature and nutrient levels. These species exhibited high dispersal capacity and environmental adaptability, with peak diversity in summer and autumn. In contrast, specialist species were restricted to specific seasons, showing higher abundance in winter and summer, and displayed pronounced seasonal succession. Generalist species had higher speciation rates and lower extinction rates, indicating strong ecological expansion potential. Specialist species exhibited higher extinction rates but showed potential to transition into widespread species, particularly in spring and summer when their diversity potential increased.

Keywords: *Raphidiopsis raciborskii*; bacterioplankton; generalist; specialist; community assembly

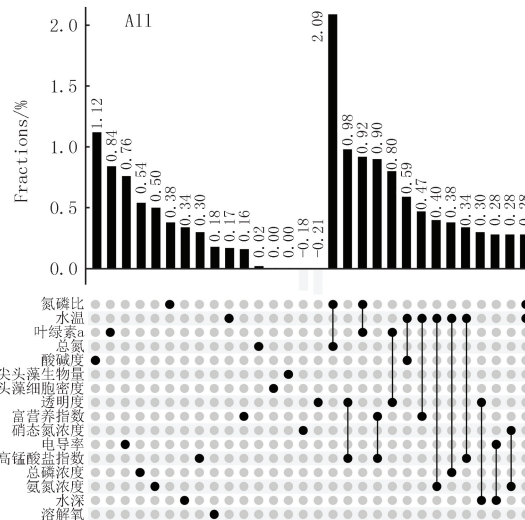
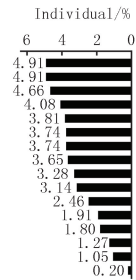


图S1 样点分布示意图
Fig.S1 Sample distribution diagram

(a)全部细菌群落

Constrained:48.6%

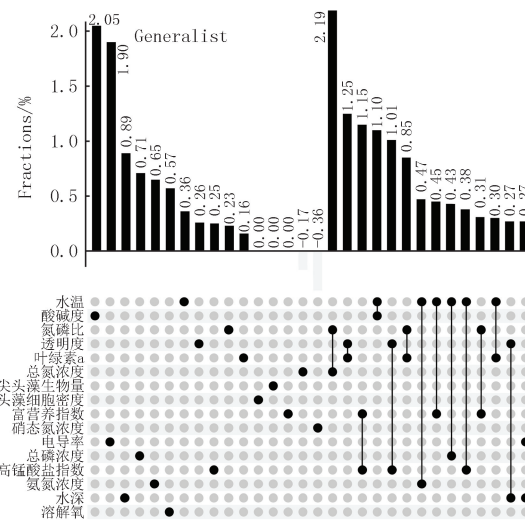
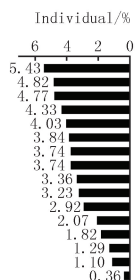
Residual:51.4%



(b)广布种细菌群落

Constrained:50.8%

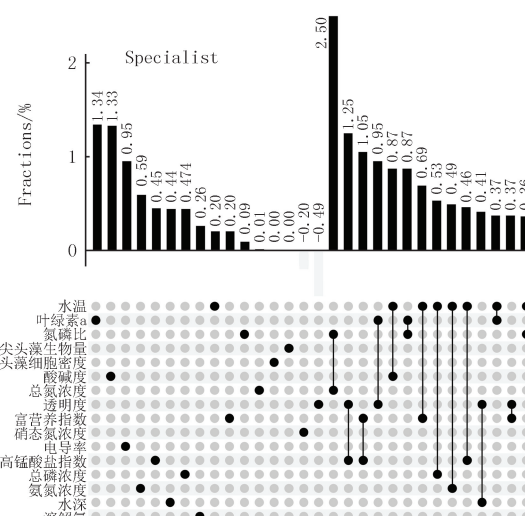
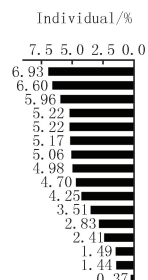
Residual:49.2%



(c)狭布种细菌群落

Constrained:66.1%

Residual:33.9%



注:数字代表贡献比例.

图S2 水库环境因子对浮游细菌群落的潜在贡献比例

Fig.S2 The potential contribution ratio of environmental factors in the reservoir to the planktonic bacterial community