

雅鲁藏布江下游代表性河流真核浮游植物群落时空分布及其关键驱动因子*

彭红丹^{1,2,3}, 卫佩佩^{1,2,3}, 刘傲^{1,2,3}, 徐佳杰^{1,2,3}, 谭加敏^{1,2,3}, 吴湘君^{1,2,3}, 巴桑^{1,2,3**}

(1: 西藏大学青藏高原生物多样性与生态环境保护教育部重点实验室, 拉萨 850000)

(2: 西藏大学生态环境学院青藏高原湿地与流域生态系统实验室, 拉萨 850000)

(3: 西藏大学麦地卡自治区级湿地生态系统定位观测研究站, 那曲 852000)

摘要: 雅鲁藏布江是重要的国际河流之一, 也是全球生态系统最为敏感和脆弱的区域。真核浮游植物在维持该河流生态系统平衡中发挥着重要的作用, 为揭示雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落多样性、时空分布特征及其关键驱动因子, 本研究基于高通量扩增子测序技术对该流域春季、夏季、秋季三个季节开展了真核浮游植物多样性格局及其驱动因子研究。研究结果显示: 该流域三个季节共鉴定出真核浮游植物 6723 个 ASVs, 隶属于 8 门 39 纲 87 目 100 科 265 属, 三个季节真核浮游植物物种组成淡色藻门丰度均最高; 总体上 Shannon 多样性、Simpson 多样性和 Pielou 均匀度指数均表现为春季 > 夏季 > 秋季, 在季节上均存在极显著差异 ($P < 0.001$)。真核浮游植物群落在季节上存在极显著差异 ($P < 0.001$)。夏季真核浮游植物群落构建由随机性过程主导, 春季和秋季由确定性过程主导。三个季节均存在极显著的地理衰减趋势 ($P < 0.001$)、海拔衰减趋势 ($P < 0.001$) 和环境衰减趋势 ($P < 0.001$)。真核浮游植物群落间的相互作用均以协作为主。环境因素在三个季节中对群落的解释度均显著高于地理因素和海拔因素, 春季真核浮游植物群落的关键驱动环境因子是 pH、溶解氧 (DO)、水温 (WT)、浊度 (TUR)、氨态氮 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$)、海拔 (ALT); 夏季为电导率 (EC) 和水温 (WT); 秋季为水温 (WT)、溶解氧 (DO)、电导率 (EC), 三个季节真核浮游植物群落均受到水温的极显著影响。本研究使用高通量扩增子测序技术分析该流域河流时空尺度上真核浮游植物群落结构, 深入揭示了高原河流真核浮游植物群落分布模式和变化特征, 为高原地区微生物多样性保护与水生态健康管理提供了重要依据。

关键词: 真核浮游植物; 多样性格局; 共现网络; 驱动因子; 雅鲁藏布江下游

Spatiotemporal distribution of representative eukaryotic phytoplankton communities in the Lower Yarlung Tsangpo River and their key driving factors

Peng Hongdan^{1,2,3}, Wei Peipei^{1,2,3}, Liu Ao^{1,2,3}, Xu Jiajie^{1,2,3}, Tan Jiamin^{1,2,3}, Wu Xiangjun^{1,2,3} & Ba Sang^{1,2,3**}

(1: Key Laboratory of Biodiversity and Environment on the Qinghai-Tibet Plateau, Ministry of Education, Xizang University, Lhasa 850000, P.R.China)

(2: Laboratory of Tibetan Plateau Wetland and Watershed Ecosystem, School of Ecology and Environment, Xizang University, Lhasa 850000, P.R.China)

(3: Provincial Level of Mitika Wetland Ecosystem Observation and Research Station in Tibet Autonomous Region, Naqu, 852000, P.R.China)

* 2025-09-26 收稿; 2025-12-22 收修改稿。

国家自然科学基金项目(32070418, 42271149)、2024 年度中央支持地方高校改革发展专项资金项目(藏财预指[2024]1 号)联合资助。

**通信作者; E-mail: basang2003@utibet.edu.cn。

Abstract:

The Yarlung Tsangpo River is one of the world's major international rivers and also one of the most sensitive and fragile ecosystems globally. Eukaryotic phytoplankton play a vital role in maintaining the ecological balance of this river ecosystem. To reveal the diversity, spatiotemporal distribution characteristics, and key driving factors of eukaryotic phytoplankton communities in the Nyang River and Palong Tsangpo, representative primary tributaries of the lower Yarlung Tsangpo River, this study employed high-throughput amplicon sequencing technology to investigate the diversity patterns and driving factors of eukaryotic phytoplankton across three seasons spring, summer, and autumn—in this watershed. Results revealed that 6,723 ASVs of eukaryotic phytoplankton were identified across the three seasons, belonging to 8 phyla, 39 classes, 87 orders, 100 families, and 265 genera. The Phaeophyceae phylum exhibited the highest abundance in species composition throughout all seasons. Overall, Shannon diversity, Simpson diversity, and Pielou's evenness index exhibited a pattern of spring > summer > autumn, with highly significant seasonal differences ($P < 0.001$). Eukaryotic phytoplankton communities showed highly significant seasonal differences ($P < 0.001$). Summer eukaryotic phytoplankton community assembly was dominated by stochastic processes, while spring and autumn communities were dominated by deterministic processes. All three seasons exhibited highly significant geographic decay trends ($P < 0.001$), elevation decay trends ($P < 0.001$), and environmental decay trends ($P < 0.001$). Interactions among eukaryotic phytoplankton communities were predominantly cooperative. Environmental factors significantly explained more community variation than geographic and altitude factors across all seasons. Key environmental drivers for spring eukaryotic phytoplankton communities were pH, dissolved oxygen (DO), water temperature (WT), turbidity (TUR), ammonium nitrogen ($\text{NH}_4^+\text{-N}$), and altitude (ALT); summer: electrical conductivity (EC) and water temperature (WT); autumn: water temperature (WT), dissolved oxygen (DO), and electrical conductivity (EC). Water temperature exerted a highly significant influence on eukaryotic phytoplankton communities across all three seasons. This study employed high-throughput amplicon sequencing to analyze the spatiotemporal structure of eukaryotic phytoplankton communities in the river basin. It revealed the distribution patterns and variation characteristics of eukaryotic phytoplankton communities in plateau rivers, providing crucial evidence for microbial diversity conservation and aquatic ecosystem health management in plateau regions.

Keywords: eukaryotic phytoplankton; diversity patterns; co-occurrence network; driving factors; Lower Yarlung Tsangpo River

真核浮游植物是一类具有叶绿素、能进行光合作用且无真正根、茎、叶分化的植物^[1]。作为河流生态系统中重要的初级生产者，在生态系统的能量流动和物质循环中起着关键作用^[2]。其群落组成与分布对环境变化高度敏感，能在一定程度上反映水体环境质量，是评估生态系统健康状况的重要指标^[3]。真核浮游植物群落构建机制及多样性受地理、环境等多因素影响^[4]。因此，研究真核浮游植物群落构建机制与时空分布模式，对深入认识其生态功能以及全球气候变化背景下的生物多样性具有重要意义^[9]。

目前，有关海洋真核浮游植物群落构建机制的研究已有报道^{[10][11]}，然而，针对高寒河流这类特殊生境基于高通量扩增子测序技术系统解析真核浮游植物群落时空分布格局及群落构建机制的研究仍相对有限^[12]。传统的浮游植物研究多依赖形态学鉴定方法，该方法主要是借助显微镜对物种进行鉴定分类，受人为主观因素影响较大，存在一定的局限性^[13]。基于传统的形态学鉴定方法，多项研究揭示了不同流域浮游植物的组成特征与环境驱动因子。例如，周宇健等发现淮河流域以硅藻为优势类群，绿藻次之^[14]；陶敏等揭示了沱江浮游植物全年以硅藻为主，其分布受 pH、水温和营养状态共同影响^[15]；李晓东等基于形态学鉴定方法发现在雅鲁藏布江中游硝态氮和水温是影响浮游植物群落结构的关键环境因子^[16]。这些研究初步揭示了部分河流中浮游植物的优势类群及其与环境因子的关系，为理解浮游植物生态提供了基础认识。然而，由于形态学鉴定方法在物种分辨率等方面存在明显不足，难以深入揭示河流中真核浮游植物的群落构建机制。近年来，高通量扩增子测序技术的发展为系统解析浮游植物群落结构提供了新的技术路径，并且已广泛应用于河流浮游植物多样性与分布格局的研究中^{[17][19]}。例如，周宇恒等利用该技术揭示了长江流域浮游植物多样性与环境因子的密切关系^[20]；何瑞等发现赣江浮游植物分布受 pH 和总磷等因子的显著驱动^[21]；Zhang 等通过比较 18S rRNA 基因 V4 区与 V9 区的扩增效果，发现 V9 区在鉴定更广泛分类范围的微

生物物种方面比 V4 区更有效^[22]。尽管如此，目前针对雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布利用 18S rDNA V9 区进行高通量扩增子测序技术的研究仍相对匮乏。

雅鲁藏布江位于青藏高原，是西藏境内主要的高寒水系。雅鲁藏布江大峡谷是青藏高原最大的水汽通道，孕育着高原上丰富的生物，为了适应高海拔的极端生存环境，该区域的生物具有自身特殊的演化规律和生存策略^[23]。由于地处高寒海拔地带，其地表植被覆盖率较低，生态系统十分脆弱，是典型的生态敏感区^[24,25]。探究该流域真核浮游植物的时空分布模式及群落构建的关键驱动因子对保护该流域生态具有重要的意义。本研究旨在采用高通量扩增子测序技术^[26]从时空尺度上对雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布 34 个样点真核浮游植物群落进行对比分析，系统阐明该流域真核浮游植物群落多样性、时空分布格局及关键驱动因子，研究结果将为该流域生态系统的保护和管理提供科学依据，在基于形态学研究的基础上进一步填补该流域基于分子生态学探究真核浮游植物群落的空白。

1 材料与方法

1.1 研究区域与样点设置

雅鲁藏布江下游从西藏米林县派镇至墨脱县巴昔卡，位于西藏自治区东南部，该流域峡谷密布^[27]，河段长 496km，海拔介于 644m-4540m，平均海拔 2909m^[28]，水面落差 2725m，集水面积近 5 万 km²^[29]，该河段属于山地亚热带与热带气候的交汇之地^[30]，分布着少量的亚热带常绿阔叶林、山地热带雨林和季雨林等森林类型^[31]。本研究主要聚焦于雅鲁藏布江下游主要的代表性一级支流尼洋河和帕隆藏布^[32]。雅鲁藏布江下游降雨和冰雪融水为主要的补给水源，年最大降水量达 4000 毫米。由于其独特的地形地貌和气候特征，该流域具有复杂多样的生态系统和丰富的生物资源，为生物多样性研究提供了基础。本研究于 2022 年 5 月（春季）、2023 年 7 月（夏季）和 10 月（秋季）对雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布流域 34 个样点（图 1）进行了真核浮游植物样品采集和理化因子的测定。

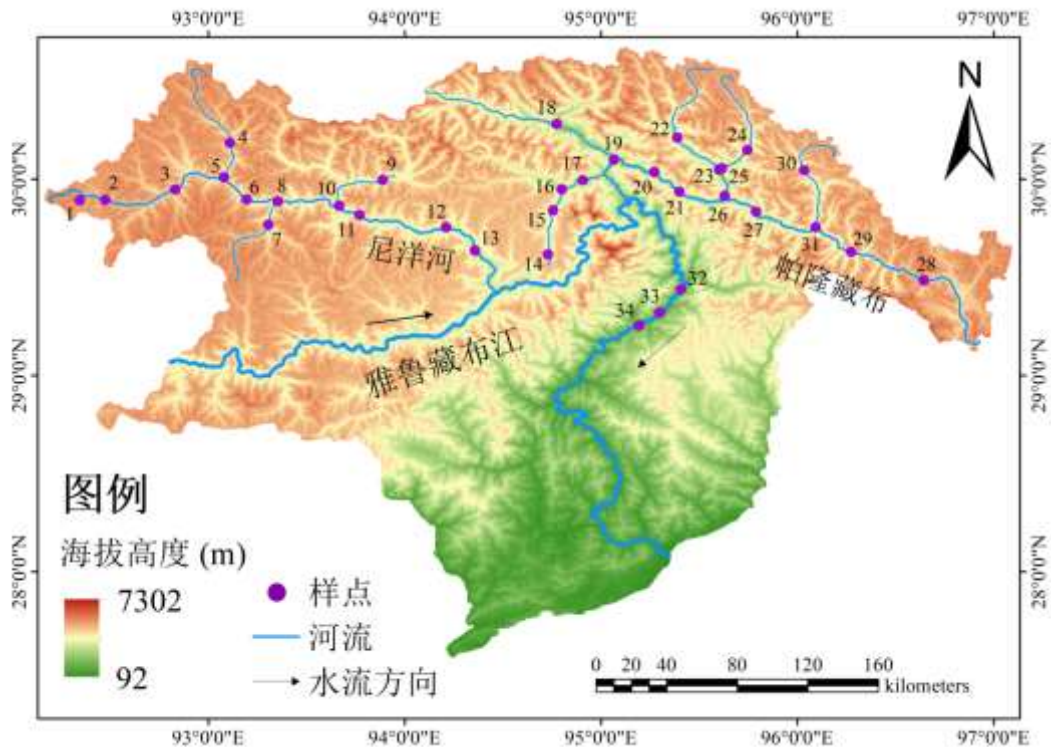


图 1 雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布采样点分布

Fig.1 Distribution of sampling sites in the Nyang River and Parlung Tsangpo,

representative first-order tributaries of the lower Yarlung Tsangpo.

1.2 真核浮游植物样品采集及鉴定

真核浮游植物样品采集河流水面以下约 50 cm 处的表层水样 9 L, 将原水样通过孔径为 200 μm 的尼龙过滤网去除杂质, 装入 10 L 的样品瓶中, 每个样点取三份重复水样。随后立即将水样经 0.22 μm 聚碳酸酯膜 (Millipore 公司) 进行抽滤, 将抽滤后含有水体 DNA 的样品按照编号放入无菌冻管中装封, 并用锡纸包裹, 随后立即放入液氮中保存, 最后将含有 DNA 样品的滤膜送至诺禾致源公司 (北京) 进行 DNA 提取。三个季节理论上应该得到 306 ($34 \times 3 \times 3$) 份含有水体 DNA 的样本, 但公司测序过程中剔除低质量的样品后最终春季测定出 102 份水体样本, 夏季测定出 97 份水体样本, 秋季测定出 102 份水体样本, 三个季节一共得到 301 份水体样本。

1.3 水环境因子的测定

水体样品采集的过程中, 水体理化因子现场用便携式多功能水质参数仪进行测定。使用 HI-98193 (HANNA, 意大利) 测水体溶解氧浓度 (dissolved oxygen, DO); 使用高精度便携式多参数综合水质测定仪 HI-98195 (HANNA, 意大利) 测水体电导率 (electric conductivity, EC)、酸碱度 (pH) 和水温 (water temperature, WT); 使用 HI98703 (HANNA, 意大利) 测浊度 (turbidity, TUR); 使用 FP-111 直读式流速仪 (Globalwate, 美国) 测水体流速 (water velocity, v)。参照水和废水监测分析方法 (第四版) 和地表水环境质量标准 (GB3838-2002) [33,34] 于室内完成总氮 (total nitrogen, TN)、总磷 (total phosphorus, TP)、氨态氮 (ammonia nitrogen, $\text{NH}_4^+\text{-N}$) 和化学需氧量 (chemical oxygen demand, COD) 的测量。使用全球定位系统 (Explorist500, 美国麦哲伦公司) 测样点经度、纬度 (latitude, LAT) 和海拔 (altitude, ALT) 高度, 上述指标均是现场测得, 并重复测定 3 次。

1.4 DNA 提取和高通量测序

样品 DNA 的提取和高通量测序均由北京诺禾致源生物科技有限公司完成, 采用 CTAB 方法对环境样本 DNA 进行提取, 并用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的纯度和浓度, 取适量的样品于离心管中, 使用无菌水稀释样品至 1 $\text{ng}/\mu\text{L}$ 。使用以下引物 1391f (5'-GTACACACCGCCCGTC-3') 和 1510r (5'-TGATCCTTCTGCAGGTTACCTAC-3') 对 18S rDNA V9 高变异区进行 PCR 扩增。使用 New England Biolabs 公司高效和高保真的酶 Phusion® High-Fidelity PCR Master Mix with GC Buffer 进行 PCR 扩增, 确保扩增效率和准确性。PCR 反应体系为 Phusion Master Mix ($2 \times$) 15 μL , 包括 6 μM 上游下游引物各 1.5 μL , 1 $\text{ng}/\mu\text{L}$ 的 gDNA 10 μL , 无菌水 2 μL 。反应程序: 98°C 预变性 1 min; 30 个循环包括 (98°C, 10 s; 50°C, 30 s; 72°C, 30 s); 72°C 终延伸 5 min。PCR 产物使用 2% 浓度的琼脂糖凝胶进行电泳检测。使用 TruSeq DNA PCR-Free Sample Preparation Kit 文库试剂盒 (Illumina 公司) 进行基因文库的构建。构建好的文库经过 Qubit 定量和文库检测合格后, 由诺禾致源公司 (北京, 中国) 在 Illumina NovaSeq 6000 的 PE 250 测序平台上进行高通量测序 [35]。

1.5 数据处理

利用 QIIME2 (version 2023.05) 软件中的 DADA2 插件对测序公司提供的质控数据 (clean data) 进行分析生成扩增子序列变体 ASV, 随后进行抽平处理以用于后续分析。将 ASVs 与 Silva138.2 数据库进行对比且结合国际藻类数据库 AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>) 进行物种的挑选, 并将数据做了稀释曲线分析, 确保测序深度能够捕捉大部分的多样性, 处理后共获得 6723 个 ASVs 用于本文的数据分析。

1.6 统计分析

使用 R (version 4.4.1) 软件的 “vegan” 包分析计算真核浮游植物群落 α 多样性 (Shannon 指数、Simpson 指数、Pielou 指数、Richness 指数); 使用 “vegan”、“picante”、“dplyr”、“RColorBrewer”、“ggprism”、“ggplot2” 包分析计算显著性并进行图形可视化; 为探究地理距离、环境距离和海拔距离与真核浮游植物群落 Bray-Curtis 相似性的关系, 使用 “vegan”、“ggplot2” 和 “geosphere” 包对群落 Bray-Curtis 相似性随地理距离、海拔距离变化的衰减特征进行分析 错误!未找到引用源。, 其中, 地理距离使用 R 语言中的 “geosphere” 包基于采样点的经纬度进行计算, 而环境距离则是基于 Euclidean 距离进行计算; 使用 “Hmisc”、“minpack.lm”、“stats4” 包计算中性群落模型 (Neutral Community Model, NCM) 中的物种平均相对丰

度、出现频率^{错误:未找到引用源。}；为了量化确定性和随机性过程在真核浮游植物群落构建中的相对重要性，使用“ggpubr”和“NST”包计算校正随机率(Modified Stochasticity Ratio, MST)；利用“psych”包进行 Spearman 相关性分析，筛选具有相关性 ($|R| > 0.6, P < 0.05$) 的节点进行网络构建^[38]，再利用 Gephi (version 0.10.1) 软件对群落共现网络进行可视化分析；使用核心绘图包“linkET”、“tidyverse”、“Hmisc”、“openxlsx”等基于 Mantel Test (Spearman 相关系数) 检验各季节真核浮游植物群落以及 α 多样性 (Shannon 指数、Simpson 指数、Pielou 指数、Richness 指数) 与环境因子之间的相关性并进行图形可视化；利用“vegan”包采用方差分解分析 (variation partitioning analysis, VPA) 解析环境因素、地理因素和海拔因素对真核浮游植物群落变化的相对贡献。

2 结果与分析

2.1 真核浮游植物群落结构及 α 多样性

雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布春、夏、秋三个季节共鉴定到 6723 个 ASVs，隶属于 8 门 39 纲 87 目 100 科 265 属。在所有样点中，门水平上优势类群 (相对丰度 $> 1\%$) 共有 4 个，分别为淡色藻门 (Ochromytha, 79.53%)、绿藻门 (Chlorophyta, 10.21%)、甲藻门 (Dinoflagellata, 6.22%)、隐藻门 (Cryptophyta, 3.38%)。其他类群如轮藻门 (Charophyta, 0.03%)、裸藻门 (Euglenophyta, 0.18%)、定鞭藻门 (Haptophyta, 0.41%) 和红藻门 (Rhodophyta, 0.05%) 占比较少，共占 0.66% (图 2 a)。从季节上看，春季鉴定出 3675 个 ASVs，隶属于 8 门 35 纲 77 目 88 科 208 属，夏季鉴定出 2787 个 ASVs，隶属于 8 门 34 纲 79 目 89 科 214 属，秋季鉴定出 3285 个 ASVs，隶属于 8 门 34 纲 82 目 91 科 236 属。纲水平上 (图 2 b)，从整体上看三个季节相对丰度排名前五的类群依次为金藻纲 (Chrysophyceae, 63.15%)、硅藻纲 (Bacillariophyceae, 11.53%)、石莼纲 (Ulvophyceae, 4.44%)、绿藻纲 (Chlorophyceae, 4.32%)、甲藻纲 (Dinophyceae, 4.21%)，其他类群共占 12.35%；从季节上看，春季相对丰度排名前五的类群依次为金藻纲 (Chrysophyceae, 60.37%)、硅藻纲 (Bacillariophyceae, 11.75%)、隐藻纲 (Cryptophyceae, 7.81%)、甲藻纲 (Dinophyceae, 3.99%)、绿藻纲 (Chlorophyceae, 3.79%)，其他类群共占 12.19%；夏季相对丰度排名前五的类群依次为金藻纲 (Chrysophyceae, 55.54%)、硅藻纲 (Bacillariophyceae, 17.39%)、石莼纲 (Ulvophyceae, 6.39%)、绿藻纲 (Chlorophyceae, 5.60%)、甲藻纲 (Dinophyceae, 5.09%)，其他类群共占 9.99%；秋季相对丰度排名前五的类群依次为金藻纲 (Chrysophyceae, 70.25%)、硅藻纲 (Bacillariophyceae, 7.33%)、石莼纲 (Ulvophyceae, 4.92%)、绿藻纲 (Chlorophyceae, 3.79%)、甲藻纲 (Dinophyceae, 3.75%)，其他类群共占 9.96%。对雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布不同季节真核浮游植物群落 α 多样性进行差异性分析 (图 2 c-f)，研究结果显示，春季 Simpson 多样性、Shannon 多样性指数和 Pielou 均匀度指数均表现为春季 $>$ 夏季 $>$ 秋季，并且 Simpson 多样性和 Pielou 均匀度指数在三个季节之间均存在极显著差异 ($P < 0.001$)，Shannon 多样性指数表现为春夏与春秋两季之间存在极显著差异 ($P < 0.001$)，夏季与秋季存在显著差异 ($P < 0.01$)；Richness 丰富度指数在三个季节上表现为春季 $>$ 秋季 $>$ 夏季，在季节上均存在极其显著差异 ($P < 0.001$)。

2.2 真核浮游植物 β 多样性及距离衰减

基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析结果表明，主坐标的第一轴和第二轴分别解释了雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落 21.97% 和 12.46% 的变化。相似性分析 (ANOSIM) 结果表明 (图 3 a)，该流域真核浮游植物群落在季节上存在极其显著差异 ($R = 0.237, P < 0.001$)。

为揭示真核浮游植物群落与地理因素、环境因素和海拔因素之间的关系，采用距离衰减曲线探究地理因素、环境因素和海拔因素对其群落构建过程的影响。真核浮游植物群落 Bray-Curtis 相似性与环境距离 (图 3 b)、地理距离 (图 3 c) 和海拔距离 (图 3 d) 的分析结果显示，三个季节均存在极其显著的环境衰减 ($P < 0.001$)、地理衰减 ($P < 0.001$) 和海拔衰减 ($P < 0.001$) 趋势，即在地理距离、环境距离和海拔距离上，群落的相似性随距离的增加而呈显著的衰减效应，说明真核浮游植物的群落分布受地理因素、环境因素和海拔因素共同影响。真核浮游植物群落环境衰减速率春季最快 (Slope = -0.0000752, $R^2 = 0.127, P < 0.001$)，其后依次为秋季 (Slope = -0.0000298, $R^2 = 0.014, P < 0.001$) 和夏季 (Slope = -0.0000153, $R^2 = 0.001, P < 0.001$)。

= 0.008, $P < 0.001$)；真核浮游植物群落地理衰减速率春季最快 (Slope = -0.0916, $R^2 = 0.202$, $P < 0.001$)，其后依次为秋季 (Slope = -0.07, $R^2 = 0.111$, $P < 0.001$) 和夏季 (Slope = -0.0529, $R^2 = 0.084$, $P < 0.001$)；真核浮游植物群落海拔衰减速率春季最快 (Slope = -0.00747, $R^2 = 0.118$, $P < 0.001$)，其后依次为秋季 (Slope = -0.00313, $R^2 = 0.015$, $P < 0.001$) 和夏季 (Slope = -0.00206, $R^2 = 0.014$, $P < 0.001$) [39]。

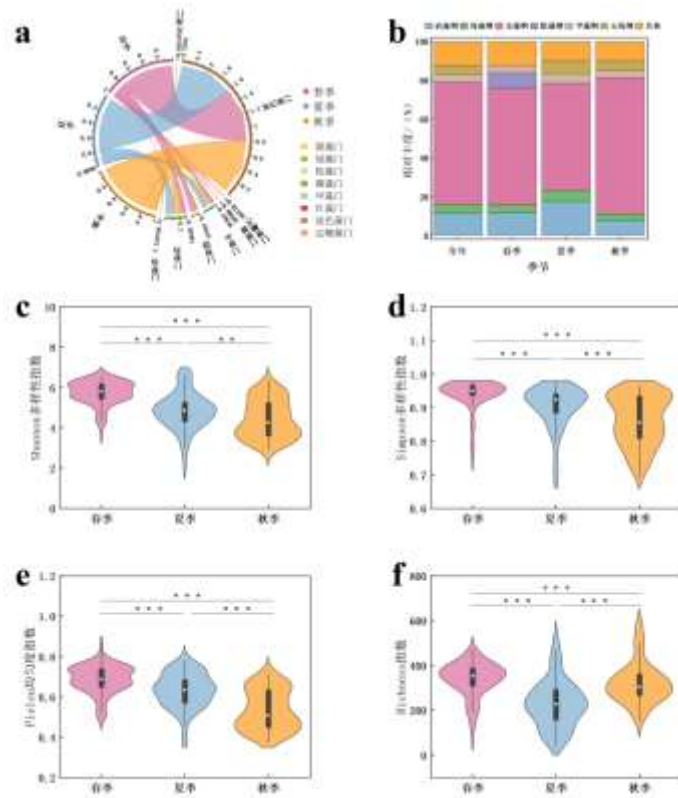


图2 雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落组成 (a.门水平丰度; b.纲水平丰度) 及 α 多样性 (c.Shannon 指数; d.Simpson 指数; e.Pielou 指数; f. Richness 指数) (***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$)

Fig.2. Community composition of eukaryotic phytoplankton in the Nyang River and Parlung Tsangpo, representative first-order tributaries of the lower Yarlung Tsangpo: relative abundance at phylum (a) and class (b) levels, and α -diversity indices (c. Shannon; d. Simpson; e. Pielou evenness; f. Richness) (**, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$)

2.3 真核浮游植物群落构建机制

为了探究随机性和确定性影响对该流域河流真核浮游植物的群落构建的影响，利用 NCM 对三个季节的生态过程的相对贡献率进行量化 (图 4 a-c)。中性群落模型的 R^2 值越高表示拟合程度越好，受随机性的影响越大。参数 Nm 值越高，迁移速率越大，更多的个体在不同的地点之间迁移，导致物种在这些地点之间的分布更加均匀。该流域中性模型结果显示， R^2 表现为春季 0.823，夏季 0.802，秋季 0.683，表明随机性过程在真核浮游植物群落构建中具有较高的贡献。为了进一步确定随机性过程还是确定性过程占主导，本研究采用 MST 量化随机性和确定性对雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布中真核浮游植物群落构建过程中的相对贡献 (图 4 d)。若 $MST < 0.5$ ，表明确定性过程占主导， $MST > 0.5$ ，则随机性过程占主导。研究结果显示，三个季节的随机性过程占比为夏季 (67.55%) > 春季 (37.08%) > 秋季 (36.21%)，确定性过程的占比为秋季 (63.79%) > 春季 (62.92%) > 夏季 (32.45%)。总体而言，夏季随机性过程占主导地位，春季和秋季确定性过程占据主导地位。

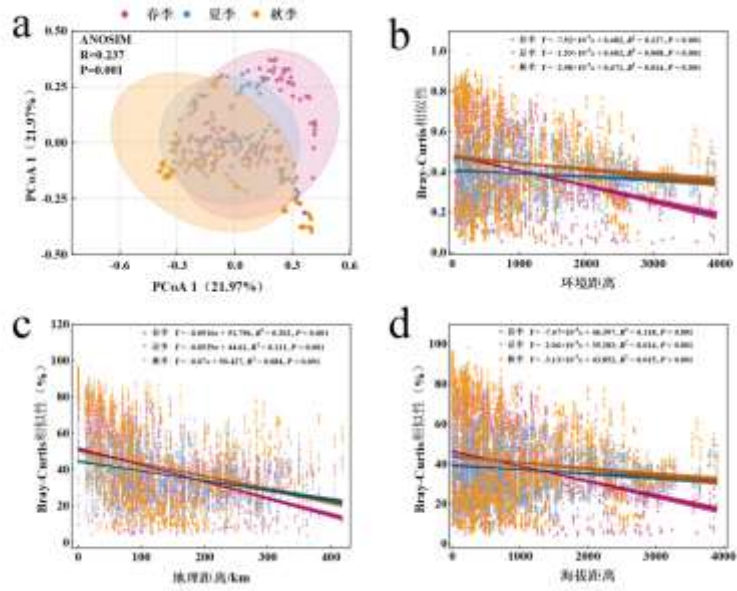


图3 雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落 β 多样性
 (a.群落 PCoA 分析; b.群落环境距离衰减; c.群落地理距离衰减; b.群落海拔距离衰减)

Fig.3 β -diversity of eukaryotic phytoplankton communities in the Nyang River and Parlung Tsangpo, representative first-order tributaries of the lower Yarlung Tsangpo: a. PCoA of community structure; b. community distance–decay with environmental distance; c. community distance–decay with geographic distance; d. community distance–decay with elevational distance

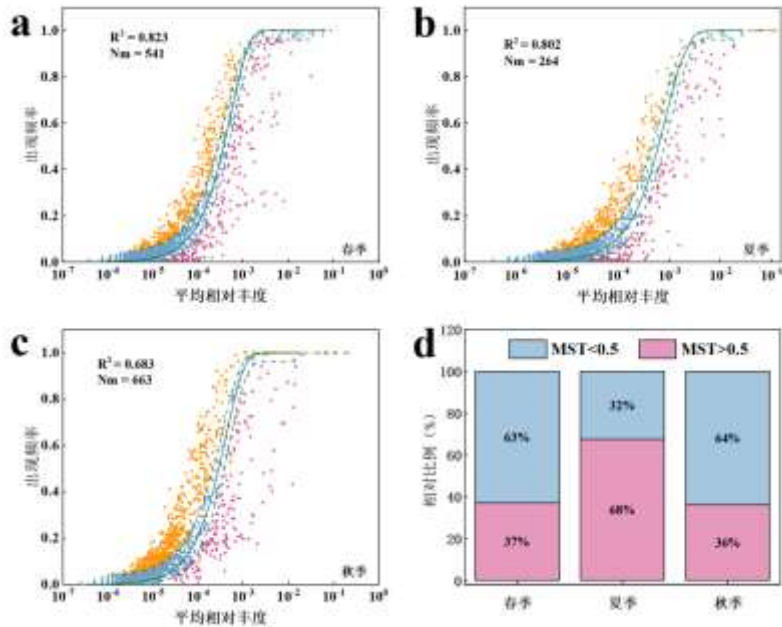


图4 雅鲁藏布江下游支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落中性模型 (a.春季; b.夏季; c.秋季) 和校正随机率 (d.MST)

Fig.4 Neutral community model of eukaryotic phytoplankton in the Nyang River and Parlung Tsangpo, representative first-order

tributaries of the lower Yarlung Tsangpo: a. spring; b. summer; c. autumn; and d. modified stochasticity ratio (MST)

2.4 真核浮游植物共现网络

为探究雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物间的相互作用是以竞争还是协作为主，分别对该流域河流3个季节的真核浮游植物群落进行共现网络分析（图5）结果显示：三个季节真核浮游植物群落之间均以正相关的边为主，表明真核浮游植物群落间以协同作用为主。春季、夏季、秋季的模块化系数分别为0.717、0.636、0.816均大于0.40（表1），表明三个季节均存在模块化，且秋季的模块化系数最高。春秋两季网络直径较小，表明网络结构相对于夏季更紧凑。正相关比例夏季（99.62%）>春季（92.20%）>秋季（80.81%），这表明，夏季真核浮游植物群落间的协同关系最明显。春季群落网络中边的数量（4100）、节点的数量（327）均多于夏、秋两季，说明春季的共现网络比夏、秋两季表现出更强的网络复杂性。

表1 雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落共现网络的拓扑结构特征

Tab.1 Topological characteristics of the co-occurrence network of eukaryotic phytoplankton communities in the Nyang River and Parlung Tsangpo, representative first-order tributaries of the lower Yarlung Tsangpo

| 网络拓扑指标 | 春季 | 夏季 | 秋季 |
|--------|--------|--------|--------|
| 节点数 | 327 | 170 | 254 |
| 边数 | 4100 | 1311 | 3079 |
| 连接部件 | 1 | 1 | 5 |
| 网络直径 | 7 | 11 | 7 |
| 平均度 | 25.076 | 15.424 | 24.244 |
| 模块化系数 | 0.72 | 0.636 | 0.817 |
| 图密度 | 0.077 | 0.091 | 0.096 |
| 平均聚类系数 | 0.649 | 0.661 | 0.643 |
| 平均路径长度 | 2.772 | 3.482 | 2.764 |
| 正相关比例 | 92.20% | 99.62% | 80.81% |
| 负相关比例 | 7.80% | 0.38% | 19.19% |

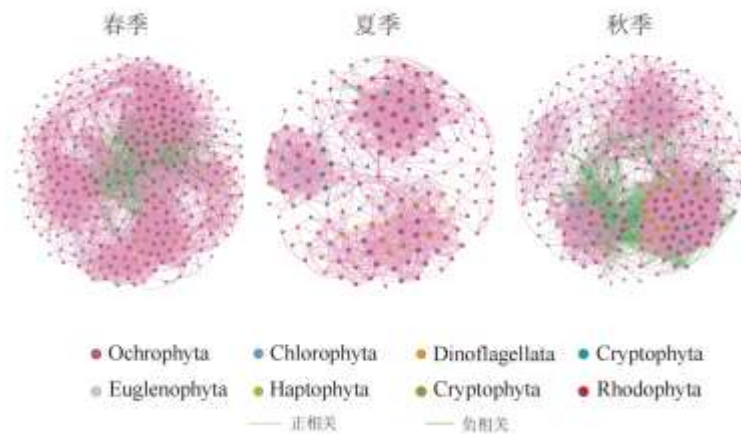


图5 雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落共现网络

Fig.5 Co-occurrence network of eukaryotic phytoplankton communities in the Nyang River and Parlung Tsangpo, representative first-order tributaries of the lower Yarlung Tsangpo

2.5 真核浮游植物群落的关键驱动因子

为探究环境因子对各季节真核浮游植物群落的影响，分别将春季、夏季、秋季三个季节真核浮游植物

群落和 α 多样性指数 (Shannon 指数、Simpson 指数、Richness 指数、Pielou 指数) 与水环境因素进行 Mantel Test 相关性分析。研究结果表明 (图 6a-c) : pH、DO、WT、TUR、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、ALT 是春季真核浮游植物群落的关键驱动因子; WT 和 EC 是夏季真核浮游植物群落的关键驱动因子; EC、DO、WT 是秋季真核浮游植物群落的关键驱动因子。春季真核浮游植物 α 多样性与 pH、EC、TN 存在极显著相关性; 夏季真核浮游植物 α 多样性与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、ALT、WT 存在极显著相关性; 秋季真核浮游植物 α 多样性与 pH、WT、TUR、DO、EC、COD、TP、ALT 存在极显著相关性。雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布三个季节理化因子调查分析已发表在前期文章上^[40]。

进一步采用方差分解分析 (VPA) 揭示地理因素、环境因素以及海拔因素对该流域河流真核浮游植物群落差异的解释度, 分析结果显示 (图 6d-f) 春季环境因素占 19.60%, 地理因素占 5.81%, 海拔因素占 1.64%; 夏季环境因素占 24.71%, 地理因素占 5.79%, 海拔因素占 0%; 秋季环境因素占 44.05%, 地理因素占 7.01%, 海拔因素占 3.51%。研究结果表明三个季节环境因素对真核浮游植物群落结构的解释度均大于地理因素和海拔因素, 说明环境因素在三个季节真核浮游植物群落影响的相对贡献中均占主导地位。

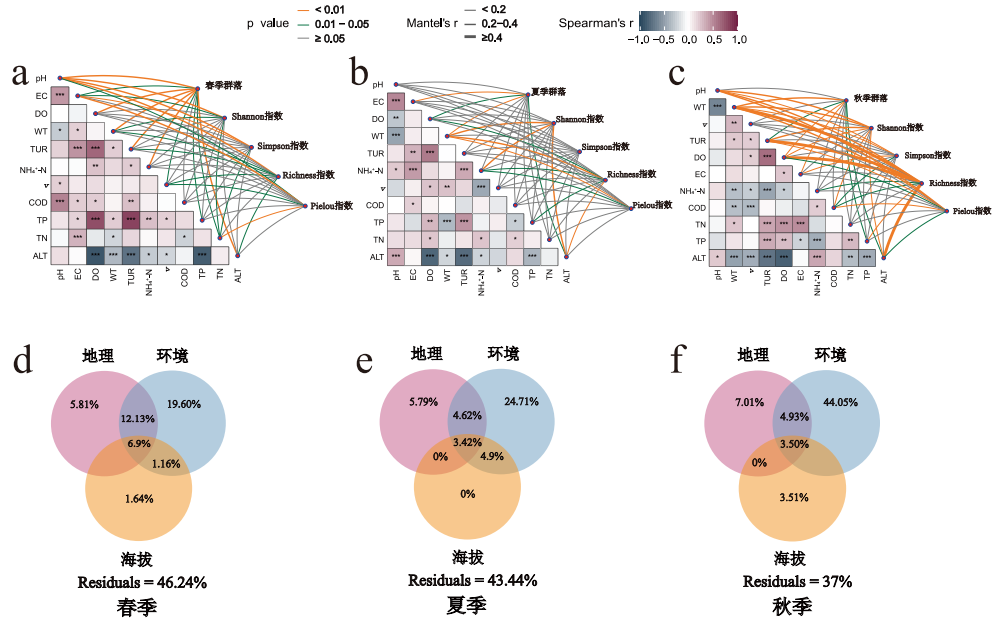


图 6 雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落与 α 多样性和环境因子 Mantel 分析 (a. 春季群落; b. 夏季群落; c. 秋季群落) 及 VPA 分析 (d. 春季; e. 夏季; f. 秋季) (pH: 酸碱度, EC: 电导率, DO: 溶解氧, WT: 水温, TUR: 浊度, v: 流速, COD: 化学需氧量, TP: 总磷, TN: 总氮, ALT: 海拔, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 氨态氮)

Fig.6 Mantel analysis between eukaryotic phytoplankton community composition, α -diversity and environmental factors (a. Spring community; b. Summer community; c. Autumn community), and variation partitioning analysis (VPA) (d. Spring; e. Summer; f. Autumn) in the Nyang River and Parlung Tsangpo, representative first-order tributaries of the lower Yarlung Tsangpo. (pH: acidity, EC: electrical conductivity, DO: dissolved oxygen, WT: water temperature, TUR: turbidity, v: flow velocity, COD: chemical oxygen demand, TP: total phosphorus, TN: total nitrogen, ALT: altitude, $\text{NH}_4^+\text{-N}$: ammonia nitrogen)

3 讨论

3.1 真核浮游植物群落多样性与时空分布格局

雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布三个季节真核浮游植物群落结构主要以淡色藻门、绿藻门、甲藻门、隐藻门为主, 其他类群轮藻门、裸藻门、定鞭藻门和红藻门占比较少, 该流域真核浮游植物整体结构呈淡色藻门-绿藻门-甲藻门-隐藻门型, 淡色藻在三个季节上均占绝对优势。淡色藻门共记载 23314 个物种, 1781 个属, 占藻类 38.18%, 是藻类现存物种最丰富的门类, 硅藻是淡色藻门中最丰富的

种类, 占 65.86%^[41]。淡色藻门在面对巨大的环境压力时表现出较强的耐受性, 能适应极端生境^[42]。硅藻作为淡色藻门中最丰富的藻类, 在水体的初级生产中扮演着至关重要的角色, 能在低温、高山水域、极地海域和贫营养化的水体等极端环境中生存繁殖, 具有较强的生态适应性^{错误!未找到引用源。 2.错误!未找到引用源。}。有研究者发现, 在珠江流域绿藻门、硅藻门和蓝藻门在浮游藻类群落组成中占主导地位^[46], 在某些水温相对较高的水域中, 尤其是在富营养化较强的水域中, 蓝藻和绿藻在浮游植物的丰度中占优势地位^[47]。导致这一差异的原因可能与藻类的生境有关, 例如不同区域的水温、光照、营养盐浓度以及其他环境因子等。雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布地处青藏高原, 生境极端, 其复杂的高海拔环境、较低的水温、光照强度的变化以及季节性的降水量变化可能对该流域真核浮游植物群落的结构产生重要影响^[48]。

本研究对该流域河流三个季节真核浮游植物的 Shannon 指数、Simpson 指数、Pielou 指数进行了差异分析, 发现春季真核浮游植物群落的 Shannon 指数、Simpson 指数、Pielou 指数均大于夏、秋两个季节, 可能是由于青藏高原独特的地理位置, 春季处于冰川融水期^[49], 水体浊度中等, 且水力停留时间较长, 同时, 水温较低且稳定, 光照条件适中, 并随着时间推移逐渐增强^[50], 为多种真核浮游植物生长提供了适宜的生长条件, 使得群落中物种种类和数量较为丰富, 多样性指数较高。夏季光照强度逐渐增强, 降雨量大^{错误!未找到引用源。}, 导致水体泥沙聚集, 洪水期流量与浊度同步陡增, 真核浮游植物受强冲刷胁迫, 减少了真核浮游植物的停滞时间, 使得真核浮游植物的多样性降低。秋季光照强度和时间逐渐减少, 水体进入营养枯竭状态从而抑制真核浮游植物的生长和繁殖, 导致多样性指数相对较低^{错误!未找到引用源。 错误!未找到引用源。 错误!未找到引用源。}。

基于 Bray-Curtis 相似性分析, 发现三个季节真核浮游植物群落相似性均随着地理距离、环境距离和海拔距离的增加而呈现出显著的衰减趋势^{错误!未找到引用源。 错误!未找到引用源。}。无论是地理衰减、海拔衰减还是环境衰减春季群落相对其他两个季节衰减趋势最强。本研究地理衰减效应在不同季节表现出不同强度, 且地理衰减效应为春季 (Slope = -0.0916) > 秋季 (Slope = -0.07) > 夏季 (Slope = -0.0529), 可能是春季由于季节性冰川融水, 水流量低, 水体连通性减弱, 真核浮游植物被动扩散受限^{错误!未找到引用源。 错误!未找到引用源。}, 导致地理衰减效应最显著。夏季的地理衰减效应最弱, 可能因为夏季降水量增大导致河流流量增加, 物种扩散能力增强导致物种活动性强^[38]。

3.2 真核浮游植物的群落构建机制

中性群落模型 (NCM) 和校正随机率 (MST) 在微生物群落构建的研究方法中都占据着重要的地位^[55], 集合群落理论认为, 确定性过程和随机性过程共同决定了生物群落的构建过程^[56]。燕炳成等在金沙江真核浮游微生物的分布特征与影响因素研究中发现, 扩散限制和环境筛选共同影响着该区域微生物的地理分布, 其中扩散限制主导微生物的群落构建过程^[57]。在本研究中, 夏季真核浮游植物群落构建以随机性过程为主导, 春季和秋季以确定性过程为主。这一研究结果表明真核浮游植物的群落的构建机制存在着明显的季节性变化, 随机性和确定性过程在不同程度上共同影响着真核浮游植物群落的构建机制^[58]。可能是由于青藏高原独特的地理位置, 夏季受季风影响, 降水量增加使得河流径流量增大、水体流速加快, 高流量不仅稀释了局部环境梯度使得环境过滤作用被削弱, 同时增强了河流的连通性^[54], 强烈的物理冲刷显著提高了真核浮游植物的被动迁移率, 形成了“高扩散率”, 群落构建由随机扩散与生态漂变主导^{错误!未找到引用源。 40 错误!未找到引用源。}。春季河流补给方式为冰川融雪、秋季处于低流量期, 春秋两季河流连通性下降, 水体流速降低, 真核浮游植物的生存环境相对稳定, 群落构建趋于确定性过程主导^[38]。

3.3 真核浮游植物群落共现网络模式

群落共现网络中, 平均度和直径体现群落结构紧密性, 密度与平均路径长度体现群落稳定性, 物种间协同与竞争作用由边的正负相关性体现^{错误!未找到引用源。 错误!未找到引用源。}。本研究共现网络分析显示: 三个季节均以正相关的边为主, 说明在这三个季节中真核浮游植物群落之间的协同关系均强于竞争关系。春季的群落表现出更多的相关性, 节点和边的数量也均显著高于夏季和秋季, 可能原因是地处青藏高原, 由于春季冰川融化, 水温相对较低且水体处于贫营养状态, 低营养^[62]和低温^[63]限制了该区域真核浮游植物细胞的分裂速度, 限制了物种的生长和繁殖速度, 物种对资源的竞争强度降低, 低温抑制群落间的竞争、低营养降低排斥, 为群落间的相互作用提供了更多的机会, 共同造就了春季真核浮游植物“低温-寡营养”条件下以协同作用为主的群落格局^[64]。然而, 除了低竞争促进真核浮游植物群落之间的协同作用外, 强协作机制在塑造

真核浮游植物群落结构中也发挥着重要作用。在极端环境下,真核浮游植物群落物种间竞争减弱,更倾向于相互协作来维持高原河流的水生态网络的稳定性^[35]。雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布三个季节真核浮游植物群落之间的相互作用均已协作为主,可能是因为水体较不稳定,真核浮游植物群落之间可能通过建立更多的正相关联系来增强群落稳定性,共同抵御外界环境的干扰^[40]。

3.4 真核浮游植物群落的关键驱动因子

真核浮游植物群落与环境因子之间存在着密切的关系^{错误!未找到引用源。5 错误!未找到引用源。},其生长和分布受到各种环境因子影响^{错误!未找到引用源。},如 WT、 ν 、EC、pH 值等^{错误!未找到引用源。错误!未找到引用源。}。VPA 分解分析结果表明,在地理因素、环境因素和海拔因素三个影响因素中,环境因素是驱动雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落结构变化最主要的因素。Mantel Test 检验结果显示,从整体看 pH、DO、WT、TUR、EC、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、ALT 是影响各季节真核浮游植物群落的关键驱动因子,并且关键驱动因子从春季(pH、DO、WT、TUR、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、ALT)到夏季(WT、EC),再到秋季(EC、DO、WT)关键驱动因子的数量逐渐减少,呈现出由多因子综合作用向少数核心因子控制的转变趋势。在环境因素中 WT 在三个季节中均是关键的驱动因子,这一发现与黄杰等在对同属高原生态类型的怒江流域的研究结果一致^[70]。三个季节水温普遍较低(5.06~18.92)^[40],可能是因为雅鲁藏布江流域地处青藏高原,冰川融水成为河流主要补给源^[71],导致水体环境温度较低,影响真核浮游植物吸收营养盐的速率以及细胞内酶的活性,从而影响真核浮游植物的生长繁殖和发育^[72],使得水温成为影响三个季节真核浮游植物群落构建的关键驱动因子。冰川融水可能会给水体中微生物包括藻类带来营养物质,如 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、TN、TP^[73],促进水体中真核浮游植物的生长。根据本研究水环境因子调查数据显示春季水体 pH 呈弱碱性^[40],这种环境通常有利于藻类生长^[74]。夏季进入丰水期,冰川融水和降雨量达到峰值,强烈的地表径流冲刷将大量泥沙带入水体,导致 EC 显著升高,可能改变离子平衡或渗透压影响细胞代谢,高电导率抑制真核浮游植物生长,降低真核浮游植物的丰度^[49];秋季随着水流减缓,水体复氧能力下降可能导致水体 DO 浓度显著下降,DO 是水体微生物生存的必要条件,能够有效反映生物对水体作用的程度^[75],当溶解氧含量较低即水体氧气不足时,真核浮游植物的生长会受到抑制^[76]。本研究结果与拉萨河流域浮游植物群落结构与环境因子关系研究发现存在差异,后者指出 COD 是拉萨河流域主要驱动因子。存在这一差异的原因可能是因为相比于雅鲁藏布江下游拉萨河受人类活动影响较大,排污口密集,使得水体中的 COD 含量较高^[77],从而使得 COD 成为拉萨河流域浮游植物群落构建的关键驱动因子。海拔在一定程度上也间接的影响着真核浮游植物的生长,海拔升高造成了水文、水质和地貌等方面的改变,当海拔高度上升,水体温度降低^[78],真核浮游植物的生长受到抑制。总之,多个环境因子共同驱动雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落的构建过程,并且关键驱动因子存在季节性差异。

4 结论

本研究基于高通量扩增子测序技术探究了雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布流域春、夏、秋三个季节生态网络中真核浮游植物的群落结构、时空分布特征及其关键驱动因子。研究发现淡色藻门、绿藻门、甲藻门、隐藻门均为三个季节的优势藻门,其中淡色藻门在春、夏、秋三个季节占据绝对优势。该流域真核浮游植物群落夏季以随机性过程为主导,而春、秋两季以确定性过程为主导。三个季节真核浮游植物群落间相互作用均以协同关系为主,且模块化程度高,表明真核浮游植物通过积极的种间互作形成了稳定的共生网络,有助于群落应对外界环境变化,维持该流域生态系统功能。环境因素在三个季节中对群落的解释度均显著高于地理因素和海拔因素,尽管影响该流域真核浮游植物群落的关键驱动因子存在季节性差异,但 WT 是影响三个季节真核浮游植物群落的共同关键环境因子。本研究首次基于 18S rDNA 扩增子测序技术系统阐明了雅鲁藏布江下游代表性一级支流尼洋河、帕隆藏布真核浮游植物群落的构建机制,揭示了环境因素中各环境因子在不同季节中的交替主导规律,为理解高寒河流生态系统生物多样性驱动机制提供了理论依据,对高原河流生态保护与水资源管理具有重要参考价值。

5 参考文献

- [1] Huang LD, Gao BY, Wang FF, *et al.* Research advances in the genome of eukaryotic algae. *Genomics and Applied Biology*, 2020, 39(08): 3626-3646. DOI: 10.13417/j.gab.039.003626. [黄罗冬, 高保燕, 王飞飞等. 真核藻类基因组研究进展. 基因组学与应用生物学, 2020, 39(08): 3626-3646.]
- [2] Zhang GQ, Yang YL, Tang AG, *et al.* Phytoplankton community structure and its relationship with environmental factors in Xin'anjiang River Basin(Tunxi section). *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(02): 527-540. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202002.036. [张国庆, 杨雨玲, 唐爱国等. 新安江流域(屯溪段)浮游植物群落结构及其与环境因子的关系. 生态学杂志, 2020, 39(02): 527-540.]
- [3] Naselli-Flores L, Barone R. Pluriannual morphological variability of phytoplankton in a highly productive Mediterranean reservoir (Lake Arancio, Southwestern Sicily). *Hydrobiologia*, 2007, 578(1): 87-95. DOI: 10.1007/s10750-006-0436-1.
- [4] Naoshige G, Masaki K, Noriko I. Seasonal distribution of photosynthetically active phytoplankton using pulse amplitude modulated fluorometry in the large monomictic Lake Biwa, Japan. *Journal of Plankton Research*, 2008, 30(10): 1169-1177. DOI: 10.1093/plankt/fbn073.
- [5] Borges KM, Pelegrineti CT, Maria AA, *et al.* Diversity patterns of planktonic microeukaryote communities in tropical floodplain lakes based on 18S rDNA gene sequences. *Journal of Plankton Research*, 2019, 41(3): 241-256. DOI: 10.1093/plankt/fbz019.
- [6] Severiano SDJ, Almeida-Melo SDLV, Bittencourt-Oliveira CDM, *et al.* Effects of increased zooplankton biomass on phytoplankton and cyanotoxins: a tropical mesocosm study. *Harmful Algae*, 2018, 71:10-18. DOI: 10.1016/j.hal.2017.11.003.
- [7] Chang C, Gao L, Wei J, *et al.* Spatial and environmental factors contributing to phytoplankton biogeography and biodiversity in mountain ponds across a large geographic area. *Aquatic Ecology*, 2021, 55(2): 1-15. DOI: 10.1007/S10452-021-09857-2.
- [8] Jiang YJ, He W, Liu WX, *et al.* The seasonal and spatial variations of phytoplankton community and their correlation with environmental factors in a large eutrophic Chinese lake (Lake Chaohu). *Ecological Indicators*, 2014, 40:58-67. DOI: 10.1016/j.ecolind.2014.01.006.
- [9] Ludwig J, V MZ, John P, *et al.* Significant CO₂ fixation by small prymnesiophytes in the subtropical and tropical northeast Atlantic Ocean. *The ISME Journal*, 2010, 4(9): 1180-92. DOI: 10.1038/ismej.2010.36.
- [10] Wu PF, Li DX, Kong LF, *et al.* The diversity and biogeography of microeukaryotes in the euphotic zone of the northwestern Pacific Ocean. *Science of the Total Environment*, 2020, 698:134289. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.134289.
- [11] Wu WX, Huang BQ. Protist diversity and community assembly in surface sediments of the South China Sea. *MicrobiologyOpen*, 2019, 8(10). DOI: 10.1002/mbo3.891.
- [12] Marianne S, Purificación L, Philippe D, *et al.* Marked seasonality and high spatial variability of protist communities in shallow freshwater systems. *The ISME Journal*, 2015, 9(9): 1941-53. DOI: 10.1038/ismej.2015.6.
- [13] Huang ZY, Pan BZ, Zhao XH, *et al.* Hydrological disturbances enhance stochastic assembly processes and decrease network stability of algae communities in a highland floodplain system. *The Science of the Total Environment*, 2023, 903:166207-166207. DOI: 10.1016/J.SCITOTENV.2023.166207.
- [14] Zhou YJ, Zhang YY, Hua RX, *et al.* Spatial and temporal distribution of phytoplankton assemblages and key environmental factors in the upper and middle Huaihe River. *Geographical Research*, 2016, 35(09): 1626-1636. DOI: 10.11821/dlyj201609003. [周宇建, 张永勇, 花瑞祥等. 淮河中上游浮游植物时空分布特征及关键环境影响因子识别. 地理研究, 2016, 35(09): 1626-1636.]
- [15] Tao M, Wang YM, Xie BW, *et al.* Spatio-temporal distribution of plankton and driving environmental factors in the TuoJiang River. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2016, 40(02): 301-312. DOI: 10.7541/2016.41. [陶敏, 王永明, 谢碧文等. 沱江浮游生物群落时空分布及相关环境因子分析. 水生生物学报, 2016, 40(02): 301-312.]
- [16] Li XD, Chao X, Liu HQ, *et al.* Spatio-temporal niche of dominant species of phytoplankton community in the middle reaches of Yarlung Zangbo River. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(18): 7746-7760. DOI: 10.20103/j.stxb.202211083206. [李晓东, 巢欣, 刘惠秋等. 雅鲁藏布江中游浮游植物群落优势种时空生态位. 生态学报, 2023, 43(18): 7746-7760.]
- [17] Cheng YS, Ren YC, Xi YL, *et al.* Comparative study on the biodiversity of phytoplankton based on environmental DNA technology and morphological identification. *Journal of Lake Sciences*, 2024, 36(05): 1336-1355. DOI: 10.18307/2024.0511. [程云山, 任艺晨, 席贻龙等. 基于环境 DNA 技术和形态学鉴定的浮游植物多样性比较. 湖泊科学, 2024, 36(05): 1336-1355.]
- [18] Cerfonteyn M, Groben R, Vulot D, *et al.* The distribution and diversity of eukaryotic phytoplankton in the Icelandic marine

- environment. *Scientific Reports*, 2023 May 25; 13(1): 8519. DOI: 10.1038/s41598-023-35537-2.
- [19] Valeria S, Francesco Z, Eftychia T, *et al.* Environmental DNA detects biodiversity and ecological features of phytoplankton communities in Mediterranean transitional waters. *Scientific Reports*, 2023, 13(1): 15192-15192. DOI: 10.1038/s41598-023-42389-3.
- [20] Zhou YH, Zhao X, Wang YQ, *et al.* Evaluation of biointegrity of phytoplankton in typical sections of the lower reaches of Yangtze River using eDNA technology. *Journal of Southern Agriculture*, 2025, 56(01): 275-286. DOI: 10.3969/j.issn.2095-1191.2025.01.024. [周宇恒, 赵旭, 王玉清等. 基于 eDNA 技术的长江下游典型江段浮游植物生物完整性评价. 南方农业学报, 2025, 56(01): 275-286.]
- [21] He R, Gao BY, Jin ZA, *et al.* Exploring indication function of phytoplankton on water quality in Ganjiang River through the analysis of environmental DNA and ecological network. *Research of Environmental Sciences*, 2025, 38(07): 1430-1439. DOI: 10.13198/j.issn.1001-6929.2025.05.12. [何瑞, 高保燕, 金宗安等. 利用环境 DNA 与生态网络分析探索赣江浮游植物对水质的指示作用. 环境科学研究, 2025, 38(07): 1430-1439.]
- [22] Zhang GL, Guo ZL, Ke Y, *et al.* Comparative analysis of size-fractional eukaryotic microbes in subtropical riverine systems inferred from 18S rRNA gene V4 and V9 regions. *The Science of the Total Environment*, 2024, 953175972. DOI: 10.1016/J.SCITOTENV.2024.175972.
- [23] Li ZF, Jiang XM, Wang J, *et al.* Species diversity and driving factors of benthic macroinvertebrate assemblages in the middle and lower reaches of the Yarlung Zangbo River. *Biodiversity Science*, 2022, 30(06): 123-135. DOI: 10.17520/biods.2021431. [李正飞, 蒋小明, 王军等. 雅鲁藏布江中下游底栖动物物种多样性及其影响因素. 生物多样性, 2022, 30(06): 123-135.]
- [24] Li WP, Liu YD, Lin QR, *et al.* Identification of ecological security pattern in the Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Indicators*, 2025 Jan 1; 170: 113057. DOI: 10.1016/j.ecolind.2024.113057.
- [25] Xie YR, Wang X, Qian YT, *et al.* Ecosystem evolution and drivers across the Tibetan Plateau and surrounding regions. *Journal of Environmental Management*, 2025, 380124885. DOI: 10.1016/j.jenvman.2025.124885.
- [26] Chen ZF, Zhang QC, Kong FZ, *et al.* Resolving phytoplankton taxa based on high-throughput sequencing during brown tides in the Bohai Sea, China. *Harmful Algae*, 2019 Apr; 84: 127-138. DOI: 10.1016/j.hal.2019.03.011.
- [27] Zhao J, Li R. Soil erosion and subarea characteristics in Yarlung Tsangpo River Basin. *Journal of Changjiang River Scientific Research Institute*, 2008, (03): 42-45. DOI: 10.3969/j.issn.1001-5485.2008.03.011. [赵健, 李蓉. 雅鲁藏布江流域土壤侵蚀区域特征初步研究. 长江科学院院报, 2008, (03): 42-45.]
- [28] 杨胜娴. 基于 eDNA 揭示雅鲁藏布江下游真核微生物多样性分布格局与系统发育[学位论文]. 西藏: 西藏大学, 2024.
- [29] 《中国河湖大典》编纂委员会. 中国河湖大典(综合卷). 中国水利水电出版社, 2014.
- [30] 江科. 雅鲁藏布江流域径流组成及其对气候变化的响应[学位论文]. 黑龙江: 哈尔滨工业大学, 2020.
- [31] Li HD, Chen B, Yernaer HH, *et al.* Changes in vegetation phenology and its elevation-dependent effects in the Yarlung Zangbo River Valley of Tibet, China. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2017, 33(12): 1102-1108. DOI: 10.11934/j.issn.1673-4831.2017.12.006. [李海东, 陈斌, 叶尔纳尔·胡马尔汗等. 西藏雅鲁藏布江流域植物物候变化及其海拔效应. 生态与农村环境学报, 2017, 33(12): 1102-1108.]
- [32] Zhao CY, Liu XJ, Gao Y, *et al.* Early identification of high-elevation geohazards in the lower Yarlung Zangbo river based on the SAR / InSAR technology. *Journal of Geomechanics*, 2022, 28(06): 981-994. DOI: 10.12090/j.issn.1006-6616.20222825. [赵超英, 刘晓杰, 高杨等. 基于 SAR/In SAR 技术的雅鲁藏布江下游高位地质灾害早期识别. 地质力学学报, 2022, 28(06): 981-994.]
- [33] Yang Q, Li XD, Yang SX, *et al.* Protozoan community diversity and its impact factor in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River in the wet season. *Biodiversity Science*, 2023, 31(04): 100-115. DOI: 10.17520/biods.2022500. [杨清, 李晓东, 杨胜娴等. 雅鲁藏布江中游丰水期原生动物群落多样性及其影响因子. 生物多样性, 2023, 31(04): 100-115.]
- [34] Wang DX, Zhou D, Chen K, *et al.* Diversity and distribution patterns of bacteria in Bangong Lake. *Microbiology China*, 2025, 52(03): 992-1012. DOI: 10.13344/j.microbiol.china.240402. [王东旭, 周迪, 陈康等. 班公湖水体细菌多样性和群落分布格局. 微生物学通报, 2025, 52(03): 992-1012.]
- [35] Wang C, Xu JJ, An RZ, *et al.* The environmental DNA reveals diversity patterns and geographical distribution of protozoan in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River during the dry season. *Biodiversity Science*, 1-21[2025-07-24]. [王陈, 徐佳杰, 安瑞志等. 环境 DNA 揭示枯水期雅鲁藏布江中游河段原生动物多样性模式与地理分布格局. 生物多样性, 1-21[2025-07-24].]

- [36] Cui G, Chen J, Wang PF, *et al.* Biogeographic distribution patterns and ecological mechanisms of benthic eukaryotic microorganisms in Jinsha River. *Environmental Science*, 2023, 44(02): 839-846. DOI: 10.13227/j.hjcx.202204255. [崔戈, 陈娟, 王沛芳等. 金沙江底栖真核微生物地理分布特征及生态学机制. *环境科学*, 2023, 44(02): 839-846.]
- [37] T WS, Mary L, Stephen W, *et al.* Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(4): 732-40. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2005.00956.x.
- [38] Yang SX, Yang Q, Li XD, *et al.* Deterministic processes dominate the geographic distribution pattern and community assembly of phytoplankton in typical plateau rivers. *Biodiversity Science*, 2023, 31(07): 43-57. DOI: 10.17520/biods.2023092. [杨胜娴, 杨清, 李晓东等. 确定性过程主导高原典型河流浮游植物地理分布格局和群落构建. *生物多样性*, 2023, 31(07): 43-57.]
- [39] Chen R, Zhong L, Jing Z, *et al.* Fertilization decreases compositional variation of paddy bacterial community across geographical gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 114:181-188. DOI: 10.1016/j.soilbio.2017.07.013.
- [40] Liu HQ, Yang SX, Chao X, *et al.* Environmental screening drives the assembly process of periphytic algae community in the lower reaches of Yarlung Zangbo River. *Environmental Science*, 2025, 46(02): 889-899. DOI: 10.13227/j.hjcx.202402145. [刘惠秋, 杨胜娴, 巢欣等. 环境筛选驱动雅鲁藏布江下游着生藻类群落组装过程. *环境科学*, 2025, 46(02): 889-899.]
- [41] Guiry MD. How many species of algae are there? *Journal of Phycology*, 2012 Oct; 48(5): 1057-63. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2012.01222.
- [42] Yan BJ, Xu JJ, Wei PP, *et al.* The community assembly process of generalized and specialized hot spring species in Southern Xizang, China. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1-12[2025-06-24]. DOI: 10.7541/2025.2024.0460. [闫冰洁, 徐佳杰, 卫佩佩等. 西藏南部温泉泛化种和特化种的群落构建过程. *水生生物学报*, 1-12[2025-06-24].]
- [43] Sun SH, Chen J, Wang PF, *et al.* Biogeographic distribution patterns of diatoms in Lancang River and their key drivers. *Environmental Science*, 2020, 41(12): 5458-5469. DOI: 10.13227/j.hjcx.202005258. [孙胜浩, 陈娟, 王沛芳等. 澜沧江硅藻的地理分布模式与关键驱动因素. *环境科学*, 2020, 41(12): 5458-5469.]
- [44] Wang RJ, Chen RH. Variations of siliceous microorganisms in surface sediments of the Bering Sea and their environmental control factors. *Earth Science*, 2004, (06):685-690. DOI: 1000-2383(2004)06-0685-06. [王汝建, 陈荣华. 白令海表层沉积物中硅质生物的变化及其环境控制因素. *地球科学*, 2004, (06): 685-690.]
- [45] He ML, Chi QY, Wang CH. Research progress of the adaptive mechanisms of polar microalgae in response to extreme environment. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2019, 42(02): 201-208. DOI: 10.7685/jnau.201807013. [何梅琳, 迟巧云, 王长海. 极地微藻对极端环境的适应机制研究进展. *南京农业大学学报*, 2019, 42(02): 201-208.]
- [46] Gou T, Xu ZC, Li J, *et al.* Phytoplankton community structure and water quality assessment of Hejiang River, a branch of Xijiang River, Pearl River drainage basin. *Journal of Lake Sciences*, 2015, 27(03): 412-420. DOI: 10.18307/2015.0307. [苟婷, 许振成, 李杰等. 珠江流域西江支流贺江浮游藻类群落特征及水质分析. *湖泊科学*, 2015, 27(03): 412-420.]
- [47] Yang J, Wang F, Lv JP, *et al.* Interactive effects of temperature and nutrients on the phytoplankton community in an urban river in China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2019, 191(11): 688. DOI: 10.1007/s10661-019-7847-8.
- [48] Bhattarai P, Zheng Z, Bhatta KP, *et al.* Climate-driven plant response and resilience on the Tibetan Plateau in space and time: a review. *Plants (Basel)*. 2021 Mar 4; 10(3): 480. DOI: 10.3390/plants10030480.
- [49] Cui JL, Tong YD, Zhao F, *et al.* Eukaryotic phytoplankton community composition in Tibetan glacial lakes analyzed by high throughput sequencing. *Journal of Beijing Normal University(Natural Science)*, 2023, 59(02): 218-229. DOI: 10.12202/j.0476-0301.2022346. [崔金龙, 童银栋, 赵锋等. 基于高通量测序技术的西藏冰湖真核浮游植物群落组成特征分析. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2023, 59(02): 218-229.]
- [50] Meng YY, Wang LY, Zhu R, *et al.* Characteristics and driving factors of phytoplankton community structure in lakes on the Tibetan Plateau. *Journal of Lake Sciences*, 2025, 37(02): 415-428. DOI: 10.18307/2025.0215. [孟洋洋, 王丽雅, 朱睿等. 青藏高原湖泊浮游植物群落结构特征与驱动因素. *湖泊科学*, 2025, 37(02): 415-428.]
- [51] Zhao W, Pu WM, Sheng XR, *et al.* Response and succession mechanism of phytoplankton communities to seasonal environmental changes in Lake Ulungur, Xinjiang. *Journal of Lake Sciences*, 2025, 37(5): 1495-1510. DOI: 10.18307/2025.0511. [赵巍, 普文森, 生绪冉等. 新疆乌伦古湖浮游植物群落对季节性环境变化的响应与演替机制. *湖泊科学*, 2025, 37(05): 1495-1510.]

- [52] Guha S, Singh A, Kaushal KR. Seasonal dynamics of suspended sediment transport and controlling factors from monthly water-sediment hysteresis relationship in the tropical rivers of the Western Ghat. *Journal of Hydrology*, 2025, 661(PC): 133702-133702. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2025.133702.
- [53] Wu Q, Liu JT, Wen CY, *et al.* Phytoplankton community assembly mechanisms and driving factors during wet seasons in Lake Poyang. *Journal of Lake Sciences*, 2024, 36(05): 1353-1366. DOI: 10.18307/2024.0512. [吴强, 刘聚涛, 温春云等. 丰水期鄱阳湖浮游植物群落构建机制及影响因素. 湖泊科学, 2024, 36(05): 1353-1366.]
- [54] Yang Q, Zhang P, Li XD, *et al.* Distribution patterns and community assembly processes of eukaryotic microorganisms along an altitudinal gradient in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River. *Water Research*, 2023, 239120047-120047. DOI: 10.1016/j.watres.2023.120047.
- [55] Li XD, Ye F, Xiang H, *et al.* Stochastic processes drive the diversity and composition of methanogenic community in a natural mangrove ecosystem. *Marine Environmental Research*, 2024, 195106373. DOI: 10.1016/j.marenvres.2024.106373.
- [56] Leibold AM, Holyoak M, Mouquet N, *et al.* The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 2004, 7(7): 601-613. DOI: 10.1111/J.1461-0248.2004.00608.X.
- [57] Yan BC, Cui G, Sun SH, *et al.* Distribution characteristics and influencing factors of abundant and rare planktonic microeukaryotes in Jinsha River. *Environmental Science*, 44.7 (2023): 3864-3871. DOI: 10.13227/j.hjlx.202207269. [燕炳成, 崔戈, 孙胜浩等. 金沙江丰富类和稀有类浮游真核微生物的分布特征与影响因素. 环境科学, 2023, 44(07): 3864-3871.]
- [58] Zhang T, Xu S, Yan RM, *et al.* Similar geographic patterns but distinct assembly processes of abundant and rare bacterioplankton communities in river networks of the Taihu Basin. *Water Research*, 2022, 211118057-118057. DOI: 10.1016/j.watres.2022.118057.
- [59] Deng Y, Jiang YH, Yang YF, *et al.* Molecular ecological network analyses. *BMC Bioinformatics*, 2012, 13(1): 113. DOI: 10.1186/1471-2105-13-113.
- [60] Zhang BG, Zhang J, Liu Y, *et al.* Co-occurrence patterns of soybean rhizosphere microbiome at a continental scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 118178-186. DOI: 10.1016/j.soilbio.2017.12.011.
- [61] Zhang JY, Li YX, Zhang N, *et al.* NRT1.1B is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(6): 676-684. DOI: 10.1038/s41587-019-0104-4.
- [62] Zhao SQ, Fan YC, Dai YR, *et al.* Responses of phytoplankton community to abiotic environmental variables with the mitigation of eutrophication: a case study of Donghu Lake, Wuhan City. *Journal of Lake Sciences*, 2019, 31(05): 1310-1319. DOI: 10.18307/2019.0520. [赵思琪, 范垚城, 代嫣然等. 水体富营养化改善过程中浮游植物群落对非生物环境因子的响应:以武汉东湖为例. 湖泊科学, 2019, 31(05): 1310-1319.]
- [63] He YX, Zheng YK, Li WG, *et al.* Characteristics of eukaryotic phytoplankton community structure in early spring and its relationship with environmental factors in Danjiangkou Reservoir. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2021, 41(06): 2192-2200. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2020.0550. [贺玉晓, 郑永坤, 李卫国等. 丹江口水库早春真核浮游植物群落结构特征及其与环境因子的关系. 环境科学学报, 2021, 41(06): 2192-2200.]
- [64] Chalar G. The use of phytoplankton patterns of diversity for algal bloom management. *Limnologica*, 2008, 39(3): 200-208. DOI: 10.1016/j.limno.2008.04.001.
- [65] Cudowski A., Pietryczuk, *et al.* Aquatic fungi in relation to the physical and chemical parameters of water quality in the Augustow Canal. *Fungal Ecology*, 2015, 13193-204. DOI: 10.1016/j.funeco.2014.10.002.
- [66] Reich M, Wichels A, Panzer K, *et al.* Impacts of a reduction in seawater pH mimicking ocean acidification on the structure and diversity of mycoplankton communities. *Aquatic Microbial Ecology*, 2017, 79(3): 221-233. DOI: 10.3354/ame.
- [67] Liu KS, Yao TD, Pearce DA, *et al.* Bacteria in the lakes of the Tibetan Plateau and polar regions. *Science of the Total Environment*, 2021, 754: 142248. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.142248.
- [68] Ye R, Liu L, Wang Q, *et al.* Biogeography of spring phytoplankton community in the coastal waters of northern Zhejiang. *China Environmental Science*, 2017, 37(04): 1492-1504. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6923.2017.04.037. [叶然, 刘莲, 王琼等. 春季浙北海域浮游植物群落的空间分布. 中国环境科学, 2017, 37(04): 1492-1504.]
- [69] Chen K, Meng ZH, Li XM, *et al.* Phytoplankton community structure and driving mechanism of its construction process in autumn

- in Zhelin Reservoir, Lake Poyang Basin. *Journal of Lake Sciences*, 2022, 34(02): 433-444. DOI: 10.18307/2022.0206. [陈康, 孟子豪, 李学梅等. 鄱阳湖流域柘林水库秋季浮游植物群落结构及其构建过程驱动机制. 湖泊科学, 2022, 34(02): 433-444.]
- [70] Huang J, Deng Y, Li TC, *et al.* Altitude distribution and environmental impact of eukaryotic plankton in the Nujiang River Basin. *Journal of Changjiang River Scientific Research Institute*, 2023,40(04):59-65. DOI: 10.11988/ckyyb.20211320. [黄杰, 邓玥, 李天翠等. 怒江真核浮游生物的海拔分布格局及其环境影响因素. 长江科学院院报, 2023, 40(04): 59-65.]
- [71] Tang QH, Lan C, Su FG, *et al.* Streamflow change on the Qinghai-Tibet Plateau and its impacts. *Chinese Science Bulletin*, 2019, 64(27): 2807-2821. DOI: 10.1360/TB-2019-0141. [汤秋鸿, 兰措, 苏凤阁等. 青藏高原河川径流变化及其影响研究进展. 科学通报, 2019, 64(27): 2807-2821.]
- [72] Liu M, Song YX, Zhang YX, *et al.* Phytoplankton diversity and community structure in the Jinping Bend of the Yalong River. *Freshwater Fisheries*, 2022, 52(01): 3-13. DOI: 10.13721/j.cnki.dsy.2022.01.001. [刘猛, 宋以兴, 张逸譔等. 雅砻江大河湾浮游植物多样性及群落结构. 淡水渔业, 2022, 52(01): 3-13.]
- [73] M AM, Kieran K, J TB, *et al.* Glacier shrinkage driving global changes in downstream systems. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 2017, 114(37): 9770-9778. DOI: 10.1073/pnas.1619807114.
- [74] Zhang Y, Ma XF, Guo FF, *et al.* Community structures of phytoplankton and their relationships with environmental factors in the Jinshahe Reservoir, Hubei Province. *Journal of Lake Sciences*, 2015, 27(05): 902-910. DOI: 10.18307/2015.0517. [张云, 马徐发, 郭鹏飞等. 湖北金沙河水库浮游植物群落结构及其与水环境因子的关系. 湖泊科学, 2015, 27(05): 902-910.]
- [75] Yang Q, Zhang P, An RZ, *et al.* Spatial and temporal distribution patterns and driving mechanisms of ciliate communities in the midstream and downstream reaches of the Lhasa River. *Biodiversity Science*, 2022, 30(06): 136-150. DOI: 10.17520/biods.2022012. [杨清, 张鹏, 安瑞志等. 拉萨河中下游纤毛虫群落时空分布模式及其驱动机制. 生物多样性, 2022, 30(06): 136-150.]
- [76] Li GG, Li P, Xu HY, *et al.* Path analysis of zooplankton diversity and environmental factors in the water sources rivers, Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, 2020, 28(02): 166-175. DOI: 10.17520/biods.2019319. [李共国, 李平, 徐杭英等. 浙江水源地河流浮游动物多样性与环境因子的通径分析. 生物多样性, 2020, 28(02): 166-175.]
- [77] Jun S, Wang DB, Zhou JH, *et al.* Community structures of phytoplankton and its relationship with environmental factors in the Lhasa River. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(03): 787-798. DOI: 10.5846/stxb201806011225. [君珊, 王东波, 周健华等. 拉萨河流域浮游植物群落结构特征及与环境因子的关系. 生态学报, 2019, 39(03): 787-798.]
- [78] Zhang T, Chen L, Liu XX, *et al.* Spatial pattern and influencing factors of phytoplankton in lakes of central and southern Yunnan in summer. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(10): 3350-3362. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202010.010. [张涛, 陈丽, 刘晓曦等. 云南中部和南部湖泊夏季浮游植物空间分布及其影响因子. 生态学报, 2020, 39(10): 3350-3362.]