纳木错沿岸带水体真菌群落的季节性变化及其环境驱动与群落构建

王　兰[1,2]，斯确多吉[2]，周　迪[1]，薛　婴[1]，王东旭[1]，德　吉[1]，张继峰[1]，郭小芳[1*]

（1. 西藏大学 青藏高原生物多样性与生态环境保护教育部重点实验室，西藏 拉萨　850000；
2. 中国科学院 青藏高原研究所，北京　100101）

摘　要　水体真菌在湖泊生态系统物质循环与功能维持中具有重要作用。为揭示高寒湖泊水体真菌群落的季节性变化规律及其环境驱动因素与群落构建过程，本研究于 2020 年 8 月（夏季）、2021 年 5 月（春季）和 2021 年 10 月（秋季）在纳木错沿岸采集水样，并基于 ITS1 区扩增子测序对真菌群落进行分析。结果表明，春季共检出 5 793 个 OTU（17 个门、869 个属），夏季检出 7 227 个 OTU（18 个门、892 个属），而秋季仅检出1 558个 OTU（10 个门、188 个属），表明群落多样性和优势类群均表现出显著季节差异，春、夏季均以子囊菌门（Ascomycota）为主要优势菌门，其相对丰度分别为 78.10% 和 78.79%，秋季则以壶菌门（Chytridiomycota）为主要优势菌门，相对丰度为 37.17%。冗余分析（RDA）显示，水温（WT）（R^2 = 0.376，P = 0.001）、pH（R^2 = 0.147，P = 0.038）和总氮（TN）（R^2 = 0.263，P = 0.019）是影响真菌群落结构的主要环境因子，α 多样性与总磷（TP）、TN 显著相关（P < 0.05）。中性群落模型表明，春季真菌群落构建中随机性过程的作用相对较强（R^2 = 77.4%，Nm = 11 736），夏季与秋季较弱（R^2 分别为 14.7% 和 8%），总体拟合度较低（R^2 = 19.1%）；棋盘得分模型（SES > 2）进一步表明，确定性过程在真菌群落构建中占主导地位。综上所述，纳木错沿岸带水体真菌群落呈现显著的季节性变化，其结构与多样性受环境因子驱动，群落构建受确定性与随机性过程的共同调控，其中环境筛选在群落构建中发挥主导作用。本研究揭示了高寒湖泊水体真菌群落的季节性动态、环境驱动机制及群落构建特征，为深入理解高海拔湖泊生态系统中微生物群落的形成机制与生态功能提供参考。

关键词　纳木错；水体真菌；季节性变化；群落结构；环境过滤；生态位；中性理论

中图分类号　Q93 - 3　　**文献标识码**　A　　**文章编号**　1005 - 7021(2026)04 - 0016 - 12

doi：10.3969/j.issn.1005 - 7021.2026.04.002

Seasonal Dynamics, Environmental Drivers, and Community Assembly of Aquatic Fungal Communities in the Littoral Zone of Nam Co Lake

WANG Lan[1,2], DORJI Tsechoe[2], ZHOU Di[1], XUE Zhao[1],
WANG Dong-xun[1], DE Ji[1], ZHANG Ji-feng[1], GUO Xiao-fang[1*]

（1. *Key Laboratory of Biodiversity and Environment on the Qinghai-Tibet Plateau, Ministry of Education, Xizang University, Lhasa* 850000；
2. *Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100101）

Abstract　Aquatic fungi play an essential role in maintaining the biogeochemical cycles and functional stability of lake ecosystems. To elucidate the seasonal dynamics of aquatic fungal communities in alpine lakes and the environmental factors shaping them, water samples from the littoral zone of Nam Co Lake in August 2020 (summer), May 2021 (spring), and October 2021 (autumn) were collected and the communities were analyzed by using ITS1 amplicon se-

基金项目：国家重点研发计划政府间国际科技创新合作项目（2021YFE0113700）；西藏生态环境监测项目（GZFCG2024-23011）；西藏自治区科技计划基地与人才计划项目（XZ202501JD0019）；2025 年中央财政支持地方高校改革发展专项资金项目（00061349）

作者简介：王兰　女，博士研究生。研究方向为微生物生态学。E-mail：wl_xzdx@163.com

* 通讯作者。女，教授，硕士，硕士生导师。研究方向为微生物生态学。E-mail：guoxiaofang005@xzu.edu.cn

收稿日期：2026-03-01

quencing. A total of 5 793 OTUs (17 phyla, 869 genera) were detected in spring, 7 227 OTUs (18 phyla, 892 genera) in summer, and 1 558 OTUs (10 phyla, 188 genera) in autumn, indicating pronounced seasonal variations in community diversity and dominant taxa. Ascomycota dominated in spring and summer (78.10% and 78.79%), whereas Chytridiomycota (37.17%) became dominant in autumn. Redundancy analysis (RDA) revealed that water temperature (R^2 = 0.376, P = 0.001), pH (R^2 = 0.147, P = 0.038), and total nitrogen (R^2 = 0.263, P = 0.019) were the primary environmental factors shaping community structure, whereas α-diversity was significantly correlated with total phosphorus and total nitrogen (P < 0.05). The neutral community model suggested that stochastic processes dominated in spring (R^2 = 77.4%, Nm = 11,736) but weakened in summer and autumn (R^2 = 14.7% and 8%, respectively), with a relatively low overall goodness of fit (R^2 = 19.1%). Checkerboard score analysis (SES > 2) further demonstrated that deterministic processes exerted a predominant influence on community assembly. Overall, aquatic fungal communities in the littoral zone of Nam Co Lake exhibited pronounced seasonal dynamics. Their structure and diversity were primarily driven by environmental factors and jointly regulated by deterministic and stochastic processes, with environmental filtering playing a dominant role in community assembly. These findings offer new insights into the seasonal variations, environmental regulation, and assembly mechanisms of aquatic fungal communities in alpine lakes, thereby advancing our understanding of microbial community formation and ecosystem function in high-altitude aquatic environments.

Keywords Nam Co Lake ; aquatic fungi; seasonal variation; community structure; environmental filtering; ecological niche; neutral theory

真菌是一类具有高度系统发育和功能多样性的真核生物,是动植物残骸的主要分解者,也是全球生物地球化学循环的驱动者之一,广泛参与地球生物圈的形成和演化、生态环境的维持和恢复等关键过程[1-2]。此外,真菌在指示气候变化方面同样发挥重要作用[3]。目前对于水体环境中真菌的研究主要集中于河流[4]、海洋[5]、溪流[6]以及低纬度湖泊[7],而对高海拔地区湖泊等真菌栖息地的研究相对匮乏。青藏高原被誉为“亚洲水塔”,是地球上最大的冰冻水库,形成了海拔最高、数量最多的高原湖泊群[8]。高山湖泊如纳木错,不仅能够调节区域气候、记录环境变化,还可以维持生态平衡和保护生物多样性。由于纳木错特殊的地理位置,周边人口稀少、交通不便,为高山湖泊的微生态研究提供了理想的自然实验场。真菌作为湖泊生态系统的重要组成部分,在维持生态功能和环境健康监测方面发挥着关键作用[9]。部分真菌能够有效处理水体中过量的硝态氮,并结合水体的理化指标评估湖泊的营养状态[10]。此外,湖泊微生物也对温室气体 CH_4 的产生有一定影响[11]。因此,研究纳木错水体微生物群落有助于深入了解其生态功能,为微生物资源的开发与利用提供参考。目前,生物及非生物因素逐渐被证实影响微生物群落结构以及多样性分布。影响湖泊微生物群落结构的因素有 pH、盐度、温度、溶解氧[12-14]等。研究表明,重金属汞显著增加了博斯腾湖中汞循环相关细菌的丰富度[15]。盐度胁迫降低了内蒙古高原湖泊生态系统中真核微生物群落的多样性[16]。空间因素也被证实是影响湖泊微生物群落多样性的重要因素[17-18]。此外,时间因素对湖泊微生物多样性的影响同样被证实[19-20]。但跨季节因素对高海拔湖泊真菌群落结构和多样性影响的研究仍然较少。以生态位理论为主的确定性过程和以中性理论为主的随机性过程是影响微生物群落的两种主流观点[21]。确定性过程认为种间关系(竞争、捕食、共生、协同进化)以及环境过滤均会影响微生物群落结构[22];随机性过程则强调出生、死亡、扩散和生态漂变等随机事件对群落结构的影响[23]。已有研究表明,确定性过程主导了雅鲁藏布江干湿季真核微生物的群落构建[24]。不同水文时期,纳木错水体可培养酵母菌群落受这两种生态过程的影响存在差异[25]。不同季节影响微生物群落的生态过程可能不同,量化这两个过程的相对重要性有助于更好地理解微生物群落的生态学机制。本研究采用 ITS1 区扩增子测序技术,对青藏高原湖群区典型湖泊纳木错沿岸水体真菌群落进行研究,旨在探讨两个方面的问题:一是纳木错水体真菌群落的季节性变化特征及其与理化因子的关系;二是不同季节真菌群落可能的构建机制。

研究结果可为高海拔湖泊生态系统水体真菌群落特征研究提供基础资料,并为该区域微生物资源的开发与利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 研究区域概况 纳木错位于青藏高原内流区南部(30°30′N ~ 30°55′N,90°16′E ~ 91°03′E),平均海拔约 4 726 m,是世界上海拔最高的湖泊之一,湖泊面积大于 2 000 km^2,流域面积总计10 610 km^2[26],属高原亚寒带季风半干旱气候带[27],湖水呈弱碱性[28]。

1.1.2 样本采集 根据纳木错岸线并结合水体分布状况,采用系统抽样法选取 20 个样点(图 1),分别于 2020 年 8 月(夏季)、2021 年 5 月(春季)、2021 年 10 月(秋季)进行水样采集。考虑到纳木错面积广阔且湖心区域受交通条件和气候环境限制(如湖面季节性结冰、缺乏可进入的采样船只),因此各样点均设置于距岸边约 15 m、现场水深约 50 cm 的近岸带,统一采集表层水样。

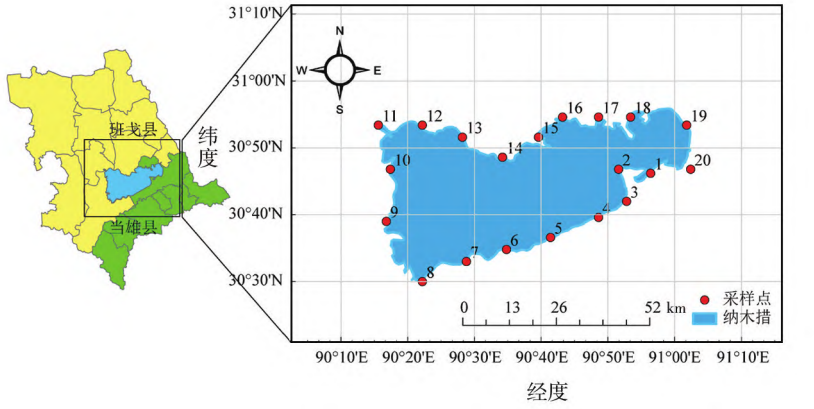


图 1 纳木错采样点示意图

Fig. 1 Sampling sites in Nam Co lake

1.1.3 主要试剂与仪器设备 胶回收试剂盒 QIAquick Gel Extraction Kit(Qiagen,德国);文库构建试剂盒 TruSeq™ DNA PCR-Free Sample Preparation Kit(Illumina,美国)。多功能水质参数仪 PCSTestr™ 35(Eutech Instruments,新加坡);琼脂糖凝胶电泳系统 PowerPac™ Basic(Bio-Rad,美国);高通量测序平台 NovaSeq 6000(Illumina,美国)。

1.2 方法

1.2.1 样本的理化性质测定 使用多功能水质参数仪对酸碱度(pH)、水温(WT)、总溶解固体量(TDS)、电导率(EC)、盐度(Salt)进行原位测定,每个参数测定 3 次。委托西藏博源环境检测有限公司利用纳氏试剂分光光度法(HJ 535-2009)、钼酸铵分光光度法(GB 11893-1989)以及碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法(HJ 636-2012)对铵氮(NH_4^+-N)、总磷(TP)、总氮(TN)进行测定。

1.2.2 DNA 提取及高通量测序 采集的水样经 0.45 μm 滤膜过滤富集水体真菌,将滤膜截留的菌体样本用于提取 DNA,并委托北京诺禾致源科技股份有限公司进行测序。利用 CTAB 法提取水体真菌 DNA,通过 1% 琼脂糖凝胶电泳对提取到的 DNA 进行纯度和浓度的检测。以样本 DNA 为模板,以 ITS2-2043R(5′-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3′)以及 ITS5-1737F(5′-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3′)为引物[29]对样本的 ITS1 区进行扩增。使用胶回收试剂盒回收 PCR 产物。使用文库构建试剂盒构建文库,经过 Qubit 和Q-PCR 定量合格后,在 NovaSeq 6000 平台上测序。序列经 FLASH V1.2.7 拼接后获得原始数据,并进行 Qiime V1.9.1 软件过滤,再通过 Uparse V7.0.1001 软件进行聚类,按 97% 的序列相似性阈值进行 OTU 聚类(operational taxonomic units,OTU),使用 Qiime V1.9.1 软件中的 BLAST 方法结合 Unit V 7.2 数据库进行水体真菌分类鉴定分析,最后以样本中最小数据量为标准进行均一化处理,获得 OTU 表用于后续分析。

1.2.3 统计学数据分析 使用 R 4.1.1 软件的“vegan”包进行 α 多样性计算、PCoA 排序、RDA 分析以及置换多元方差分析(PERMANOVA)。使用 Kruskal-Wallis H 检验(Kruskal-Wallis H Test)

进行门、属水平 Top 10 类群相对丰度、多样性指数以及理化因子差异性分析。使用 R 4.1.1 软件的“ggcor”包进行 Spearman 相关性分析，并采用“Random Forest”包对影响纳木错水体真菌时间异质的理化因子进行重要性评价。为揭示群落内部分类单元间的协同与拮抗关系，依据 Zhou 等[30]的方法，对相对丰度大于 0.01% 的属水平数据计算 Spearman 相关系数（|r| > 0.6，P < 0.01）构建共现网络。网络结构特征（节点度、聚类系数、网络密度等）在 R 4.1.1 环境中通过“igraph”包计算，以评估真菌群落的复杂性及种间关系特征。依据 Sloan 等[31]的模型，对观察到的 OTU 出现频率与其平均相对丰度进行拟合。模型假设物种在局域群落中的分布由随机扩散与生态漂变共同决定。拟合优度（R^2）及迁移参数（Nm）用于定量评估随机性过程在群落构建中的贡献。模型拟合与可视化通过 R 4.1.1 的“MicEco”包完成。参考 Nyirabuhoro 等[32]的方法，利用 R 4.1.1 的“EcoSimR”包进行零模型构建（随机化次数 = 5 000），计算标准化效应大小（SES）以区分群落构建过程。SES > 2 表示确定性过程占主导，SES < −2 表示随机性过程主导群落构建。图形绘制在 ArcGIS 10.8、GraphPad Prism 9.5.1 及 R 4.1.1 的“ggplot2”及其扩展包中完成。

2 结果与分析

2.1 纳木错水体理化性质

纳木错春季、夏季、秋季三个不同时间段内水体理化参数变化见图 2。结果显示，水体 pH 在春季显著高于其他两个季节（图 2A）；WT 作为季节变化的主要特征，在三个季节之间存在显著变化，夏季水温 > 秋季水温 > 春季水温（图 2B）；TP 仅在夏季与秋季之间显著变化（图 2G）；TN 仅在春季与秋季之间显著变化（图 2H）；TDS、EC、Salt 以及 NH_4^+-N 在三个季节间的变化均不显著（P > 0.05）（图 2C、D、E、F）。

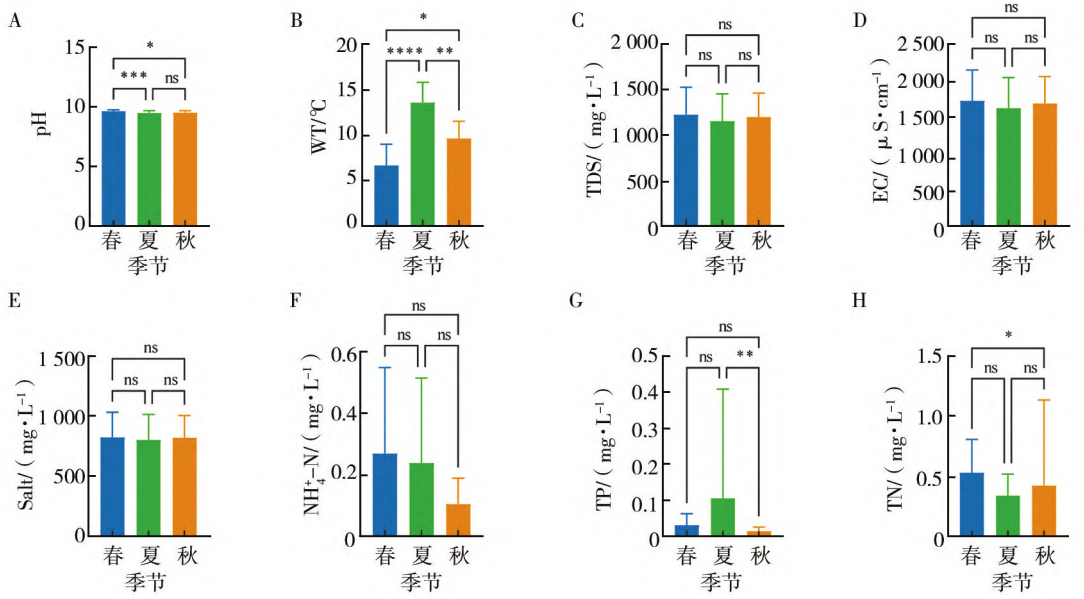


图 2 纳木错不同季节采样点水体理化参数

Fig. 2 Physical and chemical parameters of Sampling sites from various seasons at Nam Co Lake

A：pH；B：水体温度（WT）；C：总溶解性固体（TDS）；D：电导率（EC）；E：盐度（Salt）；F：铵氮（NH_4^+-N）浓度；G：总磷（TP）浓度；H：总氮（TN）浓度。柱状图表示平均值，误差线为标准差。星号表示差异显著性，* P < 0.05，** P < 0.01，*** P < 0.001，**** P < 0.000 1，ns 表示无显著差异。图 6、7、8 同

A：pH；B：Water temperature（WT）；C：Total dissolved solids（TDS）；D：Electrical conductivity（EC）；E：Salinity（Salt）；F：Ammonium nitrogen（NH_4^+-N）concentration；G：Total phosphorus（TP）concentration；H：Total nitrogen（TN）concentration. Bars represent means，and error bars indicate standard deviations. Significant differences are indicated as follows，* P < 0.05，** P < 0.01，*** P < 0.001，**** P < 0.000 1，ns = not significant. same as figure 6，7，8

2.2 水体真菌群落组成变化与理化因子相关性

对纳木错在春季、夏季和秋季三个季节的水体进行真菌群落分析结果表明,真菌群落存在显著的季节性差异。从春季湖水样本中鉴定出 5 793 个操作分类单元(OTU),分布于 17 个不同的门类,涵盖 869 个属和 1 247 个种;夏季的样本表现出更高的真菌多样性,共检测到 7 227 个 OTU,隶属于 18 个门、892 个属和 1 373 个种;秋季检测到的 OTU 数量显著减少,仅有 1 558 个,分布于 10 个门、188 个属和 245 个种。由于现有数据库的局限性,一部分类群未能得到有效注释[33-35]。为了更直观地展示各季节中主要的真菌类群及其相对丰度,选取除"Others"类别外门和属级别上的相对丰度前 10 的物种绘制物种组成的堆积柱形图(图 3)。

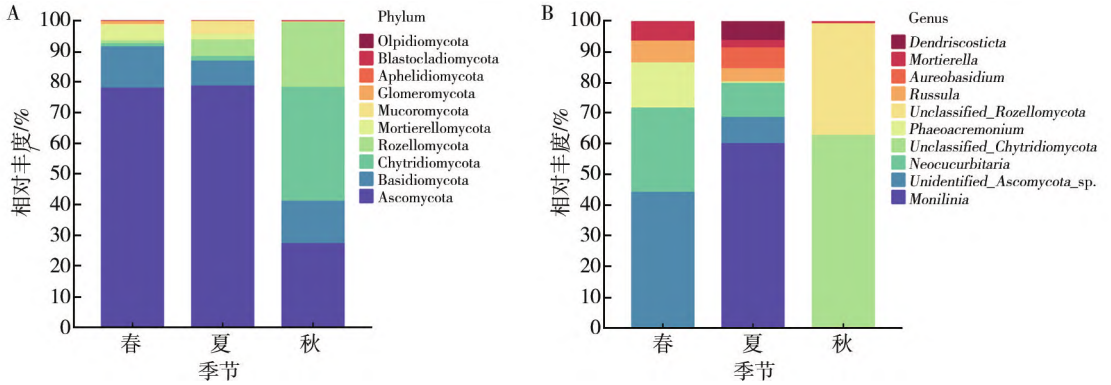


图 3 纳木错水体真菌群落组成

Fig. 3 Overview of the composition of fungal communities in Nam Co Lake

A:不同季节的真菌门水平的相对丰度分布;B:不同季节的真菌属水平的相对丰度分布。图中每个颜色表示不同的真菌门或属

A: Relative abundance of fungi at the phylum level in different seasons; B: Relative abundance of fungi at the genus level in different seasons. Each color represents a different fungal phylum or genus

通过高通量测序技术深入分析纳木错水体真菌群落在不同季节的变化。结果显示,春季的真菌群落主要由子囊菌门(Ascomycota)(相对丰度 78.10%)、担子菌门(Basidiomycota)(13.45%)和被孢囊门(Mortierellomycota)(4.92%)组成,其中子囊菌门占据绝对优势。进入夏季,子囊菌门的相对丰度略上升至 78.79%,而担子菌门下降至 8.10%,罗兹菌门(Rozellomycota)以 5.38% 成为新的优势类群。在秋季,真菌群落结构发生了显著变化,壶菌门(Chytridiomycota)以 37.17% 的相对丰度成为最主要的菌门,子囊菌门和罗兹菌门的比例分别为 27.34% 和 21.10%。在属水平上,春季主要优势属为未鉴定子囊菌属(*unidentified_Ascomycota*_sp.,30.10%)、*Neocucurbitaria*(17.90%)和暗色丝孢菌属(*Phaeoacremonium*,14.79%);夏季主要优势属为链核盘菌属(*Monilinia*,34.70%)、*Neocucurbitaria*(11.08%)和未鉴定子囊菌属(*unidentified_Ascomycota*_sp.,8.54%);秋季则以未分类壶菌门类群(*unclassified_Chytridiomycota*,62.98%)和未分类罗兹菌门类群(*unclassified_Rozellomycota*,36.34%)为主。

此外,不同菌门和菌属的相对丰度也表现出明显的季节变化(图 4)。在门水平上,子囊菌门的相对丰度在秋季相较于春、夏两季显著下降;担子菌门的相对丰度在秋季相较于夏季有所增加;壶菌门和罗兹菌门的相对丰度在秋季分别比春、夏两季显著增加(图 4A)。在属水平上,*unidentified_Ascomycota*_sp. 的相对丰度在春季最高,秋季最低;链核盘菌属为夏季显著特有属;*Neocucurbitaria* 为春夏显著特有属;*unclassified_Chytridiomycota* 和 *unclassified_Rozellomycota* 为秋季显著特有属(图 4B)。

基于 OTU 丰度矩阵,首先进行去趋势对应分析(DCA)。由于第一排序轴长度为 2.49,故本研究选取冗余分析(RDA)环境因素对水体真菌群落的影响。RDA 分析显示(图 5),在门水平上,第一轴和第二轴分别解释了 38.42% 和23.49% 的群落结构变异,累计解释率为61.91%。在属水平上,第一轴和第二轴分别解释了41.48% 和 23.18% 的群落结构变异,累计解释率为64.76%。表明选取的环境因子能够有效解释真菌群落结构的变异。在门水平上,真菌群落主要受 NH_4^+-N(R^2 = 0.191, P = 0.011)、TN(R^2 = 0.263, P =

0.019)以及 pH(R^2 = 0.147, P = 0.038)的影响。在属水平上,WT 对真菌群落的影响最为显著(R^2 = 0.376, P = 0.001),此外 pH、TDS、EC、Salt、TN 等因子也对群落结构有显著影响(P < 0.05)。以上分析结果表明纳木错水体 Top 10 水体真菌类群对理化因子的敏感性和对环境变化的强烈响应。

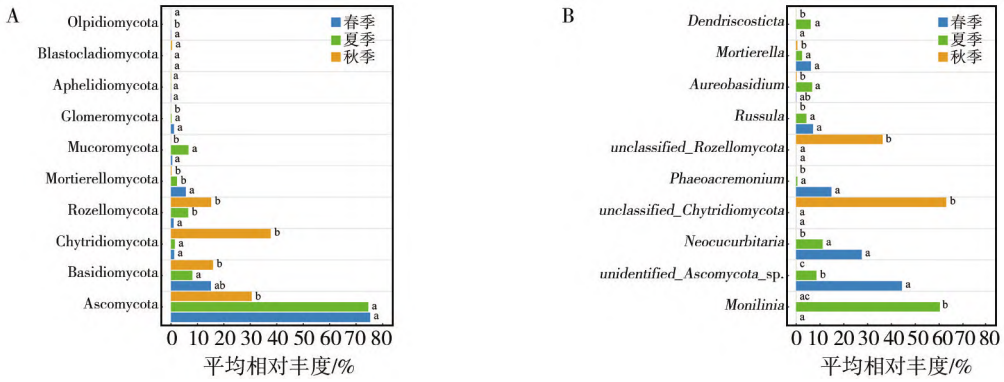


图 4　纳木错水体真菌 TOP 10 门和属水平组间差异

Fig. 4　Top 10 phylum and genus level differences among groups in the fungal community of Nam Co Lake

A:真菌 TOP10 门水平的平均相对丰度比较;B:真菌 TOP10 属水平的平均相对丰度比较。不同小写字母表示在季节间存在显著性差异(P < 0.05)

A: Average relative abundance of the top 10 fungal phyla; B: Average relative abundance of the top 10 fungal genera. Different little letters indicate significant differences among seasons (P < 0.05)

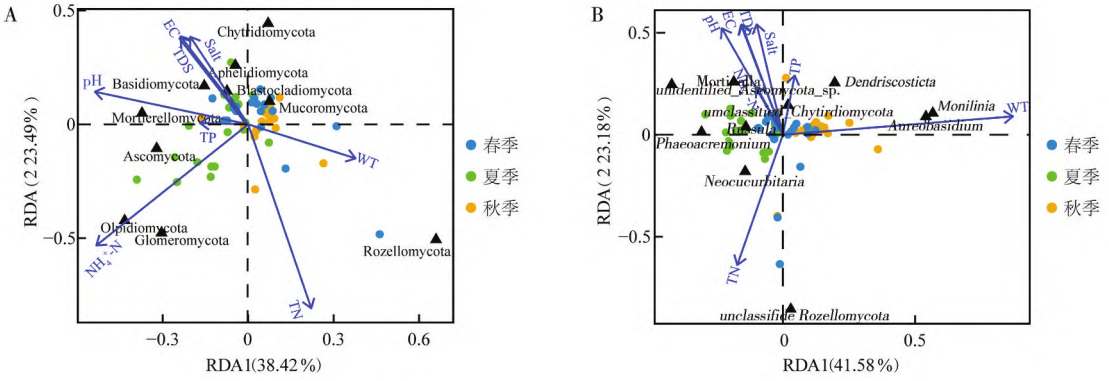


图 5　冗余分析(RDA)环境因素对纳木错 Top 10 水体真菌群落的影响

Fig. 5　Redundancy analysis (RDA) of the effect of environmental factors on the Top 10 aquatic fungal community in Nam Co Lake

A:真菌门水平的冗余分析;B:真菌属水平的冗余分析。箭头表示环境因子,点表示不同季节的样本

A: RDA at the phylum level of fungi; B: RDA at the genus level of fungi. Arrows represent environmental factors, and points represent samples from different seasons

2.3　水体真菌群落多样性变化及理化因子相关性

本研究对纳木错水体真菌 α 多样性指数在不同季节的变化分析结果表明,春季与夏季的真菌 α 多样性指数之间差异不显著(P > 0.05),说明春、夏季节的真菌多样性相对稳定。秋季与春季以及秋季与夏季相比,真菌 α 多样性指数差异显著(P < 0.05),说明真菌多样性在秋季与春、夏季节相比有显著变化。这一发现表明纳木错水体真菌群落多样性具有季节性动态特征,尤其是秋季真菌多样性的变化显著(图 6)。

本研究基于 Bray-Curtis 距离的主坐标轴分析(PCoA)探究纳木错水体真菌群落在不同季节的时间异质性(图 7)。从排序分布来看,春季和夏季样品主要位于 PCoA1 负向,而秋季样品主要位于 PCoA1 正向,表明不同季节群落组成在第一排序轴上存在明显分离(图 7A、7B)。进一步分析表明,春、夏、秋三季样品在 PCoA1 上差异显著,且三组两两之间均存在显著差异,整体表现为春季最低、夏季居中、秋季最高(图 7A)。在 PCoA2 方向上,春季和秋季样品主要集中于

坐标轴上方，而夏季样品在上方和下方均有分布(图 7C)。置换多元方差分析(PERMANOVA)进一步表明，不同季节水体真菌群落组成差异显著($R^2 = 0.30$，$P = 0.001$)(图 7B)。进一步利用随机森林模型评估理化因子对群落时间异质性的影响，结果显示 WT、TP 和 EC 对群落季节分异的贡献较高，其中 WT、EC 及部分营养因子具有显著影响(图 7D)。上述结果表明，纳木错水体真菌群落组成具有显著的季节性分异特征。

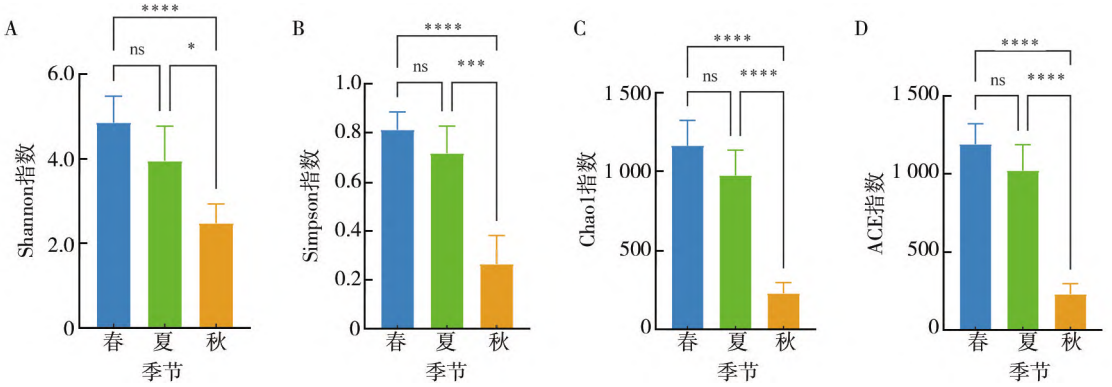


图 6 纳木错不同季节水体真菌 α 多样性指数

Fig. 6 The α-diversity indexes of aquatic fungi in different seasons in Nam Co Lake

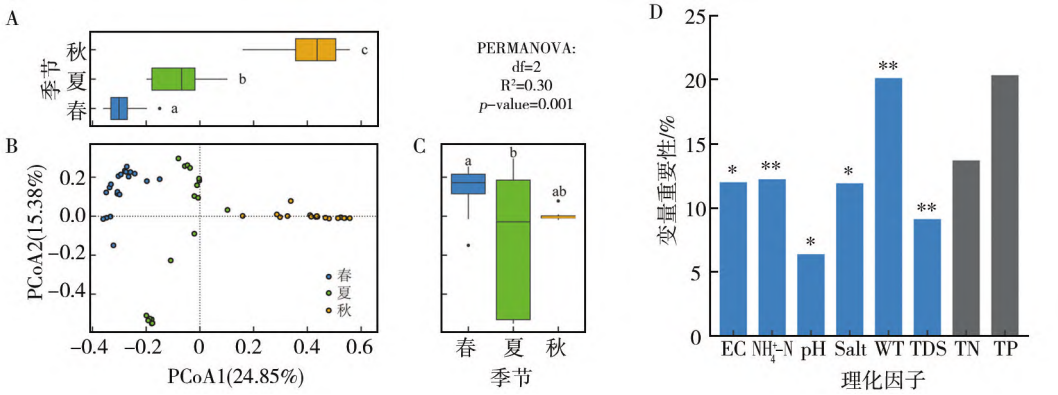


图 7 纳木错水体真菌群落时间差异分析

Fig. 7 Temporal analysis of aquatic fungi community composition during different seasons in Nam Co Lake

A：纳木错水体真菌在主成分分析第一轴上的差异性；B：纳木错水体真菌主成分分析图；C：纳木错水体真菌在主成分分析第二轴上的差异性；D：随机森林模型评估理化因子对 PcoA1 的重要性。不同小写字母代表不同的组之间存在显著性差异

A: Differences in fungal communities along the first principal coordinate (PCoA1); B: PCoA plot of fungal communities; C: Differences in fungal communities along the second principal coordinate (PCoA2); D: Relative importance of physicochemical factors for PCoA1 evaluated by the random forest model. Different litfle letters indicate significant differences among groups

纳木错春、夏、秋季水体真菌多样性与理化因子 Spearman 相关性分析显示(图 8)，Shannon 多样性指数与 TN 呈较显著正相关，Simpson 多样性指数与 TP、TN 呈较显著正相关，Chao1 指数、ACE 指数均与 NH_4^+-N 呈较显著正相关，与 TP、TN 呈显著正相关。利用随机森林模型评估理化因子对于纳木错水体真菌群落时间异质的影响(图 7D)，纳木错水体真菌的时间异质性由 WT、TDS、NH_4^+-N、pH、EC、Salt 共同驱动，但 WT、TDS、NH_4^+-N起主导作用。

2.4 水体真菌群落构建机制

本研究应用中性群落模型和棋盘得分模型评估影响纳木错水体真菌群落构建的随机性和确定性过程。中性群落模型的分析结果(图 9)表明，随机性过程在春季($R^2 = 77.4\%$)最为显著，其次是夏季($R^2 = 14.7\%$)，秋季($R^2 = 8\%$)最弱。春季真菌群落的物种扩散率(Nm)(Nm = 11 736)显著高于夏季(Nm = 887)和秋季(Nm = 99)，表明春季物种扩散活动最活跃。然而，总体来看，中性模型对整体真菌群落的拟合度较低($R^2 = 19.1\%$，Nm = 609)。

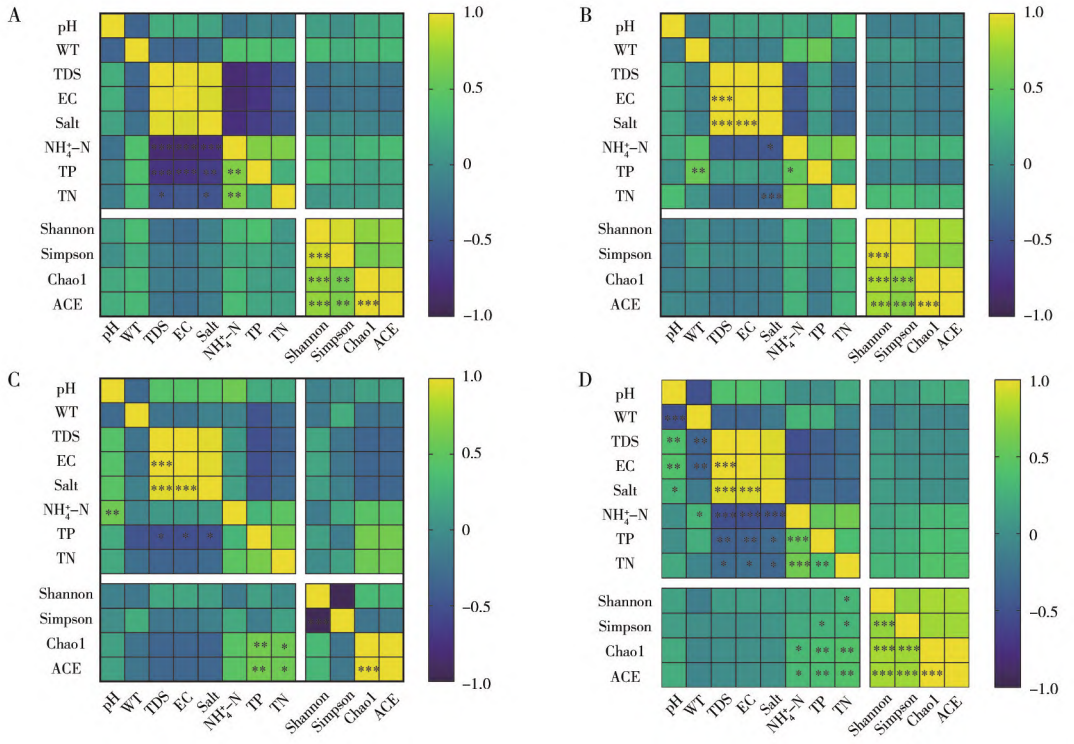


图 8　纳木错水体真菌 α 多样性与理化因子相关性分析

Fig. 8　Correlation analysis of fungal αdiversity index with physicochemical factors in Nam Co Lake

A:春季相关性分析;B:夏季相关性分析;C:秋季相关性分析;D:总体相关性分析

A: Correlation analysis in spring; B: Correlation analysis in summer;

C: Correlation analysis in autumn; D: Overall correlation analysis

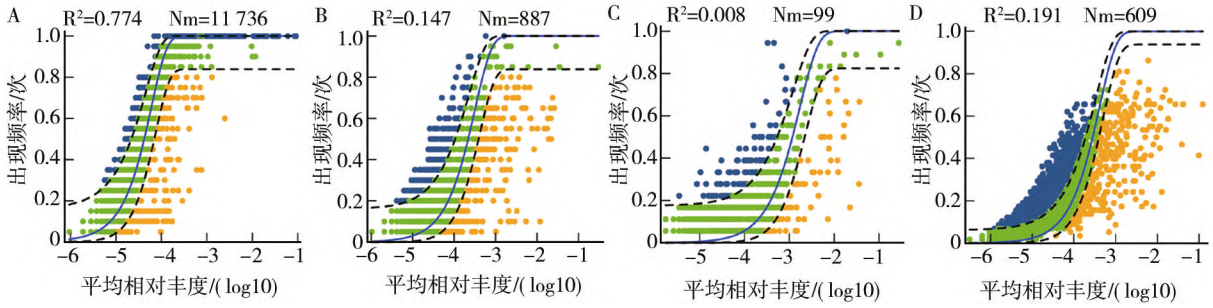


图 9　纳木错水体真菌中性群落模型分析

Fig. 9　Neutral Community Model(NCM) analysis of aquatic fungi community in Nam Co Lake

A:春季水体真菌中性模型;B:夏季水体真菌中性模型;C:秋季水体真菌中性模型;D:总体水体真菌中性模型。图中蓝实线表示中性群落模型的最适拟合值,黑色虚线代表模型的 95% 置信区间(通过 1 000 次 bootstrap 获得估计),出现频率高于或低于中性群落模型预测的 OTU 以不同颜色显示。R^2:中性群落模型的整体拟合优度;N:每个样本中所有 OTU 的总丰度;m:群落层面的迁移率;Nm:元群落规模(N)与迁移率(m)的乘积

A: Neutral model of fungal communities in spring; B: Neutral model in summer; C: Neutral model in autumn; D: Overall neutral model. The blue solid line represents the best fit to the neutral community model, and the black dashed lines indicate the 95% confidence intervals (estimated by 1 000 bootstraps). OTUs occurring more or less frequently than predicted by the neutral model are shown in different colors. R^2 represents the overall goodness of fit of the neutral model; N is the total abundance of all OTUs in each sample; m is the immigration rate at the community level; and Nm is the product of metacommunity size (N) and immigration rate (m)

棋盘得分模型结果(表 1)显示,在所有季节中标准化效应大小(SES)均大于 2,C-score 观测值(C-score obs)在三个季节均高于模拟值(C-score sim),强调了确定性过程在群落构建中的主导作用。这些分析表明,虽然纳木错水体真菌群落构建受到随机性和确定性过程的共同影响,但确定性过程起着主导作用。

表 1 纳木错水体真菌棋盘得分模型分析

Table 1 Checkerboard score(C-score) analysis of aquatic fungi community in Nam Co Lake

季节	C-score obs	C-score sim	SES
春季	5.259 9	5.193 6	3.189 0
夏季	3.241 4	3.153 7	2.906 1
秋季	2.921 4	2.793 1	4.728 0

3 讨 论

湖泊的季节性变化常导致其水体理化性质产生季节性差异[36-38]。本研究发现,纳木错水的总磷浓度仅在夏季显著高于秋季,总氮浓度仅在春季显著高于秋季。这一发现与 Ren 等[39]对鄱阳湖的研究结果相同。受高原亚寒带季风半干旱气候的特殊影响,纳木错春季为枯水期,夏季则进入丰水期[25]。丰水期降雨增多,使湖中新增大量颗粒磷,从而湖水总磷含量大幅增加[40-41]。枯水期湖泊降解能力低,水稀释能力弱,湖中沉积物释放大量营养物质,使湖水总氮浓度处于较高水平[42-43]。这与另一高海拔湖泊呼伦湖不同[19],相较于呼伦湖,纳木错存在更为明显的季节更替。因此,推测这些理化性质的季节性差异可能会引起纳木错水体真菌群落的变化。

季节变化通常会对水体微生物群落组成产生影响[44-45]。本研究表明,纳木错水体真菌在不同季节共有优势菌门为子囊菌门和担子菌门。这与其他湖泊中观察到的优势真菌门一致[46-47]。子囊菌门真菌普遍存在于地球上大多数环境中,对多种环境条件具有强大的适应性[48-49]。担子菌门的许多成员被认为具有腐生性,在环境变化时通常表现出较强的适应能力[50-51]。这些适应性特征可能是子囊菌门和担子菌门能够在纳木错这类高海拔湖泊中全年广泛分布的原因之一。此外,罗兹菌门、壶菌门分别在夏季、秋季呈现较高丰度。研究证实罗兹菌门、壶菌门同样是湖泊真菌中的优势类群[52-53]。罗兹菌门常见于缺氧生境中[54]。夏季水温上升会导致水中溶解氧减少,创造了更适合罗兹菌门的生长条件,从而使其成为夏季优势类群。而壶菌门常在湖泊生态系统中充当浮游植物的寄生者,通过寄生活动介导有机物从浮游植物向浮游动物转移[55]。鉴于营养盐浓度,尤其是总氮和总磷的浓度,对浮游植物数量具有显著影响[56],推测总氮和总磷的季节性变化可能导致浮游植物数量的波动,从而间接促成了壶菌门在秋季的独特优势。因此,季节性变化主导的湖水温度、pH 值以及总氮的变化是使纳木错不同季节水体真菌群落组成发生季节性变化的重要因素。同时,湖泊生态系统中的其他生物因子也可能对真菌群落产生重要影响。例如,浮游植物数量和组成的季节性更替会影响真菌寄生关系和营养来源,浮游动物的摄食作用可能通过调控浮游植物间接改变真菌群落,而细菌与真菌之间的竞争或互利作用也可能进一步塑造其群落结构[55-57]。这些潜在的生物互作过程可能与理化因子共同作用,从而驱动纳木错水体真菌群落的季节性动态变化。

微生物群落多样性的季节性差异通常受到多种环境因素的共同影响。这些因素包括但不限于养分的种类和浓度、水体温度的波动、溶解氧的水平、水体的 pH 值以及叶绿素 a 的含量[58-61]。这些因素的变化可能会直接影响微生物的生长、繁殖和生存策略,从而导致微生物群落多样性出现季节间差异。本研究发现纳木错水体真菌的四种 α 多样性指标(Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数以及 ACE 指数)在春夏两季变化不显著,而在秋季与春季、夏季之间变化显著(图 6)。根据 Spearman 分析可知,纳木错水体真菌多样性指数和丰富度指数与总氮、总磷等水体营养水平有关,这与以往的众多研究结果相似[62-63]。因此,推测纳木错不同季节水体真菌多样性差异受营养盐浓度(总氮、总磷)影响显著。

量化确定性过程和随机性过程的相对重要性,有助于更好地理解微生物群落的生态学机制[21]。本研究结果表明春季纳木错水体真菌群落主要受随机性过程影响,而在夏季和秋季则主要受确定性过程影响。这与 Yao 等[43]的研究相

一致,该研究指出,在高微生物多样性环境中,随机性过程在群落构建中起主导作用,而在低微生物多样性环境中,确定性过程则更为重要。季节性多样性指数变化进一步支持了这一观点。此外,春季湖水受湖冰融化以及入湖河流解冻的影响,流动性增强,使水体真菌群落中随机性事件发生的概率增加;而夏季和秋季环境选择与物种间相互作用较强,使确定性过程成为塑造纳木错水体真菌群落的主要因素。但总体而言,纳木错水体真菌受确定性过程影响。尽管过往研究认为真菌群落结构和功能的复杂性可能促进生态位适应并减少环境过滤,从而使随机性过程占主导地位[64-66],但在纳木错水体的真菌群落中却是确定性过程占主导地位。这可能是因为水体真菌为了适应纳木错独特的高原近极端环境而进化出的相似功能。综上所述,纳木错水体真菌群落构建模式受季节变化的影响显著,且确定性过程为其主导模式。

本研究发现,纳木错水体真菌群落结构和多样性存在显著的季节性变化。其群落结构差异受水温、pH 以及总氮影响,而多样性差异则受营养盐浓度(总氮、总磷)影响显著。此外,其群落构建模式同样存在季节性差异。春季纳木错水体真菌群落构建受随机性过程影响,而夏季和秋季则更多地受确定性过程影响。总体而言,纳木错水体真菌群落构建受确定性过程和随机性过程共同影响,但其中确定性过程起主导作用。

参考文献:

[1] Grossart HP, Van den Wyngaert S, Kagami M, et al. Fungi in aquatic ecosystems[J]. Nature Reviews Microbiology, 2019, 17(6): 339-354.

[2] Wang S, Wu QL, Li H, et al. Bioclimatic zonation and spatial-scale dependence of lacustrine microbial assemblages [J]. Science Bulletin, 2025, 70(7): 1152-1164.

[3] Masigol H, Retter A, Pourmoghaddam MJ, et al. Opening Pandora's Box: Neglected biochemical potential of permafrost-associated fungal communities in a warming climate[J]. Journal of Fungi, 2023, 10(1): 20.

[4] Lin W, Liu X, Gong L, et al. Impact of environmental factors on diversity of fungi in sediments from the Shenzhen River Estuary [J]. Archives of Microbiology, 2023, 205(3): 96.

[5] Zhao H, Brearley FQ, Huang L, et al. Abundant and rare taxa of planktonic fungal community exhibit distinct assembly patterns along coastal eutrophication gradient[J]. Microbial Ecology, 2023, 85(2): 495-507.

[6] Liu B, Wang Y, Zhang H, et al. The variations of microbial diversity and community structure along different stream orders in wuyi mountains[J]. Microbial Ecology, 2023, 86(4): 2330-2343.

[7] Qin H, Cao X, Cui L, et al. The influence of human interference on zooplankton and fungal diversity in Poyang Lake watershed in China[J]. Diversity, 2020, 12(8): 296.

[8] Zhao Z, Gao H, Yang Y, et al. Fungi as a critical component of lake microbiota in response to cyanobacterial harmful algal blooms[J]. Environmental Science & Technology, 2025, 59(22): 11167-11180.

[9] Yao Z, Yang L, Wang F, et al. Enhanced nitrate removal from surface water in a denitrifying woodchip bioreactor with a heterotrophic nitrifying and aerobic denitrifying fungus[J]. Bioresource technology, 2020, 303: 122948.

[10] Zhang J, Cao L, Liu Z, et al. Relationship between eutrophication and greenhouse gases emission in shallow freshwater lakes [J]. Science of The Total Environment, 2024, 925: 171610.

[11] Yao T, Bolch T, Chen D, et al. The imbalance of the Asian water tower[J]. Nature Reviews Earth & Environment, 2022, 3(10): 618-632.

[12] Yang J, Jiang H, Dong H, et al. A comprehensive census of lake microbial diversity on a global scale[J]. Science China Life Sciences, 2019, 62: 1320-1331. Doi: 10. 1007/s11427-018-9525-9.

[13] 贾海超,王丹丹,黄跃飞,等. 柴达木盆地河流与湖泊水体微生物群落结构及共现网络模式差异[J]. 微生物学报,2024,64(12):4918-4935.

[14] Schulhof MA, Allen AE, Allen EE, et al. Sierra Nevada mountain lake microbial communities are structured by temperature, resources and geographic location[J]. Molecular Ecology, 2020, 29(11): 2080-2093.

[15] Song W, Xiong H, Qi R, et al. Effect of salinity and algae biomass on mercury cycling genes and bacterial communities in sediments under mercury contamination: Implications of the mercury cycle in arid regions[J]. Environmental Pollution, 2021, 269: 116141.

[16] Liu C, Wu F, Jiang X, et al. Salinity is a key determinant for the microeukaryotic community in lake ecosystems of the Inner Mongolia plateau, China[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 841686.

[17] Zhao D, Cao X, Huang R, et al. The heterogeneity of composition and assembly processes of the microbial community between different nutrient loading lake zones in Taihu Lake[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2017, 101: 5913-5923.

[18] Liu K, Liu Y, Jiao N, et al. Bacterial community composition and diversity in Kalakuli, an alpine glacial-fed lake in Muztagh Ata of the westernmost Tibetan Plateau[J]. FEMS Microbiology

Ecology,2017,93(7):fix085.
[19] Shang Y,Wu X,Wang X,et al. Factors affecting seasonal variation of microbial community structure in Hulun Lake,China[J]. Science of the Total Environment,2022,805:150294.
[20] Zhu C,Zhang J,Nawaz MZ,et al. Seasonal succession and spatial distribution of bacterial community structure in a eutrophic freshwater lake,Lake Taihu[J]. Science of the Total Environment,2019,669:29-40.
[21] Yang Y,Cheng K,Li K,et al. Deciphering the diversity patterns and community assembly of rare and abundant bacterial communities in a wetland system[J]. Science of The Total Environment,2022,838:156334.
[22] 赵鹏宇,李毳,柴宝峰. 生境过滤驱动庞泉沟华北落叶松林土壤真菌群落的构建过程[J]. 环境科学,2018,39(8):3876-3884.
[23] Chen W,Ren K,Isabwe A,et al. Stochastic processes shape microeukaryotic community assembly in a subtropical river across wet and dry seasons[J]. Microbiome,2019,7:1-16.
[24] Yang Q,Zhang P,Li X,et al. Distribution patterns and community assembly processes of eukaryotic microorganisms along an altitudinal gradient in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River[J]. Water Research,2023,239:120047.
[25] 王艳红,郝兆,薛文凯. 纳木措不同水文期水体酵母菌影响因素分析[J]. 中国环境科学,2023,43(4):2028-2038.
[26] Maurischat P,Lehnert L,Zerres VHD,et al. The glacial-terrestrial-fluvial pathway:A multiparametrical analysis of spatiotemporal dissolved organic matter variation in three catchments of Nam Co Lake ,Tibetan Plateau[J]. Science of The Total Environment,2022,838:156542.
[27] 卞娟娟,郝志新,郑景云,等. 1951-2010 年中国主要气候区划界线的移动[J]. 地理研究,2013,32(7):1179-1187.
[28] Wang JB,Zhao LP,Daut Gerhard,et al. Bathymetric survey and modern limnological parameters of Nam Co,central Tibet[J]. Journal of Lake Sciences,2009,21(1):128-134.
[29] Zhang Q,Zhang Z,Lu T,et al. Cyanobacterial blooms contribute to the diversity of antibiotic-resistance genes in aquatic ecosystems[J]. Communications Biology,2020,3(1):737.
[30] Zhou H,Gao Y,Jia X,et al. Network analysis reveals the strengthening of microbial interaction in biological soil crust development in the Mu Us Sandy Land,northwestern China[J]. Soil Biology and Biochemistry,2020,144:107782.
[31] Sloan WT,Lunn M,Woodcock S,et al. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure[J]. Environmental microbiology,2006,8(4):732-740.
[32] Nyirabuhoro P,Liu M,Xiao P,et al. Seasonal variability of conditionally rare taxa in the water column bacterioplankton community of subtropical reservoirs in China[J]. Microbial Ecology,2020,80:14-26.
[33] 刘晋仙,李毳,罗正明,等. 亚高山湖群中真菌群落的分布格局和多样性维持机制[J]. 环境科学,2019,40(5):2382-2393.
[34] Chen Z,Yuan J,Sun F,et al. Planktonic fungal community structures and their relationship to water quality in the Danjiangkou Reservoir,China[J]. Scientific Reports,2018,8(1):10596.
[35] Jobard M,Rasconi S,Solinhac L,et al. Molecular and morphological diversity of fungi and the associated functions in three European nearby lakes[J]. Environmental Microbiology,2012,14(9):2480-2494.
[36] 张云鹰,张虎才,常凤琴,等. 星云湖季节性水质变化及影响因素[J]. 水资源研究,2017,6:512.
[37] 钱玺亦,李金彪,敖文,等. 呼伦湖浮游植物群落季节动态及其与环境因子的关系[J]. 湖泊科学,2022,34(6):1814-1827.
[38] 姜庆宏,潘彤,李卫平,等. 南海湖营养盐季节特征及其与叶绿素 a 的相关性研究[J]. 水生态学杂志,2020,41(6):74-80.
[39] Ren Z,Qu X,Zhang M,et al. Distinct bacterial communities in wet and dry seasons during a seasonal water level fluctuation in the largest freshwater lake (Poyang Lake) in China[J]. Frontiers in Microbiology,2019,10:1167.
[40] Kronvang B,Laubel A,Grant R. Suspended sediment and particulate phosphorus transport and delivery pathways in an arable catchment,Gelbaek stream,Denmark[J]. Hydrological Processes,1997,11(6):627-642.
[41] Duan S,Kaushal SS,Groffman PM,et al. Phosphorus export across an urban to rural gradient in the Chesapeake Bay watershed[J]. Journal of Geophysical Research:Biogeosciences,2012,117(G1):G01025.
[42] Wu S,Xie P,Wang S,et al. Changes in the patterns of inorganic nitrogen and TN/TP ratio and the associated mechanism of biological regulation in the shallow lakes of the middle and lower reaches of the Yangtze River[J]. Science in China Series D,2006,49:126-134.
[43] Yao X,Wang S,Ni Z,et al. The response of water quality variation in Poyang Lake (Jiangxi,People's Republic of China) to hydrological changes using historical data and DOM fluorescence[J]. Environmental Science and Pollution Research,2015,22:3032-3042.
[44] Guo H,Chen Z,Yan H,et al. Characterization of organic pollution in the dianchi Caohai Lake at the transition between the dry and rainy seasons[J]. Water Cycle,2024,5:31-36.
[45] Kipnyargis A,Kenya E,Khamis F,et al. Spatiotemporal structure and composition of the microbial communities in hypersaline Lake Magadi,Kenya[J]. F1000Research,2024,13:11.
[46] Dai Y,Yang Y,Wu Z,et al. Spatiotemporal variation of planktonic and sediment bacterial assemblages in two plateau freshwater lakes at different trophic status[J]. Applied Microbiology and Biotechnology,2016,100:4161-4175.
[47] Shang Y,Wu X,Wang X,et al. Environmental factors and sto-

chasticity affect the fungal community structures in the water and sediments of Hulun Lake, China[J]. Ecology and Evolution, 2022, 12(11): e9510.

[48] Chen J, Xiao Q, Xu D, et al. Soil microbial community composition and co-occurrence network responses to mild and severe disturbances in volcanic areas[J]. Science of The Total Environment, 2023, 901: 165889.

[49] Shi Y, Lai S, Liu Y, et al. Fungal aerosol diversity over the northern South China Sea: The influence of land and ocean[J]. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2022, 127(6): e2021JD035213.

[50] Jia T, Guo T, Yao Y, et al. Seasonal microbial community characteristic and its driving factors in a copper tailings dam in the Chinese Loess Plateau[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 1574.

[51] Salano OA. Diversity and biogeography of fungi within the Hot Springs of Soda Lakes in Kenya[D]. Juja: Jomo Kenyatta University of Agriculture and Technology, 2020.

[52] Panzer K, Yilmaz P, Weiβ M, et al. Identification of habitat-specific biomes of aquatic fungal communities using a comprehensive nearly full-length 18S rRNA dataset enriched with contextual data[J]. PLoS One, 2015, 10(7): e0134377.

[53] Comeau AM, Vincent WF, Bernier L, et al. Novel chytrid lineages dominate fungal sequences in diverse marine and freshwater habitats[J]. Scientific reports, 2016, 6(1): 30120.

[54] Jones MDM, Forn I, Gadelha C, et al. Discovery of novel intermediate forms redefines the fungal tree of life[J]. Nature, 2011, 474(7350): 200-203.

[55] Kagami M, Miki T, Takimoto G. Mycoloop: Chytrids in aquatic food webs[J]. Frontiers in microbiology, 2014, 5: 166.

[56] Deng J, Salmaso N, Jeppesen E, et al. The relative importance of weather and nutrients determining phytoplankton assemblages differs between seasons in large Lake Taihu, China[J]. Aquatic Sciences, 2019, 81: 1-14.

[57] Deveau A, Bonito G, Uehling J, et al. Bacterial-fungal interactions: ecology, mechanisms and challenges[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2018, 42(3): 335-352.

[58] Zheng BH, Chen ZJ, Li YY, et al. Structural characteristics and driving factors of the planktonic eukaryotic community in the Danjiangkou Reservoir, China[J]. Water, 2020, 12(12): 3499.

[59] Tian J, Zhu D, Wang J, et al. Environmental factors driving fungal distribution in freshwater lake sediments across the Headwater Region of the Yellow River, China[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 3768.

[60] Gupta V, Chandran S, Deep A, et al. Environmental factors affecting the diversity of psychrophilic microbial community in the high-altitude snow-fed lake Hemkund, India[J]. Current Research in Microbial Sciences, 2022, 3: 100126.

[61] Wang H, Liu X, Wang Y, et al. Spatial and temporal dynamics of microbial community composition and factors influencing the surface water and sediments of urban rivers[J]. Journal of Environmental Sciences, 2023, 124: 187-197.

[62] 薛文凯, 孟华旦尚, 王艳红, 等. 纳木措可培养丝状真菌多样性及其与理化因子关系[J]. 生物多样性, 2022, 30(6): 151-163.

[63] Bu H, Meng W, Zhang Y, et al. Relationships between land use patterns and water quality in the Taizi River basin, China[J]. Ecological Indicators, 2014, 41: 187-197.

[64] Liu K, Liu Y, Hu A, et al. Different community assembly mechanisms underlie similar biogeography of bacteria and microeukaryotes in Tibetan Lakes[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2020, 96(6): fiaa071.

[65] 祁鹤兴, 辛承伟, 杨闰艳, 等. 黄河源区鄂陵湖真菌多样性及抑菌活性菌株的筛选[J]. 微生物学杂志, 2026, 46(1): 24-32.

[66] Logares R, Tesson SVM, Canbäck B, et al. Contrasting prevalence of selection and drift in the community structuring of bacteria and microbial eukaryotes[J]. Environmental Microbiology, 2018, 20(6): 2231-2240.