

南京玄武湖水体及叶际微生物群落对生态修复的响应及其机制

张芷馨^{1,2}, 孙晓健^{2,3}, 王秀君², 吴庆龙², 曾巾^{2**}

(1: 南京信息工程大学生态与应用气象学院, 南京 210044)

(2: 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与流域水安全全国重点实验室, 南京 211135)

(3: 河海大学水灾害防御全国重点实验室, 南京 210098)

摘要: 沉水植物在湖泊生态修复中起着至关重要的作用。植物叶际定殖着大量微生物, 这些微生物在调控湖泊营养盐循环和改善水质方面发挥重要功能。然而, 目前对于不同生态修复方式下湖泊水体及沉水植物叶际微生物群落的响应特征及潜在机制的认识仍较为有限。本研究以典型城市湖泊南京玄武湖为研究区域, 对比其近自然修复区(NR)、围隔修复区(ER)和未修复区(UR)水体及沉水植物苦草(*Vallisneria spiralis*)叶际细菌和真核微生物群落特征, 探讨生态修复对微生物群落及功能的影响机制。结果表明, NR区沉水植物覆盖度较高、种类较多, 总氮(TN)、总磷(TP)、浊度(Turb)和叶绿素a(Chl a)等浓度较低, 水体浮游及苦草叶际附着细菌与真核微生物群落多样性显著高于ER区和UR区。与水体相比, 苦草叶际富集了特定的微生物类群, 且不同修复区域间微生物群落结构存在显著差异。TN、TP、Turb及Chl a是驱动微生物群落结构变化的关键环境因子, 其中细菌群落对环境因子的响应更为敏感。功能预测分析表明, 苦草叶际显著富集了参与硝化和硝酸盐氨化等过程的微生物功能类群, 且其相对丰度与水体氮素浓度显著相关。在共现网络方面, NR区细菌网络的复杂性和稳定性均高于ER区和UR区; 与真核微生物网络相比, 细菌网络节点及其与环境因子的连接边数较多, 表明其更易受到环境因子的影响。此外, 功能分析结果显示, 叶际细菌共现网络中的关键菌属可能在碳氮循环中发挥重要作用。本研究揭示了生态修复通过沉水植物调控微生物群落结构、互作网络和关键功能群, 从而促进水质改善的潜在机制, 为富营养化湖泊的生态修复实践提供了科学依据。

关键词: 生态修复; 沉水植物; 叶际; 细菌群落; 真核微生物群落; 共现网络; 功能预测

Responses and mechanisms of planktonic and phyllosphere microbial communities to ecological restoration: A case study of Lake Xuanwu, Nanjing

Zhang Zhixin^{1,2}, Sun Xiaojian^{2,3}, Wang Xiujun², Wu Qinglong², Zeng Jin^{2**}

(1: School of Ecology and Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, P.R.China)

(2: State Key Laboratory of Lake and Watershed Science for Water Security, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, P.R.China)

(3: The National Key Laboratory of Water Disaster Prevention, Hohai University, Nanjing 210098, P.R.China)

Abstract: Submerged macrophytes are a critical component in the ecological restoration of lakes, harboring epiphytic microbes that play important roles in nutrient cycling and water quality improvement in aquatic ecosystems. However, the responses of planktonic and

* 2025-09-03 收稿; 2026-04-10 收修改稿。

国家自然科学基金项目(U25A20639)资助。

** 通信作者; E-mail: jzeng@niglas.ac.cn

epiphytic microbial communities to different restoration strategies, as well as the underlying mechanisms, remain largely unknown. To address this knowledge gap, we investigated bacterial and micro-eukaryotic communities in both the water column and the phyllosphere of *Vallisneria natans* (*V. natans*) across three areas of urban Lake Xuanwu: a near-natural restoration (NR) area, an enclosure restoration (ER) area, and an unrestored (UR) area, to uncover how ecological restoration shapes microbial communities and their potential functions. The results showed that the NR area exhibited higher coverage and greater species richness of submerged macrophytes, along with lower concentrations of total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), turbidity (Turb), and chlorophyll a (Chl a). The diversity of both planktonic and phyllosphere microbial communities was significantly higher in the NR area than in the ER and UR areas. The dominant microbial taxa in the phyllosphere of *V. natans* differed from those in the surrounding water, with obvious compositional differences among the three restoration areas. Variations in microbial community structure were primarily driven by differences in TN, TP, Turb, and Chl-a, with bacterial communities being more strongly influenced by environmental factors than micro-eukaryotic communities. Functional bacterial groups involved in nitrification and nitrate ammonification were selectively enriched in the phyllosphere of *V. natans*, and the abundance of nitrogen-cycling populations was significantly correlated with ambient nitrogen concentrations in the water. The microbial co-occurrence networks in the NR area displayed greater complexity and stability than those in the ER and UR areas. Compared with the micro-eukaryotic network, the bacterial network contained more nodes and edges connecting nodes with environmental factors, reflecting a stronger susceptibility of the bacterial community to environmental influences. Moreover, based on functional predictions, the key bacterial genera within the phyllosphere network of *V. natans* may play important roles in carbon and nitrogen cycling. This study elucidates the mechanisms by which submerged macrophytes regulate microbial community structure, interaction networks, and keystone functional taxa during ecological restoration to improve water quality, thereby providing scientific support for the ecological restoration of eutrophic lakes.

Keywords: Ecological restoration; Submerged macrophytes; Phyllosphere; Bacterial community; Micro-eukaryotic community; Co-occurrence network; Functional prediction

湖泊富营养化已成为我国内陆水体面临的主要环境问题之一。生态环境部 2024 年监测数据显示,我国富营养状态湖泊占比较高,高氮磷污染易导致蓝藻水华频繁暴发,进而引发饮用水源污染、水生生态系统结构与功能退化等生态环境问题^[1,2]。目前,生态修复技术在湖泊水环境治理中广泛应用,以改善水质并恢复生态系统功能。湖泊生态修复中常采用人工强化修复和近自然修复等技术途径。人工强化修复方式通过在修复区内合理配置水生植物、构建生态围隔等工程措施,有效阻隔外源营养盐输入,修复见效快但其长期稳定性仍需进一步验证^[3]。近自然修复方式基于湖泊原有环境条件,遵循自然规律和生态学原理,通过恢复和构建以沉水植物为核心的水生植被群落,同时通过适度人工干预进行生态调控,从而提升湖泊生物多样性及生态系统稳定性,实现水质改善,该方式修复周期较长但效果持久^[4,5]。然而,沉水植物在不同修复方式下对水质改善表现出明显差异,而这种差异背后的作用机制尚不明确,仍需深入研究。

沉水植物作为水生生态系统的初级生产者,是浅水湖泊生态系统的重要组成部分,在生态修复中发挥着关键作用^[6]。苦草(*Vallisneria natans*)是一种环境适应性较强的沉水植物,能吸收污染物净化水质、抑制藻类生长,并通过减缓风浪和为水生动物提供栖息场所来提升生态系统稳定性,因此常被用作生态修复的先锋物种^[7,8]。人工强化修复通常以苦草为主体,并搭配少量其他沉水植物,以在短期内形成较高的沉水植被覆盖度并促进水质改善^[9];近自然修复则多将苦草作为多物种水生植物群落中的组成成员之一,与其他水生植物共同恢复湖泊生态系统^[5]。苦草叶片生长茂密,叶表面覆有特殊的蜡质层结构,可为微生物附着和定殖提供适宜微生境。研究表明,苦草叶际能够富集特定功能微生物群落,并在湖泊营养盐转化过程中发挥关键作用^[10,11]。叶际细菌群落的组成与功能易受营养负荷、pH、温度、光照等环境因素的影响^[12,13]。在高营养负荷条件下,苦草叶际细菌的反硝化能力明显高于低营养负荷条件^[14]。此外,苦草叶际真核微生物可与细菌等共同构成微食物网,其结构和功能也会收到物种间的相互作用及环境变化的影响^[15]。不同修复方式通过改变生境条件、营养水平及植被恢复模式,进而影响微生物群落结构,其中水体营养状态变化可驱动群落分化,而水生植被种类组成及其多样性差异也会显著影响

浮游细菌和叶际附着细菌群落特征^[3,5,16,17,18]。因此,在不同修复方式下,苦草叶际微生物群落很可能同时受到营养水平和植物多样性差异的共同作用,从而表现出不同的群落多样性与结构特征。目前,不同生态修复方式下苦草叶际微生物群落的分布特征及其驱动机制仍不明确。

本研究以典型城市湖泊——南京玄武湖为研究区域,在近自然修复区、围隔修复区及未修复区分别设置采样点,采集水体浮游微生物以及优势沉水植物苦草的叶际附着微生物样品,对比不同修复方式下叶际与水体微生物群落的响应特征并分析其驱动机制,拟回答以下科学问题:(1)不同修复方式下,水体浮游及苦草叶际附着微生物群落结构特征及差异如何?(2)生态修复驱动水体与叶际微生物群落结构及功能的潜在机制是什么?通过上述研究,以期对富营养化水体的生态修复提供理论依据和技术支撑。

1 材料和方法

1.1 采样点设置

南京玄武湖(32° 04' ~32° 08' N, 118° 47' ~118° 52' E)属于城市小型浅水湖泊,水面面积约3.7 km²,平均水深约1.1 m^[19]。自20世纪80年代末以来,受城市发展与外源营养输入影响,玄武湖逐渐进入富营养化状态^[19]。为改善水质并恢复湖泊生态系统,20世纪90年代以来湖区先后实施了污水截流与整治、清淤疏浚及生态修复等治理措施^[20];近年来,又进一步围绕沉水植被恢复、生态湿地建设和岸线生态化改造等开展持续性生态修复^[21]。其中,近自然修复区(NR)位于樱洲水域(图1A),该区域通过基底改良和水文调控促进了苦草(*Vallisneria natans*)等沉水植物的自然恢复,已形成稳定生长超过10年的苦草优势群落^[22]。围隔修复区(ER)位于梁洲和翠洲水域,该区域采用不透水围隔构建封闭修复系统,并通过人工铺设基质和直接栽植苦草实施强化修复,形成了持续生长6年的苦草群落^[23]。未修复区(UR)位于玄武湖西南水域,底质淤积明显,水生植被稀疏,苦草零星分布。基于玄武湖不同区域在修复背景及治理方式上的差异,本研究选取实施近自然修复的NR区、实施人工强化修复(围隔修复)的ER区和未修复的对照区域UR区作为研究对象,于2024年夏季在各区域内布设3个平行样点(区域间隔1 km,点间距约100 m),同步采集水体和苦草叶际微生物样品。

1.2 样品采集及预处理

水体样品使用采水器在各研究区域内水下50 cm处采集,并装入灭菌聚乙烯瓶中保存。叶际样品采集时,为尽可能保证样品来源叶片生理状态一致,使用采草夹采集健康、完整且处于生长旺盛期的苦草叶片,再用无菌剪刀截取叶片中部约5 g作为样品,置于50 mL无菌离心管中。所有样品均低温保存,并于采集当日带回实验室处理。

水体微生物样品采用过滤法收集:取200 mL水样经0.22 μm微孔滤膜(Millipore, USA)真空抽滤,将微生物截留于滤膜上。过滤完成后,用无菌镊子将滤膜对折,置于2 mL无菌离心管中,并转移至-80℃超低温冰箱保存,用于后续浮游微生物DNA提取^[19]。叶际附着微生物采用洗脱结合过滤的方法收集:将苦草叶片置于含35 mL磷酸盐缓冲液(PBS, pH 7.0)的50 mL无菌离心管中,涡旋振荡5 min后转移至另一支同样含35 mL PBS的无菌离心管中,再重复振荡5 min;合并两次洗脱液后,经0.22 μm微孔滤膜过滤收集微生物,并将滤膜转移至2 mL无菌离心管中,于-80℃保存,用于后续叶际附着微生物DNA提取^[24]。

1.3 理化指标测定

使用YSI6600型水质监测仪原位测定水温(WT, °C)、溶解氧(DO, mg/L)、pH值等指标;使用WZB-172型便携式浊度仪(上海仪电雷磁)测定水样浊度;依据《HJ636—2012水质总氮的测定碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法》测定水体总氮(TN, mg/L);依据《GB11893—1989水质总磷的测定钼酸铵分光光度法》测定水体总磷(TP, mg/L);采用丙酮萃取分光光度法测定水体中叶绿素a浓度(Chl a, μg/L)^[25];采用Multi N/C 2100 TOC总有机碳/总氮分析测试仪(德国耶拿)测定溶解性有机碳浓度(DOC, mg/L)。

1.4 DNA提取和高通量测序

采用E.Z.N.A.® Water DNA试剂盒(Omega Bio-tek, Norcross, GA, U.S.)提取水体和苦草叶际附着微生物DNA,并使用Eppendorf BioPhotometer检测DNA浓度及纯度。采用引物515F(5'-

GTGYCAGCMGCCGCGGTAA-3') 和 806R (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3') 扩增细菌 16S rRNA 基因。采用引物 TAReuk454FWD1 (5'-CCAGCASCYCGGTAATTCC-3') 和 TAReukREV3 (5'-ACTTTCGTTCTTGATYRA-3') 扩增真核微生物 18S rRNA 基因。具体扩增体系和反应条件参照文献^[24]。扩增产物经 2% 琼脂糖凝胶电泳检测后, 使用 AxyPrep DNA 凝胶回收试剂盒 (Axygen Biosciences, Union City, CA, U.S.) 纯化。纯化后的 DNA 由上海凌恩生物科技有限公司在 Illumina MiSeq 平台进行高通量测序^[12,26]。

1.5 序列分析

各样本的生物信息学分析参照文献^[27]的方法, 采用 QIIME 2 平台(v.2021.8)完成。使用 cutadapt 软件 (v.3.2) 切除引物序列; 使用 Trimmomatic (v.0.33) 进行序列质量过滤, 并使用 FLASH (v1.2.11) 完成双端序列拼接^[28]; 使用 q2-dada2 插件进行序列去噪, 生成高精度的扩增子序列变异体 (ASVs); 采用 UCHIME 算法去除嵌合体序列^[29]; 使用 RDP 和 SILVA 138 数据库分别对细菌和真核微生物序列进行分类学注释, 并剔除归类为古菌、线粒体、叶绿体及未分类的序列。同时, 过滤掉占总细菌序列数不足 0.0005% 的稀有序列, 最终获得 5769 个细菌 ASV 和 2177 个真核微生物 ASV, 用于后续分析。

1.6 网络分析

使用 R 软件 (v4.0.1) SpiecEasi 包构建微生物共现网络, 筛选相对丰度大于 0.02% 且在 50% 以上样本中存在的 ASV 作为网络节点, 并通过显著性检验确定微生物之间的关联关系^[27]。使用 R 软件 igraph 包分析网络拓扑特征, 计算节点数、边数、平均路径长度等关键参数, 并采用 Louvain 算法 ($Q = \sum [l_i / L - (d_i / 2L)^2]$) 评估网络模块性^[26]。同时, 构建 1000 个随机网络并计算其拓扑参数, 采用 Z-test 检验实际网络与随机网络之间拓扑特征的差异。使用 R 软件 vegan 包进行 Mantel 检验 (Spearman 相关), 分析环境因子与网络特征之间的关联性。采用 Gephi 软件 (v0.10.2) 对网络进行可视化, 其中节点大小与度中心性成正比, 边宽反映互作强度 ($|r| > 0.6$), 不同模块依据 Louvain 算法的分类结果进行差异化着色^[15]。

1.7 统计学分析

采用 SPSS (v20.0) 对水体理化指标进行单因素方差分析 (ANOVA), 检验其在各修复区域之间的差异。基于标准化后的 ASV 丰度表, 使用 R 软件 (v4.0.1) vegan 包计算细菌和真核微生物群落的 Faith's PD 指数, 以表征不同样本群落的系统发育多样性水平, 随后采用 SPSS (v20.0) 对 Faith's PD 指数进行单因素方差分析 (ANOVA), 检验其在各修复区域之间的差异, 并将结果用于后续组间响应比分析; 同时, 基于 Bray-Curtis 距离矩阵开展主坐标分析 (PCoA), 并采用置换多元方差分析 (PERMANOVA, 999 次置换) 检验不同修复区及不同生境类型间微生物群落结构差异, 同时进行组间两两比较^[15]。采用多元离散度置换分析 (PERMDISP) 比较不同区域及生境中群落离散程度差异, 并计算各组组内平均 Bray-Curtis 距离以表征 β 多样性水平^[30]。采用冗余分析 (RDA) 解析微生物群落结构与环境因子的相关性, 并通过置换检验评估排序模型整体显著性, 利用环境因子拟合检验单个因子的解释效应^[31]。使用 R 软件 microbiomeMarker 包进行线性判别分析 (Linear discriminant analysis effect size, LEfSe), 筛选组间显著差异的优势物种 (LDA score > 2)^[32], 对 LEfSe 筛选出的优势属进一步采用 Spearman 相关分析, 检验其与环境因子的相关关系。微生物功能预测通过凌波微课平台 (<http://www.cloud.biomicroclass.com/CloudPlatform>) 的 FAPROTAX 数据库完成群落功能注释。所有统计分析显著性水平均设为 $P < 0.05$ 。

采用响应比 (response ratio, RR) 分析不同修复区域及生境类型下微生物群落多样性与主要类群相对丰度的变化, 并以自然对数响应比 [$\ln RR = \ln(X_t/X_c)$] 表示效应量, 其中 X_t 和 X_c 分别为处理组与对照组的均值。区域比较中以未修复区 (UR) 为对照, 分别计算近自然修复区 (NR) 和围隔修复区 (ER) 的 $\ln RR$; 生境比较中以水体为对照, 计算叶际相对于水体的 $\ln RR$ 。 $\ln RR$ 及其 95% 置信区间参照经典响应比方法进行计算^[33]; 对于均值接近 0 的类群, 结合原始相对丰度变化方向对较大 $\ln RR$ 绝对值结果进行解释^[34]。已有研究指出, 当分子或分母均值接近 0 时, $\ln RR$ 可能被显著放大, 从而产生较大的正向或负响应效应量^[34]。使用 GraphPad Prism8 软件对水体理化指标和系统发育多样性进行可视化呈现。

2 结果与分析

2.1 水体理化指标

玄武湖不同修复区采样点现场水生植被情况呈现明显差异 (图 1B), 其中近自然修复区 (NR 区) 水体透明度最高 (80–120 cm), 沉水植物覆盖率达 70%–90%, 其中苦草约占 80%, 并伴生黑藻、狐尾藻等沉水植物, 沿岸还分布有芦苇、菖蒲等挺水植物。围隔修复区 (ER 区) 水体透明度较高 (70–80 cm), 沉水植物覆盖度为 80%–90%, 其中苦草约占 90%, 仅伴生少量黑藻。未修复区 (UR 区) 水体透明度较低 (<30 cm), 沉水植物覆盖度不足 10%, 苦草在区域内较少且分布不连续。

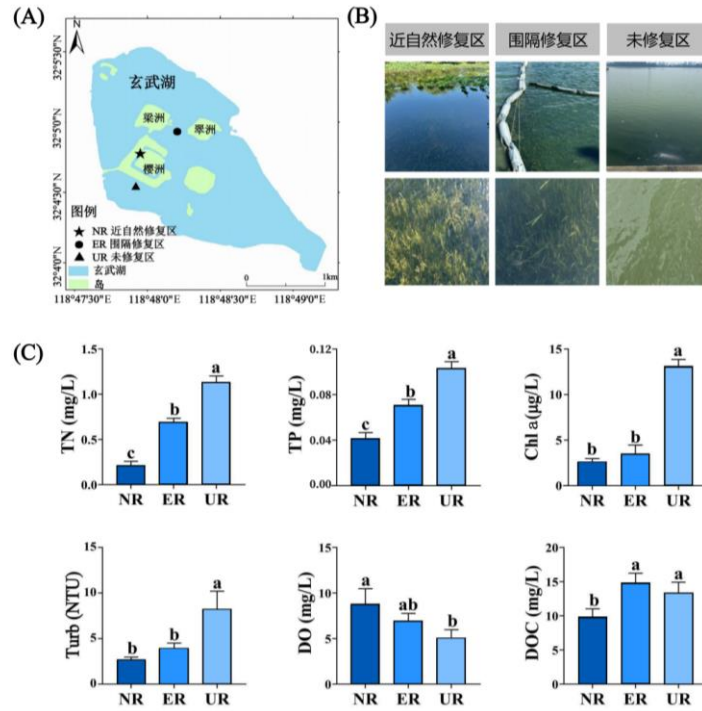


图 1 玄武湖采样点分布 (A); 采样点现场植被情况 (B); 不同区域水体理化指标 (C) (NR: 近自然修复区; ER: 围隔修复区; UR: 未修复区; 误差线上不同的小写字母代表不同区域的理化指标之间存在显著差异 (单因素方差分析, $P < 0.05$); TN: 总氮; TP: 总磷; Chl a: 叶绿素 a; Turb: 浊度; DO: 溶解氧; DOC: 溶解性有机碳)

Fig. 1 Distribution of sampling sites in Xuanwu Lake (A); In-situ vegetation status at the sampling sites (B); Physicochemical properties of water cross different areas (C) (NR: Near-natural restoration area; ER: Enclosed restoration area; UR: Unrestored area; Different lowercase letters above error bars indicate significant differences in physicochemical parameters between areas (one-way ANOVA, $P < 0.05$); TN: Total Nitrogen; TP: Total Phosphorus; Chl a: Chlorophyll a; Turb: Turbidity; DO: Dissolved Oxygen; DOC: Dissolved Organic Carbon)

理化指标分析结果显示 (图 1C), 不同区域间水体营养盐水平、藻类生物量及水体透明状况存在显著梯度差异。其中, 总氮 (TN)、总磷 (TP)、叶绿素 a (Chl a) 和浊度 (Turb) 均表现为 NR 区 < ER 区 < UR 区的变化趋势。具体而言, NR 区 TN、TP 和 Chl a 均处于最低水平, 分别约为 0.22 mg/L、0.035 mg/L 和 1.04 µg/L; ER 区相应指标数值约为 0.69 mg/L、0.059 mg/L 和 1.70 µg/L; UR 区则为 1.13 mg/L、0.086 mg/L 和 23.60 µg/L, 显著高于 NR 区和 ER 区 ($P < 0.05$)。其中, UR 区 Chl a 浓度分别约为 NR 区和 ER 区的 22.7 倍和 13.9 倍, 表明未修复区藻类生物量明显增加。相反, 溶解氧 (DO) 浓度表现为 NR 区 > ER 区 > UR 区的变化趋势, 说明修复程度较高区域具有更好的水体溶氧条件。溶解性有机碳 (DOC) 浓度在 NR 区最低, 均值约为 9.87 mg/L, 而 ER 区和 UR 区的 DOC 浓度分别为 14.83 mg/L 和 13.40 mg/L, 二者均显著高于 NR 区 ($P < 0.05$)。总体上, NR 区表现出低营养盐水平、低藻类生物量、低浊度和高溶解氧的理化特征, ER 区处于中间水平, 而 UR 区则呈现较高的营养水平状态。

2.2 微生物群落多样性及群落结构

基于 Faith' s PD 指数的系统发育多样性分析结果显示 (图 2A、2D), 从修复区 (NR 区和 ER 区) 至未修复区 (UR 区), 细菌群落与真核微生物群落的系统发育多样性均呈现一致的变化趋势, 即 NR 区最高、ER 区次之、UR 区最低。不同修复区域的响应比 (RR) 分析结果显示 (图 3A、3B), 水体和叶际细菌群落 Faith' s PD 在 NR 区和 ER 区相较于 UR 区均呈升高趋势, 且 NR 区的响应幅度显著高于 ER 区 ($P < 0.01$); 真核微生物群落 Faith' s PD 也总体呈正响应趋势, 其在水体生境中的增幅更为显著 ($P < 0.01$)。RR 分析进一步量化了水体和叶际生境的差异 (图 3C): 与水体相比, 叶际中细菌和真核微生物群落的 Faith' s PD 均表现为显著正响应, 说明叶际生境能够维持更高的系统发育多样性水平。

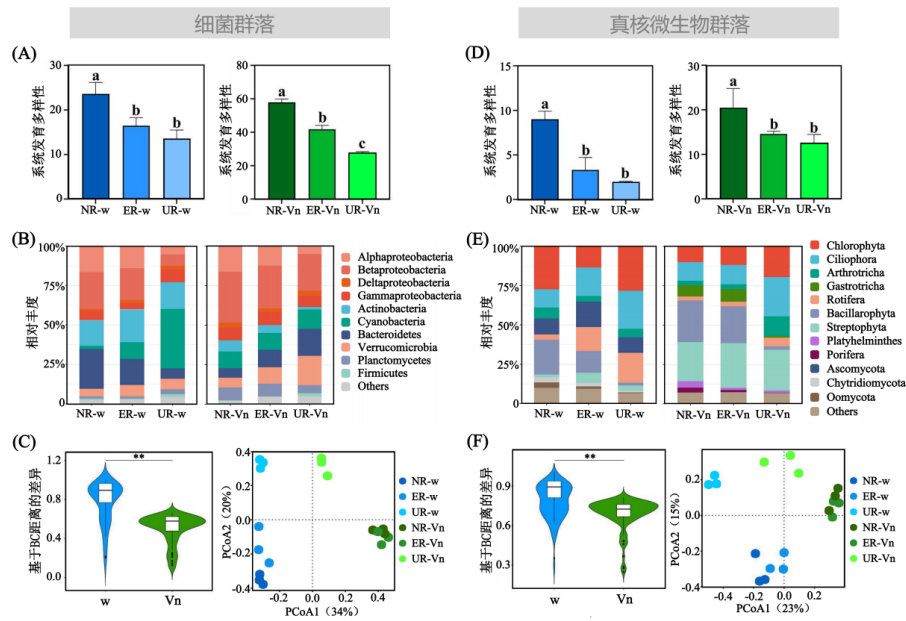


图 2 细菌群落 α 多样性 (A)、分类学组成 (B) 和基于 Bray-Curtis 距离的细菌群落差异及基于主坐标分析 (PCoA) 的群落结构 (C); 真核微生物群落 α 多样性 (D)、分类学组成 (E) 和基于 Bray-Curtis 距离的真核微生物群落差异及基于主坐标分析 (PCoA) 的群落结构 (F) (NR: 近自然修复区; ER: 围隔修复区; UR: 未修复区; w: 水体浮游微生物; Vn: 苦草 (*V.natans*) 叶际附着微生物; 误差线上不同的小写字母代表不同区域的理化指标之间存在显著差异 (单因素方差分析, $P < 0.05$); β 多样性显著性通过 PERMDISP (多元离散度置换分析) 进行检验, $**P < 0.01$)

Fig. 2 Alpha diversity of bacterial communities (A), taxonomic composition (B), differences in bacterial communities based on Bray-Curtis distance and community structure based on principal coordinate analysis (PCoA) (C), alpha diversity of microeukaryotic communities (D), taxonomic composition (E), differences in microeukaryotic communities based on Bray-Curtis distance and community structure based on principal coordinate analysis (PCoA) (F) (NR: near-natural restoration area; ER: enclosed restoration area; UR: unrestored area; w: planktonic microorganisms in water; Vn: epiphytic microorganisms attached to *V. natans*; different lowercase letters above error bars indicate significant differences in physicochemical indices among different areas (one-way ANOVA, $P < 0.05$); significance of beta diversity was tested by permutational analysis of multivariate dispersions (PERMDISP), $**P < 0.01$)

微生物群落组成分析结果显示 (图 2B、2E), 不同修复区域中优势类群的相对丰度存在明显差异。在细菌群落中, β -变形菌纲 (*Betaproteobacteria*) 在修复区 (NR 区和 ER 区) 的水体及叶际中的相对丰度均高于未修复区 (UR 区)。随着水体氮磷营养盐浓度升高, 拟杆菌门 (*Bacteroidetes*) 在水体中的相对丰度呈下降趋势, 而在叶际中的相对丰度则呈相反变化; 蓝细菌门 (*Cyanobacteria*) 在水体中的相对丰度随营养盐浓度升高而增加, 但在叶际中的变化不明显。RR 分析进一步表明 (图 3), 在水体和叶际

中， α -变形菌纲 (*Alphaproteobacteria*)、*Betaproteobacteria*、 δ -变形菌纲 (*Deltaproteobacteria*) 和 γ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*) 在 NR 区和 ER 区相对 UR 区均整体表现为正响应，且多数情况下 NR 区的响应幅度高于 ER 区，表明近自然修复方式对这些优势类群具有更强的富集效应。相反，*Cyanobacteria* 在水体中表现为显著负响应，表明生态修复抑制了蓝细菌类群的增殖。在真核微生物群落中，水体环境下纤毛虫门 (*Ciliophora*) 和轮虫门 (*Rotifera*) 的相对丰度由 NR 区至 UR 区逐渐升高，而硅藻门 (*Bacillariophyta*) 在 NR 区的相对丰度最高，并随营养盐浓度升高呈递减趋势；叶际真核微生物群落也表现出相似规律。RR 分析结果显示 (图 3A、3B)，*Ciliophora* 和 *Rotifera* 在修复区 (NR 区和 ER 区) 整体多表现为负响应，而 *Bacillariophyta* 则表现为正响应。在叶际相对于水体的比较中 (图 3C)，*Bacillariophyta*、链型植物门 (*Streptophyta*) 和浮霉菌门 (*Planctomycetes*) 显著富集，而 *Ciliophora*、*Rotifera*、*Bacteroidetes* 和放线菌门 (*Actinobacteria*) 显著降低。

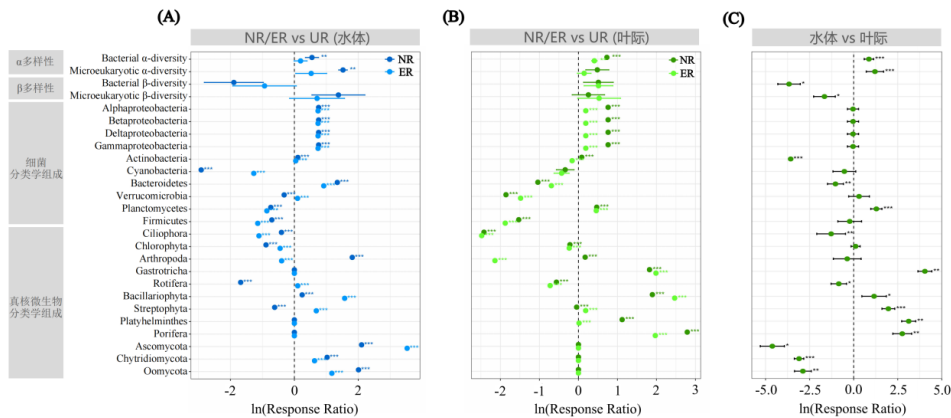


图 3 不同修复方式下水体及叶际微生物群落多样性及分类学组成的响应比 (Response ratio, RR)。NR 区和 ER 区水体浮游微生物群落相对于 UR 区的响应比 (A)；NR 区和 ER 区叶际附着微生物群落相对于 UR 区的响应比 (B)；叶际微生物群落相对于水体浮游微生物群落的响应比 (C) (NR: 近自然修复区；ER: 围隔修复区；点表示 lnRR 均值，误差线表示 95%置信区间，虚线表示 lnRR = 0。显著性水平 * $P < 0.05$ ，** $P < 0.01$ ，*** $P < 0.001$)

Fig. 3 Response ratios (RR) of the diversity and taxonomic composition of planktonic and phyllosphere microbial communities under different restoration conditions. Response ratios of planktonic microbial communities in the NR and ER areas relative to UR area (A); Response ratios of phyllosphere microbial communities in the NR and ER areas relative to the UR area (B); Response ratios of planktonic microbial communities relative to phyllosphere microbial communities (C). (NR: near-natural restoration area; ER: enclosure restoration area; UR: unrestored area; Points represent mean lnRR values, error bars indicate 95% confidence intervals, and the dashed line indicates lnRR = 0; Significant differences at * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, and *** $P < 0.001$, respectively.)

基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析 (PCoA) 结果显示 (图 2C、2F)，不同区域的水体浮游和叶际附着微生物群落结构均呈现明显的空间分异格局。其中，NR 区与 ER 区的样本点聚集较为紧密，而这两个区域的样本点均与 UR 区明显分离。基于 Bray-Curtis 距离的置换多元方差分析 (PERMANOVA，置换次数=999) 进一步表明 (表 1)，无论是细菌群落还是真核微生物群落，其群落结构在不同区域之间均存在显著差异，且这一分异主要来源于未修复区 (UR 区) 与修复区 (NR 区、ER 区) 之间的显著差异，而 NR 区与 ER 区之间的差异相对较小。此外，水体生境内部的浮游微生物群落差异显著大于叶际生境的附着微生物群落。基于 Bray-Curtis 距离的差异比较结果显示 (图 2C、2F)，叶际附着微生物群落的组内差异显著低于水体浮游微生物群落 ($P < 0.05$)，表明叶际微生物群落相对稳定，生态修复对叶际微生物群落的影响小于对水体浮游微生物群落的影响。响应比分析结果也显示 (图 3C)，叶际附着微生物群落相对于水体浮游微生物群落的组内 Bray-Curtis 距离均表现为负响应，表明与水体相比，叶际附着微生物群落的对生态修复的响应较小。

表 1 基于 Bray-Curtis 距离的微生物群落结构差异分析

Tab.1 Analysis of microbial community structure differences based on Bray-Curtis distance

分析类别	比较组别	细菌群落	真核微生物群落
整体差异	所有区域	$R^2 = 0.338, P = 0.001$	$R^2 = 0.295, P = 0.001$
不同修复	UR vs NR	$R^2 = 0.25, P = 0.001$	$R^2 = 0.28, P = 0.001$
程度区域	UR vs ER	$R^2 = 0.22, P = 0.001$	$R^2 = 0.24, P = 0.001$
两两比较	NR vs ER	$R^2 = 0.05, P = 0.032$	$R^2 = 0.04, P = 0.047$
生境间差异	水体生境	$R^2 = 0.226, P = 0.001$	$R^2 = 0.194, P = 0.001$
	叶际生境	$R^2 = 0.181, P = 0.009$	$R^2 = 0.159, P = 0.012$

注：NR：近自然修复区；ER：围隔修复区；UR：未修复区

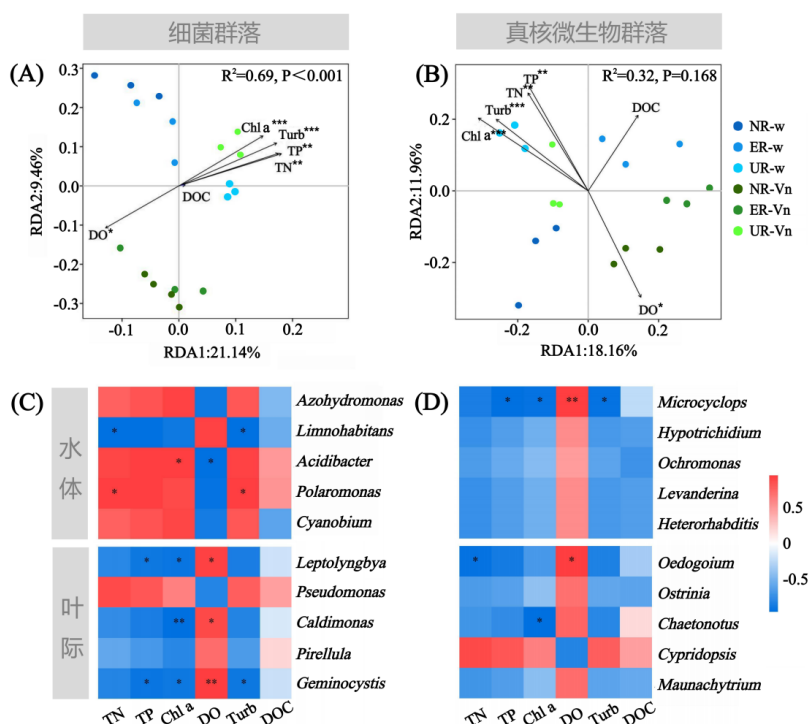


图 4 细菌 (A) 和真核微生物 (B) 群落与环境因子冗余 (RDA) 分析；水体浮游及叶际附着细菌 (C) 和真核微生物 (D) 群落优势属与环境因子相关性分析 (蓝色代表负相关，红色代表正相关，颜色越深代表相关性越显著，显著性水平 $*P < 0.05$, $**P < 0.01$, $***P < 0.001$; NR: 近自然修复区; ER: 围隔修复区; UR: 未修复区; w: 水体浮游微生物; Vn: 苦草叶际附着微生物)

Fig. 3 Redundancy analysis (RDA) of bacterial(A) and microeukaryotic(B) communities with environmental factors; Correlation analysis between dominant genera in planktonic and bacterial (C) and microeukaryotic (D) communities with environmental factors (Blue color represents negative correlation, red color represents positive correlation; darker colors indicate more significant correlations; Significant differences at $* P < 0.05$, $** P < 0.01$, and $*** P < 0.001$; NR: near-natural restoration area; ER: enclosed restoration area; UR: unrestored area; w: planktonic microorganisms in water; Vn: phyllosphere microorganisms attached to *Vallisneria natans*)

2.3 微生物群落及其优势属与环境因子相关性分析

微生物群落与环境因子的相关性分析结果表明，不同区域微生物群落对环境梯度的响应存在明显差异 (图 4)。冗余分析 (RDA) 结果显示 (图 4A、4B)，细菌群落和真核微生物群落结构均与 TN、TP、Turb 及 Chl a 浓度等环境因子显著关联 ($P < 0.05$)，其中细菌群落 RDA 模型的解释率 ($R^2=0.69$, $P <$

0.001) 高于真核微生物群落 ($R^2 = 0.32$, $P = 0.168$), 表明细菌群落更容易受到不同修复方式下环境梯度的影响。

LEfSe 分析 (LDA score > 2) 筛选出各区域的优势微生物类群, Spearman 相关性分析进一步分析了优势微生物类群与环境因子的关联。在水体浮游细菌群落中 (图 4C、4D), 栖湖菌属 (*Limnohabitans*) 的相对丰度与 TN 和 Turb 呈显著负相关 ($P < 0.05$), 而极地单胞菌属 (*Polaromonas*) 的相对丰度与 TN 和 Turb 呈显著正相关 ($P < 0.05$); 醋杆菌属 (*Acidibacter*) 的相对丰度与 Chl a 浓度呈显著正相关 ($P < 0.05$), 而与 DO 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。在苦草叶际附着细菌群落中, 细鞘丝藻属 (*Leptolyngbya*)、热单胞菌属 (*Caldimonas*) 和双囊藻属 (*Geminocystis*) 的相对丰度均与 Chl a 浓度显著正相关, 与 DO 显著负相关 ($P < 0.05$)。真核微生物优势属与环境因子相关性分析结果显示, 水体中小剑水蚤属 (*Microcyclops*) 的相对丰度与 TP、Chl a 和 Turb 均呈显著负相关 ($P < 0.05$), 而与 DO 呈显著正相关 ($P < 0.05$); 苦草叶际中鞘藻属 (*Oedogonium*) 的相对丰度与 TN 呈显著负相关 ($P < 0.05$), 而与 DO 呈显著正相关 ($P < 0.05$)。

2.4 微生物群落共现网络分析

基于物种共现网络分析结果 (图 5、表 2), 不同修复区域的微生物网络拓扑结构呈现出明显的梯度变化特征。在细菌群落网络中 (图 5A), 近自然修复区 (NR) 表现出最高的复杂度与连通性: 其节点数为 393, 边数为 3455, 平均度为 17.58, 网络密度 (0.045) 与模块性 (0.53) 均处于较高水平, 平均路径长度最短 (2.33)。围隔修复区 (ER) 细菌网络的连通性低于 NR 区, 其节点数为 348, 边数为 2659, 平均度为 15.28, 网络密度与模块性分别为 0.044 和 0.39, 平均路径长度为 2.74。未修复区 (UR) 细菌网络则出现明显简化: 节点数为 307、边数为 906, 平均度 (5.90) 与网络密度 (0.019) 显著降低, 平均路径长度增加 (5.59), 模块性为 0.17。这些指标表明, 相较于其他区域, NR 区细菌共现网络表现出更高的紧密型, 反映出更强的种间互作潜力。真核微生物群落的物种共现网络同样呈现出复杂度与连通性 NR 区 > ER 区 > UR 区的递减趋势 (图 5C): NR 区网络节点数最高 (445), 边数 (1997)、平均度 (8.98) 与模块性 (0.41) 均高于 ER 区与 UR 区; 而 UR 区网络规模显著收缩 (节点数为 109、边数为 304), 模块性最低 (0.11)。尽管真核微生物的物种互作网络对不同修复方式的相应模式与细菌网络类似, 但真核微生物网络的整体边数与密度更低、平均路径长度更长, 表明其种间互作潜力可能相对较弱。结合微生物群落与环境因子的互作分析结果显示 (图 5B、5D), 细菌网络中多数类群的相对丰度与 TN、TP、Chl a 及 Turb 呈正相关, 而与 DO 呈负相关。真核微生物网络虽表现出类似的相关性模式, 但其物种与环境因子之间的连接边数低于细菌网络。

基于网络模块核心优势属 (丰度排名前 10) 在不同区域及生境中的对比分析 (表 3) 发现, 水体与叶际微生物在关键类群组成及其区域变化上存在明显分化。在细菌网络的关键属中, *Cyanobium* 在水体中表现出显著的区域梯度富集特征, 且其相对丰度随营养盐浓度升高而增强: 该属在 NR 水体中仅占 0.58%, 在 ER 区水体中升至 4.77%, 在 UR 区水体中进一步增至 15.88%; 而在叶际中的占比始终维持较低水平 (0.12%-1.27%)。 *Pirellula* 与 *Nostoc* 在叶际中的占比显著高于水体, 尤其在 NR 区叶际中分别达到 3.46% 与 3.11%, 而在水体中均处于极低水平, 表明叶际微生境更有利于这些类群的生长与维持。 *Flavobacterium* 在三个区域的水体中相对丰度均为 0, 但在叶际中出现, 且在 NR 区与 ER 区的叶际中分别达到 2.13% 与 1.86%, 表明该属在叶际生境中更具优势。 *Limnohabitans* 与 *Polynucleobacter* 等细菌在水体中占比较高, 且在 NR 区水体中 (3.44%、2.70%) 明显高于 UR 区水体 (0.07%、0.29%), 而在叶际中的占比普遍较低 ($\leq 0.11\%$)。

真核微生物网络的关键属同样表现出显著的生境偏好特征: 硅藻类群 *Cymbella* 与 *Cocconeis* 在叶际中显著富集 (在 NR 区叶际中分别占比 4.84%、2.89%, 在 ER 区叶际中分别占比 5.68%、3.32%), 而在水体中占比普遍较低 ($\leq 1.43\%$), 表明叶际更易形成以附着硅藻为代表的微型初级生产者群落; 相反, 甲壳类 *Microcyclops* 在水体中占绝对优势, 在 NR 区水体中占比达到 10.21%, 但在叶际中仅占 0.03%, 体现出明显的浮游生态位特征。 *Aureobasidium* 与 *Polyarthra* 在 ER 区水体中分别占比 9.15% 与 3.26%, 明显高于 NR 区与 UR 区水体, 表明围隔修复对部分真核关键类群具有区域特异性富集效应; UR 区叶际中

Physocypria (5.27%) 与 *Scenedesmus* (2.87%) 的相对丰度较高，则反映出未修复条件下叶际真核优势类群的组成发生了重构。关键类群的区域梯度变化与修复强度呈现一致趋势，表明生态修复不仅重塑了网络的拓扑结构，也改变了模块优势类群在不同生境中的主导地位及其相对贡献。

2.5 细菌群落功能预测分析

基于 FAPROTAX 数据库对细菌群落进行功能注释，共鉴定出 64 个与水生态系统生物地球化学循环相关的功能类群（图 6）。总体上，不同修复区域与生境类型的细菌群落在功能组成与相对丰度上均存在明显差异，且碳循环和氮循环相关功能的变化与环境梯度显著相关，表明生态修复通过改变营养盐水平等关键环境条件，显著重塑了细菌群落的潜在代谢功能结构。

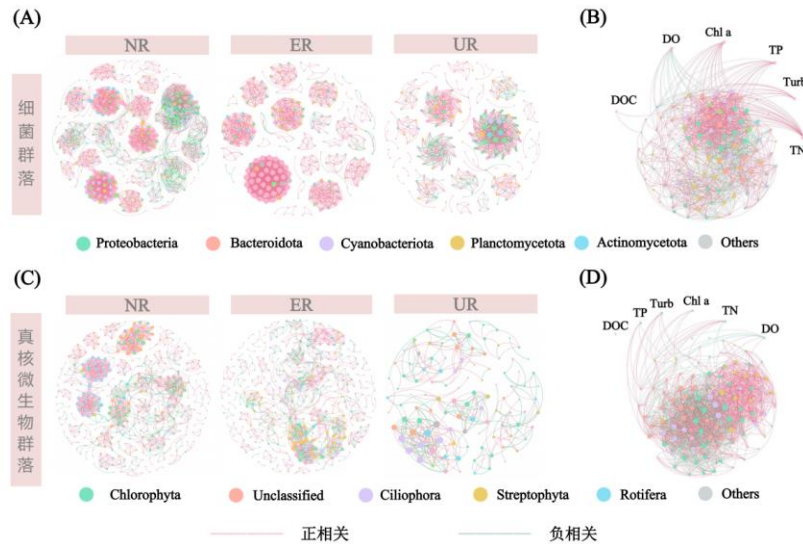


图 5 不同区域细菌共现网络 (A); 结合细菌群落与环境因子的共现网络 (B); 不同区域真核微生物共现网络 (C); 结合真核微生物群落与环境因子的共现网络 (D)(NR: 近自然修复区; ER: 围隔修复区; UR: 未修复区)

Fig.5 Bacterial co-occurrence networks in different restoration areas (A); Co-occurrence network of bacterial communities combined with environmental factors (B); Microeukaryotic co-occurrence networks in different restoration areas (C); Co-occurrence network of microeukaryotic communities combined with environmental factors (D)(NR: near-natural restoration area; ER: enclosed restoration area; UR: unrestored area)

表 2 不同修复区域细菌与真核微生物网络拓扑特征

Tab.2 Topological properties of bacterial and microeukaryotic networks across different restoration areas

网络参数	细菌群落			真核微生物群落		
	NR	ER	UR	NR	ER	UR
节点数	393	348	307	445	394	109
边数	3455	2659	906	1997	1509	304
平均度	17.58	15.28	5.90	8.98	7.66	5.58
网络密度	0.045	0.044	0.019	0.020	0.019	0.015
平均路径长度	2.33	2.74	5.59	3.88	4.13	4.39
模块性	0.53	0.39	0.17	0.41	0.26	0.11

注: NR: 近自然修复区; ER 围隔修复区; UR: 未修复区

表 3 细菌与真核微生物网络中丰度排名前 10 关键属

Tab.3 The top 10 most abundant key genera in the bacterial and microeukaryotic network

门	属	NR		ER		UR		
		水体	叶际	水体	叶际	水体	叶际	
	Cyanobacteria	Cyanobium	0.58%	0.12%	4.77%	0.23%	15.88%	1.27%
	Gammaproteobacteria	Acinetobacter	0.13%	0.09%	0.16%	0.04%	2.50%	7.36%
	Aphlproteobacteria	Vibrionimona	1.04%	1.31%	2.92%	0.47%	0.96%	3.43%
	Planctomycetes	Pirellula	0.11%	3.46%	0.01%	1.86%	0	1.05%
‡	Bacteroidetes	Sandaracinomonas	4.67%	0.01%	1.17%	0.02%	0.02%	0.09%
‡	Betaproteobacteria	Limnohabitans	3.44%	0.11%	1.84%	0.02%	0.07%	0.02%
	Betaproteobacteria	Polynucleobacter	2.70%	0.04%	2.26%	0.03%	0.29%	0.07%
	Chlorobi	Fuscovulum	0.54%	0.91%	1.04%	0.98%	0.05%	1.38%
	Bacteroidetes	Flavobacterium	0	2.13%	0	1.86%	0	0.71%
	Cyanobacteria	Nostoc	0.02%	3.11%	0.03%	0.07%	0	0.05%
	Bacillariophyta	Cymbella	0.18%	4.84%	1.43%	5.68%	0.27%	1.51%
	Arthropoda	Microcyclops	10.21%	0.03%	0.79%	0.06%	0.43%	0.09%
	Ascomycota	Aureobasidium	0.11%	0.02%	9.15%	0.89%	0.16%	0.07%
‡	Bacillariophyta	Cocconeis	0.07%	2.89%	0.72%	3.32%	0.03%	0.19%
‡	Arthropoda	Physocypria	0.28%	1.28%	0.02%	0.08%	0.36%	5.27%
‡	Gastrotricha	Chaetonotus	0.67%	1.37%	0.39%	3.09%	0.16%	0.46%
‡	Ciliophora	Halteria	2.28%	0.07%	1.86%	0.15%	0.64%	0.27%
‡	Chlorophyta	Scenedesmus	0.25%	0.11%	0.08%	0.11%	1.14%	2.87%
	Rotifera	Polyarthra	0.09%	0.26%	3.26%	0.16%	0.38%	0.08%
	Arthropoda	Strandesia	2.65%	0.91%	0.25%	0.09%	0.05%	0.04%

注：NR：近自然修复区；ER 围隔修复区；UR：未修复区

功能预测分析表明（图 6B），在水体浮游细菌群落中，甲基营养型（methylotrophy）和发酵型（fermentation）功能菌群的相对丰度与 TN 呈显著正相关（ $P < 0.05$ ），甲烷营养型（methanotrophy）和纤维素分解型（cellulolysis）功能菌群的相对丰度与 Chl a 呈显著负相关（ $P < 0.05$ ）；氮呼吸（nitrogen_respiration）和硝酸盐呼吸（nitrate_respiration）功能类群的相对丰度与 TN、TP 和 Turb 呈显著正相关（ $P < 0.05$ ），与 DO 呈显著负相关（ $P < 0.05$ ），硝酸盐氨化（nitrate_ammonification）和亚硝酸盐氨化（nitrite_ammonification）功能菌群的相对丰度与 TN、TP 呈显著正相关（ $P < 0.05$ ）。在苦草叶际附着细菌群落中，发酵型功能菌群的相对丰度与 TN、TP 和 Turb 呈显著正相关，与 DO 呈显著负相关（ $P < 0.05$ ），纤维素分解型功能菌群的相对丰度与 TN、TP 呈显著负相关（ $P < 0.05$ ）；氮呼吸和硝酸盐呼吸功能类群的相对丰度与 TN、TP 和 Turb 呈显著正相关，与 DO 呈显著负相关（ $P < 0.05$ ），与水体浮游细菌群落表现出一致的环境响应趋势；硝酸盐氨化和亚硝酸盐氨化功能菌群的相对丰度与 TN 呈显著负相关（ $P < 0.05$ ），与水体浮游细菌群落呈现相反的变化趋势。

3 讨论

3.1 不同生态修复方式对水体理化及微生物群落的影响

本研究比较了玄武湖不同生态修复方式下的水体理化性质及微生物群落特征。结果表明，近自然修复和围隔修复均能显著改善水体环境，其中近自然修复的综合效果更为突出。与未修复区相比，两种修复方式均提高了沉水植被覆盖度和水体透明度，同时降低了总氮、总磷、叶绿素 a 及浊度（图 1）。这表

明, 沉水植被的恢复能够通过吸收营养盐、抑制藻类生长以及改善水下光环境等途径, 有效促进水体环境的改善^[12, 13]。进一步比较发现, 近自然修复区具有更丰富的水生植被类型, 同时其营养盐浓度和藻类生物量均低于其他两个区域, 表明近自然修复不仅有利于植被恢复, 也更有利于水体营养盐削减和水质提升^[4, 5]。此外, 近自然修复区的溶解性有机碳浓度显著低于围隔修复区和未修复区, 而围隔修复区与未修复区之间无显著差异, 表明不同修复方式在促进溶解性有机碳转化方面的过程和效应可能不同, 围隔修复未能有效降低溶解性有机碳浓度, 这可能与围隔系统内水体交换受限有关^[3]。

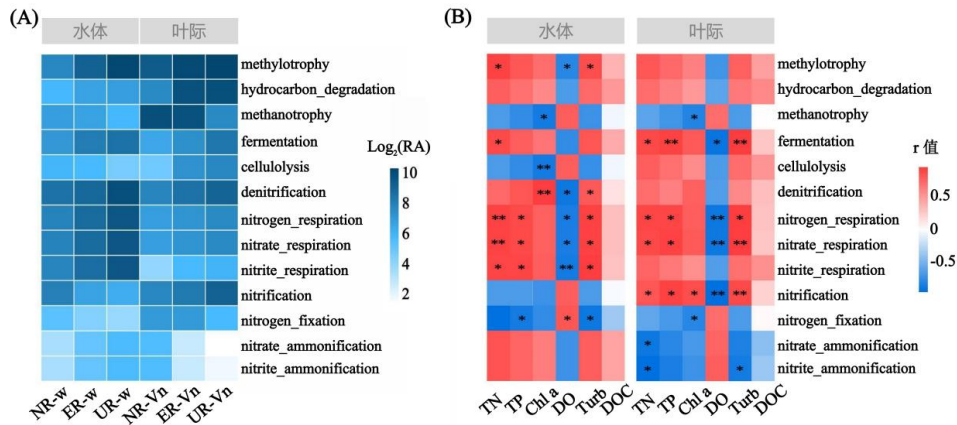


图 6 不同区域碳氮功能类群的 Log₂ 相对丰度 (A); 水体浮游和叶际附着细菌功能类群丰度与环境因子的相关性 (B) (红色代表正相关, 蓝色代表负相关, 颜色越深代表相关性越显著, 显著性水平 * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; RA: 相对丰度; NR: 近自然修复区; ER: 围隔修复区; UR: 未修复区; w: 水体浮游细菌; Vn: 苦草叶际附着细菌)

Fig. 5 Log₂ relative abundance of carbon and nitrogen cycling functional groups in different areas (A); Correlation between relative abundance of planktonic and phyllosphere-attached bacterial functional groups and environmental factors (B) (Red color represents positive correlation, blue color represents correlation, darker colors indicate more significant correlations; Significant differences at * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, and *** $P < 0.001$; RA: relative abundance; NR: near-natural restoration area; ER: enclosed restoration area; UR: unrestored area; w: planktonic in water; Vn: phyllosphere bacteria attached to *Vallisneria natans*)

水环境条件的改善进一步影响了微生物群落的多样性和组成。本研究发现, 两种修复方式均提高了细菌和真核微生物群落的 Faith's PD 指数, 且近自然修复区的提升幅度整体高于围隔修复区 (图 2A)。这一结果说明, 两种修复方式均可以促进微生物多样性的提升, 而近自然修复促进微生物多样性提升方面的作用更加显著。已有研究表明, 水生植被多样性的增加会提高水体生境异质性, 为不同微生物类群提供多样化的生态位, 从而促进了微生物群落多样性的提升^[13]。无论在水体还是叶际生境, NR 区和 ER 区相对于 UR 区均以正响应为主, 但多数指标在 NR 区的响应幅度更高 (图 3A、3B)。从群落组成来看, α -变形菌纲、 β -变形菌纲、 δ -变形菌纲和 γ -变形菌纲在 NR 区和 ER 区相对于 UR 区均整体表现为正响应, 且多数情况下 NR 区的响应幅度高于 ER 区, 表明近自然修复方式更有利于提升这些优势细菌类群的相对丰度。与此相反, 蓝细菌门在水体中的响应比值表现为显著负响应, 表明生态修复可有效抑制蓝细菌类群的增殖。总氮 (TN)、总磷 (TP) 等环境梯度对细菌和真核微生物群落均具有驱动作用 (图 4A), 但细菌群落对修复方式下环境因子的响应更为显著, 表明其对环境条件的变化更为敏感。

除群落多样性和组成变化外, 微生物共现网络分析进一步揭示了不同修复方式对群落稳定性的影响。与围隔修复相比, 近自然修复区的微生物网络具有更高的复杂度和连通性, 表明其网络结构更为稳定 (图 5, 表 2)。已有研究表明, 生态修复可通过降低营养负荷、恢复沉水植被以及提高生境复杂性等途径, 显著改变微生物群落结构并增强附着微生物群落网络的复杂性与稳定性^[15], 与本研究结果一致。近自然修复方式恢复的水生植被类型多样, 其较高的生境异质性有助于促进不同微生物类群间的互作关

系和网络结构的优化^[13]。相比之下,围隔修复方式下的植被组成和生境结构相对单一,因此在促进微生物群落多样性以及网络复杂性方面的效果弱于近自然修复^[16-18]。细菌网络对不同修复方式的响应更为敏感(图 5B、5D),其网络复杂度和稳定性的提升幅度均高于真核微生物网络,这可能与细菌类群对环境变化更快的响应速度以及更广泛的代谢多样性有关。

总体而言,不同生态修复方式均可改善水体环境条件,进而影响微生物群落的多样性、组成及网络结构。近自然修复由于能够恢复更高的植被多样性和生境复杂性,在促进微生物多样性恢复、提升功能类群相对丰度以及增强网络稳定性方面均表现出更明显的优势。这一结果说明,相较于以工程化干预为主导的围隔修复,模拟自然生态过程的近自然修复更有利于促进湖泊生态系统功能的恢复。本研究中不同修复方式实施于湖泊的不同区域,区域间原始本底的空间异质性可能与修复措施共同作用于微生物群落现状格局,但玄武湖水系连通且水体交换频繁,各湖区水质差异并不显著^[35]。因此,本研究中不同实验区水质与微生物群落的差异主要归因于生态修复措施本身,而非地理位置的影响。

3.2 沉水植物叶际与水体浮游微生物群落对生态修复的响应差异

不同生态修复方式下,苦草叶际附着与水体浮游微生物群落在分类学组成和网络结构上表现出明显的生境特异性。在分类学水平上,叶际与水体微生物群落优势类群的相对丰度存在明显差异(图 2B、2E、3C)。细菌群落中, β -变形菌纲在修复区的水体及叶际的相对丰度均高于未修复区,而拟杆菌门和蓝细菌门在不同生境中呈现相反的变化趋势;真核微生物群落中,纤毛虫门和轮虫门在修复区表现为负响应,而硅藻门则表现为正响应,且在叶际环境中显著富集,反映出不同微生物类群在叶际与水体之间发生了明显的生态位分化^[34]。在互作网络层面,叶际附着与水体浮游微生物在关键类群上同样存在明显的生境分化(表 3)。细菌网络关键属中,*Pirellula*、*Nostoc* 及 *Flavobacterium* 在叶际中显著富集,尤其在近自然修复区叶际中占比较高,而在水体中丰度极低;*Cyanobium* 在水体中随修复强度减弱而逐渐富集,在未修复区达到最高,而在叶际中丰度始终维持在极低水平。真核微生物网络关键属中,硅藻类群 *Cymbella* 与 *Cocconeis* 在叶际中显著富集,尤其在修复区叶际中占比较高,而在水体中占比较低;甲壳类 *Microcyclops* 则在水体中占绝对优势,在修复区水体中丰度最高,而在叶际中占比较低。这种关键类群的生境分化表明,生态修复不仅重塑了网络的拓扑结构,也改变了模块优势类群在不同生境中的主导地位及其相对贡献。

不同修复区域的水体和叶际微生物群落结构存在显著空间分异。无论在细菌群落还是真核微生物群落中,叶际微生物的 Faith' s PD 指数均高于水体,而叶际微生物群落的组内平均 Bray-Curtis 距离则显著低于水体群落(图 2),表明相较于水体浮游微生物,叶际微生境中的群落组成在样本间表现出更高的一致性,同时具有较高的系统发育多样性。这提示叶际微生物群落可能具有相对较高的稳定性,其对生态修复的响应方式也可能与水体浮游微生物群落存在差异。尽管总氮(TN)、总磷(TP)等环境梯度对叶际和水体微生物均具有驱动作用,但叶际与水体优势类群的分布所受环境驱动存在明显差异(图 4C、4D)。已有研究表明,水体浮游微生物群落主要受到营养盐浓度、水温及水动力条件等环境因子的直接调控,其群落结构随环境波动变化较为迅速^[15,17];而叶际附着微生物则更多地受到宿主植物生理状态、叶片表面理化性质以及分泌物等环境因子的影响^[7,8,36]。这说明叶际与水体微生物群落可能具有不同的环境响应机制:前者更多体现宿主筛选与局部微环境共同作用下的组装特征,后者则更直接地响应外部水环境变化。

不同生态修复方式下,苦草叶际附着与水体浮游微生物群落在功能组成上呈现明显的生境分化。功能预测分析表明(图 6),叶际附着细菌群落中富集了与氮循环密切相关的功能类群,如硝酸盐氨化和亚硝酸盐氨化功能菌群,其相对丰度与总氮呈显著负相关,表现出较强的氮同化潜力;而水体浮游细菌群落中则富集了甲基营养型和发酵型等功能菌群,其相对丰度与总氮呈显著正相关。叶际微环境对功能微生物的富集作用进一步强化了其生态功能。例如,热单胞菌属(*Caldimonas*)可能与氮素转化过程相关,双囊藻属(*Geminocystis*)作为光合蓝细菌可能通过提高光合作用效率参与无机碳固定过程^[37];鞘藻属(*Oedogonium*)在生长过程中可能吸收并同化水体中的氮、磷营养盐,腹毛动物门 *Chaetonotus* 则可能通过选择性摄食有机碎屑和藻类,进而调节微生物群落的结构与功能^[38]。

综上所述,不同生态修复方式下,苦草叶际附着与水体浮游微生物群落在分类学组成、网络结构、群落稳定性以及功能分化等方面均表现出明显的生境特异性。相较于水体浮游微生物,叶际附着微生物群落表现出更高的系统发育多样性和更强的组内组成一致性,并对氮循环、碳固定相关类群具有一定的选择性富集作用,而近自然修复则可能通过提高植被多样性和生境复杂性进一步强化这一生态效应。但这种“组内一致性较高”的现象并不完全等同于生态学意义上的群落稳定性,其形成还可能受到宿主一致性和采样尺度等因素的影响。同时,本研究基于 FAPROTAX 数据库的功能预测结果仍属间接推断,且在样本量和时空尺度上仍存在一定局限。因此,未来仍需结合宏基因组学、时间序列监测、扰动实验及宿主生理指标等多维证据,对叶际微生物群落的稳定性、功能代谢机制及其生态修复响应过程开展更深入的验证与拓展。

4 结论

本研究对比分析了玄武湖近自然修复区(NR)、围隔修复区(ER)和未修复区(UR)的理化环境特征及微生物群落分布模式,揭示了生态修复对微生物群落结构与功能的影响机制,主要结论如下:

- 1) 近自然修复在改善水体环境及调控微生物群落方面效果优于围隔修复。NR区沉水植物种类更丰富,水质最佳,细菌群落 α 多样性和网络稳定性均显著高于ER区和UR区,且细菌网络对环境因子的敏感性高于真核微生物网络,表明细菌群落在生态修复过程中发挥关键调控作用。
- 2) 沉水植物叶际微生境对微生物具有显著的筛选作用,并富集了氮循环功能类群。苦草叶际微生物多样性高于水体,而群落异质性低于水体,表明其群落组成具有较高的一致性,并可能具有相对较高的稳定性。叶际优势属可能通过参与硝化和反硝化等氮循环过程,对水质改善具有潜在贡献。

5 参考文献

- [1] 中华人民共和国生态环境部. 2024年中国生态环境状况公报. 2025, **60**. <https://www.mee.gov.cn/hjzl/sthjzk/>.
- [2] Zhang Y, Qin BQ, Zhu GW *et al.* Importance and main ecological and environmental problems of lakes in China. *Chinese Science Bulletin*, 2022, **67**(30): 3503-3519. DOI: 10.1360/TB-2022-0178.[张运林, 秦伯强, 朱广伟等. 论湖泊重要性及我国湖泊面临的主要生态环境问题. 科学通报, 2022, **67**(30): 3503-3519.]
- [3] Hu S, Chen X, Huang X *et al.* Submerged macrophyte restoration in enclosure: a proper way for ecological remediation of shallow lakes? *Water*, 2023, **15**(7): 1317. DOI: 10.3390/w15071317.
- [4] Hilt S, Alirangues N, Bakker ES *et al.* Response of submerged macrophyte communities to external and internal restoration measures in north temperate shallow lakes. *Frontiers in Plant Science*, 2018, **9**: 194. DOI: 10.3389/fpls.2018.00194.
- [5] Li CH, Ye C, Liu FX *et al.* Concept, theory and practice of near-natural wetland ecological restoration. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2023, **13**(1): 394-402. DOI: 10.12153/j.issn.1674-991X.20210832.[李春华, 叶春, 刘福兴等. 近自然湿地生态修复的概念、理论与实践. 环境工程技术学报, 2023, **13**(1):394-402.]
- [6] Hu Y, Qian DX, Zhu H *et al.* Purification efficiency of eutrophic water by three submerged plants. *Natural Environment and Pollution Technology*, 2023, **22**(2): 953-959. DOI: 10.46488/NEPT.2023.v22i02.039.
- [7] Zhang R, Ma B, Yang Z *et al.* Research advances and application situation of *Vallisneria* in water environmental restoration. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, **32**(28): 144-154. DOI: 10.11924/j.issn.1000-6850.casb16020038.[张嵘梅, 马博馨, 杨志杰等. 沉水植物苦草属在水体环境修复中的研究进展和应用现状. 中国农学通报, 2016, **32**(28): 144-154.]
- [8] Xu H, Lu Y. Research advances of aquatic plants in water ecological restoration. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, **27**(3): 413-416.[徐洪文, 卢妍. 水生植物在水生态修复中的研究进展. 中国农学通报, 2011, **27**(3): 413-416.]
- [9] Sun W, Xing J, Li X *et al.* Effects of planting density on water restoration performance of *Vallisneria spinulosa* growth system constructed by enclosure. *Water*, 2025, **17**(11): 1603. DOI: 10.3390/w17111603.
- [10] Liu XD, Zhu HZ, Jiang MZ *et al.* Characteristics of the rhizosphere and phyllosphere microbial community of three submerged plants in the dragon-shaped water system of Beijing. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2021, **37**(10): 3663-3674. DOI: 10.13345/j.cjb.210415.[柳晓东, 朱海珍, 姜民志等. 北京龙形水系三种沉水植物根际及叶际微生物群落特征. 生物工程学报, 2021, **37**(10): 3663-3674.]
- [11] Zhang M, Liu J, Su J *et al.* Diversity patterns and influencing factors of epibiotic in *Vallisneria natans* and planktonic bacteria

- communities. *Environmental Science*, 2023, **44**(1): 252-261. DOI: 10.13277/j.hjkc.202203247.[张梅婷, 刘晋仙, 苏嘉贺等. 苦草叶表附生和水体浮游细菌群落多样性格局及其影响因素. *环境科学*, 2023, **44**(01): 252-261.]
- [12] Zhao D, Xu H, Zeng J *et al.* Community composition and assembly processes of the free-living and particle-attached bacteria in Taihu Lake. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, **93**(6). DOI: 10.1093/femsec/fix062.
- [13] Lu SJ, He RJ, Zhao DY *et al.* Effects of shading levels on the composition and co-occurrence patterns of bacterioplankton and epibiotic bacterial communities of Cabomba caroliniana. *Science of the Total Environment*, 2021, **785**: 147286. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.147286.
- [14] Deng H, Li Q, Li M *et al.* Epiphytic microorganisms of submerged macrophytes effectively contribute to nitrogen removal. *Environmental Research*, 2024, **242**: 117754. DOI:10.1016/j.envres.2023.117754.
- [15] Sun X, Hu S, He R *et al.* Ecological restoration enhanced the stability of epiphytic microbial food webs of submerged macrophytes: Insights from predation characteristics of epiphytic predators. *Science of The Total Environment*, 2024, **948**: 174547. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.174547.
- [16] Wang Y, Guo M, Li X *et al.* Shifts in microbial communities in shallow lakes depending on trophic states: Feasibility as an evaluation index for eutrophication. *Ecological Indicators*, 2022, **136**: 108691. DOI: 10.1016/j.ecolind.2022.108691.
- [17] Ang Z, Sun X, Cao X *et al.* Diversity and network structure of epiphytic bacterial communities on different submerged macrophytes. *Journal of Lake Sciences*, 2022, **34**(4): 1234-1249. DOI: 10.18307/2022.0416.[昂正强, 孙晓健, 曹新益等. 不同沉水植物叶片附着细菌群落多样性及网络结构差异. *湖泊科学*, 2022, **34**(4): 1234-1249.]
- [18] Zeng J, Bian Y, Xing P *et al.* Macrophyte species drive the variation of bacterioplankton community composition in a shallow freshwater lake. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, **78**(1): 177. DOI: 10.1128/AEM.05117-11.
- [19] Shen F, Zhao D, Huang R *et al.* Seasonal variation of bacterioplankton community structure in Xuanwu Lake(Nanjing) and its relationship with environmental factors. *Journal of Lake Sciences*, 2017, **29**(3): 662-669. DOI: 10.18307/2017.0315.[沈烽, 赵大勇, 黄睿等. 南京玄武湖浮游细菌群落结构的季节变化及其与环境因子的关系. *湖泊科学*, 2017, **29**(3): 662-669.]
- [20] Sun Z, Jiang C. Study on ecological water level of Xuanwu Lake based on aquatic plant restoration. *Advances in Science and Technology of Water Resources*. 2023, **43**(3):49-54. DOI:10.3880 / j. issn. 1006 7647. 2023. 03. 008.[孙泽悦, 姜翠玲. 基于水生植物修复的玄武湖生态水位研究. *水利水电科技进展*, 2023, **43**(3): 49-54.]
- [21] Mei Y, Su Y, Dong Z *et al.* Impacts of ecological restoration on water quality and carbon-containing greenhouse gas fluxes in a shallow, eutrophic lake: A case study of Lake Xuanwu, Nanjing. *Journal of Lake Sciences*, 2025, **37**(6): 1978-1987. DOI: 10.18307/2025.0618.[梅彦昆, 苏雅玲, 董志国等. 富营养化浅水湖泊生态修复对水质与含碳温室气体通量的影响——以南京玄武湖为例. *湖泊科学*, 2025, **37**(6): 1978-1987.]
- [22] 胡凯. 玄武湖景区生态环境修复及公园文化发展. *新丝路*, **2020**(7): 3-3.
- [23] 毛文渊. 浅析城市公园水生态景观改造——以玄武湖公园翠洲湿地项目为例. *现代物业（新建设）*, 2020,(4): 144-144.
- [24] He R, Hu S, Li Q *et al.* Greater transmission capacities and small-world characteristics of bacterial communities in the above-than those in the below- ground niches of a typical submerged macrophyte, *Vallisneria natans*. *Science of The Total Environment*, 2023, **903**: 166229. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.166229.
- [25] 国家环境保护总局《水和废水监测分析方法》编委会. 水和废水监测分析方法: 第4版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [26] Liu L, Wang S, Ji J *et al.* Characteristics of microbial eukaryotic community recovery in eutrophic water by using ecological floating beds. *Science of The Total Environment*, 2020, **711**: 134551. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.134551.
- [27] He R, Zeng J, Zhao D *et al.* Decreased spatial variation and deterministic processes of bacterial community assembly in the rhizosphere of *Phragmites australis* across the Middle-Lower Yangtze plain. *Molecular Ecology*, 2021, **31** (4): 1180-1195. DOI: 10.1111/mec.16298.
- [28] Magoc T, Salzberg S. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics*, 2011, **27**: 2957-2963. DOI: 10.1093/bioinformatics/btr507.
- [29] Edgar R, Haas B, Clemente J *et al.* UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics*, 2011, **27**:

2194-2200. DOI: 10.1093/bioinformatics/btr381.

- [30] Anderson MJ. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 2006, **62**(1): 245-253. DOI: 10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x.
- [31] Dixon P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 2003, **14**: 927-930. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02228.x.
- [32] Ye L, Hou Y, Hu W *et al.* Repressed Blautia-acetate immunological axis underlies breast cancer progression promoted by chronic stress. *Nature Communications*, 2023, **14**: 6160, DOI: 10.1038/s41467-023-41817-2.
- [33] Hedges L, Gurevitch J, Curtis P. The meta-analysis of response ratios in wxperimental ecology. *Ecology*, 1999, **80**: 1150-1156. DOI:10.1890/0012-9658(1999)080[1150:TMAORR]2.0.CO;2.
- [34] Munday PL. Reanalysis shows there is not an extreme decline effect in fish ocean acidification studies. *PLoS Biology*, 2022, **20**(11): e3001809. DOI: 10.1371/journal.pbio.3001809.
- [35] Song W, Li J, Ma X *et al.* Community structure and function of epiphytic bacteria attached to submerged macrophytes in Caohai Lake, southwest of China. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2018, **15**(11): 2342. DOI: 10.3390/ijerph15112342.
- [36] Hu S, He R, Su R *et al.* Research progress on community composition and assembly mechanism of epiphytic bacterial community associated with aquatic macrophytes. *Journal of Lake Sciences*, 2024, **36**(5): 1303-1322. DOI: 10.18307/2024.0501.[胡思文, 何汝嘉, 苏芮等. 水生植物附着细菌群落组成特征及构建机制研究进展. 湖泊科学, 2024, **36**(5): 1303-1322.]
- [37] Ma S, Wang Y, Ao H *et al.* A newly recorded cyanobacterial genus *Geminocystis* in China and its taxonomic and ecological notes. *Journal of Lake Sciences*, 2019, **31**(1): 236-242. DOI: 10.18307/2019.0122.[马苏超, 王一郎, 敖鸿毅等. 中国蓝藻的新记录属——双囊藻属(*Geminocystis*)及分类和生态学讨论. 湖泊科学, 2019, **31**(1): 236-242.]
- [38] 张银, 向星羽, 廖建军等. 丝状藻对废水中氮磷的深度处理研究. *环境与发展*, 2024, **36**(04): 59-63. DOI: 10.16647/j.cnki.cn15-1369/X.2024.04.010.