中国科学: 技术科学 2026 年 第 56 卷 第 7 期: 1836 ~ 1852
SCIENTIA SINICA Technologica techcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
论 文 复杂恶劣条件下水电开发基础科学问题专刊

黄河上游水电开发强度对多营养级微型生物群落组成及食物网结构的影响

聂玘豪[1,2], 陈娟[1,2*], 王超[1,2], 崔戈[1,2], 刘研[1,2], 廖琳璇[1,2]

1. 河海大学浅水湖泊综合治理与资源开发教育部重点实验室, 南京 210098
2. 河海大学环境学院, 南京 210098
* E-mail: chenjuanmn@hhu.edu.cn

收稿日期: 2025-12-12; 接受日期: 2026-02-11; 网络版发表日期: 2026-07-10
国家自然科学基金(批准号: U2443217, 52425902)资助项目

摘要 水电开发作为强烈的人为干扰, 深刻改变了河流的水文节律与生境连续性, 但多营养级微型生物群落及其微食物网对不同梯级开发强度的响应规律仍不明确. 本研究以黄河上游河源区至刘家峡河段为研究区, 基于大坝干扰强度划分出自然、大坝弱干扰及大坝强干扰三个河段进行对比研究. 基于eDNA技术, 整合水生多营养级微型生物(细菌、真菌、真核藻类、原生动物及后生动物)群落数据及已知捕食关系, 解析了群落的多样性格局、群落构建机制及微食物网复杂性随大坝干扰增强的变化规律. 研究发现, 梯级大坝具有显著的营养盐截留效应, 且环境异质性随大坝干扰增强呈现出复杂的“倒U型”响应模式. 不同营养级alpha多样性对大坝干扰表现出显著的非同步响应, 其中细菌群落alpha多样性随干扰强度增加而上升, 而高营养级类群则表现出明显的响应滞后. 群落结构方面, 所有生物类群结构在河段间均存在显著差异, 以细菌群落变异最大, 且自然河段与大坝强干扰段间的分异最为明显. Partial Mantel检验结果显示, 大坝运行年限与所有生物类群均呈现显著相关性, 这凸显了其在驱动群落结构变异中的重要作用. 在群落构建方面, 大坝建设强化了环境筛选作用, 除后生动物外的所有生物类群构建过程均以确定性过程为主导. 微食物网的网络复杂性随大坝干扰程度增强而显著增加, 偏最小二乘路径分析(PLS-PM)揭示了微食物网的“自下而上”调控模式. 大坝通过改变水体理化环境显著影响基础资源(细菌、真菌和真核藻类), 基础资源作为核心驱动因子, 通过营养级联效应促进了整体网络的复杂化. 本研究阐明了不同梯级开发强度下多营养级群落及其微食物网复杂性的响应特征, 强调了基于多营养级视角的生态风险评估对于流域协同保护的重要性, 为黄河流域水生态系统的风险评估与管理提供了科学依据.

关键词 梯级水电开发, 多营养级微型生物, 微食物网, 群落构建, 自下而上

1 引言

黄河上游地处青藏高原腹地, 是我国重要的水资源涵养地与生态安全屏障[1], 其生态健康对全流域可持续发展至关重要[2]. 与此同时, 该地区丰富的水能资源支撑其成为“西电东送”的重要基地, 形成了世界上

引用格式: 聂玘豪, 陈娟, 王超, 等. 黄河上游水电开发强度对多营养级微型生物群落组成及食物网结构的影响. 中国科学: 技术科学, 2026, 56: 1836–1852
Nie Q H, Chen J, Wang C, et al. Impacts of cascade damming density on aquatic multi-trophic microbial communities and food web structure in the upper Yellow River (in Chinese). Sci Sin Tech, 2026, 56: 1836–1852, doi: 10.1360/SST-2025-0409

© 2026 《中国科学》杂志社

规模最大的梯级水电走廊之一[3]. 然而, 梯级水电开发在贡献清洁能源的同时, 也成为强烈而持久的人为干扰, 改变了河流的自然水文节律与生境物理连续性. 具体而言, 筑坝截流与调蓄运行重塑了天然径流过程, 形成夏季径流削减而冬季补强的季节性流量反差, 从而导致水动力条件时空异质性的显著增强[4]. 这种水文情势的改变与生境破碎化共同促使河流从异养型自然系统向自养型蓄水系统转变[5], 通过改变水体理化性质、物质输移路径及能量流动方式[6], 将干扰效应传递至整个水生生物群落[7], 最终导致河流生态系统的营养结构和功能发生变化[8]. 因此, 探明黄河上游水生生物对水电开发干扰的响应模式与适应机制, 对于精准认知上游生态系统演变、把控流域协同保护发展具有重要的科学意义.

河流生态系统中的细菌、真菌、真核藻类、原生动物与小型无脊椎动物等类群, 因占据不同生态位而构成多营养级微型生物群落[9,10]. 它们不仅是初级生产与有机质分解的关键驱动者, 也是能量向更高营养级传递的重要枢纽, 对维持水生态系统的稳定性与恢复力具有重要作用[11,12]. 近年来, 高通量测序与分子生态网络分析技术的快速发展, 为系统解析微型生物群落的结构、功能及互作关系提供了有力工具. 已有研究关注水电开发对这些微型生物群落结构的影响[13]. 在黄河上游梯级水库中, 水动力被证实是调控浮游植物和浮游动物物种数量的主导因素, 流速、滞留时间和N:P比等环境变量共同影响群落结构[11]. 在美国密苏里河, 研究发现建坝导致桡足类和枝角类的丰度自大坝下游呈指数下降, 而轮虫丰度在库区内显著降低[14]. 建坝还会加剧浮游植物群落的纵向不连续性[15]. 水电开发河流水生生物的群落构建机制也是当前流域生态学研究的重要科学问题[16,17]. 例如, Chen等人[18]研究发现, 坝体分隔削弱了稀有细菌类群的扩散能力, 改变了群落构建机制, 表现出环境筛选和空间扩散共同控制的特征. 然而, 已有研究多聚焦于单一生物类群对水电开发的响应特征, 关于多营养级生物的群落构建机制及互作关系仍不甚了解, 这限制了我们从系统层面准确评判梯级开发的生态影响.

河流生态系统的能量流动与物质循环在很大程度上由水生微型生物驱动, 它们通过紧密的生物相互作用形成微食物网, 在维持水生态系统结构与功能的稳定性中发挥着重要作用[19]. 梯级开发通过改变河流的物质输运、生物扩散和能量流动等关键生态过程, 会对食物网中多营养级的互作关系产生深远影响[20]. 梯级开发对水生生物互作的影响主要表现为两类控制效应: (1) 上行控制, 指筑坝通过改变流量、养分、温度与沉积物等条件, 自下而上地影响资源基础并传递至消费者; (2) 下行控制, 指筑坝通过栖息地破碎化及相关物理化学变化直接改变高营养级物种组成, 进而通过捕食压力自上而下地调控低营养级种群[21]. 这一理论框架在多条河流的研究中得到了实证. 例如, Li等人[22]在东江的研究发现, 水电开发与营养物质富集作为重要环境压力源, 会削弱水生多营养级间的协同性和稳定性, 并显著降低食物网结构的复杂性. 杨楠[23]在汉江中下游的研究表明, 在梯级水库的底栖微食物网中, 上行效应(如流速降低与营养物增加)会降低微食物网营养传递效率, 而下行效应(高营养级捕食)则影响低营养级微生物的营养传递, 二者共同调控微食物网结构和功能. 然而, 目前关于梯级开发影响微食物网的研究仍显不足, 尤其缺乏不同水电开发程度下高原河流微食物网的研究.

黄河全长约5464 km, 是中国第二大河流, 其上游段从河源延伸至内蒙古托克托县河口镇, 全长3472 km. 该段流域面积38.6万km^2, 占全河流域面积的51.3%, 是核心的产流区[24]. 本文以黄河上游河源区至刘家峡河段为研究区, 该区域兼具河流自然属性和梯级开发影响特征, 且梯级开发强度不同, 是开展水电开发对水生多营养级微型生物互作研究的理想区域. 本研究基于环境DNA (eDNA)技术, 结合中性群落模型(NCM)、基于零模型校正的随机率(MST)及食物网构建等, 重点解析多营养级微型生物多样性及其群落驱动因素、确定性与随机性过程的相对作用, 以及水电开发对微食物网结构复杂性的影响. 本研究旨在揭示不同水电开发强度下多营养级微型生物群落与食物网的响应规律, 为黄河流域梯级水库的生态风险评估与管理策略优化提供科学依据.

2 材料与方法

2.1 研究区域与区域划分

截至目前, 研究区已建成电站从上游至下游依次为玛尔挡、班多、羊曲、龙羊峡、拉西瓦、尼那、李

家峡、直岗拉卡、康杨、公伯峡、苏只、黄丰、积石峡、大河家、炳灵、刘家峡. 根据大坝建设干扰情况, 我们将研究区域分为了自然河段(N)、大坝弱干扰段(W)和大坝强干扰段(S). 其中, 自然河段位于未受工程干扰区, 具备自然河流属性; 玛尔挡至龙羊峡为大坝弱干扰段, 在300余千米内有4座大坝, 坝之间相距较远且平均运营时间短; 而尼那至刘家峡为大坝强干扰段, 在300余千米内密集分布了12座大坝, 形成了高度连续的梯级水库群.

2.2 样品采集与理化参数测定

现场采样于2024年10月开展, 共设置27个采样点, 其中自然河段4个采样点, 大坝弱干扰段和大坝强干扰段采样点数分别为9个和14个(图1(a)); 每采样点三个重复样本, 共采集81个水样. 由于采样条件等限制因素, 研究区部分大坝区域没有采集样品. 本研究涉及的大坝包括玛尔挡、羊曲、龙羊峡、尼那、李家峡、康杨、公伯峡、黄丰、积石峡、大河家、刘家峡, 大坝相关的因子包括大坝运行年限、正常蓄水位、总库容、坝高和多年平均发电量, 具体数据参照罗其勇等人[16]的研究.

使用GPSMAP62s记录每个采样点的地理因子, 包括经度、纬度和海拔. 在每个采样点, 使用HQ40d多参数水质分析仪现场测定水温(temperature)、pH、溶解氧(DO)、电导率(EC)和氧化还原电位(ORP); 分别使用便携式2100浊度仪和便携式流速仪测定浊度(turbidity)和流速(velocity). 采用Ruttner采水器从0.5 m水深处采集水样, 部分水样经0.22 μm微孔滤膜过滤以收集浮游微型生物, 滤膜置于−80 ℃冰箱保存, 待后续DNA提取. 另一部分水样送至实验室用于测定总有机碳(TOC)、总磷(TP)、可溶性活性磷(SRP)、总氮(TN)、铵态氮(NH_4^+-N)、硝态氮(NO_3^--N)和溶解态硅(DSi), 其中溶解态硅浓度采用硅钼蓝比色法测定[25], 其余理化指标参照Wang等人[26]的测定方法.

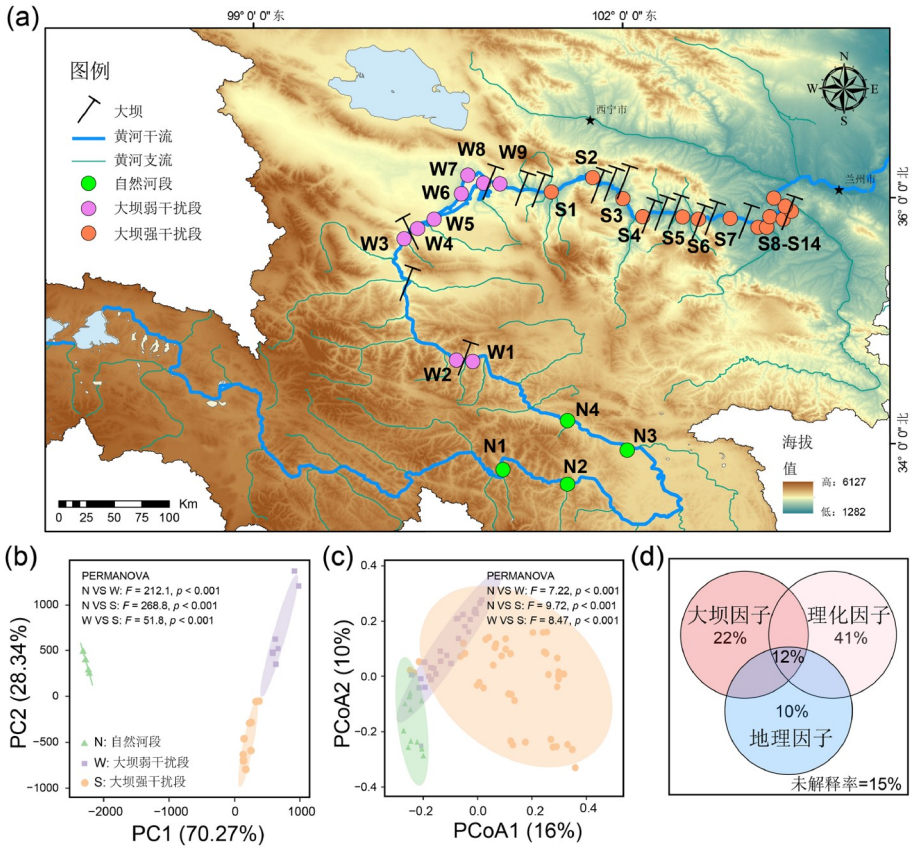


图 1 (网络版彩图)研究区采样点分布 (a) 及分区合理性检验 ((b)~(d))

Figure 1 (Color online) Distribution of sampling points in the study area (a) and rationality verification of river section division ((b)–(d)).

2.3　DNA提取、PCR扩增与高通量测序

采用PowerWater　DNA提取试剂盒(MoBio)从0.22 μm微孔滤膜中规范提取浮游微型生物DNA，使用NanoDrop　2000分光光度计检测DNA浓度和纯度. 使用引物338F(5′-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3′)与806R(5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′)扩增细菌16S rRNA基因的V3-V4区. 使用引物528F (GCGGTA-ATTCCAGCTCCAA)与706R(AATCCRAGAATTT-CACCTCT)扩增真核生物18S rRNA基因的V4区. 在正向引物5′端添加8-bp特异性条形码以区分不同样本. 聚合酶链式反应(PCR)扩增反应参照Chen等人[27]的方法进行，每个样本的PCR产物按等摩尔浓度混合后，在Illumina MiSeq PE300平台进行高通量测序. 原始测序数据采用QIIME2分析流程进行质量控制, 具体步骤为基于DADA2算法完成序列质量控制、去噪、拼接与嵌合体去除, 以100%序列相似性将有效序列聚类为扩增子序列变体(ASV)，参考SILVA(v138.1)数据库对细菌与真核生物ASV进行物种分类注释，按最低测序深度对所有样本进行均一化处理(测序深度分别为43951和38699；ASV数量分别为13029和246313). 通过剔除所有样本中相对丰度低于0.001%且检测频率低于10%的ASV, 我们对数据集进行了可靠性筛选, 最终获得细菌与真核生物的ASV丰度表[22]. 参照Ma等人[9]的研究, 从真核生物ASV表进一步提取真菌、真核藻类、原生动物及微型后生动物的ASV数据, 用于后续分析.

2.4　数据分析

2.4.1　分区合理性验证

本研究数据分析均在R软件(v4.3.1)中完成；其中组间差异显著性通过Kruskal-Wallis　(K-W)检验及Dunn's事后比较进行分析，相关计算在SPSS软件(v27)中执行.

为了验证基于"自然河段-大坝弱干扰段-大坝强干扰段"的分区合理性, 采用R软件vegan包进行了主成分分析(PCA)、主坐标分析(PCoA)、置换多因素方差分析(PERMANOVA)和方差分解分析(VPA). 基于采样点的地理因子、理化因子和大坝因子(关键的人为干扰压力)的PCA分析用于表征预设分区下的综合环境差异; 基于所有生物类群的数据进行的PCoA分析用于展示整体群落结构差异，并采用PERMANOVA检验组间差异的显著性；利用VPA分析量化各类影响因子对整体群落结构变化的相对重要性.

2.4.2　alpha多样性与群落结构

本研究利用能同时反映物种丰富度与均匀度的Shannon指数来评估细菌、真菌、真核藻类、原生动物和后生动物的alpha多样性. 基于Bray-Curtis距离, 采用PCoA可视化各生物类群的群落结构，通过PERMA-NOVA评估不同河段群落结构差异的显著性. 利用Partial Mantel检验探究群落结构的驱动因素. Shannon指数的计算及Partial　Mantel检验均在R软件中利用ve-gan包实现.

2.4.3　群落构建机制

基于物种丰度，采用Bray-Curtis距离计算群落异质性；通过计算理化因子的欧氏距离得到环境距离; 地理距离矩阵是基于各采样点经纬度构建的. 使用PASSaGE2软件对群落异质性矩阵、环境距离矩阵和地理距离矩阵进行线性化处理，绘制环境与地理距离衰减曲线[28]. 群落相似性为1减去群落异质性. 通过NCM和MST分析, 评估群落组装中随机性过程与确定性过程的相对重要性. Sloan等人[29]的NCM模型假设群落构建完全由随机性和扩散驱动，通过将观测数据与群落结构数据进行拟合，评估随机性过程对群落构建的影响. 在MST分析中，MST值0.5为判断随机性过程与确定性过程在群落构建中主导地位的临界值，高于该值意味着随机性过程主导，而低于该值则意味着确定性过程主导[30]. NCM参数和MST值分别是使用R软件的minpack.lm和NST软件包计算的.

2.4.4　元食物网构建

参照Li等人[22]的方法，结合已知捕食关系与eDNA数据构建元食物网，其中原生动物和后生动物的物种特征主要从文献中获取[22,31]. 本研究将多营养级微型生物划分为14个功能类群: 异养细菌、蓝藻(自养细菌)、真菌、真核藻类、食菌性原生动物、食藻性原生动物、杂食性原生动物、肉食性原生动物、寄生性原生动物、滤食者、收集者、撕食者、小型捕食者和大型捕食者. 利用这些功能类群构建多营养级微型生物属水平捕食–被捕食矩阵，其中若物种j捕食物种i, 则矩阵元素ij = 1, 反之则为0. 最后通过属级分类

单元(节点)的共现及其相互作用(即连接)来定义食物网结构. 我们生成了每个样本的元食物网子网络, 通过R软件的multinet与igraph包计算子网络拓扑属性, 包括节点数、链接数、平均度和网络密度, 用于描述元食物网的复杂性[32].

2.4.5 元食物网网络复杂性驱动路径

通过R软件的plspm包进行偏最小二乘路径分析(PLS-PM), 探究大坝因子、理化因子、微型生物相关参数和食物网复杂性之间的直接、间接和交互关系. 微型生物相关参数包括多营养级微型生物群的alpha多样性和beta多样性, 分别由Shannon指数和捕捉了群落结构主要变异梯度的第一主坐标轴得分(PCoA1)进行表征. 此外, 与微型生物相关的参数分为三组: 与基础资源(细菌、真菌和真核藻类)、原生动物和后生动物相关的参数. 在PLS-PM分析中, 营养级间的负关联揭示了自上而下的控制, 其中原生动物与基础资源的负相关反映了初级捕食压力, 后生动物与原生动物间的负相关则反映了次级捕食压力. 相反, 正相关关系则指示自下而上的资源驱动[33].

3 结果

3.1 分区合理性检验

基于三类因子的PCA与PERMANOVA分析表明, 三河段间存在显著的综合环境差异($p < 0.001$; 图1(b)). 与此一致, 基于所有生物类群的PCoA与PERMANOVA分析也揭示了整体群落结构在河段尺度上的显著分化($p < 0.001$; 图1(c)). 为进一步识别驱动群落变化的主导因素, 采用VPA分析定量解析了理化因子、大坝因子与地理因子的相对贡献. 结果显示, 理化因子与大坝因子分别解释了41%与22%的群落变异, 而地理因子的解释率仅为10%(图1(d)). 上述结果从综合环境特征、生物响应以及驱动因素三个层面共同证实, 基于大坝干扰强度的河段划分能够有效捕捉梯级开发所引起的生物群落变化.

3.2 水体理化因子的分布特征

研究区水体主要理化因子特征如图2(a)所示. 总体而言, 营养盐中的TP浓度介于0.004~0.230 mg/L, TN浓度介于0.742~3.617 mg/L, NH_4^+-N浓度介于0.003~0.242 mg/L, NO_3^--N浓度介于0.056~1.209 mg/L.

多数理化因子在三河段上表现出显著差异($p < 0.05$). 水动力因子方面, 流速随大坝干扰增强从自然河段到大坝强干扰段下降约55%; 浊度在自然河段显著高于两个受大坝干扰河段, 而大坝弱、强干扰河段间差异不显著($p > 0.05$). 营养盐方面, TN与NO_3^--N浓度在大坝强干扰段最高, 平均浓度分别达到1.68和0.65 mg/L, 并显著高于自然河段; NH_4^+-N则未呈现显著河段差异. 与之相反, 磷形态营养盐(TP、SRP)以及DSi均在大坝弱干扰段最为富集, 其浓度显著高于自然河段及大坝强干扰段. 此外, 大坝强干扰段的ORP显著低于大坝弱干扰段, 而DO则显著高于大坝弱干扰段.

根据水体理化因子得到的环境异质性结果显示(图2(b)), 三河段之间存在显著差异($p < 0.05$). 具体表现为, 从自然河段(0.26)至受大坝干扰河段, 环境异质性显著升高, 其中弱干扰段达到峰值(0.64), 强干扰段(0.48)虽有所回落, 但仍显著高于自然河段.

3.3 多营养级微型生物多样性与群落结构特征

alpha多样性结果显示, 不同生物类群的多样性存在显著差异, 其中细菌和真核藻类最高, 后生动物最低(图3(a)). 从空间分布看, 细菌Shannon指数随大坝干扰增强呈上升趋势, 在大坝强干扰段达到峰值(4.90)且显著高于自然河段($p < 0.05$); 真菌和真核藻类分别在大坝弱干扰段和强干扰段呈现最高值, 但河段间差异不显著; 原生动物与后生动物多样性在空间上则保持相对稳定, 未呈现显著变化.

PCoA与PERMANOVA分析表明, 所有生物类群的群落结构在河段间均存在显著差异($p < 0.001$; 图3(b)~(f)). 自然河段与大坝强干扰段之间的群落差异最为明显, 其F值最高. 从不同生物类群来看, 细菌的群落差异最为显著($F = 8.11$~12.41), 其次是真菌与真核藻类($F = 5.42$~6.10). 此外, 群落相似性分析进一步揭示(图4(a)), 细菌、真菌和真核藻类的群落相似性在自然河段最高(分别为0.64、0.39和0.46), 而在受大坝干扰河段中显著降低; 相反, 原生动物与后生动物的群落相似性总体较低, 但在受大坝干扰河段中呈现小幅上升趋势.

图4(b)~(f)展示了研究区及各河段多营养级微型生物群落在门或纲水平上的优势类群组成. 细菌群落

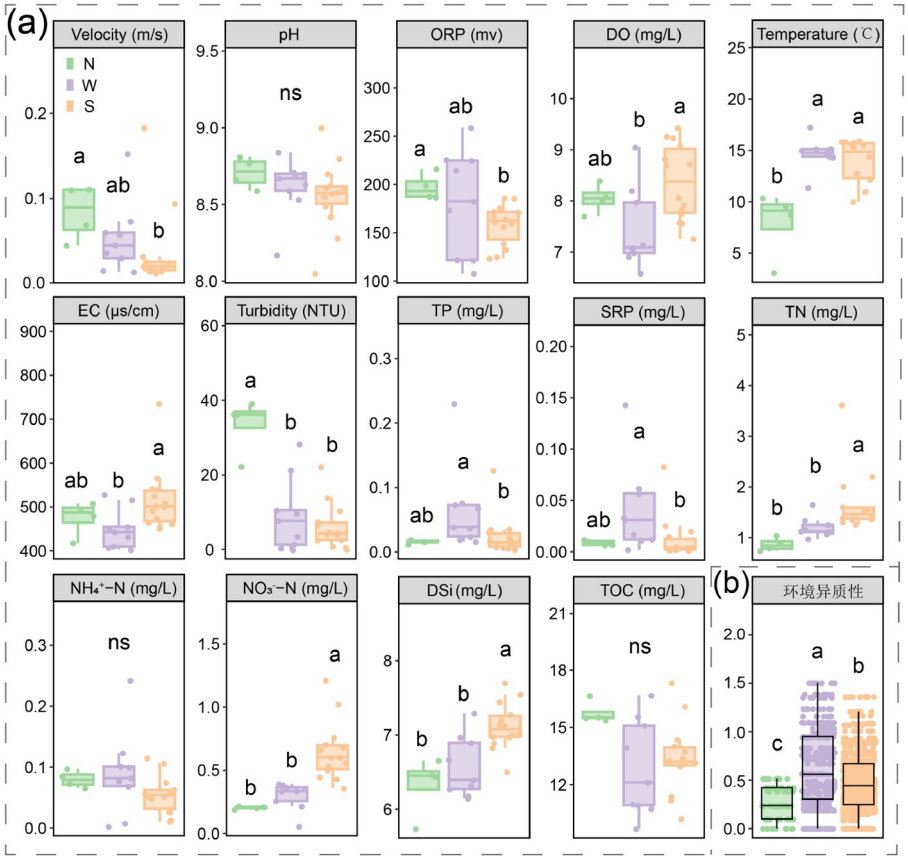


图 2　(网络版彩图) 研究区三河段水体理化因子的空间差异(a)及环境异质性(b)(图中不同字母用以区分在$p < 0.05$水平上具有显著差异的组别; ns表示无显著差异; 箱体中的水平线表示中位数)

Figure 2　(Color online) Spatial variation (a) and environmental heterogeneity (b) of physicochemical parameters in three river sections of the study area (different letters denote groups significantly different at $p < 0.05$; ns indicates no significant difference; horizontal lines in boxes represent medians).

以假单胞菌门(Pseudomonadota)、拟杆菌门(Bacteroidota)和放线菌门(Actinobacteriota)为主, 三者相对丰度之和占全河段的85%以上, 其中假单胞菌门为绝对优势类群(相对丰度> 60%); 随大坝干扰增强, 假单胞菌门丰度降低, 而拟杆菌门与放线菌门则呈上升趋势(图4(b)). 真菌优势类群为壶菌门(Chytridiomycota)、子囊菌门(Ascomycota)和卵菌门(Oomycota)(相对丰度合计> 85%), 其中壶菌门在自然河段丰度最高, 子囊菌门和卵菌门则在大坝弱干扰段达到峰值(图4(c)). 真核藻类以金藻纲(Chrysophyceae)、隐藻纲(Cryptophyceae)和绿藻纲(Chlorophyceae)为优势类群, 其中金藻纲在自然河段占绝对优势(相对丰度> 50%)(图4(d)). 原生动物群落在纲水平上有超过45%的序列未被分类, 主要类群旋毛纲(Spirotrichea)与Litostomatea纲在大坝强干扰段的相对丰度分别约为自然河段的1.5倍和3倍(图4(e)). 后生动物优势类群为寻常海绵纲(Demospongiae)和六幼生纲(Hexanauplia), 前者在大坝弱干扰段升高、强干扰段回落, 后者则随大坝干扰增强持续上升(图4(f)).

Partial Mantel检验结果表明, 多营养级微型生物群落结构与水体理化因子及大坝因子均存在显著关联, 其中大坝运行年限与所有生物类群均呈显著相关(图5). 不同生物类群对理化因子的响应模式存在明显差异: 细菌群落与理化因子关联最为广泛, 与NO_3^--N ($r = 0.46$)、pH($r = 0.35$)等多个指标显著相关; 真菌群落与理化因子的相关性相对较弱; 而真核藻类、原生动物和后生动物则主要受大坝运行年限驱动(r分别为0.32、0.21和0.32). 值得注意的是, 后生动物与理化因子的相关性在五类生物类群中最弱, 反映出高营养级生物对环境变化的响应更为间接.

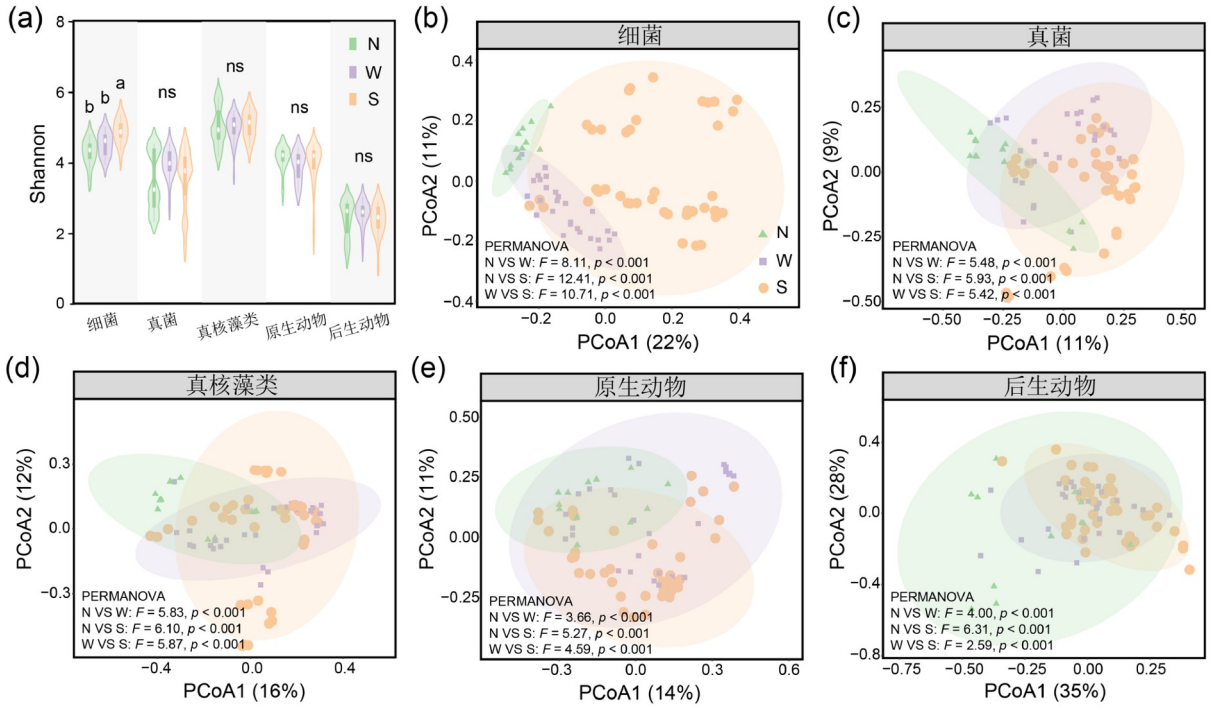


图 3 (网络版彩图)多营养级微型生物群落的多样性. (a) alpha多样性; (b)~(f) 基于Bray-Curtis距离的PcoA

Figure 3 (Color online) Diversity of multi-trophic microbial communities. (a) alpha diversity; (b)–(f) PCoA based on Bray-Curtis distance.

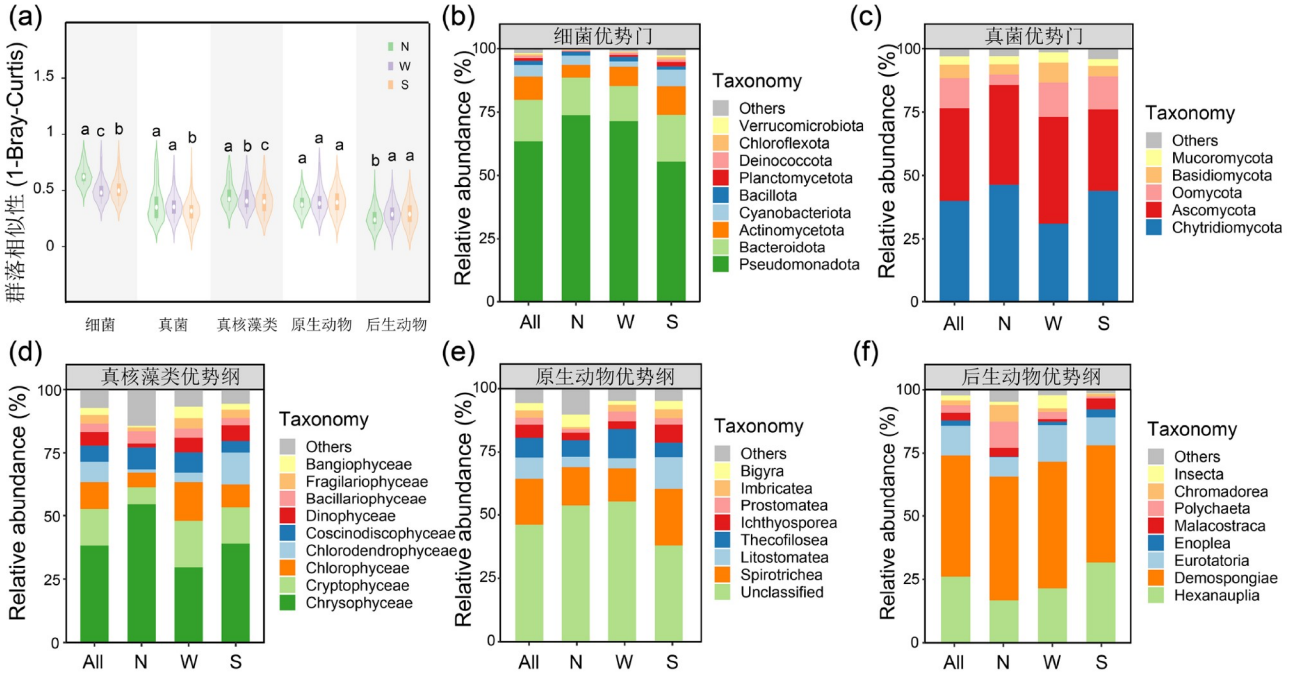


图 4 (网络版彩图)多营养级微型生物的群落组成. (a) 群落相似性; (b)~(f) 优势门/纲的相对丰度

Figure 4 (Color online) Community composition of multi-trophic microorganisms. (a) Community similarity; (b)–(f) relative abundance of dominant phyla/classes.

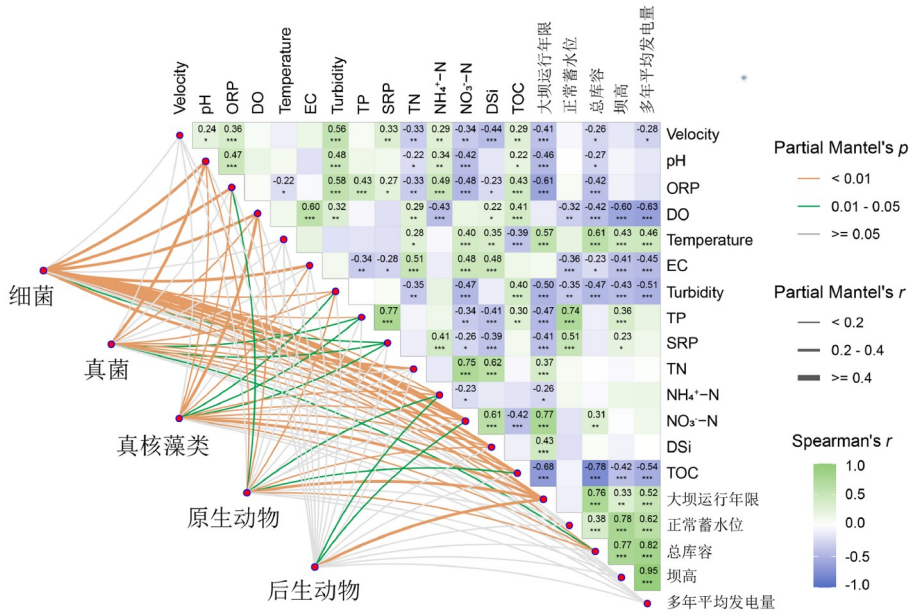


图 5　(网络版彩图)多营养级微型生物群落结构的驱动因素

Figure 5　(Color online) Driving factors of multi-trophic microbial community structure.

3.4　多营养级微型生物群落的构建机制

本研究在所有生物类群中均观察到距离衰减现象(图6(a)和(b)), 即群落相似性随地理距离与环境距离的增加而显著降低($p < 0.01$). 细菌是对地理与环境变化最敏感的群落, 表现出最高的地理衰减斜率与环境响应强度(地理$R^2 = 0.420$; 环境$R^2 = 0.112$), 其次为真核藻类、原生动物和真菌, 而后生动物的响应最弱(地理$R^2 = 0.102$; 环境$R^2 = 0.010$).

基于NCM的拟合结果进一步呈现各营养级微型生物在不同河段间的群落构建差异(图6(c)和(d)). 整体上, 所有生物类群的模型拟合优度(R^2)均处于较低至中等水平(细菌$R^2 = 0.565$, 后生动物$R^2 = 0.233$), 表明随机性过程对群落组成变异的解释能力有限. 从空间格局来看, 细菌、真菌和真核藻类在自然河段的R^2最高, 其值在受大坝干扰河段明显降低; 与此同时, 原生动物与后生动物的迁移率m在受大坝干扰河段显著下降.

MST分析结果显示, 除后生动物外, 各营养级微型生物的群落构建均以确定性过程为主导(MST值< 0.5; 图6(e)). 空间分布上, 细菌、真核藻类、原生动物与后生动物在自然河段具有最高的MST值, 且其值随大坝干扰增强呈显著下降趋势, 其中细菌的降幅最大(38%); 与之相反, 真菌群落的MST值随大坝干扰增强呈显著上升趋势.

3.5　微食物网构建与网络复杂性驱动路径

研究区不同河段构建的元食物网结构特征显示, 受大坝干扰河段各功能类群的属级分类单元数量较自然河段略有增加(图7(a)), 但河段间无显著差异(图7(b)). 值得注意的是, 表征网络复杂性的多项指标随大坝干扰增强呈现增大趋势: 除节点数外, 其他复杂性指标在自然河段与大坝弱干扰段间无显著差异, 但在自然河段与大坝强干扰段间均表现出显著差异($p < 0.05$; 图7(b)), 表明梯级水电开发对微食物网结构复杂性的影响随大坝干扰强度增大而愈发明显.

偏最小二乘路径模型(PLS-PM)解释了不同河段微食物网网络复杂性45.3%的变异(图8(a)). 模型结果显示, 大坝因子对理化因子具有显著负效应($r = -0.773$, $p < 0.001$); 理化因子对基础资源同样表现出显著负效应($r = -0.604$, $p < 0.001$), 而对原生动物表现出显著正向作用($r = 0.393$, $p < 0.05$). 在营养级传递路径中, 基础资源与原生动物之间存在显著正相关($r = 0.690$, $p < 0.001$), 原生动物与后生动物之间也存在显

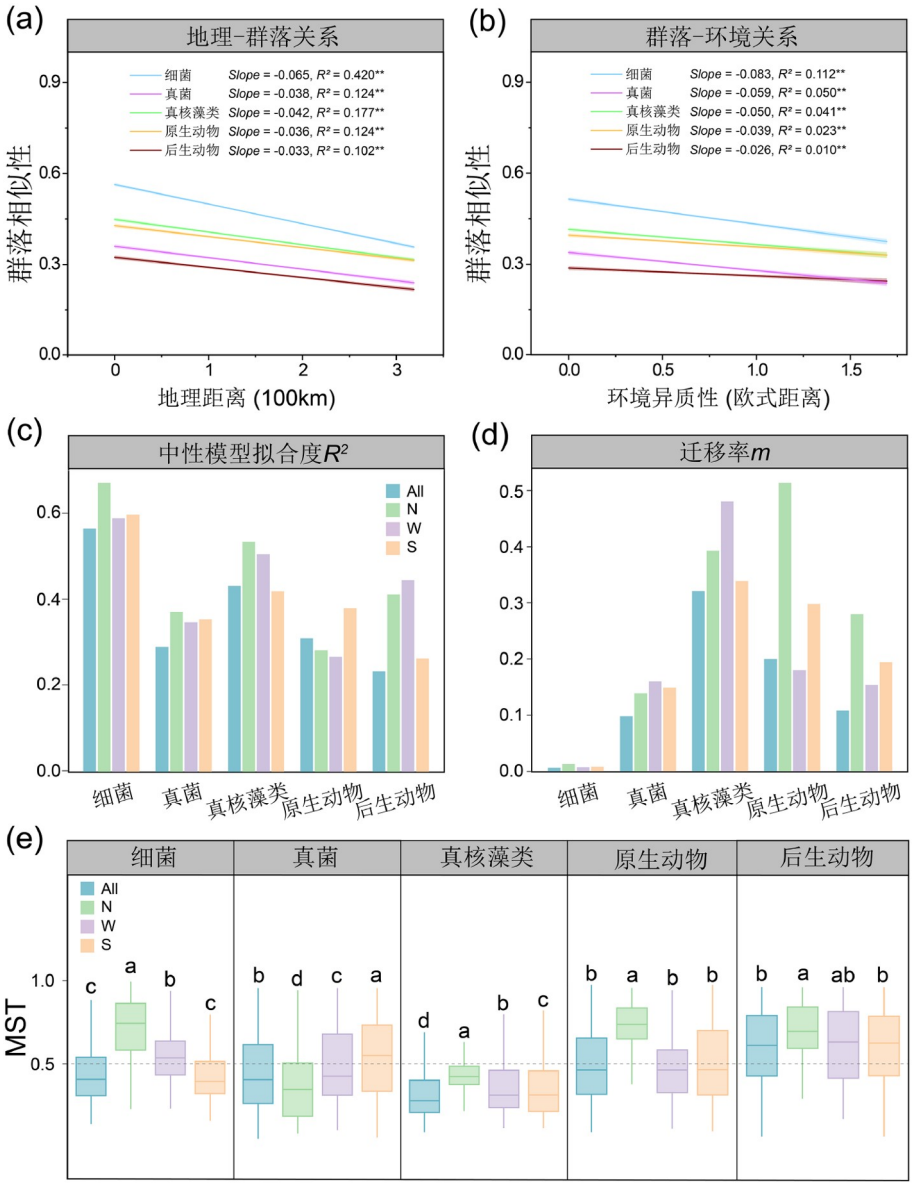


图 6 (网络版彩图)多营养级微型生物群落的构建机制. 群落相似性与地理距离 (a) 和环境异质性 (b) 的距离衰减关系; 中性群落模型(NCM)分析 ((c)和(d)); 基于零模型的校正的随机率(MST)分析 (e)

Figure 6 (Color online) Mechanisms underlying the assembly of multi-trophic microbial communities. Distance decay relationships between community similarity and geographic distance (a) and environmental heterogeneity (b); neutral community model (NCM) analysis ((c) and (d)); modified stochasticity ratio (MST) analysis (e).

著正向作用(r = 0.242, p < 0.05). 直接效应分析表明, 基础资源和后生动物对网络复杂性均具有显著正向直接效应. 总效应分析进一步揭示, 基础资源对网路复杂性的贡献最大(总效应值 = 0.640), 其次为大坝因子(0.367)、理化因子(−0.278)、后生动物(0.215)和原生动物(0.214) (图8(b)).

4 讨论

4.1 多营养级微型生物群落对大坝干扰的响应

梯级大坝建设通过根本性改变河流的水文动力学条件, 驱动了生境特征与生物群落的协同演变[6]. 大坝作为物理屏障阻断了河流连续体, 导致受大坝干扰河

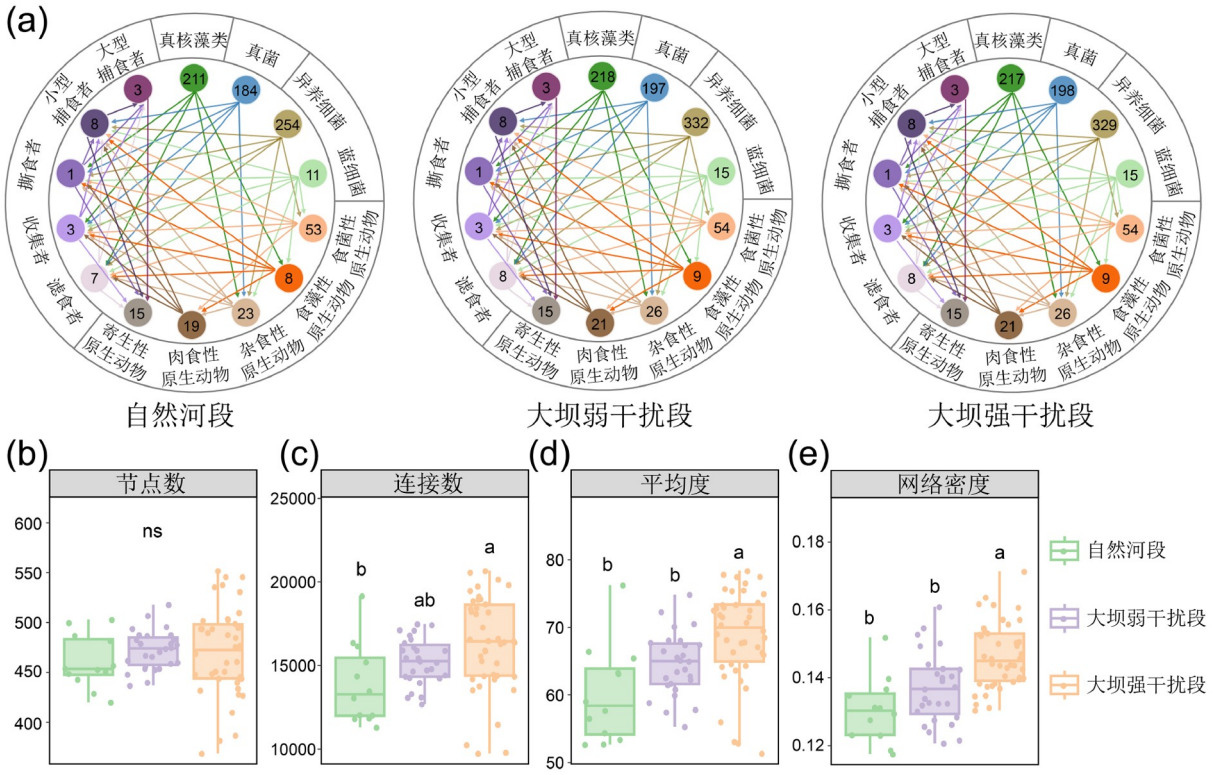


图 7　(网络版彩图)基于已知捕食关系与eDNA数据构建的元食物网及其复杂性特征. (a) 不同河段的元食物网结构(节点内数字代表各摄食功能群包含的属级分类单元数量, 连线的两端分别为捕食者和被捕食者); (b)~(e) 元食物网网络复杂性指标

Figure 7　(Color online) Meta-food web constructed based on known predation relationships and environmental DNA data, along with its complexity characteristics. (a) Meta-food web structures of different river sections (numbers within circles represent the number of genus-level taxonomic units included in each trophic functional group; line ends represent predators and prey, respectively); (b)–(e) meta-food web complexity indices.

段营养盐浓度显著升高(图2(a)), 证实了经典的水库滞留效应[34]. 其核心机制在于大坝通过显著延长水力停留时间, 削弱了河流的纵向输移与稀释能力, 促使上游输入的营养物质在库区被动累积[35]. 然而, 值得注意的是, 大坝对生态系统的干扰除了表现为营养物质的累积外, 生境空间格局的非线性重组也是不可忽视的重要方面. 研究结果显示, 环境异质性随大坝干扰增强呈现出复杂的“倒U型”响应模式(图2(b)). 其中, 大坝弱干扰段环境异质性最高, 符合生态学中的“中度干扰假说”; 而自然河段异质性较低, 主要归因于其连续的自然流态与强劲的湍流混合作用, 平抑了局部环境梯度, 塑造了相对均一的区域本底特性. 从自然河段到大坝弱干扰段, 环境异质性的显著增强可能源于河流-水库过渡区剧烈的水动力梯度创造了多样化的微生境[36]. 然而, 随着梯级开发程度的进一步加强, 生境的空间格局在极高的人为调控下呈现出独特的复杂性. 一方面, 高强度的梯级开发导致连续的深水静流环境取代了原本复杂的河流地貌镶嵌体, 引发物理生境的均质化效应, 促使异质性较弱干扰段峰值有所回落[37]; 另一方面, 这种静水环境大幅削弱了水体的稀释扩散能力. 受限于纵向阻隔与微弱的湍流混合, 强干扰段承接的下游多样化人为干扰(如支流汇入、农业面源或点源排放)难以被迅速均一化, 而是倾向于在局部滞留形成“环境斑块”. 这种由扩散受限驱动的空间分异, 使得大坝强干扰段的整体环境异质性仍显著高于自然河段.

这种由“河流相”向“湖泊相”转变所引发的生境与资源类型的改变, 进一步对微型生物群落施加了强烈的环境筛选压力, 驱动了优势类群生活史策略的适应性调整. 优势细菌类群的演替轨迹符合经典的r/K选择理论[38]: 作为典型的r-策略者, 假单胞菌门(Pseudomonadota)利用其快速生长特性在自然河段的高流速、富

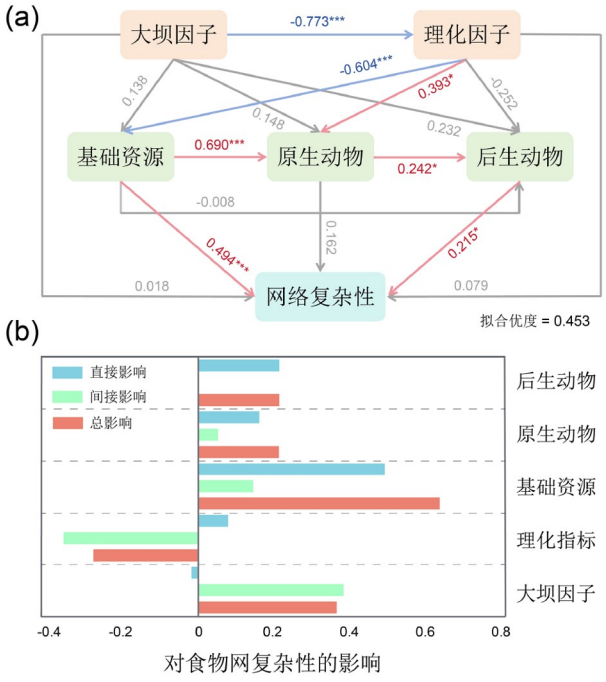


图 8 (网络版彩图) 微食物网网络复杂性驱动路径分析. (a) 偏最小二乘路径模型(PLS-PM)显示大坝因子、理化因子、微型生物相关参数(基础资源、原生动物与后生动物)及网络复杂性之间的直接关系、间接关系与交互关系(箭头旁数字为标准化路径系数; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$); (b) 上述变量对网络复杂性的标准化效应

Figure 8 (Color online) Path analysis of micro-food web complexity drivers. (a) Partial least squares path model (PLS-PM) illustrating direct, indirect, and interactive relationships among dam factors, physicochemical factors, microbial-related parameters (basal resources, protozoa, and metazoa), and network complexity (numbers beside arrows indicate standardized path coefficients; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$); (b) standardized effects of the above variables on network complexity.

氧环境中占据主导[39,40]. 相反, 大坝拦截带来的水体稳定性为放线菌门(Actinobacteriota)提供了竞争优势. 作为K-策略者, 它们并不依赖快速增殖, 而是通过生理上的“耐受性”策略, 展现出资源高效利用能力和对环境波动的强抵抗力[41].

多营养级微型生物群落多样性对建坝的生态扰动具有不同的响应模式(图3(a)). 细菌多样性随大坝干扰强度的增加显著上升, 这可能源于受大坝干扰河段更长的水力停留时间减弱了水流冲刷筛选, 且随之而来的营养盐累积显著提升了资源有效性, 从而通过缓解种间竞争排斥支持了更多样化的细菌类群[42]. 相反, 原生动物和后生动物的多样性并未呈现显著增加, 甚至略有下降. 这种营养级间的响应差异表明, 微型真核生物可能受制于更强的扩散限制. NCM的结果支持了这一推断(图6(c)), 显示其迁移率m在受大坝干扰段显著下降. 究其机制, 大坝阻断了水体的纵向连通性, 限制了浮游真核生物的被动扩散与基因交流, 抵消了丰富营养物质可能带来的生态位扩张效应, 最终导致多样性降低[43,44].

研究发现大坝运行年限与所有生物类群均呈现显著相关性(图5). 尽管本研究基于单次采样数据, 无法直接捕捉群落的时间演替过程, 但这一显著的相关性暗示了物理生境的长期累积性改造可能是梯级水电开发的关键生态机制. 大坝运行年限在一定程度上可以作为评估干扰持续时间的替代指标, 反映了局域生境在“河流-湖泊”状态转变中的潜在演替程度[45]. 值得注意的是, 这种显著的时间相关性可能对应着潜在的“灭绝债务”, 即物种的局地灭绝风险可能随景观尺度生境破碎化时间的延长而持续累积, 而非立即显现[46]. 这提示我们, 梯级开发带来的系统性压力可能具有显著的滞后效应, 这种跨越营养级界限的累积性影响值得在未来的长期监测中给予更多关注[47]. 这也表明, 大坝干扰的历史时长是评估其累积性生态风险时不可忽视的关键维度.

4.2 大坝干扰下确定性过程主导的微型生物群落构建

揭示群落构建机制是理解生态系统对人为干扰响应的关键环节之一. 本研究基于距离衰减关系、NCM与MST的综合分析表明, 除后生动物外的多营养级微型生物群落构建均以确定性过程为主导. 这一发现有力地支持了生态位理论, 即大坝建设通过剧烈改变河流的水文理化环境, 形成了强烈的“环境过滤器”, 严格筛选了能够适应局部生境的物种, 从而削弱了随机性扩散过程的相对贡献[48]. 值得注意的是, 群落构建过程随大坝干扰增强表现出显著的空间异质性, 且不同营养级微型生物对大坝干扰的响应机制存在本质差异.

在所有生物类群中, 细菌群落表现出对确定性过程最强的依赖性, 其MST值随大坝干扰强度的增加而显著降低(图6(e)), 且群落结构的空间分异最为显著(图3(b)). 距离衰减关系中最高的地理和环境衰减斜率(图6(a))与Partial Mantel检验中广泛的理化因子关联(图5)进一步印证了细菌对生境异质性的高度敏感性.

这种独特的环境响应模式可能主要归因于细菌极短的世代时间和极高的代谢可塑性, 这使得它们能够通过物种分选机制迅速地响应并适应环境梯度的微小变化[49,50]. 与此同时, 受大坝干扰增强的影响, 资源型类群(细菌、真菌和真核藻类)表现出群落相似性降低(图4(a))与环境异质性升高(图2(b))的同步特征, 反映出受大坝干扰河段中微生境差异与环境筛选增强的共同作用. 相比之下, 消费者类群(原生动物和后生动物)群落对环境变化的响应较弱, 周转速率较低, 可能与其生命周期更长且受上层捕食压力的调控有关[51].

理论上, 强烈的扩散限制通常会阻断物种的有效迁移, 从而增加随机性漂变的相对贡献[52]. 然而, 本研究发现原生动物的MST值在大坝强干扰段依然维持在较低水平, 这一现象揭示了局域尺度上物种分选的重要性. 根据经典的“自下而上控制”理论, 大坝截留导致库区浮游植物生物量显著增加, 这不仅扩充了微食物网的基础资源, 更强化了群落构建中的生物筛选作用[53]. PLS-PM结果显示基础资源对原生动物具有显著的正向效应(图8(a)), 丰富的基础资源可能充当了“生物过滤器”, 特异性地筛选出了那些摄食效率较高的优势原生动物类群, 并通过种间竞争排斥了随机扩散而来的劣势物种[54]. 因此, 这种由自下而上的资源控制所引发的确定性生物筛选, 成功抵消了扩散受阻带来的随机性波动.

真菌群落呈现出与其他生物类群截然相反的构建模式, 其随机性过程随大坝干扰增强而显著上升(图6(e)), 这可能源于真菌独特的传播机制. 河流型水库的沉积物是真菌孢子的巨大储存库, 水动力条件的改变(如泄洪或季节性翻转)会导致沉积物再悬浮, 将大量“休眠种子库”中的孢子随机释放进入水体[55]. 这种由水文扰动驱动的被动扩散引入了高度的随机性, 强化了群落构建中的质量效应或随机漂变[56].

值得注意的是, 尽管NCM对细菌群落表现出较高的拟合优度R^2, 但这并不一定完全代表随机性过程的主导地位. 结合MST分析结果(确定性过程主导), 我们推测这在一定程度上可能受到“伪中性”统计现象的影响. 已有研究指出, 在高强度的环境过滤下, 少数极高丰度的适应性优势种与大量受抑制的稀有种并存, 这种高度偏斜的物种多度分布有可能在数学特征上与NCM预测的随机分布模式发生重叠, 从而导致模型拟合度的虚高[52,57]. 此外, 细菌群落极低的估算迁移率m似乎也暗示了环境筛选对扩散过程的潜在限制. 尽管细菌通常具有较高的物理扩散潜能, 但强烈的生境特异性可能形成了严格的定殖屏障, 导致外源物种难以成功定殖. 因此, NCM观测到的低迁移率更可能反映了“有效定殖率”的降低, 而非物理扩散能力的缺失[58]. 这一现象警示我们, 统计学模式并不总是等同于真实的生态学过程. 因此, 在解析群落构建机制时应避免对单一模型结果的过度依赖, 而应采取多模型耦合(如结合零模型与NCM)的分析策略, 综合考量统计显著性与生物学合理性, 以得出更为稳健的科学结论.

4.3　自下而上的控制驱动微食物网复杂性提升

一般生态学理论认为, 强烈的人为干扰通常会导致生物多样性丧失和食物网结构的简化[59]. 然而, 本研究观察到了一个反直觉的现象: 在大坝强干扰段, 微食物网的网络复杂性指标(如平均度、网络密度)反而显著高于自然河段(图7). 基于假设驱动的PLS-PM分析结果支持了基础资源是驱动微食物网复杂性提升的首要因素这一观点(总效应值 = 0.640; 图8(b)), 表明观测数据的统计路径结构与梯级水库生态系统中的“自下而上”控制机制较为吻合[53]. PLS-PM中基础资源对原生动物及原生动物对后生动物的显著正向路径, 从统计学角度印证了能量沿营养级传递的级联效应. 这可能意味着多样化的细菌、真菌和真核藻类群落为上行营养级提供了更为丰富且差异化的食物, 有助于降低原生动物等消费者之间的竞争, 从而促进功能各异的捕食者共存并建立更多样化的摄食连接, 从而提升网络的连通性与复杂性[60]. 与此一致的是, Wilson等人[61]在实验性富营养化研究中也观察到了类似的现象, 即氮碳共同输入能够引发微生物群落结构与功能的显著协同变化, 最终导致多重微生物网络间的紧密关联与整体连通度提升.

然而, 这种看似繁荣的高复杂性背后或许存在不容忽视的潜在风险, 即资源驱动型生态系统中可能存在的复杂性与稳定性之间的权衡效应. 已有研究表明, 微生物群落的复杂度提升并不总是意味着系统稳定性的增强, 相反, 当网络连通性过高时, 系统往往受到稳定性约束[62]. 在实际生态系统中, 这一规律亦得到印证. 例如, 在河流生态系统中, 营养富集使群落结构更加紧密, 但同时导致群落在水流扰动下更易失稳, 表明

高营养负荷可能降低系统对外部干扰的抵抗力[63]. PLS-PM结果显示, 大坝因子对理化环境存在强烈负效应(图8a). 交叉负荷分析(表1)进一步表明, 流速与浊度对大坝因子潜变量呈现负负荷, 而TN、NO_3^--N等营养盐参数则呈现正负荷. 同时, 在模型构建中, TN、NO_3^--N等对网络复杂性潜变量同样呈现正负荷, 而流速和浊度则呈现负负荷. 这一致的负荷模式从模型的统计结构上证实了网络复杂性与静水资源环境特征的依赖关系. 因此, 该结果暗示微食物网的复杂性可能高度依赖于大坝维持的静水资源环境. 一旦水文调度模式发生剧烈改变, 这种基于静水资源的复杂网络可能面临解体的风险[64].

值得注意的是, 本研究中PLS-PM模型解释了不同河段微食物网网络复杂性45.3%的变异, 仍有54.7%的变异未被当前模型涵盖. 这一结果表明, 除了本研究量化的大坝干扰与水体理化因子外, 微食物网的网络复杂性可能还受到其他未被纳入的潜在因素影响. 有研究表明, 病毒裂解能够通过“病毒分流”路径驱动碳通量的分配并重塑微生物群落的共现模式[65]. 此外, 鱼类等更高营养级的潜在捕食压力通过级联效应产生的自上而下生物控制也是驱动微食物网复杂性演变的重要力量[66]. 这些潜在因素值得在未来的多维度生态研究中进一步探究.

综上所述, 大坝干扰下的微食物网复杂性提升是典型的资源驱动型响应. 虽然自下而上的能量供给支撑了更复杂的营养结构, 由于其背后的驱动力主要源于生境的库区化与营养盐累积, 这看似繁荣的微食物网可能处于一种脆弱的“亚稳态”. 因此, 未来的水生态管理不应仅关注生物多样性或网络复杂性指标的数值高低, 而应更深入评估食物网的能量传递效率及其对环境波动的抵抗力. 此外, 未来的研究需重视大坝干扰与流域内其他人为活动的协同效应, 以更全面地预测和管控梯级开发下河流微食物网的演变轨迹.

表 1 偏最小二乘路径模型(PLS-PM)显示理化因子显变量与大坝因子和网络复杂性的交叉负荷分析

Table 1 Cross-loading analysis between the manifest variables of physicochemical factors and the latent variables of dam factors and network complexity in the partial least squares path modeling (PLS-PM)

	大坝因子	网络复杂性
Velocity	−0.351	−0.173
pH	−0.241	−0.197
ORP	−0.398	−0.179
DO	−0.141	−0.107
Temperature	0.735	0.055
EC	−0.004	0.012
Turbidity	−0.632	−0.220
TP	0.100	−0.021
SRP	0.076	0.019
TN	0.408	0.285
NH_4^+-N	−0.110	−0.045
NO_3^--N	0.481	0.404
DSi	0.429	0.204
TOC	−0.576	−0.333

5 总结

本研究基于eDNA技术, 整合多营养级群落数据及已知捕食关系, 探究了黄河上游不同水电开发强度对水生多营养级微型生物群落的多样性格局、群落构建机制及微食物网复杂性的影响, 得出以下主要结论.

(1) 细菌群落对大坝干扰最为敏感, 高营养级响应存在滞后. 随着大坝干扰强度的增加, 细菌群落多样性显著上升, 而微型真核生物多样性在空间上相对稳定. 群落结构的驱动因素呈现分层特征, 其中低营养级的细菌主要受营养盐、流速等理化因子的直接驱动, 而高营养级的原生动物与后生动物则主要受大坝运行年限的影响.

(2) 大坝干扰强化了环境筛选作用, 群落构建更趋向确定性. 除后生动物外, 微食物网各组分的构建均以确定性过程为主导. 从自然河段到大坝强干扰段, 环境异质性的增加导致细菌、藻类及原生动物的随机性过程贡献率显著降低; 唯有真菌群落的随机性过程随干扰增强而上升, 显示出独特的适应机制.

(3) 水电开发通过“自下而上”的调控提升了微食物网的复杂性. 微食物网的网络复杂性随大坝干扰程度的加深而显著增加, 在大坝强干扰段达到峰值. 路径分析表明, 大坝并非直接改变网络结构, 而是通过重塑理化环境影响基础资源(细菌、真菌和真核藻类), 基础资源作为核心驱动因子, 经由食物链传递促进了整体网络的复杂化.

参考文献

1 che X, jiao l, qin h, et al. Impacts of climate and land use/cover change on water yield services in the upper Yellow River Basin in Maqu County. Sustainability, 2022, 14: 10363

2 Han J X, Zhang X Y, Wang J H, et al. Geographic exploration of the driving forces of the NDVI spatial differentiation in the Upper Yellow River Basin from 2000 to 2020. Sustainability, 2023, 15: 1922

3 Ma P H, Chen L S, Huang Q B, et al. The impact of the densest and highest-capacity reservoirs on the ecological environment in the upper Yellow River Basin of China: From 2000 to 2020. Remote Sens, 2025, 17: 1535

4 Hu J, Zhou X, Yi Y, et al. Hydrological changes in the Upper Yellow River under the impact of upstream cascade reservoirs over the past 70 years. J Hydrol-Regional Studies, 2025, 57: 102105

5 Kitanishi S, Yamamoto T, Edo K, et al. Influences of habitat fragmentation by damming on the genetic structure of masu salmon populations in Hokkaido, Japan. Conserv Genet, 2012, 13: 1017–1026

6 Wang X, Chen Y, Yuan Q, et al. Effect of river damming on nutrient transport and transformation and its countermeasures. Front Mar Sci, 2022, 9: 1078216

7 Chen Q W, Li Q Y, Lin Y Q, et al. River damming impacts on fish habitat and associated conservation measures. Rev Geophys, 2023, 61: e2023RG000819

8 Zhou Z, Huang Y B, Wang B L, et al. The analysis of food web structure in the area in front of the Three Gorges Dam using the stable isotope technology (in Chinese). Ecol Sci, 2020, 39: 82–90 [周正, 黄宇波, 王斌梁, 等. 运用稳定同位素技术分析三峡坝前水域的食物网结构. 生态科学, 2020, 39: 82–90]

9 Ma X, Li Y, Niu L, et al. Salinity regulates nutrient cycling via top-down and bottom-up forces in artificial cut-off tidal channels: Insights from multitrophic microbiota. Water Res, 2025, 285: 124037

10 Cardinale B J. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. Nature, 2011, 472: 86–89

11 Liu Y, Li C, Jian S, et al. Hydrodynamics regulate longitudinal plankton community structure in an alpine cascade reservoir system. Front Microbiol, 2021, 12: 749888

12 Liang D, Xia J, Song J, et al. Using eDNA to identify the dynamic evolution of multi-trophic communities under the eco-hydrological changes in river. Front Environ Sci, 2022, 10: 929541

13 Chen J, Sun S, Wang P, et al. Sedimentary microeukaryotes reveal more dispersal limitation and form networks with less connectivity than planktonic microeukaryotes in a highly regulated river. Freshwater Biol, 2021, 66: 826–841

14 Havel J E, Medley K A, Dickerson K D, et al. Effect of main-stem dams on zooplankton communities of the Missouri River (USA). Hydrobiologia, 2009, 628: 121–135

15 Ruan Q, Liu H, Dai Z, et al. Damming exacerbates the discontinuities of phytoplankton in a subtropical river in China. J Environ Manage, 2024, 351: 119832

16 Luo Q Y, Zhu L Y, Zu Z G, et al. Exploring the mechanisms shaping phytoplankton community structure in cascade reservoirs of the upper Yellow River (in Chinese). Sci Sin Tech, 2025, 55: 1207–1221 [罗其勇, 朱林宇, 祖志刚, 等. 黄河上游梯级水库浮游植物群落构建机制研究. 中国科学: 技术科学, 2025, 55: 1207–1221]

17 Cui G, Chen J, Wang P F, et al. Biogeographic distribution patterns and ecological mechanisms of benthic eukaryotic microorganisms in Jinsha River (in Chinese). Environ Sci, 2023, 44: 839–846 [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: 839–846]

18 Chen J, Wang P, Wang C, et al. Distinct assembly mechanisms underlie similar biogeographic patterns of rare and abundant bacterioplankton in cascade reservoirs of a large river. Front Microbiol, 2020, 11: 158

19 Jiao S, Lu Y, Wei G. Soil multitrophic network complexity enhances the link between biodiversity and multifunctionality in agricultural systems. Glob Change Biol, 2022, 28: 140–153

20 Yang N, Wang L, Lin L, et al. Pelagic-benthic coupling of the microbial food web modifies nutrient cycles along a cascade-dammed river. Front Environ Sci Eng, 2022, 16: 50

21 Guo F, Fry B, Yan K, et al. Assessment of the impact of dams on aquatic food webs using stable isotopes: Current progress and future challenges. Sci Total Environ, 2023, 904: 167097

22 Li F, Guo F, Gao W, et al. Environmental DNA biomonitoring reveals the interactive effects of dams and nutrient enrichment on aquatic multitrophic communities. Environ Sci Technol, 2022, 56: 16952–16963

23 Yang N. Microbial food web properties in the river-reservoir systems along the middle-lower reaches of Hanjiang River and the mechanism of the key environmental parameters (in Chinese). Hohai University, 2023 [杨楠. 汉江中下游河流-水库系统微食物网特征及关键环境因子影响机制研究. 河海大学, 2023]

24 Zhang P H, Xing G Y, Zhao J M, et al. Soil physical and mechanical properties of lightly grazed and prohibited grasslands: A case study of Xiazangtan landslide area (in Chinese). Arid Zone Res, 2024, 41: 1364–1372 [张培豪, 邢光延, 赵吉美, 等. 轻度放牧和禁牧草地土壤物理力学性质特征——以夏藏滩滑坡区为例. 干旱区研究, 2024, 41: 1364–1372]

25 Liu J N, Zhai S J, Qiu S T, et al. Silicon composition and stoichiometric ratios with other nutrients in the lower Minjiang River, Southeast China (in Chinese). Chin J Appl Ecol, 2023, 34: 2205–2214 [刘佳妮, 翟水晶, 邱思婷, 等. 闽江下游水体硅的组成及营养盐化学计量比. 应用生态学报, 2023, 34: 2205–2214]

26 Wang P, Wang X, Wang C, et al. Shift in bacterioplankton diversity and structure: Influence of anthropogenic disturbances along the Yarlung Tsangpo River on the Tibetan Plateau, China. Sci Rep, 2017, 7: 12529

27 Chen S, Xie J, Wen Z. Removal of pharmaceutical and personal care products (PPCPs) from waterbody using a revolving algal biofilm (RAB) reactor. J Hazard Mater, 2021, 406: 124284

28 Chen J, Nie Q, Wang C, et al. Increased heterogeneity of sedimentary potential silicate-solubilizing bacterial communities caused by cascade damming reduces community complexity but promotes stability. J Environ Sci, 2026, 162: 176–190

29 Sloan W T, Lunn M, Woodcock S, et al. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure. Environ Microbiol, 2006, 8: 732–740

30 Xu Q, Vandenkoornhuyse P, Li L, et al. Microbial generalists and specialists differently contribute to the community diversity in farmland soils. J Adv Res, 2022, 40: 17–27

31 Qin S, Li F, Zou Y, et al. eDNA-based diversity and multitrophic network reveal the effects of land use and pollutants on the subtropical Dongjiang River systems. Environ Pollution, 2023, 334: 122157

32 Sun S, Su H, Rao Q, et al. Beyond biodiversity: The more essential role of multi-trophic network complexity for predicting ecosystem multifunctionality under multiple stressors. Water Res, 2025, 286: 124216

33 Shi X, Eisenhauer N, Peñuelas J, et al. Trophic interactions in soil micro-food webs drive ecosystem multifunctionality along tree species richness. Glob Change Biol, 2024, 30: e17234

34 Maavara T, Parsons C T, Ridenour C, et al. Global phosphorus retention by river damming. Proc Natl Acad Sci USA, 2015, 112: 15603–15608

35 Van Cappellen P, Maavara T. Rivers in the anthropocene: Global scale modifications of riverine nutrient fluxes by damming. Ecohydrol Hydrobiol, 2016, 16: 106–111

36 Polst B H, Anlanger C, Risse-Buhl U, et al. Hydrodynamics alter the tolerance of autotrophic biofilm communities toward herbicides. Front Microbiol, 2018, 9: 2884

37 Palmer M A, Menninger H L, Bernhardt E. River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: A failure of theory or practice? Freshwater Biol, 2010, 55: 205–222

38 Andrews J H, Harris R F. r- and K-selection and microbial ecology. In: Marshall K C, ed. Advances in Microbial Ecology. Vol 9. Boston, MA: Springer, 1986. 99–147

39 Newton R J, Jones S E, Eiler A, et al. A guide to the natural history of freshwater lake bacteria. Microbiol Mol Biol Rev, 2011, 75: 14–49

40 Read D S, Gweon H S, Bowes M J, et al. Catchment-scale biogeography of riverine bacterioplankton. ISME J, 2015, 9: 516–526

41 Ghai R, Mizuno C M, Picazo A, et al. Metagenomics uncovers a new group of low GC and ultra-small marine Actinobacteria. Sci Rep, 2013, 3: 2471

42 Yan Q, Bi Y, Deng Y, et al. Impacts of the Three Gorges Dam on microbial structure and potential function. Sci Rep, 2015, 5: 8605

43 Hu H, Wei X Y, Liu L, et al. Biogeographic patterns of meio- and micro-eukaryotic communities in dam-induced river-reservoir systems. Appl Microbiol Biotechnol, 2024, 108: 130

44 Song X, Li Q, Long Y, et al. Impacts of continuous damming on zooplankton functional diversity in Karst Rivers of southwest China: Different hydrological periods and implications for Karst Reservoir management. Diversity, 2025, 17: 478

45 Turgeon K, Solomon C T, Nozais C, et al. Do novel ecosystems follow predictable trajectories? Testing the trophic surge hypothesis in reservoirs

using fish. Ecosphere, 2016, 7: e01617
46 Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen R K, et al. Extinction debt: A challenge for biodiversity conservation. Trends Ecol Evol, 2009, 24: 564–571
47 Poff N L, Zimmerman J K H. Ecological responses to altered flow regimes: A literature review to inform the science and management of environmental flows. Freshwater Biol, 2010, 55: 194–205
48 Isabwe A, Yang J R, Wang Y, et al. Community assembly processes underlying phytoplankton and bacterioplankton across a hydrologic change in a human-impacted river. Sci Total Environ, 2018, 630: 658–667
49 Lindström E S, Langenheder S. Local and regional factors influencing bacterial community assembly. Environ Microbiol Rep, 2012, 4: 1–9
50 Nguyen J, Fernandez V, Pontrelli S, et al. A distinct growth physiology enhances bacterial growth under rapid nutrient fluctuations. Nat Commun, 2021, 12: 3662
51 Xiong W, Jousset A, Li R, et al. A global overview of the trophic structure within microbiomes across ecosystems. Environ Int, 2021, 151: 106438
52 Zhou J, Ning D. Stochastic community assembly: Does it matter in microbial ecology? Microbiol Mol Biol Rev, 2017, 81: e00002-17
53 Power M E. Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy? Ecology, 1992, 73: 733–746
54 Velho L F M, Lansac-Tôha F A, Bini L M. Influence of environmental heterogeneity on the structure of testate amoebae (Protozoa, Rhizopoda) assemblages in the plankton of the upper Paraná River floodplain, Brazil. Int Rev HydroBiol, 2003, 88: 154–166
55 Wurzbacher C M, Bärlocher F, Grossart H P. Fungi in lake ecosystems. Aquat Microb Ecol, 2010, 59: 125–149
56 Grossart H P, Van den Wyngaert S, Kagami M, et al. Fungi in aquatic ecosystems. Nat Rev Microbiol, 2019, 17: 339–354
57 Chave J. Neutral theory and community ecology. Ecol Lett, 2004, 7: 241–253
58 Langenheder S, Székely A J. Species sorting and neutral processes are both important during the initial assembly of bacterial communities. ISME J, 2011, 5: 1086–1094
59 Pimm S L, Lawton J H, Cohen J E. Food web patterns and their consequences. Nature, 1991, 350: 669–674
60 Poisot T, Mouquet N, Gravel D, et al. Trophic complementarity drives the biodiversity-ecosystem functioning relationship in food webs. Ecol Lett, 2013, 16: 853–861
61 Wilson J M, Abboud S S, Beman J M. Effects of experimental nutrient enrichment and eutrophication on microbial community structure and function in “marine lakes”. Elem Sci Anth, 2024, 12: 00007
62 Yonatan Y, Amit G, Friedman J, et al. Complexity-stability trade-off in empirical microbial ecosystems. Nat Ecol Evol, 2022, 6: 693–700
63 Canning A D, Death R G. The influence of nutrient enrichment on riverine food web function and stability. Ecol Evol, 2021, 11: 942–954
64 Sabo J L, Finlay J C, Kennedy T, et al. The role of discharge variation in scaling of drainage area and food chain length in rivers. Science, 2010, 330: 965–967
65 Suttle C A. Marine viruses-major players in the global ecosystem. Nat Rev Microbiol, 2007, 5: 801–812
66 Jeppesen E, Jensen J P, Søndergaard M, et al. Top-down control in freshwater lakes: The role of fish structure and dynamics on the planktonic community. Oikos, 1997, 80: 600–614

Impacts of cascade damming density on aquatic multi-trophic microbial communities and food web structure in the upper Yellow River

NIE QiHao[1,2], CHEN Juan[1,2], WANG Chao[1,2], CUI Ge[1,2], LIU Yan[1,2] & LIAO LinXuan[1,2]

[1] *Key Laboratory of Integrated Regulation and Resource Development on Shallow Lakes, Ministry of Education, Nanjing 210098, China*
[2] *College of Environment, Hohai University, Nanjing 210098, China*

Cascade damming, as a profound anthropogenic disturbance, significantly alters riverine hydrological regimes and habitat connectivity. However, the response patterns of multi-trophic microbial communities and their associated micro-food webs to varying intensities of cascade damming remain poorly understood. Focusing on the reach from the source region to the Liujiaxia Reservoir section of the upper Yellow River, this study conducted a comparative analysis across three river sections classified by dam disturbance intensity: natural, weak-disturbance, and strong-disturbance sections. By integrating environmental DNA (eDNA) metabarcoding with known predation relationships, we analyzed the diversity patterns, assembly mechanisms, and network complexity of aquatic multi-trophic microorganisms (bacteria, fungi, eukaryotic algae, protozoa, and metazoa) across the gradient of dam disturbance. Results indicated that cascade dams exhibited significant nutrient retention effects, while environmental heterogeneity displayed a complex "inverted U-shaped" response pattern to intensifying disturbance. Alpha diversity across different trophic levels displayed distinct asynchronous responses; specifically, bacterial alpha diversity increased with disturbance intensity, whereas higher trophic groups showed a marked lag in response. In terms of community structure, significant spatial differentiation was observed across all biological groups, with bacteria exhibiting the highest variation, particularly between the natural and strong-disturbance sections. The Partial Mantel test revealed that dam operation time, which showed significant correlations with all biological groups, plays a critical role in driving community structure variation. Regarding community assembly, dam construction intensified environmental filtering, with deterministic processes dominating the assembly of all taxonomic groups except metazoa. Notably, the network complexity of the micro-food web increased significantly with the intensification of dam disturbance. Partial least squares path modeling (PLS-PM) further revealed a "bottom-up" regulatory mechanism: dams significantly influenced basal resources (bacteria, fungi, and eukaryotic algae) by altering the physicochemical environment, and these basal resources, acting as core drivers, facilitated overall network complexity through trophic cascading effects. This study elucidates the response patterns of multi-trophic communities and micro-food web complexity to varying intensities of cascade damming, highlighting the importance of multi-trophic perspectives in ecological risk assessment for synergistic basin conservation, and providing a scientific basis for the management of aquatic ecosystems in the Yellow River Basin.

cascade damming, multi-trophic microorganisms, micro-food web, community assembly, bottom-up control

doi: 10.1360/SST-2025-0409