

基于中宇宙实验的湖泊微生物结构与功能对短期热浪响应差异*

庄新风^{1,2}, 唐浩然¹, 赵星辰³, 李雅暄¹, 王锦^{1,4}, 任明磊¹, 任泽¹, 张玮⁵, 彭霁虹⁶, 邓建明^{1,2*}

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 211135)

(2: 中国科学院大学南京学院, 南京 211135)

(3: 南京大学地理与海洋科学学院, 南京 210023)

(4: 南京师范大学地理科学学院, 南京 210023)

(5: 上海海洋大学水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 201306)

(6: 重庆源一科技有限公司, 重庆 400020)

摘要: 全球气候变化背景下, 极端高温事件(热浪)暴发频率和强度都呈显著增加趋势, 给湖泊生态系统稳定性带来潜在威胁。为了解热浪对湖泊生态系统可能的影响, 本研究基于中宇宙模拟系统模拟短期热浪, 采用宏基因组和宏转录组测序结合的方法, 系统探究了湖泊水生微生物群落结构与功能的响应差异。结果表明, 微生物群落结构在短期高温胁迫下整体稳定, 但功能多样性显著增强, 相比对照组增加了 467 个特有功能, 且基因表达水平发生明显变化, 包括代谢途径和光合作用等过程。Bray-Curtis 指数进一步揭示, 经历热浪后微生物群落结构 Bray-Curtis 距离增加了 0.12, 而功能 Bray-Curtis 距离则增加了 0.16, 热浪主要通过驱动功能多样性变化影响水体生态过程, 这一发现表明, 水生微生物群落通过功能调整快速适应环境变化, 结构响应则相对滞后。

关键词: 湖泊热浪; 水生微生物; 群落结构; 功能多样性; 高通量测序

Differential Responses of Lake Microbial Structure and Function to Short-Term Heatwaves: Evidence from a Mesocosm Experiment

Xinfeng Zhuang^{1,2}, Haoran Tang¹, Xingchen Zhao³, Yaxuan Li¹, Jin Wang⁴, Minglei Ren¹, Ze Ren¹, Wei Zhang⁵, Jihong Peng⁶, Jianming Deng^{1,2*}

(1: Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, P.R.China)

(2: University of Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Nanjing 211135, P.R.China)

(3: School of Geography and Ocean Science, Nanjing University, Nanjing 210023, P.R.China)

(4: School of Geographical Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, P.R.China)

(5: Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, P.R.China)

(6: Chongqing Ueone Technology Co., LTD, Chongqing 400020, P.R.China)

Abstract: In the context of global climate change, extreme heat events (heatwaves) have increased in both frequency and intensity, posing growing threats to the stability of lake ecosystems. To evaluate these impacts, this study simulated short-term heatwaves using a Middle Universe Simulation System and employed integrated metagenomic and metatranscriptomic sequencing to

——*2025-08-06 收稿; 2025-09-08 收修改稿。

国家重点研发计划(2022YFC3202004)、国家自然科学基金项目(42371016、42220104010)联合资助。

* 通信作者; E-mail: jmdeng@niglas.ac.cn

systematically analyze structural and functional responses of aquatic microbial communities. Results demonstrated that while microbial community composition remained largely stable under short-term high-temperature stress, functional diversity increased significantly, with 467 unique functions identified relative to the control. Gene expression levels also changed considerably, particularly in metabolic and photosynthetic pathways. Bray–Curtis dissimilarity analysis revealed increases of 0.12 in community composition distance and 0.16 in functional distance after heatwave exposure. These findings suggest that heatwaves mainly influence aquatic ecological processes by altering functional diversity rather than community structure. Overall, lake microbial communities show a capacity for rapid acclimation to environmental fluctuations through functional adjustments, whereas structural changes occur over longer timescales.

Keywords: Lake heatwaves; Aquatic microbial community; community structure; Functional diversity; High-throughput sequencing

近年来, 由于气候变化的影响, 全球范围内的湖泊热浪事件频发, 且其空间范围正在迅速扩大^[1], Woolway 等人基于卫星观测与数值模型预测至 21 世纪末, 湖泊热浪持续时间将进一步延长、且强度更高^[2]。已有研究表明热浪将对湖泊生态系统产生显著影响, 包括影响浮游植物生长、温室气体排放等^[3,4]。湖泊结构与功能作为湖泊生态系统两个重要的方面, 目前关于二者如何受热浪调控还缺乏系统研究。微生物作为湖泊生态系统的重要组成部分, 在碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 等元素循环及维持生态平衡中扮演关键角色^[5]。微生物对温度变化非常敏感, 环境温度的变化会显著影响其生长、繁殖以及新陈代谢过程^[6]。有研究显示, 热浪会刺激湖泊浮游细菌丰度变化, 且热浪对微生物的影响呈现显著的季节性特征^[7]。此外, 变暖会引起微生物功能的变化, 与持续性变暖相比, 热浪刺激了更多与季节性生物地球化学循环相关的微生物功能^[8]。同时, 微生物通常对环境变化非常敏感, 能够迅速做出反应^[9], 通过调节新陈代谢和基因表达来适应环境变化^[10], 且原核生物代谢率的短期热响应通常比真核生物更敏感^[11]。例如, 细菌群落的动态变化主要受温度直接影响, 温度升高会削弱脆弱群落的氮代谢能力, 尤其是厌氧反硝化细菌的活性下降, 而适应性强的群落变暖条件下则表现出更高的代谢能力^[12]。因此, 微生物作为湖泊生态系统结构与功能变化的敏感指标, 适用于揭示热浪背景下湖泊生态系统结构功能变化异同及其生态响应机制。

传统微生物研究技术主要包括显微镜观察、培养分离、生理生化鉴定等方法, 其优点是操作相对简单、成本较低, 能够直观观察微生物形态并获得纯培养物, 便于进一步研究其生理特性。然而, 这些方法也存在明显缺点, 如对不可培养或生长缓慢微生物的识别能力有限, 信息获取范围狭窄, 且耗时较长, 难以全面反映复杂微生物群落的多样性和生态功能。近年来发展成熟的基因组学技术作为现代微生物研究的重要手段, 具有通量高、信息量大和灵敏度高优点, 能够全面解析微生物的遗传背景、功能基因和进化关系, 特别适用于研究全球环境变化条件下微生物的群落组成及功能变化。宏基因组学 (或元基因组学, Metagenomics) 是一种以环境样品中的微生物群体基因组为研究对象, 以功能基因筛选和测序分析为研究手段, 以微生物多样性、种群结构、进化关系、功能活性、相互协作关系及微生物与环境之间的关系为研究目的微生物研究方法^[13]。宏基因组包含特定环境中微生物群落的集体基因组内容, 并包括来自所有存在微生物的总遗传信息, 包括细菌、古细菌、病毒和真核微生物, 通过对直接从环境样本中提取的 DNA 进行测序和分析, 能够探索整个微生物群落的遗传多样性和功能潜力^[14]。宏转录组 (Metatranscriptomics) 主要研究环境样品中微生物的全部转录本 (mRNA) 的表达水平及其在不同环境条件下的转录调控规律, 可以深入了解微生物群落的基因表达模式和功能活动以及代谢过程, 揭示微生物群落如何响应环境变化^[15]。宏基因组和宏转录组联合分析可以识别出特定环境中微生物的群落结构以及功能基因表达情况^[16], 分析微生物如何通过特定基因表达来应对环境变化, 进一步揭示微生物的环境适应机制^[17,18]。

由于极端事件往往具有偶发性、难预测、强度大、时间短等特征, 传统的湖泊观测等技术手段无法捕捉热浪对湖泊生态系统的影响。因此本研究使用中宇宙模拟实验装置模拟了太湖热浪过程, 利用宏基因组和宏转录组测序技术研究湖泊微生物群落在热浪过程中群落结构、功能基因和代谢途径的变化, 旨在探究热浪条件下湖泊微生物群落的结构与功能的响应差异, 揭示微生物群落在极端高温事件下的适应策略, 为深入理解湖泊生态系统响应极端事件的过程和机制提供研究基础。

1 材料与amp;方法

1.1 中宇宙模拟实验

近年来太湖秋季热浪事件的发生频率呈上升趋势^[19]，基于太湖 2000-2023 年的长期监测气温和水温数据，使用 Schlegel 等^[20]开发的 R 包“heatwaveR”计算得出太湖多年来秋季平均热浪强度约为 6℃，选择典型的热浪参数（水温升高幅度、持续时间）为本次实验的依据，利用位于中国苏州太湖湖泊生态系统研究野外台站东山分站（31° 2'N, 120° 26'E）的中宇宙模拟实验装置（直径 2.3 米，水深 1.2 米，沉积物深度 0.4 米）模拟热浪事件，并从 2024 年 11 月 1 日持续监测至 2024 年 11 月 9 日。实验所用沉积物采集自太湖东部，采集时间为实验开始一年前。在实验开始前两周，所有中宇宙模拟装置内的水体均缓慢循环一周，以建立统一的起始条件。实验期间，使用造浪泵模拟湖泊扰动。中宇宙模拟装置随机分为两组，包括对照组（CT）和热浪组（HW），对照组温度为环境温度。与对照组相比，热浪组表层水温恒定升高 6℃（从 11 月 2 日持续到 6 日），模拟了该地区秋季的极端热浪温度，其余环境参数与对照组保持一致。

1.2 样品采集与测定

实验期间每隔两天采集实验装置中的表层（水下 10cm）水样，采集后及时将定量体积（200-500mL）的水样通过孔径 0.45μm 的 Whatman GF/F 滤膜过滤，冷藏保存。原水用于测定总氮（TN）、总磷（TP）浓度，滤后水用于测定氨态氮（NH₄⁺-N）、硝酸盐氮（NO₃⁻-N）、亚硝酸盐氮（NO₂⁻-N）、磷酸盐（PO₄³⁻-P）浓度。TN 浓度采用碱性过硫酸钾消解、紫外分光光度法测定；TP 浓度采用过硫酸钾消解、钼酸铵分光光度法测定；NH₄⁺-N、NO₃⁻-N、NO₂⁻-N、PO₄³⁻-P 浓度使用 Skalar 连续流动分析仪（荷兰）进行测定；叶绿素 a（Chl-a）采用热乙醇萃取分光光度法（HJ 897-2017）测定。

在热浪开始前一天（11 月 1 日）以及热浪第三天（11 月 5 日）采集实验装置中的表层水样 250 毫升，取样后立即用真空抽滤泵将水样通过孔径为 0.22μm 的醋酸纤维滤膜，过滤后的滤膜样本转移到无菌冻存管中，并立即在液氮中快速冷冻，以尽量减少 RNA 降解。随后将采集的样本送测序公司进行宏基因组和宏转录组测序，采用 Illumina NovaSeq 高通量测序平台测序（广东美格基因科技有限公司），测序深度为每样品 10GB。

其中，CT1 和 CT2 分别代表实验前后对照组样本；HW1 和 HW2 分别代表实验前后热浪组样本。

1.3 宏基因组和宏转录组测序分析

宏基因组测序时首先抽提滤膜上的截留物 DNA，并对其进行检测评估，检测合格的 DNA 样品加入 fragmentation bufer，采用超声破碎仪进行随机打断，将打断后得到的短片段 DNA 用于文库构建，对于质检合格的文库将采用 Illumina NovaSeq 6000 高通量测序平台进行 PE150 测序^[21]，获得原始序列数据。采用 Fastp 软件对测序数据质量进行评估，去除低质量的数据，得到质控后的 Clean Reads；之后利用 MEGAHIT 软件^[22]对质量控制之后的 Clean Reads 进行混合组装，将各样品和混合组装的 ORFs 预测结果放在一起，采用 Linclust 软件^[23]进行基因聚类（默认参数为 -e 0.001 --min-seq-id 0.9 -c 0.80）及去冗余，每个 Cluster 取最长的序列为代表性序列，得到非冗余的 gene catalogue（Unigenes）。用 bbmap 将质控后的 Clean Data 比对至 gene catalogue，来计算得到各 Unigene 在各样品中的丰度信息。将非冗余基因集的 Unigenes 序列与 NCBI-NR 数据库比对进行物种注释，获得 Unigenes 的物种注释信息，并结合基因丰度表，获得各个分类层级的物种组成和丰度信息。同时，利用预测出来的基因蛋白序列与 KEGG, eggNOG, CAZyme 等数据库比对来获得功能注释信息。

宏转录组测序首先需要提取出样品的总 RNA，检测其纯度、完整性和污染情况，并对 RNA 浓度进行精确定量。RNA 样品检测合格后，用带有 Oligo（dT）的磁珠富集真核生物 mRNA。随后加入 fragmentation bufer 将 mRNA 打断成短片段，再以 mRNA 为模板，用六碱基随机引物（random hexamers）合成一链 cDNA，然后加入缓冲液、dNTPs 和 DNA polymerase I 和 RNase H 合成二链 cDNA，随后利用 AMPure XP beads 纯化双链 cDNA。纯化的双链 cDNA 先进行末端修复、加 A 尾并连接测序接头，再用 AMPure XP beads 进行片段大小选择。最后进行 PCR 扩增，并用 AMPure XP beads 纯化 PCR 产物，得到最终的 cDNA 文库。文库检测合格后，按照有效浓度及目标下机数据量的需求将不同文库 pooling 至 fowcell, cBOT 成簇后使用

Illumina 高通量测序平台 HiSeq 进行双末端 (Paired-end, PE) 测序。测序得到的原始数据 (rawreads), 会存在一定比例的低质量数据, 为了保证后续信息分析结果的准确可靠, 首先采用 Fastp 软件对原始数据进行质控, 得到有效数据(cleanreads)。将质控后的有效数据 mapping 到前期宏转录组的基因集(unigenes), 再根据每个 unigene mapping 上的 reads 数, 计算得到各基因的丰度, 最后结合宏转录组项目中各基因的物种/功能注释信息进行后续分析。

1.4 数据分析

本研究使用 Bray-Curtis 距离指数 (Bray-Curtis dissimilarity) 来评估群落相似性^[24], 利用实验前后对照组和热浪组的物种丰度和功能丰度计算得到 Bray-Curtis 指数, 根据数值大小量化热浪前后微生物群落结构和功能变化幅度的差异, 数值越大表示样本间差异越大, 数值越小表示样本间越相似。具体计算公式如下:

$$BC_{ij} = 1 - \frac{2 \sum_{k=1}^S \min(x_{ik}, x_{jk})}{\sum_{k=1}^S (x_{ik} + x_{jk})}$$

其中, BC_{ij} 表示样品 i 与样品 j 之间的 Bray-Curtis 距离 (范围 0-1); x_{ik} 和 x_{jk} 分别是物种 k 在样品 i 和样品 j 中的丰度 (可以是绝对丰度或相对丰度); S 为总物种数。

2 结果与分析

2.1 水质指标

在实验期间, HW (热浪组) 与 CT (对照组) 两组水体的主要理化指标均发生了一定变化 (表 1, 图 1)。温度变化趋势如图 1 所示, 热浪组水温在热浪处理阶段显著升高, 最高接近 30°C, 相应对照组 (最高约为 22°C) 显著偏高, 成功模拟了热浪情境。整体来看, 实验期间两组的营养盐浓度差异不大, 但热浪组叶绿素 a (Chl- a) 浓度在热浪期间显著升高, 说明热浪处理促进了藻类增殖。

表 1 不同处理组水体理化指标

Table 1. Physicochemical parameters of water under different treatments

分组 Groups	日期 Date	总氮 TN/ (mg/L)	总磷 TP/ (mg/L)	磷酸盐 PO ₄ ³⁻ -P/ (mg/L)	氨态氮 NH ₄ ⁺ -N/ (mg/L)	硝酸盐氮 NO ₃ ⁻ -N/ (mg/L)	亚硝酸盐氮 NO ₂ ⁻ -N/ (mg/L)	化学需氧量 COD/ (mg/L)	叶绿素 a Chl- a / (μ g/L)
CT	11/1	1.96	0.024	0.001	0.22	0.36	0.004	4.64	5.61
	11/4	1.61	0.032	0.003	0.13	0.55	0.003	3.6	19.69
	11/6	2.38	0.036	0.003	0.15	0.59	0.005	5.08	19.63
	11/9	2.57	0.031	0.003	0.1	0.71	0.006	4.76	16.9
HW	11/1	1.92	0.04	0.002	0.3	0.31	0.005	5.12	8.74
	11/4	2.45	0.045	0.001	0.13	0.47	0.007	5.12	32.12
	11/6	2.52	0.042	0.003	0.14	0.57	0.011	5.36	33.59
	11/9	2.98	0.04	0.002	0.12	0.79	0.006	5.37	24.31

2.2 微生物群落结构分析

通过宏基因组的测序结果, 对不同处理的水体样本中的微生物物种进行了注释, 共发现 3 界、216 门、219 纲、490 目、1057 科、4575 属、30214 种。通过与 NR 数据库对比, 获得了物种注释信息, 在最高分类界线上, 各处理的微生物群落组成均以细菌为主。如图 2a 所示, 对照组和热浪组中的微生物组成主要为细菌 (70%~72%)、真菌 (0.3~0.5%)、古菌 (0.3%~0.8%), 其他未知微生物 (26%~36%)。在实验期间, 热浪组的微生物丰度变化更加明显, 细菌比例逐渐减少。

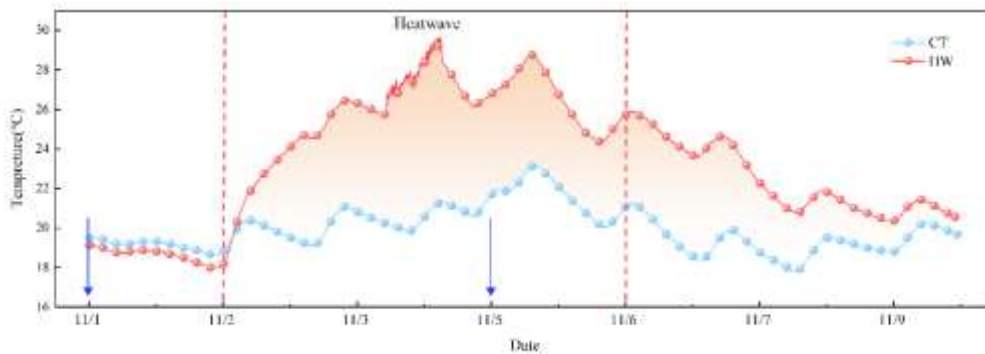


图1 不同处理组水温变化 (红色虚线分别表示热浪开始与结束, 蓝色箭头指示为采样时间点)

Fig 1. Water temperature variations under different treatments (red dashed lines indicate the start and end of the heatwave; blue arrows represent the sampling time points)

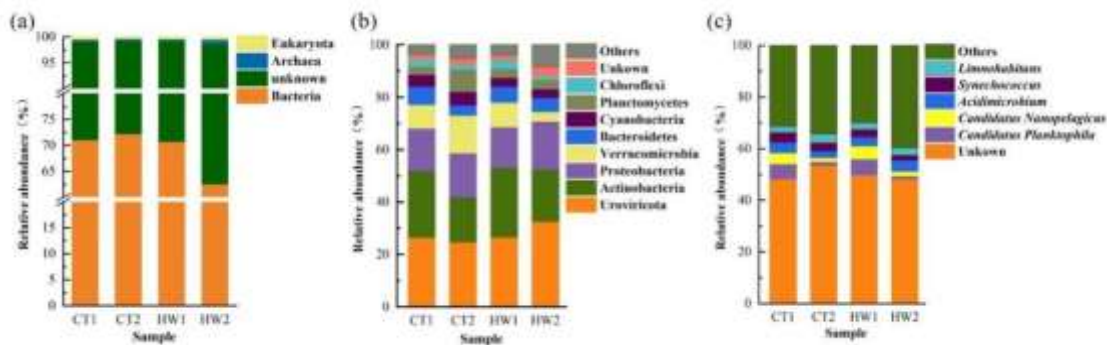


图2 不同处理水生微生物群落组成: (a) 界水平; (b) 门水平优势类群; (c) 属水平优势类群

Fig 2. Composition of aquatic microbial communities under different treatments: (a) classification at the kingdom level; (b) dominant taxa at the phylum level; (c) dominant taxa at the genus level.

对不同处理的水体微生物在门水平上进行分类, 将相对丰度大于 1% 的微生物群落称为优势类群。如图 2b 所示, 门水平上的优势类群共有 8 个, 丰度最高的是病毒中的尾噬菌体门 Uroviricota, 热浪前后对照组和热浪组的平均相对丰度分别为 26.47%、24.73%、26.63% 和 32.53%, 其次是放线菌门 Actinobacteria (25.5%、17.21%、26.65% 和 19.87%)、变形菌门 Proteobacteria (16.23%、16.8%、15.41% 和 18.36%)、疣微菌门 Verrucomicrobia (9.02%、14.34%、9.3% 和 3.72%)、拟杆菌门 Bacteroidetes (6.86%、3.98%、6.06% 和 5.37%)、蓝细菌门 Cyanobacteria (4.63%、5.08%、3.42% 和 3.27%)、浮霉菌门 Planctomycetes (3.13%、8.45%、3.44% 和 3.57%) 和绿弯菌门 Chloroflexi (2.65%、1.78%、3.39% 和 1.50%)。与对照组相比, 加热处理提高了尾噬菌体门、放线菌门和变形菌门的相对丰度, 降低了疣微菌门的相对丰度, 对其他优势门类的丰度无特别影响。

在属水平 (图 2c), 对照组和热浪组微生物群落中的优势属 (相对丰度大于 1%) 有 5 个, 丰度最高的是 *Candidatus Planktophila* 属, 实验前后对照组和热浪组的平均相对丰度分别为 5.86%、1.42%、6.25% 和 1.26%, 其次是 *Candidatus Nanopelagicus* 属 (4.27%、1.53%、4.91% 和 1.74%), 这两个属都属于淡水浮游放线菌类群^[25], 酸微菌属 *Acidimicrobium* (1.31%、0.93%、1.13% 和 1.32%)、聚球藻属 *Synechococcus* (3.8%、3.05%、2.83% 和 1.92%)、 β -变形菌门下的 *Limnohabitans* 属 (2.38%、3.42%、2.65% 和 2.81%)。与对照组相比, 加热处理提高了酸微菌属的相对丰度, 降低了 β -变形菌属的相对丰度, 对其他优势属的丰度无特别影响。

2.3 微生物群落功能分析

利用宏转录组的测序结果并根据 KEGG 数据库注释，得到各个样本的功能基因表达情况。如图 3 所示是不同处理组在 KEGG L1 水平代谢通路中的注释结果，注释丰度在前三的是新陈代谢、遗传信息处理和环境信息处理。其中，对照组的代谢功能表达丰度增加，遗传信息处理、环境信息处理和细胞过程功能丰度下降，有机系统相关功能丰度则无明显变化；热浪组在经历热浪后新陈代谢和环境信息处理功能丰度有所下降，遗传信息处理、细胞过程和有机系统功能丰度则有所上升。与对照组相比，热浪处理降低了新陈代谢功能的表达，提高了遗传信息处理、有机系统和细胞过程功能的丰度，该结果表明热浪对水生微生物的功能表达有影响。

为深入揭示热浪对微生物功能的影响，我们在 KEGG 第一级代谢通路（L1）基础上，进一步对第三级通路（L3）进行注释与比较，以解析不同处理下微生物功能组成的差异。如图 4 所示，在 KEGG L3 水平的微生物功能中，丰度前 10 的是代谢途径、光合作用、次生代谢产物的生物合成、核糖体、不同环境中的微生物代谢、光合作用-天线蛋白、碳代谢、光合生物中的碳固定、草酰乙酸和二羧酸代谢和氧化磷酸化。总体来看，代谢途径和光合作用在不同组之间表现出较大的相对丰度差异，对照组在实验期间代谢途径和光合作用功能相对丰度有明显增加，而热浪组的功能丰度则降低。核糖体、光合作用-天线蛋白等其他功能在不同处理条件下也呈现出一定程度的差异。这些结果表明热浪会影响微生物群落的功能组成，这可能与微生物的环境适应策略相关。

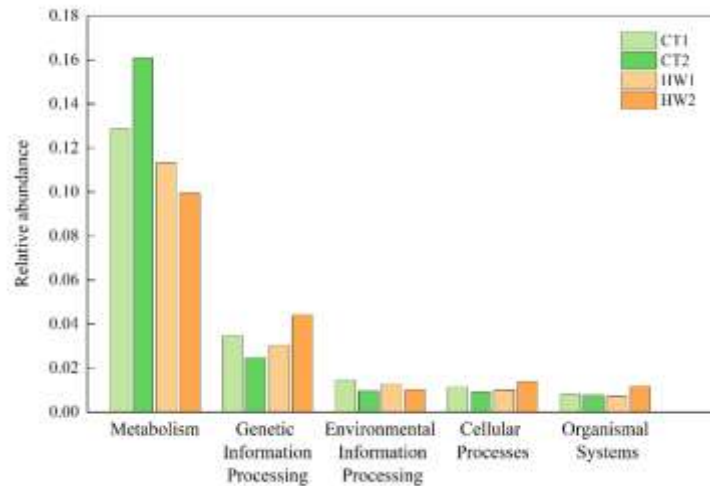


图 3 不同处理水生微生物 KEGG L1 水平注释

Fig 3. KEGG Level 1 functional annotation of aquatic microbial communities under different treatments.

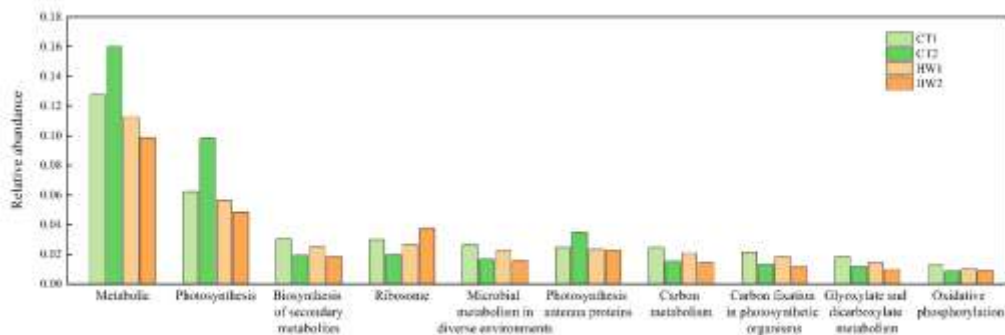


图 4 不同处理水生微生物 KEGG L3 水平丰度前 10 功能

Fig 4. Top 10 KEGG L3-level functions in terms of abundance of aquatic microorganisms under different treatments.

2.4 热浪对微生物群落结构和功能的影响程度

门水平微生物群落 Venn 图（图 5a）显示，实验前对照组和热浪组之间的分类群高度重叠，共有 210 个分类群。这种稳定的群落结构在处理后依然存在，实验后的两个组中仍有 210 个共有类群，具有高度相似的微生物群落结构，表明对照组和热浪组样本的物种组成无明显变化。

与此相反，在 KEGG KO 注释水平上的微生物功能 Venn 图（图 5b）显示，不同处理组在功能组成上存在明显差异。经历热浪后的热浪组特有功能数为 593，相比经历热浪前，特有功能数增加了 467，微生物功能更加丰富。对照组在实验期间微生物功能并未发生明显变化，实验前和实验后的特有功能数从 164 个增加到 189 个。这些结果表明，热浪会影响水生微生物群落的功能，导致其功能丰富度增加，但相比之下对微生物群落组成的影响较小。

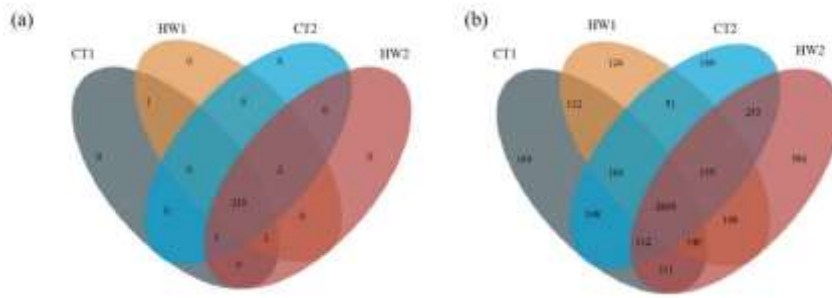


图 5 共有及特有物种和功能 Venn 图：（a）门水平微生物群落 Venn 图；（b）KEGG KO 注释水平功能组成 Venn 图
Fig 5. Venn diagrams of shared and unique species and functions:(a) Venn diagram of microbial communities at the phylum level;(b) Venn diagram of functional composition at the KEGG KO annotation level.

为了量化热浪前后微生物群落结构和功能的变化，利用对照组和热浪组在实验前后的 Bray-Curtis 距离来评估相似性。如图 6a 所示，在功能层面，热浪组在经历热浪后与对照组的微生物群落相似性明显下降，热浪后不同处理组的 Bray-Curtis 指数为 0.31，比热浪前（Bray-Curtis 距离为 0.15）增加了 0.16。而在结构层面，热浪前后 Bray-Curtis 指数从 0.03 变为 0.15，整体变化幅度较小，热浪前后微生物群落结构相似性较高。

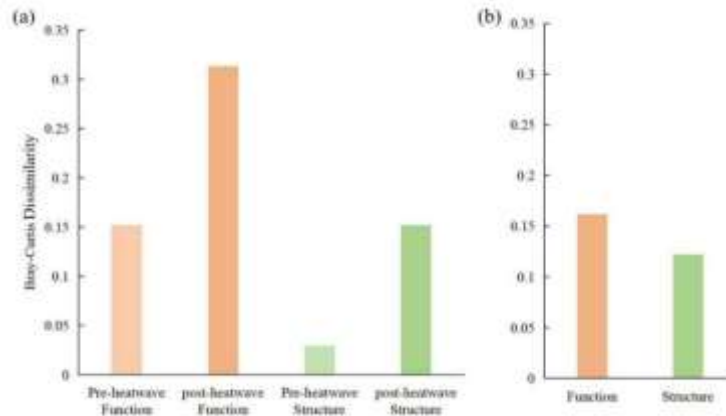


图 6 热浪前后微生物群落结构和功能相似性：（a）热浪前后 HW 和 CT 的结构及功能 Bray-Curtis 距离；（b）结构及功能 Bray-Curtis 距离变化值

Fig 6. Similarity in microbial community structure and function before and after the heatwave: (a) Bray-Curtis dissimilarity of community structure and function in HW and CT groups before and after the heatwave; (b) changes in Bray-Curtis dissimilarity for structure and function.

3 讨论

已有研究表明热浪对湖泊生态系统具有显著影响^[26]。观测研究表明夏季热浪对小型浅水湖泊生态系统的物理结构和功能具有显著影响,导致浮游植物动态和温室气体排放途径的差异^[4]。一项中宇宙模拟实验研究显示,模拟的夏季热浪显著增加了实验性浅水湖泊微观生态系统温室气体排放,表明气候变化引发的热浪可能提升浅水湖中 CH₄ 和 N₂O 的排放^[27]。此外,热浪还会影响浮游植物生长,例如夏季热浪对蓝藻水华暴发可能产生促进或抑制的双重效应,且这种效应存在纬度差异^[28,29,30]。因此,进一步研究气候变暖对浅水生态系统功能的影响,对减缓湖泊生态系统气候变化的影响有重要意义。

3.1 热浪对湖泊水生微生物群落结构的影响

温度波动是影响微生物群落结构的重要因素,在气候变暖的背景下,温度升高会加速微生物群落的活动,并在不同群落中产生差异性反应^[31],相比起其他微生物群落,细菌受温度的影响更大^[32]。本研究中,我们通过热浪实验研究了温度升高对湖泊水生微生物群落结构的影响,结果表明,热浪期间,热浪组的细菌群落丰度显著下降,这一现象表明细菌对高温环境的敏感性较强,该发现与在博斯腾湖的中宇宙实验结果一致^[33]。

温度的升高不仅会影响细菌的整体丰度,还会引起优势门的组成变化^[34,35],本研究中具体表现为放线菌门和变形菌门的丰度增加,而疣微菌门则表现出明显下降。这种变化与不同微生物物种的温度适应机制密切相关,具有较高耐温性的微生物能够通过调节热休克蛋白(HSPs)等机制增强耐受性,从而在高温环境中表现出更强的生存能力^[36];而耐温性较低的微生物在环境温度超过其最适生长温度时,其蛋白质可能发生变性,细胞结构受到不可逆损伤,导致其丰度下降^[37]。

3.2 热浪对湖泊水生微生物功能的影响

环境变化不仅会改变微生物群落的组成,也深刻影响其生态功能,变暖强烈影响微生物群落的丰度、代谢活性和底物吸收,并通过重塑微生物多样性和改变微生物相互作用来改变微生物介导的生态系统功能^[33,38,39]。热浪作为全球气候变化的显著表现之一,已对水生生态系统中的微生物群落功能造成了深刻影响^[40,41]。通过宏转录组测序结果分析,本研究揭示了热浪期间水体微生物群落功能表达的变化。在 KEGG L1 水平的代谢通路注释中,对照组与热浪组的功能丰度表现出明显的差异,热浪组新陈代谢功能丰度明显下降,而遗传信息处理、细胞过程等功能丰度上升(图 3)。这一结果表明热浪可能通过改变水生微生物群落的功能组成,促使微生物群落通过调整遗传信息处理和细胞过程等功能,来适应高温环境^[42]。在 KEGG L3 水平丰度前 10 的功能中(图 4),对照组在实验期间代谢途径和光合作用相关功能的相对丰度明显增加,而热浪组则在光合作用和代谢途径的基因表达上有所减弱。这可能是因为高温导致微生物的光合作用效率降低,进而抑制了与光合作用相关的基因的表达,这与 Laura Seidel 等的研究结果一致^[43]。热浪显著提高了微生物群落的功能多样性(图 5b),且新增功能主要集中于与环境胁迫适应及生态系统稳定性密切相关的代谢与调控通路,例如能量代谢与物质循环、氨基酸代谢、遗传信息处理等。这表明微生物群落可能通过提升资源利用效率和增强抗逆能力来维持其功能稳定性^[44],从而整体上影响湖泊水体的能量流动与物质循环。有研究显示,热浪会影响河流微生物的碳代谢功能,导致微生物优先使用相对稳定的碳形式^[41],热浪可能通过影响微生物功能组成和丰度,干扰生态系统的能量流动和物质循环。

热浪对湖泊水生微生物功能的影响反映了微生物群落高温环境下的适应性变化。新陈代谢、光合作用和遗传信息处理等功能的变化,揭示了微生物如何通过调节其功能表达应对温度升高带来的压力。随着气候变化导致热浪事件的增多,热浪对水体微生物群落的长期影响值得进一步关注,以评估其对湖泊生态系统功能稳定性的潜在风险。

3.3 短期热浪对湖泊水生微生物群落结构和功能的影响差异

自然界中的微生物群落功能可能会通过恢复潜在功能多样性来改变物种组成,从而对温度波动做出快速反应^[45]。本研究结果表明,短期热浪对湖泊水生微生物群落的结构组成与功能组成具有显著的差异化调控效应。在群落结构层面,实验前后对照组与热浪组群落物种组成保持高度稳定(图 5a);然而,在功能层面,短期热浪显著增强了微生物群落的功能多样性,热浪组在经历热浪后新增 593 个特有功能,较热浪

前增加 467 个, 功能丰富度明显提高, 相比之下, 对照组在实验期间的功能组成变化较小(图 5b)。这种现象表明, 虽然群落的物种组成保持稳定, 温度变化通过刺激微生物功能基因的表达或激活潜在功能, 导致群落功能多样性的快速提升, 这与 Irene Ylla 等关于微生物群落功能对环境扰动高度敏感、功能冗余性强的观点相符^[46]。

Bray-Curtis 指数进一步验证了这一差异性趋势。在结构层面, Bray-Curtis 距离在热浪后有所上升(图 6), 但整体变化幅度较小, 结构组成仍保持相对稳定, 说明微生物群落结构对短期的热胁迫具有弹性, 群落组成不会发生明显变化^[47]。与之形成鲜明对比的是功能层面, 不同处理组间的功能相似性在热浪后显著降低, 说明热浪显著加剧了微生物群落功能的分化, 已有研究表明微生物功能在受到脉冲干扰(极端事件)后更加容易恢复, 群落结构的改变往往滞后于功能响应^[48,49]。这种响应模式可归因于微生物的环境适应策略, 一方面, 微生物的基因组通常具有可塑性, 微生物群落中存在大量具备广泛代谢潜力的“潜在功能基因库”^[50]; 另一方面, 群落结构层面的变化通常涉及物种替代或消长过程, 需较长时间尺度才能显现^[51]。

3.4 局限与展望

中宇宙模拟系统在一定程度上简化了自然湖泊环境的复杂性, 做为首次尝试, 本研究充分证实其在湖泊响应极端事件过程与机制研究中的作用。实验中所设定的热浪强度和持续时间主要依据太湖地区近年来常见的短期热浪特征, 能够反映典型的极端高温过程。鉴于实验设计样本量较小、未进行热浪强度梯度与持续时间梯度的对比, 后期可围绕不同热浪特征开展模拟研究。与此同时, 湖泊生态系统的响应不仅受温度变化驱动, 还受到溶解氧、营养盐等理化因子的综合调控, 这些因子在极端气候条件下可能与微生物群落结构和功能产生复杂交互作用。后续可以围绕热浪的间接作用如改变溶解氧和营养盐等进一步系统评估湖泊微生物群落在热浪背景下的动态变化与生态功能影响, 揭示水生微生物对极端气候事件的响应机制及生态效应。

4 结论

本研究通过模拟热浪事件, 系统探讨了短期高温胁迫对湖泊水生微生物群落结构与功能的影响。结果表明, 热浪导致微生物核心代谢功能丰度下降, 而遗传信息处理、细胞过程等功能丰度上升; 热浪显著增加了功能丰富度, 新增大量特有功能, 导致功能相似性显著降低; 尽管微生物群落结构在短期内表现出较强的稳定性, 但功能水平对热浪变化高度敏感, 功能多样性显著提升。这一差异性响应模式揭示了水生微生物群落通过功能调整快速适应环境波动的生态策略, 即使物种结构暂时不变, 微生物介导的关键生态过程(如物质循环、能量流动)已受到即时干扰, 丰富了极端气候背景下湖泊微生物生态过程的理论认识, 尤其是关于结构-功能响应差异性的实证证据。

5 参考文献

- [1] Woolway R I, Anderson E J, Albergel C. Rapidly expanding lake heatwaves under climate change. *Environmental Research Letters*, 2021, 16(9): 094013. DOI: 10.1088/1748-9326/ac1a3a.
- [2] Woolway R I, Jennings E, Shatwell T, et al. Lake heatwaves under climate change. *Nature*, 2021, 589(7842): 402-407. DOI: 10.1038/s41586-020-03119-1.
- [3] Bartosiewicz M, Maranger R, Przytulska A, et al. Effects of phytoplankton blooms on fluxes and emissions of greenhouse gases in a eutrophic lake. *Water Research*, 2021, 196: 116985. DOI: 10.1016/j.watres.2021.116985.
- [4] Bartosiewicz M, Laurion I, Clayer F, et al. Heat-wave effects on oxygen, nutrients, and phytoplankton can alter global warming potential of gases emitted from a small shallow lake. *Environmental Science & Technology*, 2016, 50(12): 6267-6275. DOI: 10.1021/acs.est.5b06312.
- [5] Newton R J, Jones S E, Eiler A, et al. A guide to the natural history of freshwater lake bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2011, 75(1): 14-49. DOI: 10.1128/MMBR.00028-10.
- [6] Peter H, Sommaruga R. Shifts in diversity and function of lake bacterial communities upon glacier retreat. *The ISME Journal*, 2016,

- 10(7): 1545-1554. DOI: 10.1038/ismej.2015.245.
- [7] Yang Q, Yan Y, Huang J, et al. The impact of warming on assembly processes and diversity patterns of bacterial communities in mesocosms. *Microorganisms*, 2023, 11(11): 2807. DOI: 10.3390/microorganisms11112807.
- [8] Shi P, Wang H, Feng M, et al. The coupling response between different bacterial metabolic functions in water and sediment improve the ability to mitigate climate change. *Water*, 2022, 14(8): 1203. DOI: 10.3390/w14081203.
- [9] Zingel P, Cremona F, Nöges T, et al. Effects of warming and nutrients on the microbial food web in shallow lake mesocosms. *European Journal of Protistology*, 2018, 64: 1-12. DOI: 10.1016/j.ejop.2018.03.001.
- [10] Zheng B, Zhou L, Wang J, et al. The shifts in microbial interactions and gene expression caused by temperature and nutrient loading influence *Raphidiopsis raciborskii* blooms. *Water Research*, 2025, 268: 122725. DOI: 10.1016/j.watres.2024.122725.
- [11] Smith T P, Thomas T J H, García-Carreras B, et al. Community-level respiration of prokaryotic microbes may rise with global warming. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 5124. DOI: 10.1038/s41467-019-13109-1.
- [12] Wu X, Zhou Q, Zeng H, et al. Lake microbiome composition determines community adaptability to warming perturbations. *Ecological Processes*, 2024, 13(1): 33. DOI: 10.1186/s13717-024-00516-6.
- [13] Zhang L, Chen FX, Zeng Z, et al. Advances in metagenomics and its application in environmental microorganisms. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 766364. DOI: 10.3389/fmicb.2021.766364.
- [14] Aplakidou E, Vergoulidis N, Chasapi M, et al. Visualizing metagenomic and metatranscriptomic data: A comprehensive review. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 2024, 23: 2011-2033. DOI: 10.1016/j.csbj.2024.04.060.
- [15] Trench-Fiol S, Fink P. Metatranscriptomics from a small aquatic system: microeukaryotic community functions through the diurnal cycle. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1006. DOI: 10.3389/fmicb.2020.01006.
- [16] Wei N, Li XZ, Tao Y, et al. Application of metagenomics and metatranscriptomics in environmental microorganisms. *Environmental Science & Technology*, 2014, 37(10): 48-54. DOI: 10.3969/j.issn.1003-6504.2014.10.009.[魏娜, 李香真, 陶勇, 等. 元基因组和元转录组学在环境微生物中的应用. *环境科学与技术*, 2014, 37(10): 48-54.]
- [17] Frias-Lopez J, Shi Y, Tyson G W, et al. Microbial community gene expression in ocean surface waters. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(10): 3805-3810. DOI: 10.1073/pnas.0708897105.
- [18] Centurion V B, Campanaro S, Basile A, et al. Microbiome structure in biofilms from a volcanic island in Maritime Antarctica investigated by genome-centric metagenomics and metatranscriptomics. *Microbiological Research*, 2022, 265: 127197. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.127197>.
- [19] Yang YF, Yue LT, Deng JM, et al. Study on heatwave patterns of Lake Taihu based on BP neural network and remote sensing inversion. *Journal of Lake Sciences*, 2025, 37(3): 989-999. DOI:10.18307/2025.0341.[杨逸帆, 岳林坦, 邓建明, 等. 基于BP神经网络与遥感反演的太湖热浪规律研究. *湖泊科学*, 2025, 37(3): 89-999.]
- [20] Schlegel, R. W., & Smit, A. J. (2018). heatwaveR: A central algorithm for the detection of heatwaves and cold-spells. *Journal of Open Source Software*, 3(27), 821. DOI:10.21105/joss.00821.
- [21] Chen S, Zhou Y, Chen Y, et al. fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics*, 2018, 34(17): i884-i890. DOI: 10.1093/bioinformatics/bty560.
- [22] Li D, Liu C M, Luo R, et al. MEGAHIT: An ultra-fast single-node solution for large and complex metagenomics assembly via succinct de Bruijn graph. *Bioinformatics*, 2015, 31(10): 1674-1676. DOI: 10.1093/bioinformatics/btv033.
- [23] Steinegger M, Söding J. Clustering huge protein sequence sets in linear time. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 2542. DOI: 10.1038/s41467-018-04964-5.
- [24] Lear G, Bellamy J, Case B S, et al. Fine-scale spatial patterns in bacterial community composition and function within freshwater ponds. *The ISME Journal*, 2014, 8(8): 1715-1726. DOI: 10.1038/ismej.2014.21.
- [25] Neuenschwander S M, Ghai R, Pernthaler J, et al. Microdiversification in genome-streamlined ubiquitous freshwater Actinobacteria. *The ISME Journal*, 2018, 12(1): 185-198. DOI: 10.1038/ismej.2017.156.
- [26] Jeppesen E, Audet J, Davidson T, et al. Nutrient loading, temperature and heat wave effects on nutrients, oxygen and metabolism in shallow lake mesocosms pre-adapted for 11 years. *Water*, 2021, 13(2): 127. DOI: 10.3390/w13020127.

- [27] Audet J, NeifÉ M, Cao Y, et al. Heat-wave effects on greenhouse gas emissions from shallow lake mesocosms. *Freshwater Biology*, 2017, 62(7): 1130-1142. DOI: 10.1111/fwb.12930.
- [28] Free G, Bresciani M, Pinardi M, et al. Detecting climate driven changes in chlorophyll-a using high frequency monitoring: the impact of the 2019 European heatwave in three contrasting aquatic systems. *Sensors*, 2021, 21(18): 6242. DOI: 10.3390/s21186242.
- [29] Yuan J, Cao Z, Ma J, et al. Influence of climate extremes on long-term changes in cyanobacterial blooms in a eutrophic and shallow lake. *Science of The Total Environment*, 2024, 939: 173601. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.173601.
- [30] Wilk-Woźniak E, Krztoń W, Budziak M, et al. Harmful blooms across a longitudinal gradient in central Europe during heatwave: Cyanobacteria biomass, cyanotoxins, and nutrients. *Ecological Indicators*, 2024, 160: 111929. DOI: 10.1016/j.ecolind.2024.111929.
- [31] Dal Bello M, Abreu C I. Temperature structuring of microbial communities on a global scale. *Current Opinion in Microbiology*, 2024, 82: 102558. DOI: 10.1016/j.mib.2024.102558.
- [32] Sun P, Wang Y, Huang X, et al. Water masses and their associated temperature and cross-domain biotic factors co-shape upwelling microbial communities. *Water Research*, 2022, 215: 118274. DOI: 10.1016/j.watres.2022.118274.
- [33] Shen Z, Yu B, Chen X, et al. Warming reduces bacterial diversity and stability in Lake Bosten. *Journal of Environmental Management*, 2025, 375: 124352. DOI: 10.1016/j.jenvman.2025.124352.
- [34] Ouyang J, Wu H, Yang H, et al. Global warming induces the succession of photosynthetic microbial communities in a glacial lake on the Tibetan Plateau. *Water Research*, 2023, 242: 120213. DOI: 10.1016/j.watres.2023.120213.
- [35] Ren L, He D, Chen Z, et al. Warming and nutrient enrichment in combination increase stochasticity and beta diversity of bacterioplankton assemblages across freshwater mesocosms. *The ISME Journal*, 2017, 11(3): 613-625. DOI: 10.1038/ismej.2016.159.
- [36] Roncarati D, Scarlato V. Regulation of heat-shock genes in bacteria: from signal sensing to gene expression output. *FEMS Microbiology Reviews*, 2017, 41(4): 549-574. DOI: 10.1093/femsre/fux015.
- [37] Knapp B D, Huang K C. The effects of temperature on cellular physiology. *Annual Review of Biophysics*, 2022, 51(1): 499-526. DOI: 10.1146/annurev-biophys-112221-074832.
- [38] Xue K, Xie J, Zhou A, et al. Warming alters expressions of microbial functional genes important to ecosystem functioning. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 668. DOI: 10.3389/fmicb.2016.00668.
- [39] Ren L, Liu Y, Lauridsen T L, et al. Warming exacerbates the impact of nutrient enrichment on microbial functional potentials important to the nutrient cycling in shallow lake mesocosms. *Limnology and Oceanography*, 2024, 66(6): 2481-2495. DOI: 10.1002/lno.11766.
- [40] Duplá M V, Villar-Argaiz M, Medina-Sánchez J M, et al. Constant and fluctuating high temperatures interact with Saharan dust leading to contrasting effects on aquatic microbes over time. *Science of the Total Environment*, 2024, 951: 175777. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.175777.
- [41] Wang Z, Hu X, Qu Q, et al. Dual regulatory effects of microplastics and heat waves on river microbial carbon metabolism. *Journal of Hazardous Materials*, 2023, 441: 129879. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2022.129879.
- [42] Wang Y, Zhang R, He Z, et al. Functional gene diversity and metabolic potential of the microbial community in an estuary-shelf environment. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1153. DOI: 10.3389/fmicb.2017.01153.
- [43] Seidel L, Broman E, Ståhle M, et al. Climate change induces shifts in coastal Baltic Sea surface water microorganism stress and photosynthesis gene expression. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1393538. DOI: 10.3389/fmicb.2024.1393538.
- [44] Philippot L, Griffiths B S, Langenheder S. Microbial community resilience across ecosystems and multiple disturbances . *Microbiol Mol Biol Rev*, 2021, 85(2): 10-1128. DOI: 10.1128/mubr.00026-20.
- [45] Smith T P, Mombrikotb S, Ransome E, et al. Latent functional diversity may accelerate microbial community responses to temperature fluctuations. *Elife*, 2022, 11: e80867. DOI: 10.7554/eLife.80867.
- [46] Ylla I, Peter H, Romani A M, et al. Different diversityfunctioning relationship in lake and stream bacterial communities. *FEMS Microbiol Ecol*, 2013, 85(1): 95-103. DOI: 10.1111/1574-6941.12101.
- [47] Keller N S, Hornbruch, G, Lüders, K, et al. Monitoring of the effects of a temporally limited heat stress on microbial communities in a shallow aquifer. *Science of the Total Environment*, 2021, 781: 146377. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.146377.

- [48] Shade A, Peter H, Allison S D, et al. Fundamentals of microbial community resistance and resilience. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 417. DOI: 10.3389/fmicb.2012.00417.
- [49] Allison S D, Martiny J B H. Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105: 11512-11519. DOI: 10.1073/pnas.0801925105.
- [50] Sela I, Wolf Y I, Koonin E V. Selection and genome plasticity as the key factors in the evolution of bacteria. *Physical Review X*, 2019, 9(3): 031018. DOI: 10.1103/physrevx.9.031018.
- [51] Fernandez-Gonzalez N, Huber J A, Vallino J J. Microbial communities are well adapted to disturbances in energy input. *Msystems*, 2016, 1(5): 10-1128. DOI: DOI: 10.1128/msystems.00117-16.