王丹丹,谢燕琴,黄跃飞,等.青藏高原东部不同盐度湖泊藻类群落特征及其驱动因素 [J]. 中国环境科学, 2025,45(11):6320-6330.
Wang D D, Xie Y Q, Huang Y F, et al. Characteristics and driving factors of algal communities in lakes with different salinities in the eastern Qinghai Tibet Plateau [J]. China Environmental Science, 2025,45(11):6320-6330.

青藏高原东部不同盐度湖泊藻类群落特征及其驱动因素

王丹丹,谢燕琴,黄跃飞*,贾海超 (青海大学,土木水利学院,黄河上游生态保护与高质量发展实验室,水利部江河源区水生态治理与保护重点实验室,青海 西宁 810016)

摘要：采集青藏高原不同盐度(淡水湖、咸水湖和盐湖)湖泊水样,对藻类群落结构特征及其变化驱动机制进行解析,使用零模型对藻类的群落构建过程进行量化.结果表明:淡水湖藻类平均多样性和丰度指数最高(Shannon 指数 3.60;Chao1 指数 390.01),盐湖藻类平均多样性和丰度指数最低(Shannon 指数 1.96;Chao1 指数 184.84).随着盐度的增加,水体藻类群落丰度显著减少.不同盐度湖泊水体藻类群落的变异指数不同,咸水湖中的变异指数最小,表明其藻类群落稳定性最高;青藏高原湖泊水体藻类在门分类水平上主要有硅藻(28.78%)、绿藻(14.28%)、裸藻(2.88%)、定鞭藻(1.89%),包括 uncultured_*organism*、*Tetraselmis_cordiformis*、*Nannochloropsis_oculata*、*Rhizosolenia*_sp.等物种,占比依次为 31.94%、9.06%、6.30%和 3.58%.不同盐度湖泊藻类的群落结构显著不同(ANOSIM:$P<0.001$).生物需氧量(BOD)是不同盐度湖泊藻类群落结构变化最显著的驱动因子.变异分区分析(VPA)揭示了地理因子在塑造湖泊藻类时的贡献率(1.02%)比水环境因子(36.95%)低;不同盐度湖泊藻类群落构建过程不同,淡水湖由确定性过程主导,而咸水湖和盐湖由随机性过程主导.本研究结果可为青藏高原湖泊群水资源规划利用和管理策略提供理论支撑,为区域内水体污染风险评估提供科学依据.

关键词：青藏高原；湖泊；藻类；群落结构；构建机理
中图分类号：X17 **文献标识码**：A **文章编号**：1000-6923(2025)11-6320-11

Characteristics and driving factors of algal communities in lakes with different salinities in the eastern Qinghai Tibet Plateau.

WANG Dan-dan, XIE Yan-qin, HUANG Yue-fei*, JIA Hai-chao (Key Laboratory of Water Ecology Remediation and Protection at Headwater Regions of Big Rivers, Ministry of Water Resources, Laboratory of Ecological Protection and High Quality Development in the Upper Yellow River, School of Civil Engineering and Water Resources, Qinghai University, Xining 810016, China). *China Environmental Science*, 2025,45(11)：6320~6330

Abstract：In this study, water samples of lakes with different salinities (fresh, saline and salt) lakes in the QTP were collected to analyze the structural characteristics and driving mechanisms of algae communities, and the Null model was used to quantify the process of algal community assembly processes. The results indicated: The abundance indices of algae in fresh lakes were the highest (average Shannon and Chao1 were 3.60 and 390.01, respectively), while that in salt lakes were the lowest (average Shannon and Chao1 were 1.96 and 184.84, respectively). With the increase of water salinity, the diversity and abundance of algal communities decreased significantly. The Average Variation Degree (AVD) index of algal community in different salinities lakes was different, and AVD in saline lakes was the lowest, indicating that the stability of algal community is the highest. At the phylum taxonomic level, the algae in the lakes of the QTP were mainly composed of Bacillariophyta (28.78%), Chlorophyta (14.28%), Euglenozoa (2.88%), Haptophyta (1.89%), including the species of uncultured_*organism*、*Tetraselmis_cordiformis*、*Nannochloropsis_oculata*、*Rhizosolenia*_sp. and the proportions were 31.94%, 9.06%, 6.30% and 3.58%, respectively. The community structure of algae in lakes with different salinities was significantly different (ANOSIM: $P<0.001$). Biological oxygen demand (BOD) was the most significant driving factor for variations in the community structure of algae in lakes with different salinities. Variational partition analysis (VPA) revealed that the contributions of geographic factors in shaping algae in lakes (1.02%) was lower than that of water environmental factors (36.95%). The algal community assembly process was varied in lakes with different salinity gradients. The community assembly processes of algae in fresh lakes were dominated by the deterministic processes, while the algae in saline and salt lakes were mainly dominated by the stochastic processes. The results of this study could provide theoretical support for the planning, utilization, and management strategies of water resources in lakes on the QTP, and also provided scientific basis for the assessment of water pollution risks in this region.

Key words：Qinghai-Tibet Plateau；lake；algae；community structure；assembly processes

收稿日期：2025-04-08
基金项目：国家自然科学基金资助项目(52509098);青海省基础研究计划项目(2024-ZJ-955)

* 责任作者, 教授, yuefeihuang@tsinghua.edu.cn

藻类广泛分布在湖泊生态系统中,是湖泊生态系统中重要的初级生产者并具有多重生态功能[1].藻类是基于生态学概念而划分的复杂类群,目前对其的分类并未形成统一的认识.通常是基于其形态、结构、鞭毛等多种因素的综合考量,这类生物体大多数是无维管束且能实现自养生活的一类特殊的植物类群,是水生食物网中重要一环,与光照、水温、pH 值、水动力环境等多种因素的变化有关[2-3].研究表明湖泊中浮游藻类主要由蓝藻、隐藻、甲藻、黄藻、金藻、硅藻、裸藻和绿藻等组成,其中蓝藻、硅藻和绿藻为优势藻[4-6].目前,我国水资源表现出“水质型”缺水的现状,研究水体中藻类的多样性与群落结构和变化驱动机制能直接反映水体状况,这是由于藻类的过多繁殖造成生境中初级生产力增大而生物多样性降低、水生生物衰退等一系列水生态负面效应现象,进而影响湖泊生态系统的安全和生物地球化学循环[7].更重要的是,藻类在湖泊生态系统服务功能的维持方面发挥着至关重要的作用,它们通过光合作用产生氧气,有助于维持地球的大气平衡.

湖泊是水生生态系统的组成之一,是陆地水文要素循环和各类生源要素的富集地,也是水生生态系统研究的热点区域.湖泊中的氮(N)和磷(P)是影响湖泊藻类生长繁殖的重要生源要素.众多学者关注了低海拔地区富营养湖泊藻类群落结构的特征,但缺少关于高原寡营养湖泊水体浮游藻类的群落特征与驱动因素及其构建过程的解析[8-10].青藏高原(QTP)被誉为“世界第三极”,受印度洋季风的影响,区域内降雨量极少,蒸散发大,使得该区域自然发育了不同盐度梯度的湖泊,这些湖泊生态系统的变化敏感的响应全球气候的变化并对区域生态系统的完整性具有重要的支撑意义[11].湖泊按照盐度梯度可分为淡水湖(盐度<1g/L)、咸水湖(1g/L<盐度<50g/L)和盐湖(盐度>50g/L)[12-13],这些湖泊中微生物群落多样性和丰度存在差异,表现为随着盐度的增加,湖泊微生物的多样性降低[14-15].随着分子生物学技术的发展,学者们对青藏高原湖区细菌、古菌和真核微生物的研究已经趋于相对完善.例如 Wu 等[16]对青藏高原 16 个盐度不同的湖泊的浮游细菌群落特征进行研究,发现盐度是控制浮游细菌群落组成和分布的重要因素,赵卓丽等[17]研究青藏高原尕斯库勒湖附近水体对湖泊原核微生物的贡献,揭示了附近水体对湖区水体和沉积物微生物的贡献不同,盐度和 pH 值是影响湖区微生物群落的主要因素,而 pH 值是青藏高原湖泊沉积物微生物群落结构变化的关键驱动因素[18]. 然而西藏纳木错湖浮游细菌群落丰度与叶绿素 a 的浓度显著相关[19].对比分析黄河源区、可可西里地区和柴达木盆地湖泊水体细菌群落结构及其差异的研究表明变形菌门(Proteobacteria)为优势菌门,且柴达木盆地湖泊的细菌多样性、群落结构和共现网络更复杂[20].对青藏高原河流藻类群落结构及其驱动机制的结果表明该区域河流生态系统藻类主要包括蓝藻、硅藻、黄藻、甲藻和绿藻 [21].综上所述,目前仍然缺乏对青藏高原东部地区不同盐度梯度湖泊藻类群落结构特征的研究.

近年来,微生物群落构建是微生物生态学研究的热点.众多学者关注了各类生境中(湖泊、河流、水库、土壤等)微生物群落的构建过程,结果表明在微生物群落构建的过程中,确定性过程和随机性过程对微生物多样性和群落结构的形成和维持贡献不同[22].2023 年关于青藏高原湖泊微生物群落构建过程的研究结果表明水体细菌和真核微生物群落构建过程分别由同质选择和扩散限制主导[23].此外,青藏高原湖泊不同生境(水体和沉积物)微生物群落构建过程不同,随机性过程和确定性过程分别主导水体和沉积物微生物群落的构建过程[24].前人研究西藏区域 23 个湖泊浮游细菌和真核微生物群落构建过程,发现环境选择和扩散限制分别主导细菌和真核微生物群落构建过程[25].综合对比发现,目前对青藏高原不同盐度湖泊水体藻类群落构建过程的解析仍然不足.基于此,本研究选取青藏高原 8 个不同盐度梯度的湖泊,分析水体藻类群落多样性和结构及其变化的驱动机制,以期为青藏高原湖泊水资源规划管理和保护提供科学依据.

1　材料与方法

1.1　样品采集和理化参数测定

2024 年 6 月,选取青藏高原东部包括尕海(GHL,2 个样点)、托素湖(TSL,3 个样点)、可鲁克湖(KLKL,3 个样点)、小柴旦湖(XCDL,3 个样点)、哈拉湖(HLL,3 个样点)、苏干湖(SGL,3 个样点)、尕斯

库勒湖(GSKLL,2 个样点)和冬给措那湖(DJCN,2 个样点)的 8 个湖为研究对象进行水样采集.按照盐度梯度划分,KLKL 和 DJCN 湖为淡水湖,HLL,SGL,TSL,XCDL 湖为咸水湖,GHL 和 GSKLL 湖为盐湖.根据湖泊集水面积的大小设置不同的采样点,采样湖泊共选取 21 个样点,每个样点具体分布见图 1.使用便携式水样采集器采集水面以下约 0.5m 的水体样品,每个样点采集水样 3 份,放置在无菌的玻璃瓶中.待到实验室混合均匀后过孔隙直径为 0.22 μm 的滤膜进行抽真空过滤,富集在滤膜上的微生物用于总 DNA 的提取,另采集一部分样品,放置在窄口瓶中黑暗冷藏保存,用于实验室测定水体的理化因子浓度.在采样的同时,使用便携式 GPS 仪(中国)监测采样点地理位置信息.

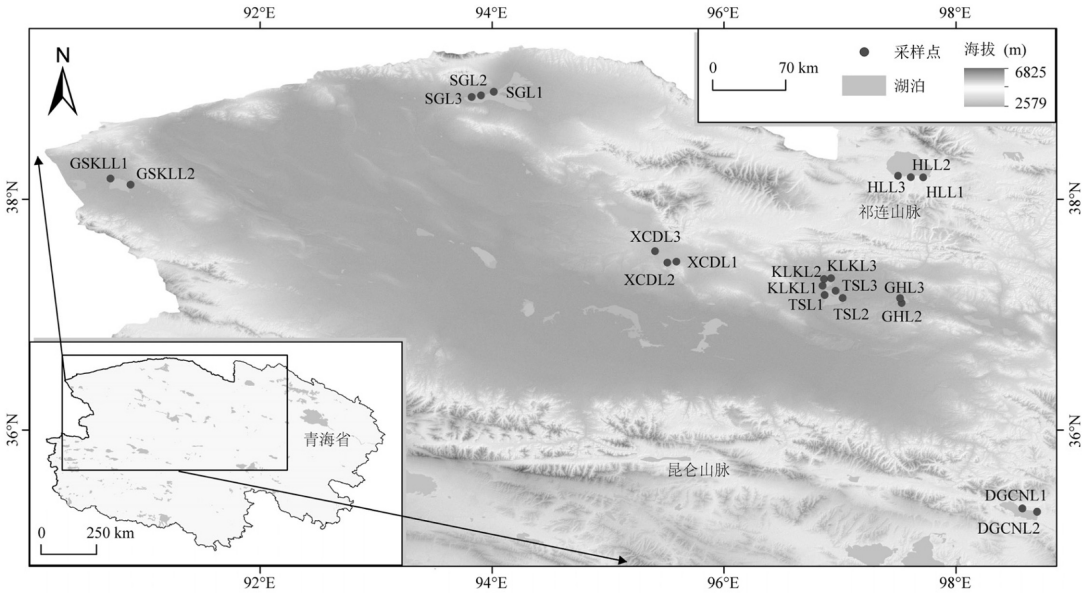


图 1 采样点分布

Fig.1 Distributions of the sampling sites

在采样的同时,使用便携式多参数水质仪(EXO SY1USA)原位监测水体温度(Temp)、溶解氧(DO)、pH 值、盐度(SAL)、电导率(EC)、氧化还原电位(ORP)和总溶解固体(TDS)浓度.另外实验室检测水体样本的总氮-TN 采用(HJ636-2012),总磷-TP 采用(GB11893-89),氨氮(NH_4^+-N)采用(HJ 666-2013),硝酸盐氮(NO_3^--N)采用(HJ/T 346-2007),化学需氧量(COD)采用(HJ/T399-2007),五日生化需氧量(BOD)采用(HJ 505-2009),总有机碳(TOC)采用测定参考标准(HJ 536-2009),每个样点水体理化参数检测 3 次,求平均值后作为该样点的最终结果,具体检测结果见附表 1.

1.2 总 DNA 的提取、PCR 扩增和高通量测序分析

本研究对藻类的鉴定采用分子生物学方法,通过对原核和真核藻类都适用的 23S rRNA 扩增子引物,对获取富集微生物的滤膜进行 DNA 提取和 PCR 扩增.使用 DNA 提取试剂盒(FastDNA® Spin Kit for Soil)提取样品中微生物的总 DNA,提取流程参考试剂盒的操作说明.使用 2%的琼脂糖凝胶电泳对提取的 DNA 进行质检,质检合格后分别选用两对特定引物 A23SrVF1:5'-CARAAAGACCCTATG-3'与 A23SrVR1:5'-GATCAGCCTGTTATCC-3',以及 A23SrVF2: 5'-ARAAAGACCCTATGMAGCT-3'和 A23SrVR2:5'-TCAGCCTGTTATCCCTAG-3'对藻类进行 PCR 扩增,扩增体系和流程参见之前的研究[21,23].PCR 产物质检合格后在 PE300 平台进行双末端高通量测序分析(上海美吉生物科技有限公司,上海).

1.3 生物信息分析

测序结束后,按照如下步骤进行测序数据处理:1)将原始下机数据进行序列拼接后,剔除错配体和嵌合体得到有效序列;2)对获得的有效序列去除重复的单序列后对非重复序列进行扩增子序列变体(Amplicon Sequence Variant-ASV)进行降噪和聚类,设置相似性阈值为 80%,序列覆盖度为 80%;3):使

用 QIIME2(v.2022.2)软件和 NT(Nucleotide Sequence Database)数据库对获取的藻类 ASV 进行序列比对和物种注释,并在门、纲、目、科、属和种水平上分析样本的物种组成.

1.4　统计分析

使用 Kruskal−Wallis(K−W)检验分析不同盐度湖泊水体物理化学因子和 alpha 多样性之间的显著性.为了评估藻类群落的物种丰富度、多样性和群落稳定性,本研究使用“vegan”和“picante”软件包对不同盐度湖泊藻类的 alpha 多样性指数(包括:Simpson 指数、Shannon 指数、Chao1 指数、Richness、PD 系统发育指数和 Pielou 均匀度指数)和群落变异指数(AVD)进行计算.使用 Spearman 相关系数解析环境因子对藻类多样性指数的影响.基于非限定多维尺度分析(NMDS)和相似性分析(ANOSIM)解析不同盐度湖泊水体藻类群落结构的差异性.选取方差膨胀因子(VIF)小于 10 的环境因子剔除共线性因子后进行冗余分析(RDA)来研究环境因子对藻类群落结构的影响.另外选取“*Envfit*”函数判断环境因子对藻类群落结构影响的大小和显著性.基于变异分区分析(VPA)探究水环境因子与地理因子对青藏高原湖泊水体藻类群落结构差异的影响[23].此外,为了解析藻类群落结构的构建过程,使用“picante”软件包,基于零模型(β−NTI 指数和 BC_{Bray} 指数)量化分析随机性过程和确定性过程对藻类群落的贡献率.零模型把微生物群落构建过程进一步分为同质选择(βNTI<−2)、异质选择(βNTI>+2)、扩散限制(|βNTI|<2 和 RC_{Bray}>0.95)、同质扩散(|βNTI|<2 和 RC_{Bray}<−0.95)、漂变过程和其他生态过程(|βNTI|<2 和|RC_{Bray}|<0.95),以上分析均在 R(v 4.4.1)版本中进行[23,26].

2　结果与分析

2.1　不同盐度湖泊水体理化因子

不同盐度湖泊的平均水温介于 15.81~18.82℃之间.平均 TOC 的浓度范围为 9.22~20.06mg/L,其中淡水湖 TOC 含量最低,盐湖次之,咸水湖的最高.TN 的浓度随着湖泊盐度的增大而增加,淡水湖的含量最低(0.55mg/L),盐湖的含量最高(3.66mg/L).淡水湖的平均 COD 浓度最低(16.38mg/L),咸水湖的最高(201.81mg/L).进一步分析不同盐度水体物理化学因子之间的显著性,结果表明除 EC、TDS、SAL、pH 值、TN 在不同盐度湖泊之间差异显著外(P<0.05),其他环境因子在不同盐度湖泊之间均无显著差异(附表 1).

表 1　不同盐度湖泊藻类群落 alpha 多样性指数

Table 1　The alpha diversity indices of algal communities in different salinity lakes

湖泊类型	采样点	Shannon 指数	Simpson 指数	Chao1 指数	Richness	PD	Pielou 指数
淡水湖	DJCN1	4.04	0.08	411.20	348	28.09	0.69
	DJCN2	3.81	0.11	538.02	430	37.10	0.63
	KLKL1	2.68	0.27	342.04	232	22.46	0.49
	KLKL2	3.55	0.07	261.44	231	23.74	0.65
	KLKL3	3.93	0.06	397.35	329	26.87	0.68
咸水湖	HLL1	3.66	0.05	225.12	196	15.76	0.69
	HLL2	2.50	0.19	182.70	158	12.53	0.49
	HLL3	2.78	0.21	287.24	211	15.75	0.52
	SGL1	3.82	0.04	365.97	257	27.09	0.69
	SGL2	2.99	0.12	208.14	171	16.29	0.58
	SGL3	3.24	0.09	160.75	157	21.23	0.64
	TSL1	3.90	0.07	365.07	302	24.42	0.68
	TSL2	2.87	0.12	217.04	166	19.49	0.56
	TSL3	1.63	0.39	125.00	104	11.51	0.35
	XCDL1	2.24	0.22	155.48	122	12.93	0.47
	XCDL2	2.53	0.23	162.05	134	11.84	0.52
	XCDL3	2.81	0.21	259.75	190	22.36	0.54
盐湖	GSKL1	4.19	0.07	558.02	435	41.02	0.69
	GSKL2	1.90	0.35	58.25	58	8.62	0.47
	GHL2	0.71	0.74	54.33	47	5.18	0.18
	GHL3	1.05	0.62	68.75	46	6.03	0.27
K−W(P)		0.112	0.163	**0.031**	**0.026**	**0.031**	0.217

2.2　藻类群落多样性

采样湖泊水体中共检测 4893 个 ASV,隶属于 20 门,55 纲,133 目,190 科,292 属和 450 种.不同盐度湖泊独有和共有 ASV 如图 2 所示.由此图可知,不同盐度湖泊共有 ASV 数目为 61,占总 ASV 的 2.10%,淡水湖、咸水湖和盐湖特有的 ASV 数目分别为 1020,1215,413.为了探究不同盐度湖泊藻类群落多样性的差异,根据物种注释数据对藻类群落 alpha 多样性指数进行计算.Alpha 多样性计算结果显示淡水湖的 DJCN 和 KLKL 藻类群落的平均 Chao1 丰度指数分别为 474.61 和 336.61,平均 Shannon 多样性指数分别为 3.93 和 3.39,平均 Simpson 多样性指数分别为 0.10 和 0.13,Richness 指数分别为 389 和 264.咸水湖的 HLL,SGL,TSL 和 XCDL 的藻类多样性指数和丰度指数不同,其中 XCDL 不同样点的平均 Shannon 指数(2.52)和 Chao1 指数最小(148.67),SGL 的 Shannon 指数(3.35)和 Chao1 指数(244.95)最大.盐湖的 GSKLL

的平均 Chao1 丰度指数为 308.13,平均 Shannon 和 Simpson 多样性指数分别为 3.04 和 0.21,Richness 指数为 246;GHL 的平均 Chao1 指数为 61.54,平均 Shannon 和 Simpson 多样性指数为 0.88 和 0.68.不同盐度湖泊藻类丰度指数差异显著(P<0.05).以上结果可以看出,随着湖泊水体盐度的增加,藻类群落的多样性指数、丰度指数和物种数量呈现出减少的趋势.另外,计算不同盐度湖泊藻类群落平均变异度(AVD)指数,该指数值越小,表示群落稳定性越高,物种多样性对维持微生物群落的稳定性起着至关重要的作用.研究结果表明不同盐度湖泊藻类群落的 AVD 指数大小相近,分别为淡水湖(0.73)、咸水湖(0.56)、盐湖(0.75),这在一定程度上指示了咸水湖中藻类的群落组成相对丰富,抵抗外界环境干扰的能力相对较强.

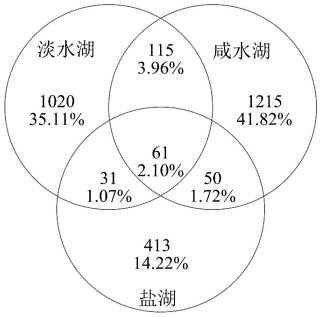


图 2 不同盐度湖泊水体独有和共有 ASVs 韦恩图

Fig.2 The Veen diagram of the unique and common ASVs in lake water with different salinities

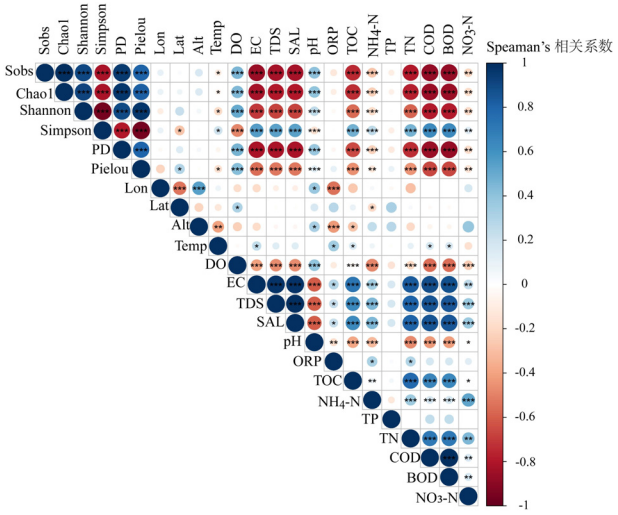


图 3 基于 Spearman 相关系数的环境因子对湖泊藻类群落 alpha 多样性指数的影响

Fig.3 The influence of environmental factors in shaping algal communities' alpha diversity indices based on the coefficient Spearman

分析环境因子对湖泊藻类 alpha 多样性指数影响,结果表明 Temp、DO、TDS、SAL、pH 值、TOC、TN、COD 和 BOD 是湖泊藻类群落多样性指数和丰度指数的显著驱动因子(P<0.05),其中 Temp 和 pH 值与藻类群落多样性指数和丰度指数显著正相关,与 SAL 等其他因子显著负相关(图 3).

2.3 藻类群落组成及其驱动因素

为了分析不同盐度湖泊藻类物种的群落结构,对不同盐度湖泊的不同样点相对丰度大于 0.01 的门和 0.1 的属与种水平上进行藻类群落组成分析,结果如图 4 所示,在门分类水平上,青藏高原湖泊水体藻类主要由硅藻门(Bacillariophyta)、绿藻门(Chlorophyta)、裸藻门(Euglenozoa)、定鞭藻门(Haptophyta)等组成,占比依次分别为 28.78%,14.28%,2.88%和 1.89%,其中 Bacillariophyta 为优势藻.在属分类水平上,青藏高原湖泊水体主要有鞭毛藻(*Tetraselmis*)、微绿藻(*Nannochloro*psis)、菱形藻(*Nitzschia*)和多甲藻(*Kryptoperidinium*)等.在种水平上,水体藻类主要由 uncultured_*organism* (31.94%)、*Tetraselmis_cordiformis* (9.06%)、*Nannochloropsis_oculata* (6.30%)、*Rhizosolenia_sp.* (3.58%)、*Diatoma_tenuis* (3.34%)和 *Kryptoperidinium_foliaceum* (2.89%)等组成.按照盐度区分,淡水湖的不同样点藻类的群落结构存在差异,DJCN 湖不同样点(1 和 2 号)的优势藻分别为 *Tetraselmis*,*Nitzschia*,硅藻(*Diatoma*),占比分别为 27.63%,21.62%,31.72%. 咸水湖主要有 *Tetraselmis* (不同样点平均占比为 13.04%),微绿藻(*Nannochloropsis*)(11.49%) 双鞭藻 (*Eutreptia*) (3.67%), *Nitzschia* (4.70%), 葡萄藻(*Botryococcus*) (3.68%)、.盐湖水体主要由多甲藻(*Kryptoperidinium*)和硅藻 *(Diatoma)* 组成,占比分别为 14.72%和 6.17%(图 4),不同盐度梯度湖泊的不同样点藻类群落组成存在较为明显的差异,优势藻的种类和占比也存在较大差异,表现出较强的空间异质性.此外,基于藻类群落的 Bray-Curtis 距离的 NMDS 和 ANOSIM 分析探究不同盐度湖泊藻类群落结构差异性.NMDS 的 stress 值小于 0.2,这说明 NMDS 的分析结果能够较好的解释不同盐度湖泊藻类群落结构的空间差异性(图 5).由图 5 可知,不同盐度湖泊样点之间的距离较远,这表明不同样点的藻类群落结构不同,表现出较强的空间异质性,其中盐湖样点的

分布距离其他样点最远,说明盐湖藻类群落结构与其他盐度湖泊藻类群落结构之间的差异最大. AMOSIM 的分析结果进一步说明不同盐度湖泊藻类群落结构组成差异极显著(R=0.653, P=0.001).

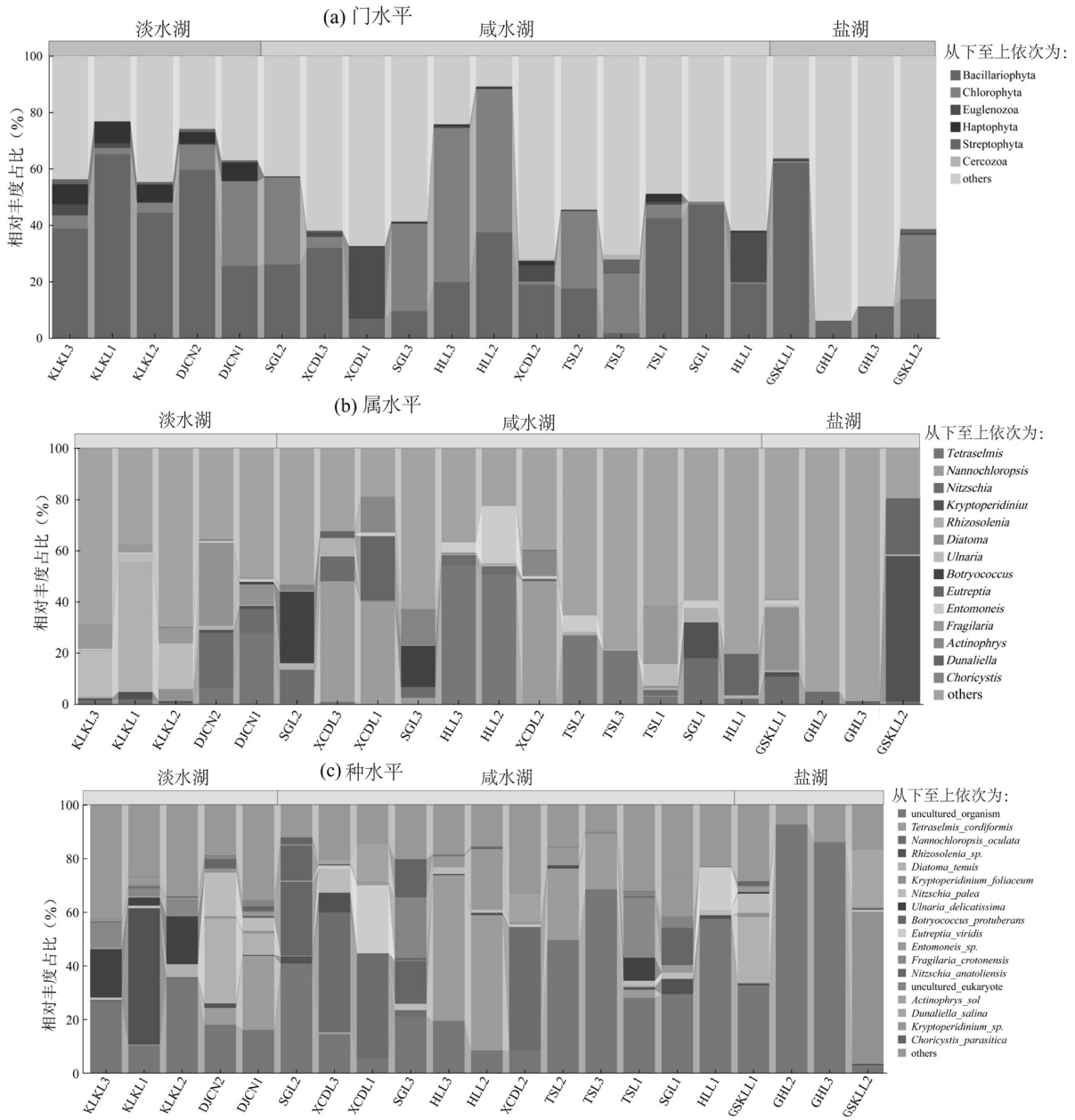


图 4　不同样点藻类在门(相对丰度大于 0.01)(a)、属和种(相对丰度大于 0.1)(b 和 c)分类水平上的物种组成

Fig.4　The community composition of the algae at the phyla (relative abundance more than 0.01) (a), genus, and species levels (relative abundance more than 0.1) (b and c) in the different sampling sites

为了揭示环境因子对不同盐度湖泊藻类群落结构的影响,剔除 VIF 大于 10 的环境因子后基于去趋势对应分析(DCA)的结果(DCA1<3.5),选择冗余分析(RDA)进行藻类群落结构驱动因子的解析,结果如图 6 所示.结果表明环境因子对藻类群落结构的影响大小不同,总共解释不同盐度湖泊藻类群落结构差异的 54.32%(RDA1 和 RDA2 之和),环境因子对湖泊藻类群落结构的影响大小顺序为:BOD> TOC>TN>TP,其中 BOD 是藻类群落结构变化最显著驱动因子(*Envfit*: r^2=0.48, P=0.004).进一步将所测得的环境因子分为地理因子(经度、纬度和海拔)和水环境因子(其余因子)两类,进行变异分区分析(VPA),结果见图 7.水环境因子和地理因子共同对湖泊藻类的群落结构差异的贡献率为 11.26%,水环境

因子的贡献率为 36.95%,地理因子的贡献率为 1.02%,未检测的影响因子占 50.77%,这指示了在湖泊水体藻类群落结构的形成过程中,还存在其他的未监测的影响因子,如光照和强度.

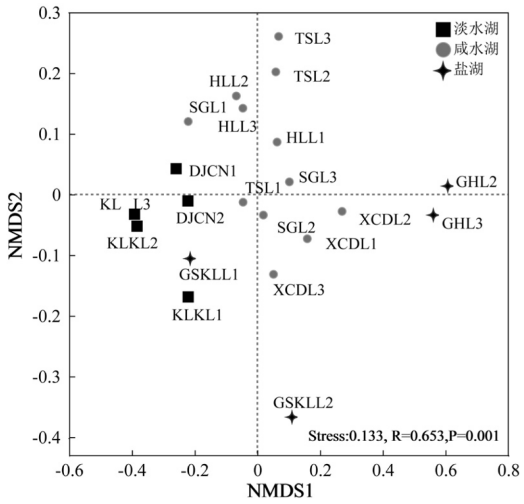


图 5 基于非限定多维尺度分析(NMDS)的不同盐度湖泊藻类群落结构的差异

Fig.5 The differences of the algal communities of the different salinity lakes based on the Non-Multidimensional Scale analysis (NMDS)

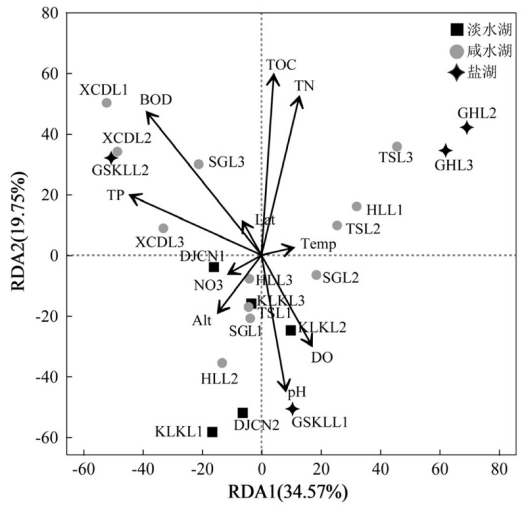


图 6 不同盐度湖泊藻类群落结构冗余分析

Fig.6 Redundancy analysis of algal community structures of different salinity lakes

2.4 藻类群落构建过程

为了揭示确定性过程和随机性过程对不同盐度湖泊藻类群落构建的贡献率,使用零模型对确定性的同质选择和异质选择与随机性的扩散限制和同质扩散以及漂变和其他生态过程进行分析,结果如图 8 所示.零模型是基于物种系统发育和多样性分类指数进行量化,由此图可知,淡水湖藻类群落构建过程由确定性的异质选择过程占主导,占比为 48%.异质选择(占比为 16.7%)和扩散限制(15.3%)是咸水湖藻类群落构建的主要过程.扩散限制(25%)和漂变/其他生态过程(75%)是盐湖藻类的主导构建过程.

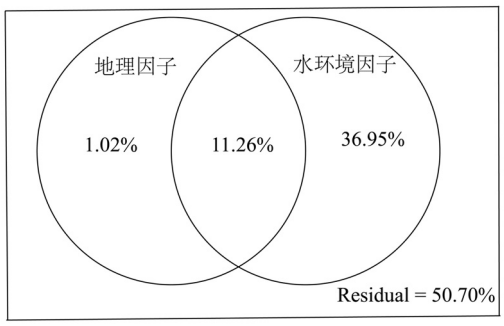


图 7 水环境因子和地理因子分别对藻类群落结构差异的贡献率

Fig.7 The ratio of water environmental factors and geographical factors in the differences of the algal communities

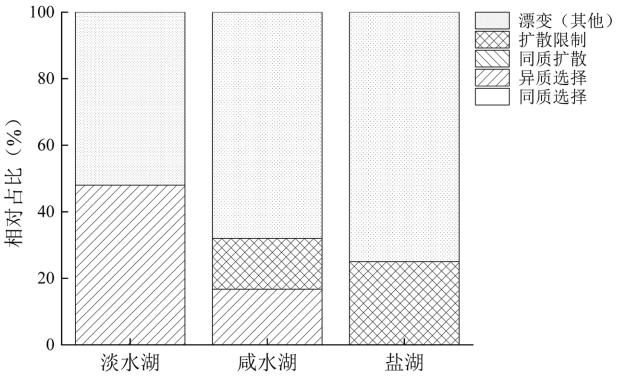


图 8 基于零模型的不同盐度湖泊藻类群落构建过程

Fig.8 The assembly processes of algal communities of the different salinity lakes based on the null model

3 讨论

微生物群落的 alpha 多样性指数是反映生境内微生物群落特征的重要参数.本研究结果可以看出青藏高原不同盐度湖泊中藻类群落的多样性(Shannon 多样性指数为 2.5)明显低于该区域采样湖泊的细菌(3.4)和真菌(2.9)的多样性[27].这反映了青藏高原湖泊群水体藻类群落结构较为简单,抵抗外界环境的干扰能力较弱,这可能与青藏高原属于高原大陆性气候有关.强盛的风力引起的湖泊水风浪

对体型较大的藻类细胞造成了强烈的机械损伤和影响,这不利于藻类形成稳定的群落.此外,本文研究结果也表明了盐度显著减少了湖泊藻类的 alpha 多样性指数(Chao1 丰度指数),一方面是由于水体盐度的升高,对藻类细胞造成了致命效应(如渗透压)和亚致命效应(如生长发育迟缓),进而降低了藻类对生境的适应程度,而导致藻类丰富度减少.另一方面,是盐度与营养盐(TN、NH_4^+-N、TOC 等)物质对水体藻类的影响具有累加作用.前人研究结果发现盐度和营养盐浓度的累加效应显著增加了水体藻类的丰富度,主要是氮元素在高盐度环境下,能减少盐类物质对优势藻类的限制.而本文研究的结果也证实了,在青藏高原随着湖泊水体盐度和营养盐的增加,藻类群落多样性和丰富度显著减少.pH 值和 DO 与不同盐度湖泊藻类群落 alpha 多样性指数显著正相关(图 2).这与之前研究云贵高原湖泊群藻类群落多样性影响因子的结果一致[5].pH 值与藻类群落多样性指数的显著正相关关系是由于具有光能自养型藻类在光合作用的时候,利用生境中 CO_2 和 H_2O 生成糖类(CH_2O)和 O_2,光合作用越强,水体 pH 值越高.水体中的 DO 浓度一方面直接影响异养型藻类的生长代谢和繁殖,另一方面,自养型藻类在光合作用增加的过程中,生成的 O_2 量变多,引起生境中 DO 浓度增加.

藻类是湖泊生态系统中重要的初级生产者,本研究结果发现不同盐度湖泊的藻类群落结构存在差异(图 4).硅藻门(Bacillariophyta)和绿藻门(Chlorophyta)是青藏高原湖泊水体中的优势藻类,这与之前研究沙河水库中藻类群落结构的结果一致[28].Bacillariophyta 在淡水湖为优势藻类,这主要是由于很多硅藻是严格淡水藻类.一方面是与淡水湖中较低的氮磷比(N/P)有关(N/P:淡水湖:1.38;咸水湖:2.68;盐湖:6.20),另一方面,硅藻倾向于光合自养的方式生长,也更适宜在低的氮磷比条件下生长[29].进一步分析硅藻与生境物理化学因子之间的相关关系(图 9).Bacillariophyta 与盐度存在着显著的负相关关系,这是由于过高的生境盐度对 Bacillariophyta 的细胞造成损害,影响细胞内外渗透压,使大多数硅藻的生长代谢过程减缓甚至导致死亡.另外,Chlorophyta 在青藏高原湖泊水体中也占据一定的比例,可能是由于大多数绿藻多样的形态变化,包括单细胞、群体、丝状体、叶状体等,这种多样化的形态能够使其在各种环境中生存,在自然界中分布最广,占据的生态位也越宽[21].从图 4 可以看出,Chlorophyta 在 DJCN1、HLL2、HLL3、SGL2、SGL3、TSL2、TSL3、GSKLL2 样点中占比最高,进一步分析这些样点的环境因子特征,发现样点对应的 TOC、TN 和 TP 浓度也最高(附表 1),这也证明了 Chlorophyta 可以作为水质评估的生物指标,反映了水体的营养状态和污染程度.

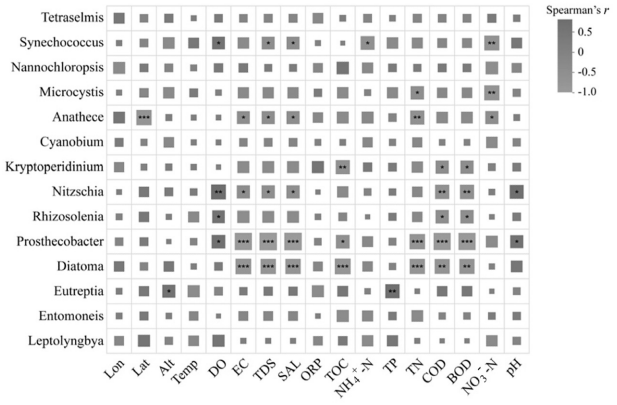


图 9　在门水平上相对丰度前 10 的藻类与环境因子之间的相关关系

Fig.9　The relationship between the relative abundance of top 10algae phyla and environmental factors

BOD、TOC、TN 和 TP 是显著驱动青藏高原不同盐度湖泊藻类群落结构的环境因子,这与之前研究泾河流域多沙河流浮游植物群落结构的影响因子的分析结果一致[21,30-31].主要是藻类大多属于自养型生物,氮和磷等营养元素是藻类生长代谢的必需元素,青藏高原地区湖泊与其他低海拔区域相比较,湖泊表现出较强的寡营养条件,致使 TN 和 TP 是影响该区域湖泊水体藻类的显著因子.RDA 结果揭示 BOD 是湖泊藻类群落最显著的驱动因素之一,与优势藻类存在显著的负相关关系(图 10).这进一步说明了该区域湖泊水体中存在一定的污染,这可能与该区域地表径流携带大量土壤有机质等外源物质在尾闾湖中沉降和富集有关,进而导致了水体中的生物需要消耗大量的氧气来分解有机物,BOD 含量增加(1.4~297mg/L)(表 1),引起藻类群落结构变化.COD 是反映湖泊水体中需要被氧化的还原性物质(有机物和无机物)所消耗的氧当量.本文研究结果揭示了 COD 是湖泊藻类群落结构另外一个显著的驱动因素.分析采样湖泊环境因子特征,发现采样湖

泊的 TOC 浓度介于 0.2~22.1mg/L 之间,这表明该区域湖泊水体中的总有机碳含量较高,这可能与该区域地表径流携带大量土壤有机质等外源物质在尾闾湖中沉降和富集有关,进而导致了水体中较高的 COD 含量(5.3~1160mg/L)(表 1),这为藻类群落提供充足的营养源,促进了藻类的生长.整体上看,青藏高原不同盐度湖泊藻类优势类群的演化与生境中营养盐浓度的变化密不可分,这是因为湖泊水体中营养盐(如 N 和 P 等)的含量与藻类生长(如硅藻等)存在不断放大的正向反馈机制[29-30].

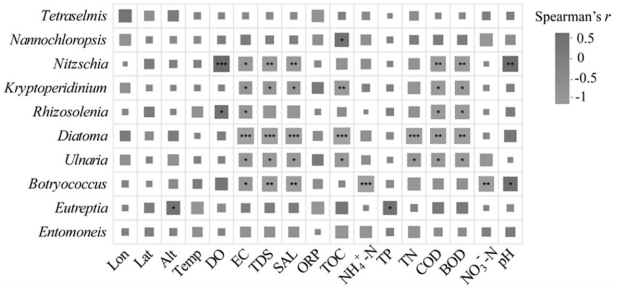


图 10 在属水平上相对丰度前 10 的藻类与环境因子之间的相关关系

Fig.10 The relationship between the relative abundance of top 10 algae genera and environmental factors

表 1 不同样点环境因子表

Table 1 Environmental factors of the different sampling sites

样点名称	Lon	Lat	Alt	Temp	DO	EC	TDS	SAL	pH 值	ORP	TOC	NH_4-N	TP	TN	COD	BOD	NO_3-N
单位	(°)	(°)	(m)	(℃)	(mg/L)	(mS/cm)	(mg/L)	(g/L)		(NTU)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)
DJCN1	98.70	35.29	4156	15.24	7.54	594.67	474.98	0.36	8.59	88.10	5.3	0.24	0.37	0.25	10.5	2.6	0.27
DJCN2	98.68	35.30	4098	19.65	6.87	726.33	525.82	0.40	8.19	89.97	10.7	0.36	0.56	0.75	9.7	2.3	0.26
KLKL1	96.85	37.25	2821	15.82	7.36	1320.50	1040.47	0.81	8.04	171.05	10.6	0.43	0.35	0.65	18.0	4.3	0.24
KLKL2	96.86	37.28	2813	17.18	4.55	1019.67	779.10	0.60	7.43	128.80	9.1	0.39	0.29	0.56	18.8	4.4	0.24
KLKL3	96.90	37.32	2815	20.18	5.70	1038.50	743.41	0.57	7.94	150.30	10.4	0.30	0.41	0.52	24.9	5.9	0.24
HLL1	97.72	38.19	4093	9.72	6.93	15804.67	14507.64	13.43	8.08	123.30	17.1	0.41	0.47	1.41	36.9	8.4	0.31
HLL2	97.64	38.19	4089	12.59	6.22	16728.00	14250.47	13.21	8.10	107.93	11.9	0.25	0.42	0.89	75.4	16.1	0.34
HLL3	97.60	38.20	4088	13.27	6.58	17169.00	14381.15	13.36	8.04	143.20	11.9	0.46	0.49	0.78	48.3	10.3	0.40
SGL1	94.01	38.93	2804	18.12	8.47	2487.33	1861.34	1.49	7.66	138.80	0.2	0.32	1.18	0.62	7.9	2.1	0.26
SGL2	93.90	38.90	2803	19.51	10.58	17638.67	12806.75	11.77	7.97	145.47	31.2	0.15	0.51	2.08	87.8	18.3	0.25
SGL3	93.82	38.89	2800	19.94	9.09	17919.33	12892.82	11.86	8.16	133.00	32.1	0.23	0.32	1.49	39.9	9.5	0.24
TSL1	96.87	37.20	2817	19.80	8.10	21271.50	15350.25	14.34	6.36	123.70	18.4	0.32	0.35	1.08	36.9	8.1	0.23
TSL2	97.02	37.14	2812	16.28	6.57	24041.75	18748.58	17.86	6.60	130.13	26.0	0.40	0.19	1.83	56.0	15.9	0.40
TSL3	97.00	37.17	2817	16.49	6.67	24275.33	18841.95	17.95	6.01	123.40	26.5	0.34	0.45	1.95	79.7	17.5	0.28
XCDL1	95.59	37.46	3171	14.30	4.78	47007.67	38399.34	39.47	6.68	128.77	21.1	0.38	0.88	1.72	1160	297.0	0.26
XCDL2	95.51	37.45	3177	15.32	5.57	48435.33	38624.10	39.77	6.75	136.57	18.1	0.34	0.59	1.47	780	184.0	0.25
XCDL3	95.40	37.55	3172	14.40	7.05	4776.33	3907.49	3.29	6.84	95.73	26.2	0.44	0.35	1.27	12.9	3.1	0.26
GSKLL1	90.60	38.18	2865	12.19	7.55	1036.67	892.28	177.45	7.77	162.73	4.9	0.40	0.24	1.48	5.3	1.4	1.19
GSKLL2	90.91	38.12	2853	18.09	2.44	175058.67	131084.72	176.35	6.49	234.47	27.0	4.76	1.50	6.01	137.0	31.3	1.17
GHL2	97.53	37.10	2845	22.69	5.70	92359.67	62800.12	69.78	7.52	152.23	20.6	0.84	0.36	3.24	144.0	33.7	0.34
GHL3	97.52	37.14	2843	22.32	5.65	91615.33	62765.51	69.73	7.56	133.03	20.1	0.92	0.27	3.89	158.0	39.1	0.34
(K−W)*P*	/	/	/	0.626	0.226	**0.006**	**0.004**	**0.004**	**0.002**	0.104	0.068	0.051	0.068	**0.003**	0.116	0.120	0.034

分析不同盐度湖泊藻类群落构建过程发现,随着湖泊盐度的增加,确定性过程(同质选择和异质选择之和)在塑造藻类群落结构的过程中贡献率逐渐减少,随机性过程的贡献率逐渐增加(图 8),这与之前研究生境盐度增加对城市水库水体浮游微真核生物群落构建的确定性过程贡献率增加的结果不一致[15].这可能指示了随着盐度的不断增加, 在细胞外渗透压增大的过程中,无法调控生境盐度变化的藻类对其生长、繁殖和代谢造成损害,藻类发生了无明显差异的随机性死亡.

4 结论

4.1 盐度对青藏高原湖泊水体藻类的丰度的变化具有显著的驱动作用.

4.2 青藏高原不同盐度湖泊水体藻类的优势藻为 Bacillariophyta,占比为 27.78%,主要由 uncultured_*organism*、*Tetraselmis_cordiformis*、*Nannochloropsis_oculata*、*Rhizosolenia*_sp.等种类组成.BOD 是青藏高

原湖泊藻类群落结构变化的最显著的驱动因子.

4.3　淡水湖水体藻类群落构建的主导过程是确定性的异质选择过程,占比 48%,随机性过程是咸水湖和盐湖水体藻类的主导构建过程.

参考文献：

[1] 李星澄,刘光宇,刘　峰,等.洱海藻类时空变化及生长条件分析 [J]. 现代农业研究, 2024,30(11):1-7.
Li X C, Liu G Y, Liu F, et al. Analysis of spatio-temporal variation and growth conditions of algae in Erhai Lake [J]. Modern Agriculture Research, 2024,30(11):1-7.

[2] 葛　优,周彦锋,王晨赫,等.阳澄西湖浮游藻类功能群演替特征及其与环境因子的关系 [J]. 中国环境科学, 2019,39(7):3027-3039.
Ge Y, Zhou Y F, Wang C H, et al. Succession patterns of phytoplankton functional groups in western area of Yangcheng Lake and their relationship with environmental factors [J]. China Environmental Science, 2019,39(7):3027-3039.

[3] 谢宇煊,汪　隽,唐雨青,等.湖库水体藻类浓度预测模型的原理和应用 [J]. 化学进展, 2024,36(9):1412-1424.
Xie Y X, Wang J, Tang Y Q, et al. Principle and application of algae concentration prediction models in lakes and reservoirs [J]. Progress in Chemistry, 2024,36(9):1412-1424.

[4] 尚坤钰,韩　毓,高　欣,等.金沙江上游主要支流着生藻类群落的空间格局及其影响因子 [J]. 湖泊科学, 2024,36(5):1392-1406.
Shang K Y, Han Y, Gao X, et al. Spatial pattern of periphytic algae communities in major tributaries of the upper Jinsha River and the environmental drivers [J]. Journal of Lake Sciences, 2024,36(5): 1392-1406.

[5] 王　颖.营养与盐度交互作用对不同水深云南高原湖泊浮游藻类的影响 [D]. 云南:云南大学, 2023.
Wang Y. Interactive effects of nutrients and salinity on phytoplankton in Yunnan Plateau lakes of contrasting water depth [D]. Yunnan: Yunnan University, 2023.

[6] 顾晓丽,乔启成,余永昌,等.人工湖早期浮游藻类群落特征及其影响因子研究 [J]. 环境监控与预警, 2024,16(5):115-123,130.
Gu X L, Qiao Q C, Yu Y C, et al. Study on characteristics of phytoplankton community and its influencing factors in the early stage of an artificial lake [J]. Environmental Monitoring and Forewarning, 2024,16(5):115-123,130.

[7] 孙　兴,蒋小明,宋高飞,等.青海湖浮游植物群落时空格局及其环境驱动因子 [J]. 湖泊科学, 2023,35(2):540-552.
Sun X, Jiang X M, Song G F, et al. Spatio-temporal patterns of phytoplankton communities and their driving environmental factors in Lake Qinghai [J]. Journal of Lake Sciences, 2023,35(2):540-552.

[8] 刘汉燕.湖泊水体藻类种群结构演替特征及放线菌的溶藻脱氮特性研究 [D]. 西安:西安建筑科技大学, 2023.
Liu H Y. The succession of algal community structure in lakes and characteristics of algicidal and denitrification of actinomycetes [J]. Xi'an: Xi'an University of Architecture and Technology, 2023.

[9] 杨娅婷.冰封/非冰封期不同类型湖泊菌藻群落特征及差异性研究 [D]. 包头:内蒙古科技大学, 2023.
Yang Y T. Characteristics and differences of bacterial and algal communities in different lakes during freezing and non freezing period [D]. Baotou: Inner Mongolia University of Science and Technology, 2023.

[10] 蔡玉静,张晓森,张靖悦,等.山西北部宁武高山湖泊群不同类型湖泊的硅藻群落多样性分析 [J]. 环境科学研究, 2024,37(10):2181-2191.
Cai Y J, Zhang X S, Zhang J Y, et al. Analysis on the diversity of diatom communities in the different types of Ningwu Alpine Lakes, Northern Shanxi Province [J]. Research of Environmental Sciences, 2024,37(10):2181-2191.

[11] Xing R, Gao Q B, Zhang F Q. Large-scale distribution of bacterial communities in the Qaidam Basin of the Qinghai–Tibet Plateau [J]. Microbiology Open, 2019,8:909.

[12] Yang J, Jiang H C, Dong H L, et al. A comprehensive census of lake microbial diversity on a global scale [J]. Science China Life Sciences, 2019,62(10):1320-1331.

[13] Yang J, Ma L A, Jiang H C, et al. Salinity shapes microbial diversity and community structure in surface sediments of the Qinghai-Tibetan Lakes [J]. Scientific Reports, 2016,6(1):25078.

[14] 黄建蓉.盐度对青藏高原湖泊微生物群落结构与功能稳定性的影响 [D]. 武汉:中国地质大学, 2021.
Huang J Y. The influence of salinity on the microbial community structure and functional stability in Qinghai-Tibetan lakes [D]. Wuhan: China University of Geosciences, 2021.

[15] Mo Y Y, Peng F, Gao X F, et al. Low shifts in salinity determined assembly processes and network stability of microeukaryotic plankton communities in a subtropical urban reservoir [J]. Microbiome. 2021, 9(1):128.

[16] Wu Q L, Zwart G, Schauer M, et al. Bacterioplankton community composition along a salinity gradient of sixteen high-mountain lakes located on the Tibetan Plateau, China [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2006,72(8):5478-5485.

[17] 赵卓丽,黄建蓉,韩积斌,等.青藏高原尕斯库勒盐湖区邻近水体对湖泊微生物群落的贡献 [J]. 微生物学报, 2023,63(6):2094-2108.
Zhao Z L, Huang J R, Han J B, et al. Contributions of adjacent water bodies to the microbial communities in the Gas Hure Salt Lake of the Qaidam Basin [J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023,63(6):2094-2108.

[18] Xiong J B, Liu Y Q, Lin X G, et al. Geographic distance and pH drive bacterial distribution in alkaline lake sediments across Tibetan Plateau [J]. Environmental Microbiology, 2012,14(9):2457-2466.

[19] Liu K S, Hou J Z, Liu Y Q, et al. Biogeography of the free-living and particle-attached bacteria in Tibetan lakes [J]. FEMS Microbiology Ecology, 2019,95(7):fiz088.

[20] Wang D D, Huang Y F, Zhang S, et al. Differences in bacterial diversity, composition, and community networks in lake water across three distinct regions on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Frontiers in Environmental Science, 2022,10:1033160.

[21] 赵晓惠.青藏高原河流藻类群落结构及其驱动机制 [D]. 西安:西安理工大学, 2024.
Zhao X H. Algal community structure and driving mechanisms in rivers on the Qinghai-Tibet Plateau [D]. Xi'an: Xi'an University of Technology, 2024.

[22] Gad M, Hou L Y, Li J W, et al. Distinct mechanisms underlying the assembly of microeukaryotic generalists and specialists in an anthropogenically impacted river [J]. Science of The Total Environment, 2020,748:141434.

[23] Wang D D, Huang Y F, Jia H C, et al. Bacterial and microeukaryotic community compositions and their assembly processes in lakes on the eastern Qinghai-Tibet Plateau [J]. Microorganisms, 2024,12(1):32.

[24] 王丹丹,黄跃飞,杨海娇.青藏高原湖泊沉积物与水体细菌群落共发生网络和群落构建过程差异解析 [J]. 湖泊科学, 2023,35(3):959-971.
Wang D D, Hang Y F, Yang H J. Differences of bacterial community co-occurrence network and assembly processes between sediment and water in lakes on the Qinghai Tibet Plateau [J]. Journal of Lake Sciences, 2023,35(3):959-971.

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

[26] Stegen J C, Lin X J, Konopka A E, et al. Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities [J]. The ISME Journal, 2012,6(9):1653-1664.

[27] 贾海超,王丹丹,黄跃飞,等.青藏高原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.
Jia H C, Wang D D, Huang Y F, et al. Differences of microbial community structures and co-occurrence networks in rivers and lakes in the Qaidam Basin [J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024,64(12):4918-4935.

[28] 辛 苑,卢铁东,申佩弘,等.强降雨对沙河水库的水质及其藻类群落结构的影响 [J]. 环境科学学报, 2022,42(3):6-19.
Xin Y, Lu T D, Shen P H, et al. Effects of heavy rainfall on water quality and algal community structure in Shahe Reservoir [J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2022,42(3):6-19.

[29] 于坤隆,李 敏,赵 宇,等.溶解有机氮组分对莱州湾硅藻-甲藻演变的影响及其动力学研究 [J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2024,54(8):83-97.
Yu K L, Li M, Zhao Y, et al. Effects of dissolved organic nitrogen components on evolution of diatom-dinoflagellates in Laizhou Bay and related dynamics [J]. Periodical of Ocean University of China, 2024,54(8):83-97.

[30] Jiang T T, Sun S N, Chen Y N, et al. Microbial diversity characteristics and the influence of environmental factors in a large drinking-water source [J]. Science of The Total Environment, 2021, 769:144698.

作者简介： 王丹丹(1991-),女,陕西咸阳人,讲师,博士,主要从事水生态和水环境微生物研究.发表论文 10 篇.2023990002@qhu.edu.cn.