

研究报告

西藏扎布耶盐碱湖真核浮游生物的群落结构与多样性分析

陶宇杰¹, 乔丽娟¹, 郭敏¹, 薛彬娟¹, 逯心玥¹, 王嵘¹, 韩睿^{*2}, 朱德锐¹

1 青海大学医学院基础医学研究中心, 青海 西宁 810016

2 青海大学农林科学院, 青海 西宁 810016

陶宇杰, 乔丽娟, 郭敏, 薛彬娟, 逯心玥, 王嵘, 韩睿, 朱德锐. 西藏扎布耶盐碱湖真核浮游生物的群落结构与多样性分析[J]. 微生物学通报, 2024, 51(6): 1970-1982.

TAO Yujie, QIAO Lijuan, GUO Min, XUE Binjuan, LU Xinyue, WANG Rong, HAN Rui, ZHU Derui. Community structure and diversity of eukaryotic plankton in the Zabuye saline-alkali Lake, Xizang[J]. Microbiology China, 2024, 51(6): 1970-1982.

摘要:【背景】西藏扎布耶盐碱湖(Zabuye saline-alkali Lake, ZL)是以水体富含高浓度 CO_3^{2-} 、 HCO_3^- 和 Na^+ 为显著特性的盐碱湖, 涉及真核浮游生物多样性的相关研究尚未深入。【目的】系统探究扎布耶盐碱湖真核浮游生物的多样性, 明确真核浮游生物的群落结构组成和真菌的营养方式。【方法】采用 18S rRNA 基因序列(V5–V7 区)高通量测序分析扎布耶盐碱湖真核浮游生物的群落结构组成和物种多样性; 基于盐碱湖水化学特征和 Spearman 相关系数分析属类群与环境因子的相关性, 并使用 FUNGuild 数据库预测真菌的营养方式。【结果】Illumina 测序获得真核浮游生物共计两界(原生动物界和真菌界) 12 门 20 纲 25 属。优势真核浮游生物门类群依次是 *Aphelidea* (0.12%–51.84%)、*Nucleariidae-Fonticula* 超类群(0%–91.70%)、子囊菌门(*Ascomycota*, 1.38%–9.04%)和担子菌门(*Basidiomycota*, 0.20%–10.16%)。常见属(相对丰度 $\geq 1\%$)主要有 *Nuclearia* (0%–91.70%)、镰孢菌属(*Fusarium*, 1.38%–4.32%)、*Paraphelidium* (0%–4.57%)和纤毛虫属(*Homalogastra*, 0%–4.39%)。纤毛虫属、*Protosporangium* 和 *Nuclearia* 与 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 等离子浓度及总盐度呈极显著正相关, 与温度(T)、总磷(TP)、总有机碳(TOC)和 pH 呈极显著负相关。各样本中浮游真菌的功能大多数未知, 并且均存在腐生营养型真菌(saprotroph, 1.38%–5.24%)。【结论】扎布耶盐碱湖真核浮游生物群落结构与其他地区盐碱湖相似, 即优势门是子囊菌门和担子菌门, 但是存在 *Aphelidea* 和 *Nucleariidae-Fonticula* 超类群等特殊的优势门类群; 群落结构与扎布耶盐碱湖的离子特征参数密切相关; 浮游真菌的主要营养类型是腐生营养型。

关键词: 扎布耶盐碱湖; 真核浮游生物; 群落结构; 生物多样性; 高通量测序

资助项目: 国家自然科学基金(32260019); 青海省基础应用研究计划(2022ZJ771)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32260019), and the Basic and Applied Research Program of Qinghai Province (2022ZJ771).

*Corresponding author. E-mail: hanrui11473@163.com

Received: 2023-09-01; Accepted: 2023-10-23; Published online: 2023-12-08

Community structure and diversity of eukaryotic plankton in the Zabuye saline-alkali Lake, Xizang

TAO Yujie¹, QIAO Lijuan¹, GUO Min¹, XUE Binjuan¹, LU Xinyue¹, WANG Rong¹, HAN Rui^{*2}, ZHU Derui¹

1 Research Center of Basic Medical Sciences, Medical College, Qinghai University, Xining 810016, Qinghai, China

2 Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016, Qinghai, China

Abstract: [Background] Zabuye Lake (ZL) is a saline-alkali lake in Xizang, with high concentrations of CO_3^{2-} , HCO_3^- , and Na^+ . There are few studies involving eukaryotic plankton diversity in this lake. [Objective] To clarify the diversity and composition of eukaryotic plankton and the trophic mode of fungi in ZL. [Methods] High-throughput sequencing of the V5–V7 region of the 18S rRNA gene was employed to analyze the community structure and species diversity of eukaryotic plankton in ZL. Spearman correlation coefficients were calculated to measure the correlations of genera with the chemical characteristics of lake water. FUNGuild was used to predict the trophic mode of fungi. [Results] Illumina sequencing yielded 25 genera of eukaryotic plankton belonging to 20 classes, 12 phyla, and 2 kingdoms. The dominant phyla were *Aphelidea* (0.12%–51.84%), *Nucleariidae-Fonticula* (0%–91.70%), *Ascomycota* (1.38%–9.04%), and *Basidiomycota* (0.20%–10.16%). The common genera included *Nuclearia* (0%–91.70%), *Fusarium* (1.38%–4.32%), *Paraphelidium* (0%–4.57%) and *Homalogastra* (0%–4.39%). *Homalogastra*, *Protosporangium* and *Nuclearia* showed significantly positive correlations with Na^+ , K^+ , and Ca^{2+} concentrations and total salinity, and they had significantly negative correlations with temperature, total phosphorus, total organic carbon, and pH. The functions of planktonic fungi in each sample site were mostly unknown and saprotrophic fungi (1.38%–5.24%) were present in all the sample sites. [Conclusion] The community structure of eukaryotic plankton in ZL was similar to that in other saline-alkali lakes. The dominant phyla were *Ascomycetes* and *Basidiomycota*, with the presence of *Aphelidea* and *Nucleariidae-Fonticula*. The community structure was closely related to the salt concentrations of ZL. Most of the planktonic fungi in this lake were saprotrophs.

Keywords: Zabuye saline-alkali Lake; eukaryotic plankton; community structure; biodiversity; high-throughput sequencing

浮游生物(plankton)是一类栖息水生境且缺乏有效移动能力的微小生物, 主要分为浮游原核生物(病毒、细菌等)和浮游真核生物(真菌、浮游植物和浮游动物等)。浮游植物以浮游藻类为主, 包括硅藻门、蓝藻门和绿藻门等; 而浮游动物多是异养型生物, 包括原生动物、枝角

类和桡足类等^[1]。目前, 浮游生物多样性的研究主要涉及丰富度、密度、生物量和时空变化规律, 主要研究方法有显微镜计数法、宏基因组文库法和高通量测序等技术^[2]。浮游生物的多样性与生态环境之间的平衡密切相关。例如, 刘鹏等^[3]利用显微计数法分析城市小微湿地的

生态环境,发现优势类群是绿藻门和轮虫类。张莉等^[4]利用 Illumina 高通量测序技术分析不同海域(北黄海、冷水团和东海北部)与真核浮游生物多样性的相关性,发现优势真核浮游生物分别为曲霉属(*Aspergillus*)、酵母菌属(*Saccharomyces*)和胶膜菌属(*Tulasnella*)。Suikkanen 等^[5]利用显微计数法分析波罗夏季的海浮游真核生物,发现真核优势物种是枝角类和桡足类生物,如 *Eubosmina*、*Evadne* 和 *Podon* 等。真核浮游生物的群落结构组成可反映生态系统的健康状况、生态环境承载力与水体营养状况^[6],具有维持水生境能量流动和物质循环的作用。

盐碱湖(saline-alkali lake)属于碳酸型盐湖或苏打湖(soda lake),水质偏碱,富含高浓度 CO_3^{2-} 和 HCO_3^- 。湖泊类型分为高碳酸盐型(盐度大于 290 g/L)、中碳酸盐型(盐度 80–290 g/L)和弱碳酸盐型(盐度 1–80 g/L)这三类^[7]。扎布耶盐碱湖位于西藏日喀则地区,水体富集扎布耶石(主要成分 Li_2CO_3)、氯碳钠镁石 $[\text{Na}_3\text{Mg}(\text{CO}_3)_2\text{Cl}]$ 和天然碱(NaHCO_3)等碳酸盐(总盐度 243–396 g/L, pH 9.0–9.5)^[8],属于典型的高碳酸盐湖泊。先前的真核浮游生物多样性研究多集中于海洋、湿地或淡水湖泊等生境,但涉及极端盐碱湖的相关研究较为匮乏。Zheng^[8]最早曾从扎布耶盐碱湖中发现大量的盐卤虫(*Artemia salina*),但因技术手段的限制,未涉及真核浮游生物多样性的深入探讨。因此,本研究以扎布耶盐碱湖为研究对象,利用高通量测序技术分析真核浮游生物多样性,并解析水化学特征因素的影响与浮游真菌的营养作用方式,以期为盐碱湖真核浮游生物资源的挖掘与利用提供科学的参考依据。

1 材料与方 法

1.1 主要试剂和仪器

Power Soil DNA Isolation Kit, MoBio 公司;

Taq DNA 聚合酶, Thermo Scientific 公司;引物由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。PCR 仪, Bio-Rad 公司; MiSeq PE300 测序平台, Illumina 公司; QuantiFluorTM-ST 蓝色荧光定量系统, Promega 公司; pH 计, 上海雷磁公司; 总有机碳/氮分析仪, Jena 公司。

1.2 样品采集与理化性质测定

2019 年 7 月中旬采集 3 个扎布耶盐碱湖(83°57'–84°15'E, 31°27'–31°34'N)的水泥混合物样本, ZL1 (83°98'E, 31°33'N)、ZL2 (83°95'E, 31°30'N)和 ZL3 (84°01'E, 31°27'N), 各样本间距 >100 m, 海拔 4 379 m, 采样深度为 10–25 cm, 温度约 19.3 °C。使用 4 °C 车载冰箱将样本载回实验室备用。采样时记录样本 pH 值和温度(T); 采用干燥重量法测定总盐度(total salinity, TS)^[9]; 使用总有机碳/氮分析仪测定总有机碳(total organic carbon, TOC)和总氮(total nitrogen, TN)含量; 采用钼酸铵分光光度法测定总磷(total phosphorus, TP)浓度^[9]; 参考文献[9]的离子色谱分析方法测定样品的离子特征参数(Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 CO_3^{2-} 和 HCO_3^-), 由上海微谱化工公司完成^[9]。

1.3 样本 DNA 提取与 18S rRNA 基因序列片段扩增

采用 0.22 μm 聚醚砜醋酸纤维膜真空抽滤样品, 无菌剪碎滤膜, 使用 Power Soil DNA Isolation Kit 提取总 DNA。使用真核生物 18S rRNA 基因序列引物 SSU0817F (5'-TTAGCATG GAATAATRR AATAGGA-3')和 1196R (5'-TCTG GACCTGGT GAGTTTCC-3')扩增 V5–V7 区的目的基因。PCR 反应体系(50 μL): 2 \times PCR Mix 25 μL , DNA 模板(10–20 ng/ μL) 1 μL , 上、下游引物(10 $\mu\text{mol/L}$)各 2 μL , ddH₂O 20 μL 。PCR 反应条件: 94 °C 5 min; 94 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 1 min, 35 个循环; 72 °C 7 min。PCR 产

物采用 QuantiFluor™-ST 蓝色荧光定量系统进行检测定量, 合格产物的高通量测序由上海美吉公司完成。高通量测序获得的真核浮游生物的 18S rRNA 基因序列均以 sequence read archive (SRA) 数据集形式提交 NCBI 数据库 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), 登录号为 SAMN35682128-SAMN35682130。

1.4 生物信息学分析

利用 FLASH v.1.2.11 和 QIIME v.1.9.1 软件去除 barcode 和引物序列, 获得有效序列数据。采用 USEARCH v.11 软件在 97% 相似性水平上进行 OTU 聚类; 利用 Mothur v.1.30.2 软件统计 α 多样性指数并绘制稀释曲线; 基于 Spearman 相关系数分析属类群与环境因子的相关性; 使用 R 语言 vegan v.4.2.2 工具包绘制 Venn 图、群落柱形图和环境因子相关性 heatmap 图; 利用 MEGA 11 软件绘制系统发育树(neighbor-joining 法, bootstrap 为 1 000); 采用 FUNGuild (<http://www.funguild.org/>) 进行营养类型预测^[10]。

2 结果与分析

2.1 扎布耶水化学特征

扎布耶盐碱湖是典型的超盐盐碱湖。三个水泥混合物样本的水化学分析显示: T 为 19.3–23.2 °C, pH 9.55–9.87, TS 为 157.45–357.23 g/L, TOC 为 7.11–9.14 mg/L, TN 为 83.25–103.25 mg/L, TP 为 53.91–70.25 mg/L。离子色谱检测分析显示: Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、Cl⁻、SO₄²⁻、CO₃²⁻ 和 HCO₃⁻ 浓度分别为 6.17–12.69、1.26–2.32、0.17–0.28、0.30–0.46、98.99–141.94、1.69–3.22、13.45–23.98 和 14.99–20.61 g/L。

2.2 真核浮游生物 α 多样性分析

三个样品的 PCR 产物经高通量测序共计获得 209 766 条原始序列, 平均长度为 382 bp。测

序稀释性曲线分析显示: 各样本 Sobs 数目随测序数量的增加而趋于平缓, 说明测序深度足以反映样本群落的实际分布情况。微生物群落 α 多样性分析显示(表 1): 各样本的文库覆盖度 99.99%–100.00%, 表明所得的真核浮游生物群落信息能够代表真实环境中的物种多样性。物种丰富度 Sobs、Chao1 和 ACE 指数分别是 14.00–21.00、14.00–22.00 和 15.80–22.83, 物种多样性 Shannon 和 Simpson 指数分别是 0.41–1.72 和 0.25–0.84。Venn 图分析显示(图 1): 3 个样本的真核浮游生物共计获得 33 个 OTU, 其中包括共有 OTU 为 5 个, ZL1、ZL2 和 ZL3 特有 OTU 分别为 5、8 和 3 个, 说明不同采样本间存在物种的共性分布, 又具有个性差异分布的特点。

2.3 真核浮游生物的群落结构组成分析

利用 ribosomal database project (RDP) 和 Silva 数据库进行 OTU 注释和比对, 分别在门(phylum)、纲(class)和属(genus)分类水平上进行群落组成分析, 并绘制相对丰度柱状图(图 2, 相对丰度 $\geq 1\%$)。Bray-Curtis 聚类分析显示: 样本 ZL1 与 ZL2 聚类为一支, 表明样本 ZL1 与 ZL2 的群落结构具有相似性; 样本 ZL3 单独聚

表 1 扎布耶盐碱湖真核浮游生物 α 多样性统计
Table 1 Alpha diversity statistics of eukaryotic plankton in Zabuye saline-alkali Lake

样本 Sample	ZL1	ZL2	ZL3
有效序列数 Sequence reads	68 329	70 120	70 727
覆盖率 Coverage (%)	100.00	99.99	99.99
丰富度指数 Richness index			
Sobs	20.00	21.00	14.00
Chao1	20.00	22.00	14.00
ACE	20.00	22.83	15.80
多样性指数 Diversity index			
Shannon	1.72	1.67	0.41
Simpson	0.30	0.25	0.84

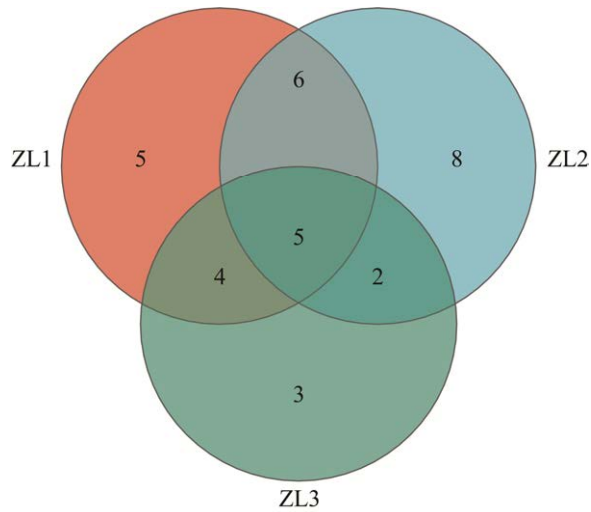


图 1 各样本真核浮游生物的 OTU Venn 图

Figure 1 Venn diagrams of eukaryotic plankton OTUs of sampling sites.

类为一支，存在一定的差异性。3 个样本中的真核浮游生物明确分类学地位共计有两界(原生动动物界和真菌界) 12 门 20 纲 25 属。优势门类群(图 2A)依次是 *Aphelidea* (0.12%–51.84%)、*Nucleariidae-Fonticula* 超类群(0%–91.70%)、子囊菌门(*Ascomycota*, 1.38%–9.04%)和担子菌门(*Basidiomycota*, 0.20%–10.16%)，此外，水样中还存在着未明确分类的门类群(*unclassified*, 6.46%–52.18%)。优势纲类群(图 2B)以未分类的真核浮游生物为主，常见如 *Aphelidea* (0.12%–51.84%)、*Nucleariidae-Fonticula* 超类群(0.02%–91.70%)和未分类的真菌纲 (0.04%–28.48%)；其次是领鞭纲(*Choanoflagellida*, 1.49%–19.15%)和子囊菌纲(*Sordariomycetes*, 1.38%–6.45%)。此外，马拉色菌纲(*Malasseziomycetes*, 5.97%)和伞菌纲(*Agaricomycetes*, 4.19%)是样本 ZL1 特有的纲类群，*Intramacronucleata* (0.92%–4.50%)是样本 ZL1 和 ZL3 特有的纲类群，散囊菌纲(*Eurotiomycetes*, 1.61%)是样本 ZL2 特有的纲类群。在属分类水平上(图 2C)，3 个样本中共有

明确分类学地位的优势属(相对丰度 $\geq 1\%$)是镰孢菌属(*Fusarium*, 1.38%–4.32%)，并且均存在大量未分类的属(*unclassified*, 1.98%–86.01%)，其中，样本 ZL1 和 ZL2 群落组成相似，共有属主要有 *Paraphelidium* (0.43%–4.57%)和分别隶属 *Aphelidea* 与 *Choanoflagellida* 的未分类属(38.15%–51.04%，2.30%–19.15%)。此外，不同样本均存在特有属，ZL1 特有属是马拉色菌属(*Malassezia*, 5.97%)；样本 ZL2 特有属是子囊菌纲(*Sordariomycetes*)和曲霉科(*Aspergillaceae*)未分类属(1.12%和 1.16%)；样本 ZL3 特有属是纤毛虫属(*Homalogastra*) (4.39%)和 *Nuclearia* (91.70%)。

2.4 真核浮游生物的优势属与环境因子相关性分析

甄选优势属物种，结合环境因子(如 T、pH、TS、TOC 和 TP 和离子特征参数)进行 Spearman 相关性分析(图 3)。Heatmap 分析显示真核生物界、*Aphelidea* 和壶菌门(*Chytridiomycota*)未分类优势属的相对丰度均与 Na^+ 、 K^+ 和 Ca^{2+} 和 TS 呈极显著负相关，与 T、TP、TOC 和 pH 呈极显著正相关；纤毛虫属、*Protosporangium* 和 *Nuclearia* 与 Na^+ 、 K^+ 和 Ca^{2+} 等离子浓度以及 TS 呈极显著正相关，与 T、TP、TOC 和 pH 呈极显著负相关。此外，部分优势属的相对丰度与 TN 呈极显著负相关，如 *Acanthamoeba*、*Paraphelidium*、镰孢菌属和少数隶属于变形虫门(*Amoebozoa*)、SAR 超类群、领鞭纲(*Choanoflagellida*)、格孢腔菌目(*Pleosporales*)和曲霉科(*Aspergillaceae*)的未分类属。

2.5 真核浮游生物系统发育树分析

基于 18S rRNA 基因 V5–V7 区高通量测序序列，采用 neighbor-joining 法构建真核浮游生物的系统发育树(图 4)。25 个属类群主要隶属于 7 个明确分类学地位的真核门层次进化分支，即

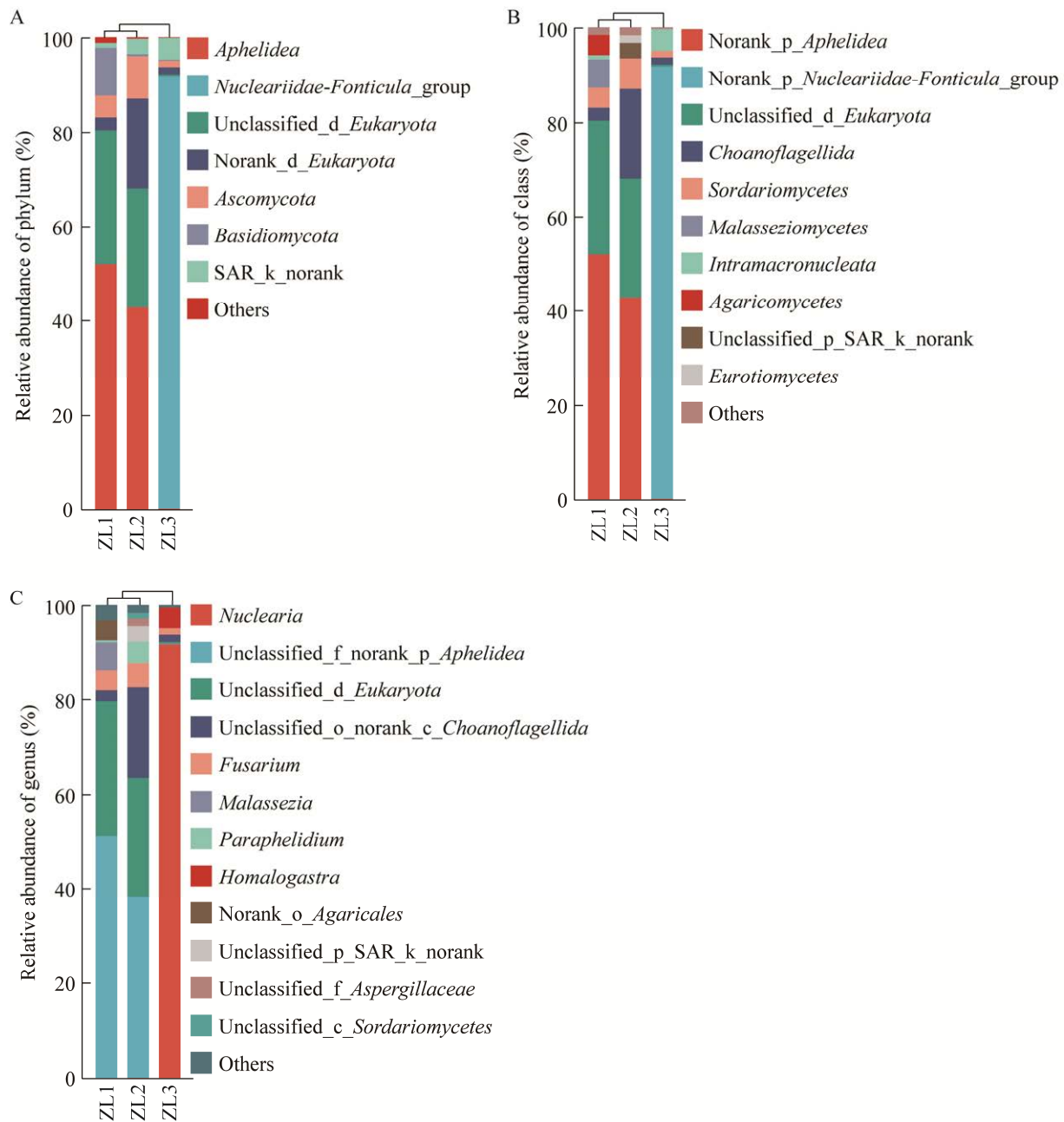


图 2 真核浮游生物门(A)、纲(B)和属(C)分类层次的群落结构组成分析(相对丰度 $\geq 1\%$)

Figure 2 Relative abundance analysis of phylum (A), class (B) and genus (C) of eukaryotic plankton (relative abundance $\geq 1\%$).

子囊菌门、担子菌门、壶菌门、*Nucleariidae-Fonticula* 超类群、*Aphelidea*、*Centrohelida* 和 *Protosporangiida*。子囊菌门(4 个属)的相对丰度最高，其中仅有镰孢菌属进化分支具有明确的

分类学地位；其次是担子菌门(3 个属)，如马拉色菌属、*Apiotrichum* 和伞菌目的未分类属聚类为同一进化支；其他门类均仅有 1-2 个进化分支。真核门类群聚类为 3 个进化分支，相对丰

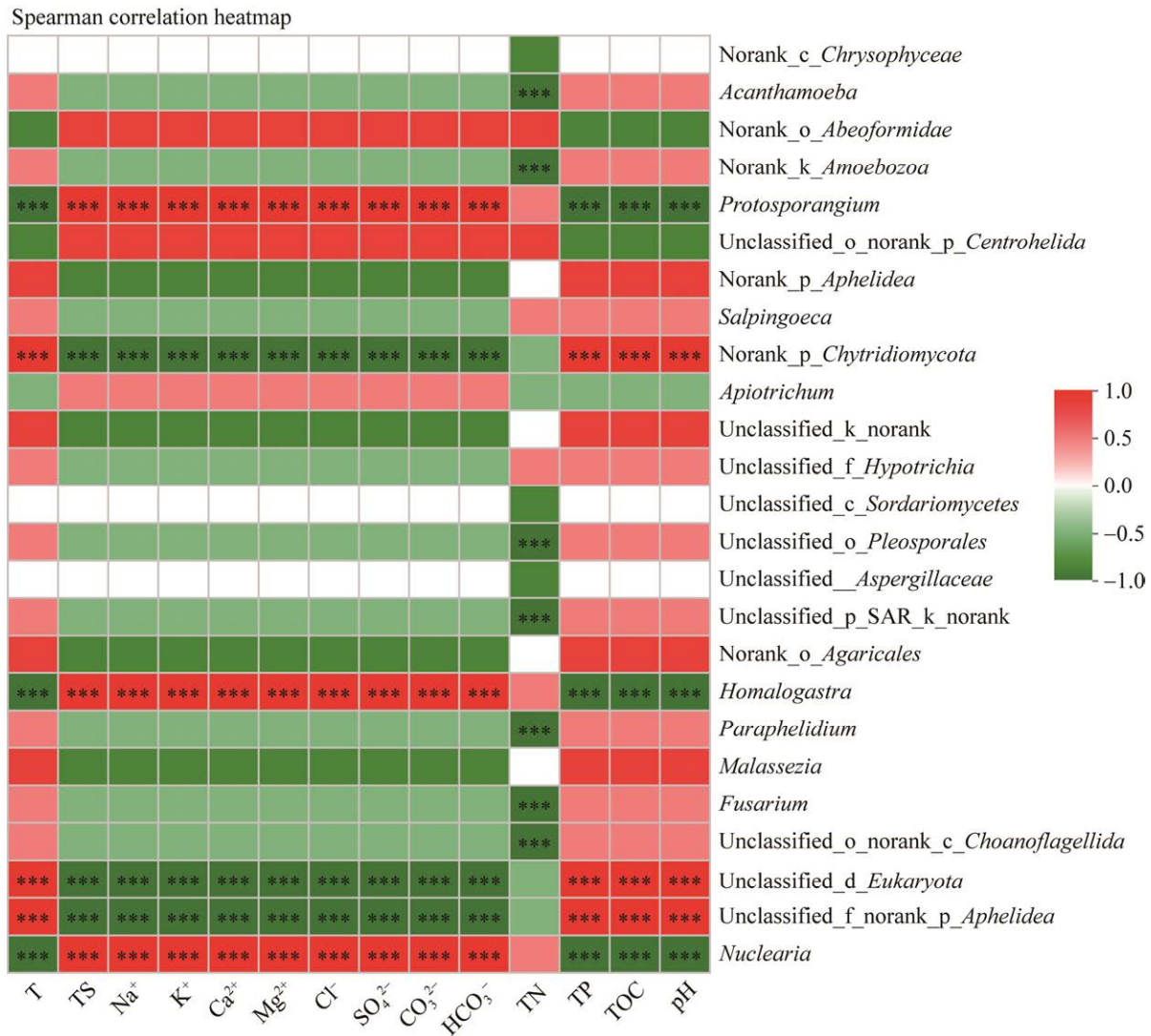


图3 优势属丰度与水化学特征的相关性热图

Figure 3 Heatmap of correlation between abundance of dominant genera and water chemistry characteristics of water. ***: $P < 0.001$.

度最高的两个门类群(子囊菌门和担子菌门)均属于真菌界, 聚类为同一进化分支; 其他门类群如 *Aphelidea*、SAR 超类群和未明确分类学地位的门分别聚类为两个未明确分类学地位的进化分支。整体而言, 真核浮游生物群落并未表现出明显的趋同进化趋势。

2.6 真核浮游生物 FUNGuild 营养类型预测分析

使用 FUNGuild 数据库进行真核浮游生物

的营养类型预测, 并绘制柱状图(图 5, 相对丰度 $\geq 1\%$)。结果分析显示: 扎布耶盐碱湖大多数真菌类群的营养类型, 尚属未知类型(unknown, 89.71%–98.41%); 其次, 各样本中已知的病理营养型(pathotroph)和腐生营养型(saprotroph)真菌均有存在, 且多以腐生营养亚型与其他营养亚型组合的真菌类群出现。例如, 各样本中均存在植物病原菌-木材腐生菌(plant pathogen-wood saprotroph)的营养组合型类群, 分别占比

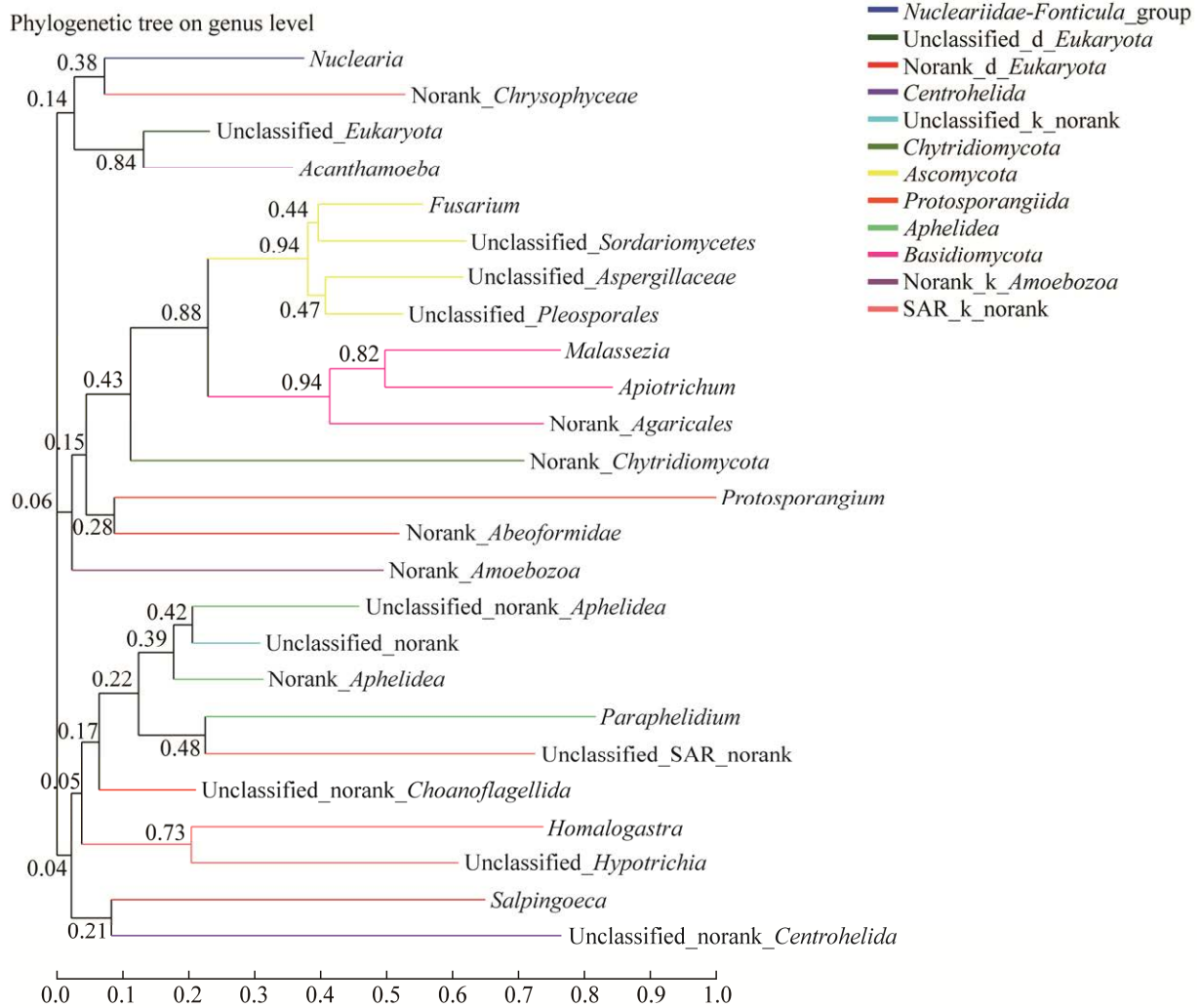


图 4 基于 18S rRNA 基因序列构建优势属系统发育树 分支数字是两个物种间进化距离，图内最下方刻度尺是进化距离，测序 SRA 序列登录号为 SAMN35682128–SAMN35682130

Figure 4 Phylogenetic tree of dominant genera based on 18S rRNA gene sequence. Branching numbers are evolutionary distances between two species, and the bottom scale in the figure is the evolutionary distance. SRA sequence accession numbers: SAMN35682128–SAMN35682130.

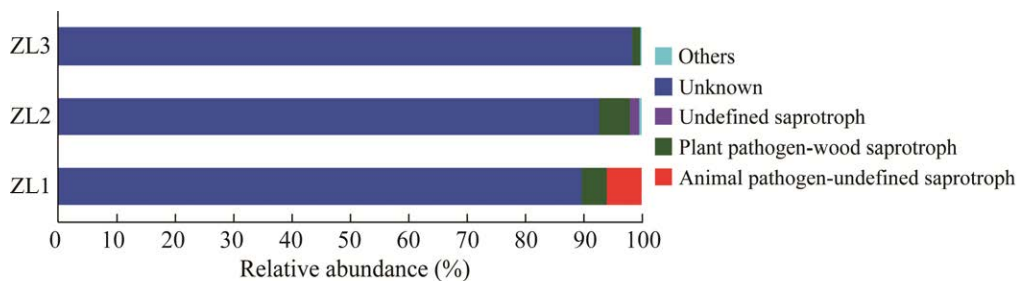


图 5 浮游真菌群落的营养类型

Figure 5 Trophic types of planktonic fungal communities.

4.32%、5.24%和 1.38%。此外,动物病原菌-未定义腐生菌(animal pathogen-undefined saprotroph)营养组合型类群仅存在于 ZL1 (5.97%)中;土壤腐生菌(soil saprotroph)营养型类群仅存在于 ZL2 和 ZL3 样本(0.40%, 0.20%)中;ZL2 样本中还存在未明确功能的腐生真菌类群(undefined saprotroph, 1.61%)。

3 讨论

3.1 扎布耶盐碱湖真核浮游生物的群落结构组成与多样性

青藏高原盐碱湖大多位于具有气温低、降水少和水蒸发量高等特征的干旱或半干旱地区,湖水 pH 呈碱性,含有高浓度碳酸盐^[11]。通常,能耐受极端盐碱环境的真核生物远少于原核生物,盐碱生境真核浮游生物的研究报道远少于细菌和古菌。世界范围内,盐碱湖真核浮游生物的群落结构组成与多样性具有相似性,均以真菌界子囊菌门和担子菌门为主,但因各个盐碱湖水化学特征存在一定的差异性,致使群落结构和优势类群相对丰度有所不同。Mwirichia^[12]分析肯尼亚 4 个盐碱湖(盐度 38.1 g/L, pH 7.6–10.3)的浮游真菌的群落结构(Shannon 指数 0.30–4.00),发现真菌 107 个属分别隶属于子囊菌门(丰度最高)、担子菌门和分枝杆菌门。薛翌等^[13]分析色林错盐碱湖(盐度 2.19–7.08 g/L, pH 9.3–9.6)的真核浮游生物群落组成(Shannon 指数 0.32–1.85),发现优势门类群是纤毛门(*Ciliophora*, 86.54%)和节足动物门(*Arthropoda*, 10.90%);Wang 等^[14]通过高通量测序分析柴达木盆地盐碱湖群(盐度 0–466 g/L, pH 6.73–8.98)的真菌群落组成(Shannon 指数 2.40–5.80),优势门类群是 *Holozoa* (44.50%)和 *Stramenopiles* (24.2%);Han 等^[15]分析青海湖(盐度 11.91–14.47 g/L, pH 9.45–9.53)的真核浮游生

物群落组成(Shannon 指数 0.71–3.15),发现优势门类群是绿藻门(*Chlorophyta*, 42.1%)、*Metazoa* (29.3%)和 *Cercozoa* (13.9%)。本研究分析扎布耶盐碱湖(盐度 243–396 g/L, pH 9.0–9.5)真核浮游生物的群落结构(Shannon 指数 0.41–1.72),发现优势门类群是 *Aphelidea* (0.12%–51.84%)、*Nucleariidae-Fonticula* 超类群(0%–91.70%)、子囊菌门(1.38%–9.04%)和担子菌门(0.20%–10.16%);优势属类群是 *Nuclearia* (0%–91.70%)、镰孢菌属(1.38%–4.32%)、*Paraphelidium* (0%–4.57%)和纤毛虫属(0%–4.39%)。这与其他同类型盐碱湖泊群落结构相似,即扎布耶盐碱湖存在原生动物(纤毛虫属)和真菌(子囊菌门和担子菌门)。值得注意的是扎布耶盐碱湖还存在特有的 *Nucleariidae-Fonticula* 超类群(0%–91.70%)以及大量未明确分类学地位的真核浮游生物(1.98%–86.01%)。与上述的盐碱生境对比分析显示,扎布耶盐碱湖的物种丰富度和多样性指数较低,可能原因是极端盐碱环境(如 pH)和盐度制约影响真核浮游生物的群落结构组成,致使优势种群的相对丰度有所差异。

3.2 扎布耶盐碱湖的优势浮游生物属群与环境因素影响

水化学特征是影响浮游生物群落结构组成与空间分布的重要因素,揭示水化学特征与浮游生物之间的相互作用是当前水生态学研究热点之一^[16],湖泊中真核浮游生物多样性与所处的环境存在密切的相关性^[17]。濮梦圆等^[18]研究发现,水化学因子(如 TP、TN、TOC、pH 和溶解氧等)与湖滨带浮游动物的空间分布具有显著相关性;董云仙等^[19]研究发现程海中氮元素形态转化和时间分布特征,与浮游藻类的生长、衰老、死亡和分解等生命活动与周期变化密切相关。其次, pH 往往与真菌群落的多样性呈负相关^[20]。本研究中发现扎布耶盐碱湖的群落结

构是以子囊菌门和担子菌门等真菌界门类群(合计占比 1.58%–19.20%)为主, 可能原因是水体中的部分真菌与湖泊中的植物构成促生关系^[21], 释放相容溶质以缓解盐碱胁迫。部分属类群与扎布耶盐碱湖的水离子化学特征具有显著相关性, 如原孢子菌属和 *Nuclearia* 等与 Na^+ 、 K^+ 和 Ca^+ 等离子浓度及 TS 呈极显著正相关。原孢子菌属常存在于温带和热带森林中腐烂的植物上, 会形成多核细胞或者网状胞浆体^[22], 两个营养阶段(变形体和子实体)可能会受到如湿度、温度和 pH 等环境因素的影响^[23]。*Nuclearia* 是一类具有辐射丝足的异养型变形虫, 往往与细菌构成共生关系, 常被发现于淡水或是海洋之中^[24], 在盐碱湖中罕有报道。本研究发现 *Nuclearia* 是样本 ZL3 的优势属且与水离子化学特征具有显著的相关性, 这可能是 *Nuclearia* 利用细胞质中存在的大体积液泡^[25], 通过离子交换以适应盐碱生境。

真核浮游生物与细菌或其他真核生物互利共生是其适应特殊湖泊生境的重要手段, 湖泊所具备的特殊环境因子是真核浮游生物多样性研究的重要参考因素。例如, 生态环境中有机质的分解与积累等过程与微生物的活动密切相关, 有研究表明氮元素增强了微生物网络互作, 尤其增加了细菌和真菌群落的复杂性^[26]。本研究显示真菌界的镰孢菌属等与 TN 具有显著相关性, 可能原因是镰孢菌属与反硝化真菌有关, 如在邓文芳等^[27]的综述中, 有研究者发现尖镰孢菌(*Fusarium oxysporum*)在反硝化条件下, 能进行 NO_3^- 呼吸、物质转换与能量代谢。此外, 镰孢菌是植物根部的共生致病菌, 能在盐碱湖中生存适应, 可能是借助植物光合作用间接提供了营养物质^[28]。

3.3 扎布耶盐碱湖浮游真菌的营养功能与代谢类型

根据真菌的营养方式, 真菌群落的营养功

能可分为三大类型, 即病理营养型(pathotroph)、共生营养型(symbiotroph)和腐生营养型(saprotroph), 进一步细分为动物病原真菌、菌寄生真菌、植物病原真菌和木质腐生真菌等营养亚型的真菌^[10]。Wu 等^[29]曾使用 FUNGuild 明确广东沿海沉积物真菌营养类型, 以腐生营养型(43.36%)和病理营养型(37.31%)为主。郑保海等^[30]使用 FUNGuild 明确丹江口库区真菌营养类型, 以病理营养型(1.27%–75.83%)、腐生营养型(2.38%–48.10%)和病理-腐生营养型(11.22%–96.20%)为主。本研究利用 FUNGuild 工具分析, 结果显示扎布耶盐碱湖真菌以腐生营养型占比最大(16.91%), 涉及动物病原菌、土壤腐生菌和木材腐生真菌等 4 种营养亚型。这与古丽尼沙·沙依木等^[31]分析干旱区真菌营养类型的研究结果基本一致, 即盐碱环境的真菌常以腐生营养型真菌为主, 并与植物或其他真核生物共生。值得注意的是, 扎布耶盐碱湖中还存在大量未知功能的真菌(>89.71%)。基于既有的文献数据, 解析真菌功能的尚有局限性^[32], 涉及真菌群落与环境因素之间的作用机制尚需深入探讨。此外, 扎布耶盐碱湖生境的特殊性(高盐、高 pH、高浓度 CO_3^{2-} 和 HCO_3^-), 真核浮游生物群落栖息于独特的盐碱环境, 形成了特殊的优势属群, 为盐碱湖水生境真核浮游生物的研究提供了良好的材料支持。

4 结论

4.1 扎布耶盐碱湖浮游真核生物的群落结构组成与多样性

扎布耶盐碱湖属于典型的超盐盐碱湖, 以饱和 CO_3^{2-} 、 HCO_3^- 和 Na^+ 浓度为显著特性, pH 值为 9.55–9.87。

高通量测序明确真核浮游生物 12 门 20 纲 25 属, 优势门类群为 *Aphelidea*、*Nucleariidae*-

Fonticula 超类群、子囊菌门和担子菌门。优势属是镰孢菌属和未明确分类学地位的浮游真核生物。扎布耶盐碱湖物种多样性 Shannon 指数是 0.41–1.72, 相比其他盐碱湖, 物种丰富度偏低, 可能与极端盐碱环境因素有关。

4.2 扎布耶盐碱湖浮游真菌的环境因素影响与营养类型

优势属 *Aphelidea* 和壶菌门未分类属的相对丰度与 T、TP、TOC 和 pH 呈极显著正相关; 纤毛虫属、*Protosporangium* 和 *Nuclearia* 与离子浓度(如 Na⁺、K⁺和 Ca⁺等)和 TS 呈极显著正相关, 镰孢菌属与 TN 具有显著相关性。扎布耶盐碱湖大多数真菌类群的营养类型尚未被解析, 已知的病理营养型、共生营养型和腐生营养型真菌均有存在, 且多以腐生营养亚型的组合真菌类群出现。涉及优势真菌类群与超盐碱环境的适应机制和互作网络代谢有待深入探讨。

REFERENCES

- [1] KERESZTES ZG, FELFÖLDI T, SOMOGYI B, SZÉKELY G, DRAGOŞ N, MÁRIALIGETI K, BARTHA C, VÖRÖS L. First record of picophytoplankton diversity in Central European hypersaline lakes[J]. *Extremophiles*, 2012, 16(5): 759-769.
- [2] 曹慧敏, 姚莉. 湖泊浮游生物群落多样性研究进展综述[J]. *广东化工*, 2020, 47(9): 127-128.
CAO HM, YAO L. Review on the research progress of plankton community diversity in lakes[J]. *Guangdong Chemical Industry*, 2020, 47(9): 127-128 (in Chinese).
- [3] 刘鹏, 何奕忻, 仲波, 张运春, 陈槐, 吴宁. 城市化对小微湿地浮游生物群落结构的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 2023, 29(6): 1346-1355.
LIU P, HE YX, ZHONG B, ZHANG YC, CHEN H, WU N. Effects of urbanization on plankton community structure in small and micro wetlands[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2023, 29(6): 1346-1355 (in Chinese).
- [4] 张莉, 林佳宁, 张远, 王书平, 张晓娇. ITS 高通量测序研究黄海微型真核浮游生物多样性及分布特征[J]. *环境科学*, 2018, 39(5): 2368-2379.
ZHANG L, LIN JN, ZHANG Y, WANG SP, ZHANG XJ. Eukaryotic micro-plankton community diversity and characteristics of regional distribution in the Yellow Sea by ITS high-throughput sequencing[J]. *Environmental Science*, 2018, 39(5): 2368-2379 (in Chinese).
- [5] SUIKKANEN S, PULINA S, ENGSTRÖM-ÖST J, LEHTINIEMI M, LEHTINEN S, BRUTEMARK A. Climate change and eutrophication induced shifts in northern summer plankton communities[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66475.
- [6] 孙成渤. 水生生物学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2004.
SUN CB. *Hydrobiology*[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2004 (in Chinese).
- [7] SOROKIN DY, BANCIU HL, MUYZER G. Functional microbiology of soda lakes[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2015, 25: 88-96.
- [8] ZHENG MP. Discovery and study of halobacteria and halophilic algae in the Zabuye Caka[A]//An Introduction to Saline Lakes on the Qinghai—Xizang Plateau[M]. Dordrecht: Springer Netherlands, 1997: 181-199.
- [9] TIAN Y, YU CQ, ZHA XJ, GAO X, DAI EF. Hydrochemical characteristics and controlling factors of natural water in the border areas of the Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2019, 29(11): 1876-1894.
- [10] 任海伟, 李志娟, 刘美琪, 蔡早宁, 孙一帆, 郭晓鹏, 范文广, 张丙云, 李彦涛, 尉军强. 基于高通量测序技术分析不同窖龄窖泥真菌群落多样性与空间异质性[J]. *食品科学*, 2024, 45(2): 178-187.
REN HW, LI ZJ, LIU MQ, CAI ZN, SUN YF, GUO XP, FAN WG, ZHANG BY, LI YT, WEI JQ. Analysis of structure diversity and spatial heterogeneity of fungal community in pit mud at different ages based on high-throughput sequencing technology[J]. *Food Science*, 2024, 45(2): 178-187 (in Chinese).
- [11] 杨欢, 高美荣, 韩学凯, 段虎, 王振乾, 隋丽英. 西藏五个盐湖浮游生物组成与微生物多样性[J]. *天津科技大学学报*, 2022, 37(5): 30-37.
YANG H, GAO MR, HAN XK, DUAN H, WANG ZQ, SUI LY. Planktonic composition and microbial biodiversity in five salt lakes in Xizang[J]. *Journal of Tianjing University of Science & Technology*, 2022, 37(5): 30-37 (in Chinese).
- [12] MWIRICHIA R. Amplicon-based analysis of the fungal diversity across four Kenyan soda lakes[J]. *Scientifica*, 2022, 2022: 1-9.

- [13] 薛翌, 王兰, 孟华旦尚, 王亚龙, 郭小芳, 德吉. 色林错表层水体真核微生物多样性和群落分布格局[J]. 冰川冻土, 2023, 45(5): 1-15.
XUE Z, WANG L, MENG HDS, WANG YL, GUO XF, DE J. Diversity and community distribution pattern of eukaryotic microbes in surface water of Selin Co[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2023, 45(5): 1-15 (in Chinese).
- [14] WANG JL, WANG F, CHU LM, WANG H, ZHONG ZP, LIU ZP, GAO JY, DUAN HR. High genetic diversity and novelty in eukaryotic plankton assemblages inhabiting saline lakes in the Qaidam Basin[J]. PLoS One, 2014, 9(11): e112812.
- [15] HAN MX, HUANG JR, YANG J, WANG BC, SUN XX, JIANG HC. Distinct assembly mechanisms for prokaryotic and microeukaryotic communities in the water of Qinghai Lake[J]. Journal of Earth Science, 2023, 34(4): 1189-1200.
- [16] 王家利, 储立民. 青藏高原盐湖微型和微微型真核浮游生物[J]. 科技导报, 2017, 35(12): 32-38.
WANG JL, CHU LM. Eukaryotic pico-and nano-plankton community in Qinghai-Tibetan Plateau saline lakes[J]. Science & Technology Review, 2017, 35(12): 32-38 (in Chinese).
- [17] 龚世杰, 吴兰, 李思光. 湖泊微生物多样性研究进展[J]. 生物技术通报, 2008(4): 54-57, 74.
GONG SJ, WU L, LI SG. Studying on lake microbial diversity[J]. Biotechnology Bulletin, 2008(4): 54-57, 74 (in Chinese).
- [18] 濮梦圆, 徐锦前, 胡恺源, 彭凯, 龚志军, 蔡永久, 项贤领. 洪泽湖湖滨带浮游动物群落结构及驱动因素[J]. 湖泊科学, 2023, 35(2): 610-621, I0023, I0024.
PU MY, XU JQ, HU KY, PENG K, GONG ZJ, CAI YJ, XIANG XL. Community structure and driving factors of zooplankton in the littoral zone of Lake Hong-ze[J]. Journal of Lake Sciences, 2023, 35(2): 610-621, I0023, I0024 (in Chinese).
- [19] 董云仙, 洪雪花, 谭志卫. 高原深水湖泊程海中氮元素时空分布特征[J]. 环境科学与技术, 2012, 35(9): 173-178.
DONG YX, HONG XH, TAN ZW. Spatial and temporal distribution of nitrogen in Lake Chenghai, a deep plateau lake[J]. Environmental Science & Technology, 2012, 35(9): 173-178 (in Chinese).
- [20] 张雪, 陈婷, 牛艳慧, 李杨, 胡文革. Illumina 高通量测序揭示艾比湖湿地 6 种盐生植物根际土壤真菌群落组成及多样性[J]. 微生物学报, 2021, 61(12): 3965-3976.
ZHANG X, CHEN T, NIU YH, LI Y, HU WG. Research on diversity of fungi community in rhizosphere soil of six halophytes in Ebinur Lake Wetland[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(12): 3965-3976 (in Chinese).
- [21] 张思华, 弥春霞, 虞轶俊, 刘国群, 朱春权, 田文昊, 朱练峰, 曹小闯, 张均华, 孔亚丽. 丛枝菌根真菌缓解水稻盐碱胁迫的生理特性研究[J]. 中国稻米, 2023, 29(3): 56-61.
ZHANG SH, MI CX, YU YJ, LIU GQ, ZHU CQ, TIAN WH, ZHU LF, CAO XC, ZHANG JH, KONG YL. Physiological characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi in alleviating saline alkali stress in rice[J]. China Rice, 2023, 29(3): 56-61 (in Chinese).
- [22] HEHMEYER J. Two potential evolutionary origins of the fruiting bodies of the dictyostelid slime moulds[J]. Biological Reviews, 2019, 94(5): 1591-1604.
- [23] TRAN HTM, STEPHENSON SL, HYDE KD, MONGKOLPORN O. Distribution and occurrence of myxomycetes on agricultural ground litter and forest floor litter in Thailand[J]. Mycologia, 2008, 100(2): 181-190.
- [24] GABALDÓN T, VÖLCKER E, TORRUELLA G. On the biology, diversity and evolution of nucleariid amoebae (*Amorphea*, *Obazoa*, *Opisthokonta*)[J]. Protist, 2022, 173(4): 125895.
- [25] CANN JP, PAGE FC. *Nucleosphaerium tuckeri* nov. gen. nov. sp.: a new freshwater filose amoeba without motile form in a new family *Nucleariidae* (*Filosea*: *Aconchulinida*) feeding by ingestion only[J]. Archiv Für Protistenkunde, 1979, 122(3/4): 226-240.
- [26] 胡荷, 李胜君, 王蕊, 吴宪, 李玉洁, 赵建宁, 李刚, 修伟明. 氮肥配施秸秆对土壤原生生物群落的影响[J]. 土壤学报, 2023, 60(4): 1123-1133.
HU H, LI SJ, WANG R, WU X, LI YJ, ZHAO JN, LI G, XIU WM. Effects of nitrogen fertilization combined with straw incorporation on soil protist community[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(4): 1123-1133 (in Chinese).
- [27] 邓文芳, 吴佳鹏, 洪义国, 刘晓晗, 胡耀豪. 真菌反硝化过程及其驱动的 N₂O 产生机制研究进展[J]. 微生物学报, 2021, 61(6): 1551-1566.
DENG WF, WU JP, HONG YG, LIU XH, HU YH. The diversity distribution and N₂O production driven by fungal denitrification in different natural ecosystems[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(6): 1551-1566 (in Chinese).
- [28] 白浩楠, 牛香, 王兵, 宋庆丰, 龙文兴. 菌根真菌对

- 森林碳氮磷循环影响的研究进展[J]. 温带林业研究, 2020, 3(2): 22-26.
- BAI HN, NIU X, WANG B, SONG QF, LONG WX. Research progress on progress of the function of mycorrhizal fungi in the cycle of carbon, nitrogen and phosphorus[J]. Journal of Temperate Forestry Research, 2020, 3(2): 22-26 (in Chinese).
- [29] WU KY, LIU YC, LIAO XY, YANG XY, CHEN ZH, MO L, ZHONG SY, ZHANG XY. Fungal diversity and its relationship with environmental factors in coastal sediments from Guangdong, China[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(1): 101.
- [30] 郑保海, 王晓宇, 李英军, 陈彦, 李百炼, 李玉英, 陈兆进. 丹江口库区浮游真菌组成与功能及其影响因素[J]. 环境科学, 2021, 42(1): 234-241.
- ZHENG BH, WANG XY, LI YJ, CHEN Y, LI BL, LI YY, CHEN ZJ. Community structure, function, and influencing factors of planktonic fungi in the Danjiangkou Reservoir[J]. Environmental Science, 2021, 42(1): 234-241 (in Chinese).
- [31] 古丽尼沙·沙依木, 张志东, 杨波, 章世奎, 朱静, 易鸳鸯, 唐琦勇, 楚敏, 孙建, 顾美英. 干旱区不同品种苹果树叶片内生真菌群落组成和功能特征[J]. 干旱地区农业研究, 2023, 41(2): 211-220.
- GULINISHA S, ZHANG ZD, YANG B, ZHANG SK, ZHU J, YI YY, TANG QY, CHU M, SUN J, GU MY. Community composition and functional characteristics of endophytic fungi in leaves of different apple varieties in arid area of Xinjiang[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2023, 41(2): 211-220 (in Chinese).
- [32] WANG JC, RHODES G, HUANG QW, SHEN QR. Plant growth stages and fertilization regimes drive soil fungal community compositions in a wheat-rice rotation system[J]. Biology and Fertility of Soils, 2018, 54(6): 731-742.