

## 蓝藻—细菌互作及其对碳、氮循环的影响研究进展\*

张玉晴<sup>1,2</sup>, 刘佳音<sup>4</sup>, 蔡元锋<sup>3</sup>, 张 民<sup>1</sup>, 史小丽<sup>1</sup>, 杜瑛珣<sup>1</sup>, 苏雅玲<sup>1</sup>, 施丽梅<sup>1\*\*</sup>, 吴庆龙<sup>1\*\*</sup>

(1: 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, 湖泊与环境国家重点实验室, 南京 211135)

(2: 中国科学院大学, 北京 100049)

(3: 中国科学院南京土壤研究所, 土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 南京 211135)

(4: 南京大学生命科学学院, 南京 210093)

**摘要:** 藻类与细菌之间存在多种互作关系, 二者间的相互作用会影响水体初级生产力、藻类群落组成、藻类之间的竞争和演替以及藻类水华的发展等。藻菌间的多种紧密互作和代谢耦联对水体中碳、氮、磷、硫等多种生源要素的循环产生影响。在淡水生态系统中, 蓝藻水华仍然是威胁水环境健康的重要因素, 部分水体中形成了周而复始发生蓝藻水华的稳态。蓝藻与其附着细菌间的互作和代谢关联是蓝藻水华维持的关键, 在水体碳氮循环中发挥了重要作用。本文综述了蓝藻与细菌间的互作对蓝藻生长、产毒、群体维持和多样性的影响以及影响藻菌互作的因素, 综述了蓝藻藻际环境中碳氮相关功能微生物类群以及藻菌互作对水生生态系统中碳氮循环的影响, 分析了蓝藻群体颗粒、附着作用和环境因素(如温度、营养盐、新型污染物和铁硫磷元素等)对藻菌之间碳氮代谢关联和转化的影响及其对环境的反馈机制, 并探讨了藻菌互作中碳氮转化过程与转化通量的主要研究方法, 为深入了解蓝藻水华介导的藻菌互作机制和水体生源要素循环的微生物过程提供参考。

**关键词:** 蓝藻; 藻菌互作; 碳氮循环; 环境因素

## Research progress on cyanobacteria–bacteria interactions and their effects on carbon and nitrogen cycles\*

Zhang Yuqing<sup>1,2</sup>, Liu Jiayin<sup>4</sup>, Cai Yuanfeng<sup>3</sup>, Zhang Min<sup>1</sup>, Shi Xiaoli<sup>1</sup>, Du Yingxun<sup>1</sup>, Su Yaling<sup>1</sup>, Shi Limei<sup>1\*\*</sup> & Wu Qinglong<sup>1\*\*</sup>

(1: *State Key Laboratory of Lake Science and Environment, 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*)

(2: *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China*)

(3: *State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, P.R.China*)

(4: *School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, P.R.China*)

**Abstract:** Various interactions between algae and bacteria significantly influence the primary productivity of aquatic ecosystems, algae community composition, dynamics of competition and succession among algal species, and development of algal blooms. Metabolic coupling facilitates the cycling of crucial biogenic elements, including carbon, nitrogen, phosphorus, and sulfur, throughout the water column. In freshwater ecosystems, cyanobacterial blooms remain a persistent and essential threat to the aquatic environment health, and a steady state of weekly cyanobacterial bloom occurrence has developed in many water bodies. Interactions and metabolic exchanges between cyanobacteria and associated bacteria are pivotal to carbon and nitrogen cycles in aquatic systems and are modulated by environmental factors. This review examined the implications of cyanobacteria–bacteria interactions on cyanobacterial growth, toxicity, colony persistence, and diversity and the factors influencing cyanobacteria–bacteria interactions. The influ-

\* 2024-05-08 收稿; 2024-07-26 收修改稿。

国家自然科学基金项目(32371606, 31971449)和江苏省基础研究计划项目(BK20231516)联合资助。

\*\* 通信作者; E-mail: lmshi@niglas.ac.cn, qlwu@niglas.ac.cn。

ences of carbon- and nitrogen-related functional microbial communities on the cycling processes within the phycosphere and the broader aquatic ecosystem were assessed. Moreover, the effects of cyanobacterial community particles, attachment and environmental factors such as temperature, nutrient levels, pollutants, and iron, sulphur and phosphorus, on the metabolic linkage and transfer of carbon and nitrogen between cyanobacteria and bacteria were summarized, and the feedback mechanisms of these interactions were discussed. Additionally, principal research methodologies for studying algae-bacteria interactions and carbon and nitrogen transformation processes and fluxes between algae and bacteria were explored. Advances in these studies may provide insights into the mechanisms of algae-bacteria interactions mediated by cyanobacterial blooms and the microbiological processes underlying the cycling and fluxes of biogenic elements in water bodies.

**Keywords:** Cyanobacteria; algae-bacteria interactions; carbon and nitrogen cycles; environmental factor

藻类与细菌作为水体中广泛存在的微小生物,分别是水生生态系统中重要的初级生产者和主要分解者,占据着至关重要的生态位,在维持水生生态系统平衡、促进水体中的物质循环等方面发挥了不可替代的作用<sup>[1]</sup>。藻类属于光合自养型生物,是维系地球水生生命系统的重要基础,藻类大量生长会影响水体的理化环境,同时部分水华藻类会产生毒素,威胁水生动植物的生长,并对人体健康产生影响<sup>[2-3]</sup>。细菌具有较高的多样性,在水生生态系统中的物质循环和能量流动过程中发挥了不可替代的作用<sup>[4]</sup>。藻类在自然界中总是与细菌共存,二者之间复杂多样的相互作用关系体现在物质代谢、营养物质循环以及协同进化等方面<sup>[5]</sup>,相互作用关系类型包括互利共生、偏利共生、竞争和抑制等<sup>[6-9]</sup>。

蓝藻是淡水生态系统中重要的浮游植物种类,同时,蓝藻水华也是淡水水体中面临的重要环境问题。蓝藻又称蓝细菌或蓝绿藻,是地球上最古老的生物之一<sup>[10-11]</sup>。蓝藻作为初级生产者,在水生生态系统碳、氮、磷等元素的生物地球化学循环过程中发挥重要作用<sup>[12]</sup>。蓝藻对环境的适应能力强,能够栖息于各种陆地和水生生境<sup>[13-14]</sup>,且与氮、磷等营养盐具有较强的结合能力<sup>[15]</sup>。蓝藻细胞中具有气囊和藻胆蛋白,在与其他藻类竞争营养盐和光照时具有明显优势<sup>[16]</sup>。

水体中蓝藻与附生细菌间普遍存在互利共生、偏利共生、竞争和抑制等关系(图1),二者均可提供对方生长所需要的营养物质,同时又会竞争营养物质和生存空间<sup>[4,17]</sup>。蓝藻通过光合作用合成富含碳的有机物作为细菌生长的碳源,而细菌在矿化有机物的同时会释放营养盐,从而影响藻的生长<sup>[18]</sup>。因此,二者间的相互作用耦合了生源要素的变化过程,驱动了水体中碳、氮等营养物质循环和能量流动。环境条件的变化可以影响蓝藻与异养细菌的生长状态,并进一步影响蓝藻和异养细菌的相互作用关系<sup>[19]</sup>。藻菌间的互作和碳氮代谢耦联受多种因素的影响,如附着作用、营养盐浓度、温度和新型污染物等<sup>[20-21]</sup>,最终可能影响蓝藻的群落组成和对环境的适应能力,并进一步影响蓝藻水华的发展和持续。本文综述了蓝藻与细菌之间的相互作用关系和藻菌互作在碳氮循环中的研究进展,探讨了影响藻菌互作和二者间碳氮循环的环境因素及其对环境的反馈作用,以期从藻菌互作微观角度为蓝藻水华的维持机制以及水体碳氮循环的微生物过程等提供依据。

## 1 藻际环境——藻菌紧密互作的微环境

在水生态系统中,藻类在生长的过程中不断向周围环境中释放胞外产物,吸引附生细菌定殖于藻周围,并促进其生长,以此形成了以藻为核心的微生态群落,这种细菌与藻类共同构成的具有独特结构与功能的藻菌互作微环境被称为“藻际环境”<sup>[22]</sup>。藻际环境的范围取决于藻细胞的大小和生长速率、胞外产物的释放速率和扩散率等因素<sup>[23]</sup>,具有特异性、多样性和复杂性等特征<sup>[24]</sup>。藻际环境具有营造微生态位、促进藻菌互作、加速物质循环、增加藻细胞的环境适应性以及参与水体碳氮等生源要素循环等多种重要功能<sup>[25]</sup>。因此,藻际环境决定了藻际周围的附生微生物群落结构。在藻际环境中,藻类与细菌间产生了紧密的相互作用,共同构成的稳定循环系统被称为“藻际生命共同体”<sup>[9,26]</sup>,该共生体是水体中物质循环和能量流动的重要场所。

## 2 蓝藻与细菌相互作用与机制

蓝藻藻际微生物群落具有一定的特异性,通过扩增子测序和分离培养均发现附生细菌和游离细菌具有

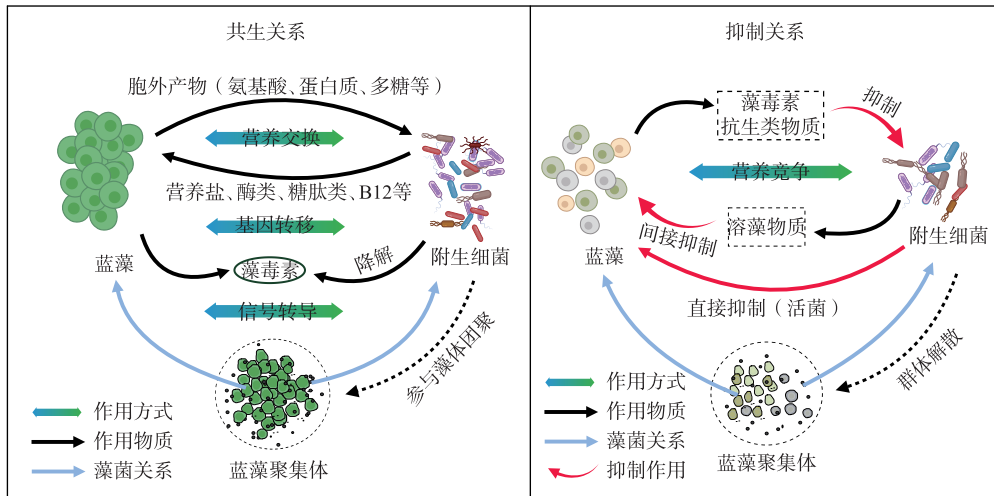


图1 蓝藻-细菌关系示意

Fig.1 Schematic of cyanobacteria-bacteria relationships

明显的组成差异<sup>[17,27]</sup>。蓝藻附生细菌包括变形菌门 (*Proteobacteria*)、拟杆菌门 (*Bacteroidetes*) 和放线菌门 (*Actinobacteria*) 等<sup>[28-29]</sup>。蓝藻附生细菌的群落组成受多种因素的影响,如蓝藻种类、生理状态、环境温度等。Louati 等发现微囊藻 (*Microcystis*) 和鱼腥藻 (*Anabaena*) 附生细菌的群落组成存在显著差异,其中 *Alphaproteobacteria* 在微囊藻中的比例较高,而 *Gammaproteobacteria* 在鱼腥藻中的比例较高,代谢能力可能是影响细菌群落的重要因素之一<sup>[30]</sup>。Fang 等研究表明温度显著影响铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 群体附生细菌、单细胞-小群体微囊藻附生细菌和游离细菌群落组成<sup>[31]</sup>。Parveen 等检测到水华衰退期间微囊藻群体中的 *Gammaproteobacteria* 比例增加,表明蓝藻的生理状态可能会直接影响附生细菌的组成<sup>[27]</sup>。蓝藻附生细菌大多都具有旺盛的代谢能力、自聚能力、趋化性、疏水性和共聚能力等特性,增强了附生细菌定植于藻际环境中的能力<sup>[32]</sup>。上述研究表明,相比于游离细菌,蓝藻与其附生细菌之间的代谢关联更加紧密。

## 2.1 藻菌共生关系

蓝藻与附生细菌间的共生关系包括互利共生和偏利共生,这种相互作用是建立在藻菌间营养物质互补的基础上<sup>[4,33]</sup>。蓝藻与附生细菌间存在代谢产物的交换<sup>[27]</sup>。蓝藻通过光合作用固定  $\text{CO}_2$ ,除供给自身生长外,最终以溶解有机物 (DOM) 和颗粒有机物 (POM) 的形式释放到胞外。这些分泌的胞外代谢产物 (如氨基酸、脂肪酸、多糖和蛋白质等化合物) 为附生细菌的生长提供营养物质<sup>[12]</sup>。此外,蓝藻还为细菌提供溶解氧,细菌将蓝藻释放的 DOM 作为养分和能源用于自身生长,通过生物过程转化 DOM,并介导营养级之间能量和养分的转移。Zhou 等研究表明海洋微小型蓝藻释放至胞外的有机碳最终被异养细菌利用并转化为自身的有机碳<sup>[18]</sup>。Liu 等通过不同稳定性  $^{13}\text{C}$  标记底物进行了一系列 DNA 稳定性同位素示踪实验研究浮游细菌对 DOM 的利用,结果发现蓝藻衍生的裂解物作为底物的实验组中细菌丰度和溶解性有机碳 (DOC) 去除率均较高,表明细菌对蓝藻分泌的有机物具有较强的利用能力<sup>[34]</sup>。细菌在进行新陈代谢的过程中会分泌各种有机物并将其矿化为营养盐,为蓝藻生长提供所需要的生长因子并对其生长环境进行一定程度的调节,细菌可以为蓝藻提供能分解有机质的酶类、糖肽类物质以及维生素 B12 等产物<sup>[4,35-36]</sup>,从而促进藻细胞的生长繁殖。Lee 等通过多组学手段确定了束毛藻 (*Trichodesmium*) 与交替单胞菌 (*Alteromonas macleodii*) 间的关联,表明二者之间存在维生素 B12 交换和联合碳分解代谢等相互作用<sup>[37]</sup>。某些附生细菌具有溶磷活性,对于藻类获取磷元素发挥了重要作用<sup>[38]</sup>。蓝藻具有氨基酸、糖、寡肽和磷酸盐同化基因,能摄取一些简单的有机化合物,但不能摄取复杂的高分子量有机物<sup>[39]</sup>,而异养细菌胞外酶的水解可以将大分子物质转化为小分子物质<sup>[18]</sup>,蓝藻与附生细菌以互利共生的方式实现营养物质的流动及交换。蓝藻与细菌间的共生关系也可能出现偏利共生现象,如当藻际细菌对蓝藻无影响时,蓝藻会促进藻际细菌的生长。Zhai 等对铜绿微囊藻

与其藻际细菌 Ma-B1 的相互作用进行了研究, 结果发现铜绿微囊藻对 Ma-B1 的生长表现出显著的促进作用, 而 Ma-B1 细菌对铜绿微囊藻的生长没有显著影响<sup>[40]</sup>。

2.1.1 蓝藻附生细菌在蓝藻次生代谢产物降解中的作用 附生细菌可以分解和利用蓝藻次级代谢产物<sup>[19]</sup>, 有研究表明附生细菌参与了藻毒素和多种蓝藻多肽物质等藻源有机物质的降解<sup>[41-42]</sup>。蓝藻在生长过程中会产生藻毒素, 其中研究最为广泛且毒性较强的是微囊藻毒素 (Microcystins)<sup>[43-44]</sup>。微囊藻毒素具有多种生物学功能, 包括作为化感物质增强蓝藻竞争力、参与调节光合作用以及帮助蓝藻适应环境变化。此外, 还有助于维持蓝藻群体形态, 并作为信号分子传递信息<sup>[45-46]</sup>。目前细菌对微囊藻毒素的降解主要是通过 Mr 酶降解途径, 包括 MrA、MrB、MrC 和 MrD 酶, 分别由 *mlrA*、*mlrB*、*mlrC* 和 *mlrD* 基因编码<sup>[47]</sup>, 其主要机理是将微囊藻毒素 Adda 侧链的双键破坏, 转化成线性结构, 之后进一步降解成短肽<sup>[48]</sup>。目前能够产生 Mr 酶的细菌包括: 鞘氨醇单胞菌 (*Sphingomonas*)<sup>[49]</sup>、嗜麦芽芽食单胞菌 (*Stenotrophomonas maltophilia*)<sup>[50]</sup>、食酸戴尔福特菌 (*Delftia acidovorans*)<sup>[51]</sup>、恶臭假单胞菌 (*Pseudomonas putida*) 和铜绿假单胞菌 (*Pseudomonas aeruginosa*) 等<sup>[52]</sup>。通过对微囊藻毒素的降解, 细菌可同时获得碳源和氮源, 但微囊藻毒素对不同细菌作用不同, 或者促进或者抑制, 因此微囊藻毒素的降解可以调节不同种类附生细菌的丰度<sup>[53]</sup>。附生细菌长时间暴露在微囊藻毒素下, 其群落结构和生理特征会发生显著变化, Li 等研究发现当微囊藻毒素的浓度下降时, 变形菌门和拟杆菌门细菌的丰度呈显著增加趋势<sup>[54]</sup>。

2.1.2 蓝藻附生细菌对蓝藻生长和群体维持的作用 蓝藻与其附生细菌之间存在代谢和功能上的互补, 附生细菌可以给蓝藻提供一些营养物质和酶, 如产酪蛋白酶和产脂肪酶, 它们在分解藻细胞中的蛋白质和死亡藻细胞方面发挥促进作用<sup>[26, 55]</sup>。附生细菌参与蓝藻群体的形成, Shen 等通过将微囊藻中分离培养出的细菌与单细胞微囊藻共培养后发现, 附生细菌可以促进单细胞微囊藻形成群体颗粒<sup>[56]</sup>。Wang 等将从微囊藻中分离纯化的 5 种关键异养细菌与单细胞微囊藻共培养, 结果发现这 5 种细菌可以诱导单细胞微囊藻形成群体<sup>[57]</sup>。附生细菌会影响蓝藻群体的大小, Dai 等发现微囊藻群体的大小与附生细菌丰度相关, 附生细菌有利于微囊藻群体的形成<sup>[58]</sup>。Wu 等通过向铜绿微囊藻中添加培养细菌, 研究附着在微囊藻群体上的可培养细菌对铜绿微囊藻群体大小和生长的影响, 发现附着在微囊藻群体上的细菌可能会影响群体的大小和生长, 从而影响微囊藻水华的形成和发展<sup>[59]</sup>。此外, 附生细菌在蓝藻胞外多糖的合成与分泌方面发挥促进作用, 从而影响蓝藻的群体形态和生理活性<sup>[60]</sup>。同时, 附生细菌通过类似生物膜的机制在维持微囊藻群体方面具有重要意义<sup>[61]</sup>。

2.1.3 蓝藻与附生细菌之间的基因转移对蓝藻多样性塑造的作用 研究表明微囊藻与附生细菌之间存在基因水平转移, 在微囊藻的遗传多样性塑造中发挥了重要作用<sup>[62]</sup>。蓝藻与附生细菌长时间共同生活在同一环境中, 由于二者之间复杂的相互作用, 使得蓝藻与细菌均产生了进化, 这种共同进化可以让双方在代谢机制上更加完善, 同时二者之间的关系也会更加密切<sup>[63]</sup>。水华蓝藻种类繁多, 其中微囊藻具有不同种属以及不同的基因型, Zhang 等研究发现通过细菌之间的基因转化以及噬菌体介导的转导, 可以导致蓝藻基因组的变化, 这是形成蓝藻基因多样性和适应性进化的原因之一<sup>[64]</sup>。此外, 蓝藻胞外物质的合成与分泌也会增加细菌之间的基因水平转移<sup>[65]</sup>。

## 2.2 藻菌之间的抑制关系

在一些特定的环境中, 蓝藻与其附生细菌会竞争资源 (如营养物质)<sup>[66]</sup>, 营养竞争的结果常表现为对双方生长均产生负面效应。当水体中的某些营养盐浓度较低时, 藻类与细菌就会竞争营养盐, 从而维系了水生态环境的平衡<sup>[67]</sup>。蓝藻会释放毒素抑制异养细菌的生长<sup>[21, 68]</sup>。附生细菌对蓝藻的抑制作用表现为直接抑制和间接抑制, 一方面, 细菌可以直接接触或侵入藻细胞导致其死亡; 另一方面, 细菌会释放溶藻物质抑制藻细胞生长<sup>[69-70]</sup>。溶藻细菌具有不同的溶藻效果和方式, Zhang 等发现菌株 WP (*Lysinibacillus*) 对鱼腥藻 (*Anabaena eucompacta*) 的溶藻方式为间接溶藻<sup>[71]</sup>。Hong 等发现溶藻菌 SLW6 (*Alcaligenes faecalis*) 对鱼腥藻的作用方式是直接溶藻为主、间接溶藻为辅<sup>[70]</sup>。在蓝藻与附生细菌的不同生长期, 细菌的溶藻效果不同, Jin 等研究了具有溶藻功能的菌株与铜绿微囊藻不同生长阶段等因素对溶藻效果的影响, 结果表明处于对数期的细菌具有较好的溶藻效果<sup>[72]</sup>。附生细菌对蓝藻的抑制作用与菌液浓度有关<sup>[73]</sup>, 在一定浓度范围内, 浓度较高, 溶藻效果越明显, 有研究表明附生细菌的溶藻行为与群体感应现象相关<sup>[74]</sup>。

### 2.3 影响藻菌互作的因素

蓝藻与附生细菌之间的互作关系并不是绝对的,这些关系在不同的情况下可以发生改变。当缺乏营养物质时,藻菌间主要的互作关系是竞争,而在营养物质充足的情况下,藻菌间主要的互作关系则从竞争转化为共生<sup>[21]</sup>。蓝藻与附生细菌间的相互作用会随生长阶段和环境条件发生变化,Feng 等提出原绿球藻(*Prochlorococcus*)和异养细菌之间的互作关系受环境影响,最终可能影响原绿球藻的种群丰度及其环境适应性<sup>[75]</sup>。Jiang 等研究发现铜绿微囊藻在生长期从附生假单胞菌体内获得磷元素,而在衰退期时情况相反<sup>[76]</sup>。有研究表明群体感应可以调控蓝藻-细菌间复杂的关系<sup>[74]</sup>,群体感应是细菌通过释放信号分子来监测其种群密度并进行相应基因调控的一种通信机制<sup>[77-78]</sup>。细菌在生长过程中特异性基因的表达与其种群密度密切相关,可以调控细菌的生理活性和功能<sup>[79-80]</sup>。例如溶藻细菌释放的胞外溶藻物质受群体感应信号介导,当细菌丰度达到阈值后才表现出溶藻作用<sup>[74]</sup>。同时,群体感应还可以调控蓝藻胞外多糖的合成与细胞自身的生理特性和代谢水平,对于蓝藻群体的形成和维持发挥了重要作用<sup>[81]</sup>。外源有机碳也会影响蓝藻-细菌的互作关系,Li 等将铜绿微囊藻和细菌 *Pseudomonas stutzeri* 共培养研究外源有机碳对藻类生长、养分利用以及细菌与藻类之间关系转变的影响,结果发现外源有机碳输入引起的碳磷比失衡使得微囊藻与异养菌之间转化为竞争关系<sup>[82]</sup>。

## 3 藻菌互作对碳、氮循环的影响

碳、氮是连接水体与大气的重要元素。藻类与附生细菌的互作关系对水体中的碳氮循环具有重要影响<sup>[83]</sup>。蓝藻利用二氧化碳和无机营养盐并在光照条件下进行光合作用,产生了碳水化合物、氨基酸和有机磷酸盐等营养物质,这些营养物质可以被异养细菌吸收利用<sup>[67]</sup>,同时异养细菌的部分代谢产物也会被蓝藻利用,蓝藻与其附生细菌间存在碳、氮等营养元素的流通与转换。蓝藻附生细菌种类繁多,具有产甲烷、固氮、硝化或者反硝化等多种功能<sup>[84-86]</sup>,因此蓝藻与附生细菌的互作关系对于碳、氮等元素转化至关重要,从而影响水体中的碳、氮循环过程(图 2)。

### 3.1 蓝藻与细菌互作对碳的转化及相关功能微生物

水华期间,蓝藻通过光合作用固定二氧化碳,水体初级生产力提高<sup>[12]</sup>,蓝藻释放大量的 DOC 和 POC(颗粒有机碳)供附生细菌吸收利用,为细菌提供底物和能量<sup>[87]</sup>。这些有机物被附生细菌吸收利用后大部分通过呼吸作用以二氧化碳的形式返回大气,部分被附生细菌同化,经附生细菌介导转移到更高营养级,其中难以被微生物分解利用的部分有机碳以惰性 DOC 的形式存在<sup>[5]</sup>,部分有机物经附生细菌代谢后转化为无机营养盐或小分子物质被蓝藻重新吸收利用<sup>[4,88]</sup>。Xie 等研究了河口和沿海微生物在 180 天黑暗培养过程中对聚球藻衍生有机物(SOM)的生物利用度,结果发现 *Alphaproteobacteria*、*Gammaproteobacteria*、*Bacteroidetes* 和 *Actinobacteria* 主导了 SOM 的快速消耗过程<sup>[89]</sup>。当蓝藻大量生长时,光合作用导致水体 pH 值升高,pH 值超过 8.5 时, $\text{HCO}_3^-$  和  $\text{CO}_3^{2-}$  是碳的主要形式<sup>[90]</sup>,附生细菌可以利用溶解性无机碳(DIC),Zhang 等通过  $^{13}\text{C}$ - $\text{NaHCO}_3$  同位素标记培养铜绿微囊藻和细菌,研究蓝藻水华期间能够利用 DIC 的功能细菌,结果表明微囊藻聚集体表现出对某些特定细菌成员的偏好,这些细菌可以利用微囊藻代谢的  $\text{H}^{13}\text{CO}_3^-$ <sup>[91]</sup>。

产甲烷菌在蓝藻与细菌间的碳循环中发挥了重要作用,蓝藻聚集体内暂时缺氧微生态环境为产甲烷菌的存在提供了优良条件<sup>[84]</sup>。蓝藻在有氧条件下可以产生甲烷,可能与它们的光合活性有关<sup>[92-94]</sup>。研究表明,蓝藻聚集体中存在产甲烷菌和甲烷氧化菌,蓝藻通过胞内发酵将光合产物转化成乙酸盐、氢气和二氧化碳,为聚集体中的产甲烷菌提供能量并产生甲烷<sup>[95]</sup>。甲烷可被甲烷氧化细菌利用,好氧甲烷氧化菌会产生中间产物,如甲醇、甲酸盐、乙酸盐和其他代谢产物等<sup>[96]</sup>。甲烷氧化菌利用甲烷单加氧酶将甲烷转化为甲醇,在甲醇脱氢酶作用下,甲醇被氧化生成甲醛,之后被甲醛脱氢酶和甲酸脱氢酶氧化成二氧化碳和水<sup>[97]</sup>,碳元素又重新进入蓝藻细胞体内,这些相互作用有利于稳定且共同进化的微生物群体在蓝藻聚集体内生长。丰富的藻源性有机质有利于甲烷生成,Hu 等在巢湖开展蓝藻分解的原位围隔实验,结果表明随着蓝藻有机质分解,水体产甲烷菌丰度逐渐增加,水体中  $\text{Fe}^{2+}$  的积累可能是促进甲烷产生的诱因之一<sup>[98]</sup>。氧化还原条件的改变会影响甲烷与二氧化碳的产生与转化,已有研究表明蓝藻不同氧化还原条件下的细菌群落构成存在显著区别,从而对碳元素的循环过程造成影响<sup>[12,99]</sup>。

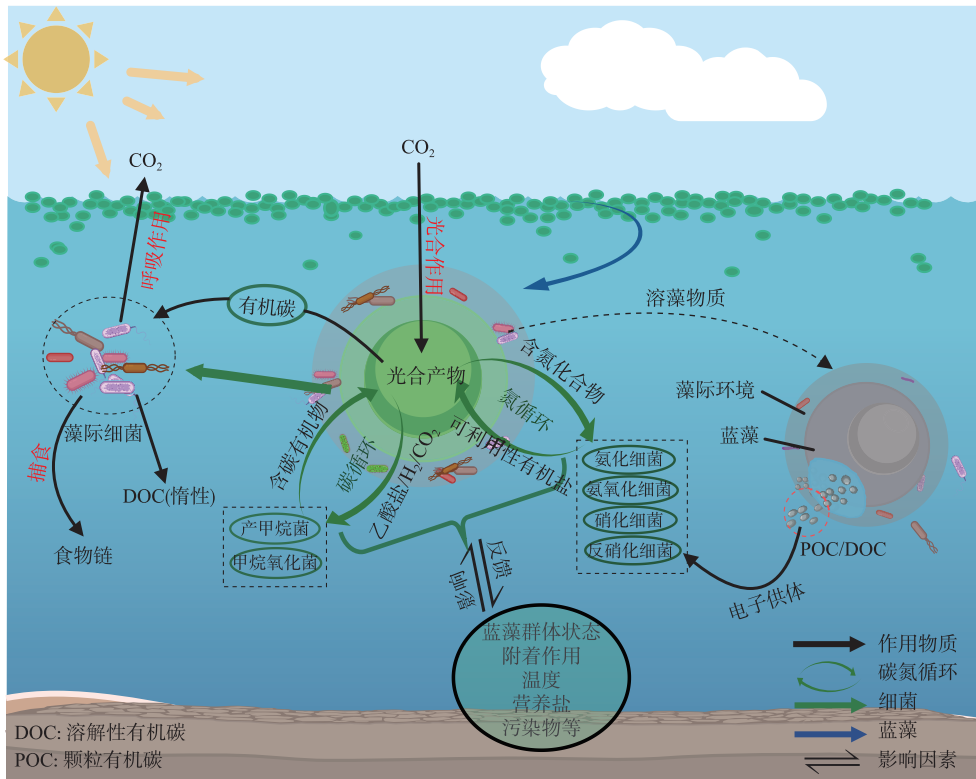


图2 蓝藻与其附生细菌在碳氮循环方面的作用  
(虚线方框中代表与藻菌间碳氮循环相关的主要附生细菌)

Fig.2 The role of cyanobacteria and associated bacteria in carbon and nitrogen cycling  
(The main associated bacteria involved in the carbon and nitrogen cycle are represented by the dashed boxes)

### 3.2 蓝藻与细菌互作对氮的转化及相关功能微生物

蓝藻与附生细菌间存在氮元素的代谢关联,固氮蓝藻和非固氮蓝藻在氮循环方面的表现有所差异。固氮蓝藻会将  $N_2$  转化为可利用的氮素化合物,为异养细菌和藻类生长提供氮源,如束丝藻属 (*Aphanizomenon*) 和长孢藻属 (*Dolichospermum*) 等,对于生态系统生产力和生物地球化学过程产生深远的影响<sup>[100-101]</sup>。Ploug 等通过<sup>15</sup>N 示踪剂结合纳米级二次离子质谱 (NanoSIMS),发现束丝藻 (*Aphanizomenon* sp.) 固定的  $N_2$  中约 35% 以铵的形式被释放到周围的水体中,从而被其他微生物利用<sup>[102]</sup>。非固氮蓝藻 (如微囊藻) 氮源主要来源于水体中溶解性的氮源或共生细菌固定的氮<sup>[103]</sup>。

蓝藻在初级生产过程中释放的溶解性有机氮 (DON) 可被异养细菌吸收利用,部分经功能性细菌 (硝化细菌、反硝化细菌、氨化细菌等) 作用后将 DON 转化成可利用性营养盐再次被蓝藻吸收利用<sup>[23,104]</sup>。氨化细菌将有机氮转化为可利用性营养盐,在有氧和无氧的情况下,有机氮均会被氨化细菌转化为氨氮,当水中氨化细菌丰度较高时,氨化细菌会分解转化生物体中的蛋白质,将水体中的有机氮转化为可供浮游植物利用的物质<sup>[105]</sup>。氨氧化细菌丰度与环境中的  $NH_4^+$  浓度呈负相关,其中铵的吸收和再生速率以及硝化作用与环境中的  $NH_4^+$ 、 $NO_2^-$  和  $NO_3^-$  浓度相关<sup>[106]</sup>。硝化细菌是水生态系统中常见的微生物类群,其中硝化作用能够把亚硝酸盐转化为硝酸盐,是含氮物质矿化的重要过程<sup>[107]</sup>。蓝藻生源物质的快速分解可以为硝化细菌提供  $NH_4^+$ ,硝化细菌会与浮游植物和其他初级生产者竞争  $NH_4^+$ <sup>[106]</sup>,与藻类相比,硝化细菌通常被认为是  $NH_4^+$  的弱竞争者<sup>[85]</sup>。Chen 等通过围隔实验对太湖微囊藻附生和游离细菌的群落结构进行分析,结果表明微囊藻聚集体和水中的异养硝化细菌可以在水华期间获得对  $NH_4^+$  的竞争优势<sup>[108]</sup>。死亡藻细胞的分解会释放出大量

颗粒和溶解有机碳,为反硝化细菌提供了电子供体,反硝化作用将硝酸盐转化为氮气释放出来<sup>[87]</sup>。反硝化作用受蓝藻水华影响,Peng 等研究表明反硝化细菌多样性和反硝化酶基因丰度随蓝藻水华程度的加剧呈现出下降趋势,最终导致水华状态下水体的反硝化途径发生改变<sup>[109]</sup>。

## 4 影响藻菌互作和碳氮循环的因素

### 4.1 蓝藻群体颗粒

水体中蓝藻大多数以群体颗粒状结构存在,相较于蓝藻单细胞,蓝藻群体颗粒具有内部有机质丰富、氧化还原环境复杂、种间互作关系密切等特点<sup>[12]</sup>。不同大小和群体形态的蓝藻群体颗粒中所包含的细菌群落组成具有明显差异<sup>[29,110]</sup>,蓝藻群体通过影响附着微生物群落来间接影响其元素化学循环功能。Ploug 等采用微传感器、稳定同位素、质谱和纳米级二次离子质谱相结合测量 *Aphanizomenon* sp. 群体中的碳氮通量,结果发现只有在大于 5 mm 的群体颗粒中才能够检测到固氮作用<sup>[102]</sup>,颗粒聚集体和单细胞藻中的微生物对氮循环具有不同的影响。蓝藻群体颗粒的聚集状态和生长阶段是影响藻菌间元素循环的重要因素。由于蓝藻细胞紧密聚集在一起,蓝藻群体颗粒内部形成了与水体环境不同的微环境,并且从群体外层细胞到内部,形成了微尺度的环境梯度<sup>[12,29]</sup>,促进了元素循环过程。Jiang 等表明蓝藻水华相关微环境的变化(如有机碳浓度和养分可用性等)会影响反硝化、厌氧氨氧化和氨化作用等过程,从而改变水环境中氮元素的去除效率和氮循环过程<sup>[111]</sup>。Xue 等研究表明蓝藻水华环境和水体分层共同影响厌氧氨氧化细菌的分布和动态<sup>[112]</sup>。伴随着蓝藻水华的消失,水中碳、氮浓度的逐渐下降与异养细菌、蓝藻丰度和群落的变化,有可能进一步改变水体中的营养循环<sup>[113]</sup>。此外,蓝藻水华发展和衰亡过程中也会对碳、氮浓度和形态转化过程产生不同的影响<sup>[114]</sup>。Li 等通过在室内构建微宇宙模拟蓝藻水华的重复暴发,结果表明氨氧化菌在蓝藻水华暴发和衰亡过程中氨氧化功能活性逐渐恢复,蓝藻水华暴发会促进反硝化菌丰度增加<sup>[86]</sup>。

### 4.2 附着作用

附着作用是细菌定殖于蓝藻周围并与其长期结合的重要条件,蓝藻的聚集状态是影响细菌附着的重要因素。Zhang 等研究发现胞外多糖在细菌自聚集中发挥着重要作用,部分微囊藻附着细菌具有自聚集能力,这是导致它们附着到微囊藻群体中的重要条件<sup>[115]</sup>。附着作用是促进蓝藻与细菌之间碳氮交换的关键。有研究表明蓝藻附着细菌在水华暴发期间的氮同化和转化中发挥重要作用<sup>[116]</sup>。附着程度不同,藻菌间的碳氮交换速率会表现出明显差异,并且随着温度的升高表现得更加显著,升温会使附着细菌对溶解有机碳的吸收利用能力显著增强<sup>[117]</sup>。蓝藻与附着细菌间的互作关系会影响各自生理状态和代谢活性等,从而影响藻菌间的碳氮交换速率。附着细菌会促进蓝藻胞外多糖的合成与分泌,对蓝藻的群体形态和生理活性产生影响<sup>[56]</sup>,同时附着细菌也可以抑制蓝藻生长,彭兴宇研究了各种附生菌与微囊藻的相互作用关系,结果发现金黄杆菌属细菌(*Chryseobacterium* sp. A4)能够显著抑制微囊藻生长<sup>[118]</sup>。Lu 等研究了原位营养刺激后藻际微生物对铜绿微囊藻生长的影响,发现适当的营养刺激会激发藻际环境中细菌的溶藻活性,溶藻菌的大量增殖可有效抑制藻细胞生长<sup>[119]</sup>。

### 4.3 温度

温度升高会使蓝藻细胞活性增加、代谢速率加快,同时水中氮、磷等营养物质的迁移转化过程加快,蓝藻对营养物质的吸收作用增强<sup>[120]</sup>。当温度升高时,微囊藻附着细菌群落结构会发生变化,同时异养细菌对于基质的吸收同化作用呈现增强趋势<sup>[4,121]</sup>。此外,蓝藻与异养细菌之间通过附着介导的代谢物或营养物质的交换构成互惠关系,当温度升高时藻菌间的相互作用更加密切,因此温度升高可能会导致蓝藻与附着细菌之间的碳氮交换速率提高,二者对于碳、氮元素的吸收作用均呈现出增强趋势。Arandia-Gorostidi 等通过单细胞 NanoSIMS 同位素分析研究了短期升温对浮游植物与异养细菌之间碳氮吸收的影响,结果表明温度升高提高了异养细菌和浮游植物对碳、氮元素的吸收及其两者间的碳、氮转移效率,并证明浮游植物与细菌存在互利关系,且随着温度的升高而增强<sup>[117]</sup>。

### 4.4 营养盐

营养盐是造成水体富营养化的关键因子。在一定环境条件下,营养盐浓度与藻类生长具有一定的关系,有研究表明当水体营养盐水平越低时,藻类的种类越多而丰度越少<sup>[120,122]</sup>。细菌的生长和多样性也会受

到氮、磷营养盐水平的影响,外源氮、磷对细菌的生长在短时间内起促进作用,其多样性和丰富度也呈显著升高趋势<sup>[119]</sup>。研究表明蓝藻与附生细菌间对营养物质的竞争作用可能会影响碳、氮、磷等营养元素循环<sup>[91,123]</sup>。硝化细菌与蓝藻间主要存在对营养盐的竞争关系,一定浓度范围的硝化细菌会对蓝藻产生抑制作用,当水体中藻类大量繁殖时,硝化作用可能会有所削弱<sup>[107]</sup>。硝化作用、反硝化作用和水生生物同化作用可以去除水体中的氮元素,在光照条件下,藻类对氨氮、亚硝酸盐以及硝酸盐的同化吸收能力通常较强<sup>[85]</sup>。

#### 4.5 新型污染物

随着现代工业和人类活动的不断发展,新型污染物浓度日益增加,目前广泛受关注的新型污染物包括内分泌干扰物、全氟化合物、微塑料和抗生素等<sup>[124]</sup>,它们在环境中广泛存在并难以去除,具有稳定性、持久性、生物累积性等特征,对环境与生态系统的结构和功能均产生负面效应<sup>[125-126]</sup>。新型污染物会影响蓝藻的生长和初级生产以及合成藻毒素的能力<sup>[127]</sup>,Feng 等研究表明微塑料会造成微囊藻毒素合成和释放增加以及细胞结构受损<sup>[128]</sup>。新型污染物会影响蓝藻释放胞外产物,Ye 等研究了不同浓度的微塑料对铜绿微囊藻胞外产物的影响,结果表明微塑料浓度的增加抑制了铜绿微囊藻的生长,但促进了胞外产物的分泌<sup>[129]</sup>。胞外产物会吸引细菌聚集并定居,因此新型污染物会间接影响细菌附着于藻际环境,改变细菌群落结构组成,进而可能影响蓝藻与附生细菌间的相互作用及营养物质交换过程。此外,新型污染物会对固氮蓝藻造成危害,Deng 等研究表明纳米材料会显著降低海洋固氮蓝藻 *Crocospaera watsonii* 的生长、光合作用和固氮效率<sup>[130]</sup>,但新型污染物对于蓝藻-细菌互作关系和两者间碳氮循环的具体影响机制目前还不明确。

#### 4.6 其他因素

磷、硫和铁元素等其他元素也是影响蓝藻与附生细菌间碳氮循环的重要因素。固氮细菌中的固氮酶包括铁蛋白和钼蛋白,铁元素是影响固氮酶合成和表达的重要因素<sup>[131]</sup>。Berman-Frank 等研究表明束毛藻 (*Trichodesmium*) 细胞内的铁元素会影响束毛藻的生物量和固氮速率<sup>[132]</sup>。Stolte 等研究发现增加铁的利用率可以刺激固氮蓝细菌的生物量,与溶解性有机物结合的铁可以满足固氮蓝藻对铁的需求<sup>[133]</sup>。硫元素对于蓝藻-细菌间的碳循环具有重要意义,硫酸盐会对产甲烷过程造成影响,周川乔等探究  $\text{SO}_4^{2-}$  浓度对蓝藻衰亡过程中  $\text{CH}_4$  产生的影响,发现富营养化湖泊中  $\text{SO}_4^{2-}$  浓度提高对  $\text{CH}_4$  的产生存在显著抑制作用<sup>[134]</sup>。磷元素在氮循环方面发挥重要作用,磷浓度的增加会促进氮限制系统中的固氮作用<sup>[135]</sup>。Zhang 等发现当海洋中的铁元素浓度较高时,磷元素在束毛藻生长和固氮过程中发挥主要限制作用<sup>[131]</sup>。同时,磷-铁共限可能会调控贫氮系统中固氮生物的组成,Schindler 研究了磷-铁共限制对固氮生物群落结构的影响,结果发现在低氮、高磷和高铁处理中,形成的固氮蓝藻异形胞丰度最大<sup>[135]</sup>。

目前有多种研究表明光照、酸碱度等环境因素对蓝藻和细菌的生长繁殖会产生影响,其中酸碱度可以影响碳酸盐平衡系统和不同形态无机碳的分配关系<sup>[136-138]</sup>,而光照、酸碱度等多种环境因素可能也会对蓝藻与其附生细菌间碳、氮等元素的循环产生影响,但目前对这些方面的研究较少,其具体影响机制仍不确定,未来可以对此进行深入研究。

### 5 藻-菌间相互作用及碳氮循环对环境因素的反馈

藻菌间相互作用关系的变化和二者间碳、氮转化通量的改变也会对环境因子表现出一定的反馈作用。浮游植物与植物根部相似,都会从根本上改变它们附近的化学环境,包括氧气浓度和 pH 值等,并释放大量的有机化合物,而且分泌的化合物的性质受藻细胞生长状态的影响<sup>[23]</sup>。在藻的早期生长阶段,蓝藻细胞会释放一些低分子量的化合物,如氨基酸、碳水化合物、糖醇和有机酸等,这些低分子量化合物也是细菌的强效化学引诱剂<sup>[139]</sup>。当藻细胞衰老时,高分子量的化合物包括多糖、蛋白质、核酸和脂质等可以通过分泌或细胞裂解被释放出来,这些分子的粒径大小和不稳定性对藻际环境的物理动力学和细菌代谢具有潜在的重要影响<sup>[140]</sup>。因此,蓝藻和细菌间的相互作用关系和碳氮等元素的关联会影响藻源有机物的组成及其转化,从而通过微食物网和食物链影响整个水体环境,进而影响生态系统结构。

### 6 藻菌互作与碳氮代谢耦联的主要研究方法

稳定性同位素示踪技术(DNA-SIP)可以示踪复杂环境中活性微生物的基因组 DNA,目前已被广泛用于



揭示复杂环境样品中特定物质代谢过程中参与的微生物<sup>[141]</sup>。该技术是用重稳定同位素即<sup>13</sup>C或<sup>15</sup>N标记的底物进行实验培养,使用超高速离心法分层获得目标微生物的标记DNA,之后采用高通量测序来获取微生物的种类信息<sup>[142]</sup>。通过与<sup>12</sup>C对照培养处理组对比分析,揭示在标记碳、氮等底物吸收利用和转化过程中的活性功能微生物类群。

纳米级二次离子质谱(NanoSIMS)不仅可以在单细胞水平定性分析微生物之间的相互作用,还可以定量分析微生物之间碳氮等营养元素转化的通量。该技术主要用一种离子轰击固体表面,再将从表面溅射出来的次级离子引入磁场质量分析器,据质荷比将其分离开,经质谱检测器检测记录并成像,得出样品表面的元素或化合物的组分<sup>[143]</sup>。该技术目前在光合自养生物与其附着异养生物之间碳氮转化通量研究方面得到广泛应用。Adam等使用稳定同位素示踪技术,结合新型二次离子质谱法、常规质谱法和营养物分析法,揭示了不同来源氮在微藻群落中的转化过程<sup>[100]</sup>。

宏基因组、宏转录组、宏蛋白组、代谢组等在内的组学手段也有力地推进了藻-菌互作和代谢关联的研究。近年宏转录组技术已被用于揭示蓝藻与其共生的异养微生物之间的相互作用机制,Beliaev等使用转录组测序技术鉴定了蓝藻(*Synechococcus* sp. PCC 7002)和海洋兼性需氧菌(*Shewanella putrefaciens* W3-18-1)在共培养中的转录适应性,并从碳通量方向分析对光自养-异养相互作用的影响<sup>[144]</sup>。宏转录组技术可以将活性微生物类群、代谢活动类型以及对应的生物地球化学过程相关联<sup>[145]</sup>,结合环境因子进行多元统计分析,可以进一步揭示微生物代谢活性对环境变化的响应。

## 7 展望

水体作为碳、氮形态转化的重要场所,对大气中碳、氮元素有着重要的影响。随着气候变化对水体环境的影响,水体中的藻类群落结构也会发生变化,而浮游植物的种类和生物量会影响碳和氮的交换过程和转化通量。藻颗粒作为微生物的热点生境,其中甲烷产生和氧化以及氮的固定、氨氧化、硝化和反硝化等过程不同于其他的生态位。因此,在发生蓝藻水华的水体中,大量富含多糖的蓝藻提供了特殊的生态位,藻菌之间的碳氮耦联也使得碳和氮的转化更加频繁和特异化,从而影响水体中碳和氮的转化通量。因此未来的研究应该运用多种技术相结合来量化蓝藻与附生细菌间碳氮转化通量的具体转换过程,探讨藻菌互作、菌菌互作等微生物互作对水体碳和氮收支的影响,以及蓝藻-细菌在铁、硫和磷等元素变化下表现出的互作关系。同时,需要更深入地探究蓝藻-细菌互作的加强在生态系统层面对于碳汇功能的影响,以及藻菌间的碳氮转化对于整个生态系统中碳氮元素循环的影响,以此深入了解水生生态系统中藻菌间碳、氮等元素循环的微生物驱动过程与机制及其影响因子,进而加深了解生态系统中维持平衡稳定的内在机制。

## 8 参考文献

- [1] Grossart HP, Simon M. Interactions of planktonic algae and bacteria: Effects on algal growth and organic matter dynamics. *Aquatic Microbial Ecology*, 2007, **47**: 163-176. DOI: 10.3354/ame047163.
- [2] Wang YC, Lu KH. Harm and control about cyanobacterial bloom. *Chinese Journal of Fisheries*, 2004, **17**(1): 90-94. [王扬才, 陆开宏. 蓝藻水华的危害及治理动态. *水产学杂志*, 2004, **17**(1): 90-94.]
- [3] Hu CL, Wan CY, Wu SG *et al.* Progress in causes and ecological control of cyanobacterial bloom. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2010, **19**(12): 1471-1477. [胡传林, 万成炎, 吴生桂等. 蓝藻水华的成因及其生态控制进展. *长江流域资源与环境*, 2010, **19**(12): 1471-1477.]
- [4] Zhang J, Zhang WZ, Wang H *et al.* Progress in the relationships between *Microcystis* and aquatic bacteria. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2019, **43**(2): 448-456. DOI: 10.7541/2019.055. [张佳, 张蔚珍, 王欢等. 微囊藻与水体细菌相互关系的研究进展. *水生生物学报*, 2019, **43**(2): 448-456.]
- [5] 王慧, 蔡润林, 甘永亮等. 海洋浮游植物和藻际细菌的相互作用关系及其在海洋生态系统中的重要作用. *汕头大学学报(自然科学版)*, 2022, **37**(3): 3-21.
- [6] Fuentes JL, Garbayo I, Cuaresma M *et al.* Impact of microalgae-bacteria interactions on the production of algal biomass and associated compounds. *Marine Drugs*, 2016, **14**(5): 100. DOI: 10.3390/md14050100.
- [7] Saravanan A, Kumar PS, Varjani S *et al.* A review on algal-bacterial symbiotic system for effective treatment of wastewater. *Chemosphere*, 2021, **271**: 129540. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2021.129540.
- [8] Zhang SJ, Cai ZH, Zhu WS *et al.* Advances in extracellular polymeric substances in phycosphere environment. *Acta Microbiologica Sinica*,

- 2020, **60**(8): 1521-1533. [张圣洁, 蔡中华, 朱伟胜等. 藻际环境中胞外聚合物的研究进展. 微生物学报, 2020, **60**(8): 1521-1533.]
- [9] Zhu JM, Zhou J, Wang H *et al.* The ecological network approach to algal-bacterial relationships: Review and prospects. *Chinese Science Bulletin*, 2021, **66**(34): 4378-4394. DOI: 10.1360/tb-2021-0314. [朱建明, 周进, 王慧等. 藻菌关系的生态网络研究方法: 回顾与展望. 科学通报, 2021, **66**(34): 4378-4394.]
- [10] Demoulin CF, Lara YJ, Cornet L *et al.* Cyanobacteria evolution: Insight from the fossil record. *Free Radical Biology & Medicine*, 2019, **140**: 206-223. DOI: 10.1016/j.freeradbiomed.2019.05.007.
- [11] Mazard S, Penesyan A, Ostrowski M *et al.* Tiny microbes with a big impact: The role of cyanobacteria and their metabolites in shaping our future. *Marine Drugs*, 2016, **14**(5): 97. DOI: 10.3390/md14050097.
- [12] Deng J, Chen XC, Huang YY *et al.* Biogeochemical cycling processes associated with cyanobacterial aggregates. *Acta Microbiologica Sinica*, 2020, **60**(9): 1922-1940. [邓杰, 陈雪初, 黄莹莹等. 蓝藻群体颗粒驱动元素地球化学循环研究进展. 微生物学报, 2020, **60**(9): 1922-1940.]
- [13] Lau NS, Matsui M, Abdullah AAA. Cyanobacteria: Photoautotrophic microbial factories for the sustainable synthesis of industrial products. *BioMed Research International*, 2015, **2015**: 754934. DOI: 10.1155/2015/754934.
- [14] Farrokh P, Sheikhpour M, Kasaiean A *et al.* Cyanobacteria as an eco-friendly resource for biofuel production: A critical review. *Biotechnology Progress*, 2019, **35**(5): e2835. DOI: 10.1002/btpr.2835.
- [15] Fujimoto N, Sudo R, Sugiura N *et al.* Nutrient-limited growth of *Microcystis aeruginosa* and *Phormidium tenue* and competition under various N; P supply ratios and temperatures. *Limnology and Oceanography*, 1997, **42**(2): 250-256. DOI: 10.4319/lo.1997.42.2.0250.
- [16] Kong FX, Gao G. Hypothesis on cyanobacteria bloom-forming mechanism in large shallow eutrophic lakes. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(3): 589-595. [孔繁翔, 高光. 大型浅水富营养化湖泊中蓝藻水华形成机理的思考. 生态学报, 2005, **25**(3): 589-595.]
- [17] Shi LM, Huang YX, Zhang M *et al.* Large buoyant particles dominated by cyanobacterial colonies harbor distinct bacterial communities from small suspended particles and free-living bacteria in the water column. *MicrobiologyOpen*, 2018, **7**(6): e00608. DOI: 10.1002/mbo3.608.
- [18] Zhou YT, Li JL, Zhao ZJ *et al.* Advances in the interactions between marine picocyanobacteria and heterotrophic bacteria. *Marine Sciences*, 2022, **46**(4): 123-132. DOI: 10.11759/hyxx20210805002. [周玉婷, 李佳霖, 赵振军等. 海洋微微型蓝藻与异养细菌相互作用的研究进展. 海洋科学, 2022, **46**(4): 123-132.]
- [19] Xu Z, Te SH, He YL *et al.* The characteristics and dynamics of cyanobacteria-heterotrophic bacteria between two estuarine reservoirs-tropical versus sub-tropical regions. *Frontiers in Microbiology*, 2018, **9**: 2531. DOI: 10.3389/fmicb.2018.02531.
- [20] Du JJ, Ma X, Pu GZ *et al.* Influence of nitrate and dissolved organic carbon loading on the interaction of *Microcystis aeruginosa* and heterotrophic bacteria from hyper-eutrophic lake (Taihu Lake, China). *Limnologia*, 2015, **51**: 94-100. DOI: 10.1016/j.limno.2014.12.009.
- [21] Li JS, Jiang ZY, Zhong JX *et al.* Progress in relationship of cyanobacteria bloom and cyanobacterial microbial community. *Hunan Agricultural Sciences*, 2016, (10): 61-64. [李建松, 姜志勇, 钟金香等. 蓝藻水华暴发与水体细菌关系的研究进展. 湖南农业科学, 2016 (10): 61-64.]
- [22] Cole JJ. Interactions between bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, **13**: 291-314. DOI: 10.1146/annurev.es.13.110182.001451.
- [23] Seymour JR, Amin SA, Raina JB *et al.* Zooming in on the phycosphere: The ecological interface for phytoplankton-bacteria relationships. *Nature Microbiology*, 2017, **2**: 17065. DOI: 10.1038/nmicrobiol.2017.65.
- [24] Liu YL, Chen CL, Fu L *et al.* The roles of cell-to-cell communication in phycosphere. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, **62**(1): 33-46. [刘莹璐, 陈从立, 付亮等. 藻际环境中微生物胞间通讯行为及作用. 微生物学报, 2022, **62**(1): 33-46.]
- [25] Wu KB, Zhou J, Cai ZH. Review of algal phycosphere: structure and ecological function. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2021, **33**(5): 535-545. [吴科比, 周进, 蔡中华. 藻际环境微生态结构与功能的研究进展. 生命科学, 2021, **33**(5): 535-545.]
- [26] Meng YY, Wang F, Liang X *et al.* Metabolic characteristics and effects on *Microcystis* growth of attached bacteria of *Microcystis* blooms. *J Lake Sci*, 2015, **27**(6): 1115-1123. DOI: 10.18307/2015.0617. [孟艳艳, 王芳, 梁霞等. 微囊藻水华附生菌的代谢特征及对微囊藻生长的影响. 湖泊科学, 2015, **27**(6): 1115-1123.]
- [27] Parveen B, Ravet V, Djedati C *et al.* Bacterial communities associated with *Microcystis* colonies differ from free-living communities living in the same ecosystem. *Environmental Microbiology Reports*, 2013, **5**(5): 716-724. DOI: 10.1111/1758-2229.12071.
- [28] Shi LM, Cai YF, Kong FX *et al.* Specific association between bacteria and buoyant *Microcystis* colonies compared with other bulk bacterial communities in the eutrophic Lake Taihu, China. *Environmental Microbiology Reports*, 2012, **4**(6): 669-678. DOI: 10.1111/1758-2229.12001.
- [29] Cai HY, Jiang HL, Krumholz LR *et al.* Bacterial community composition of size-fractionated aggregates within the phycosphere of cyanobacterial blooms in a eutrophic freshwater lake. *PLoS One*, 2014, **9**(8): e102879. DOI: 10.1371/journal.pone.0102879.
- [30] Louati I, Pascault N, Debroas D *et al.* Structural diversity of bacterial communities associated with bloom-forming freshwater cyanobacteria differs according to the cyanobacterial genus. *PLoS One*, 2015, **10**(11): e0140614. DOI: 10.1371/journal.pone.0140614.
- [31] Fang DY, Shi LM, Li PF *et al.* Effects of temperature on composition and stability of bacterial community in colonial *Microcystis aeruginosa* culture systems. *J Lake Sci*, 2021, **33**(6): 1660-1674. DOI: 10.18307/2021.0605. [方道艳, 施丽梅, 李朋富等. 温度对铜绿微囊藻群落的影响. 湖泊科学, 2021, **33**(6): 1660-1674.]

- 体培养体系中细菌群落组成及稳定性的影响. 湖泊科学, 2021, **33**(6): 1660-1674.]
- [32] Fan Q, Xiao HJ, Wu Q *et al.* Characterization of epiphytic bacteria associated with colonial *Microcystis*. *J Lake Sci*, 2017, **29**(3): 617-624. DOI: 10.18307/2017.0310. [范琦, 肖惠杰, 吴强等. 群体微囊藻附生细菌特性. 湖泊科学, 2017, **29**(3): 617-624.]
- [33] Zheng Q, Wang Y, Xie R *et al.* Dynamics of heterotrophic bacterial assemblages within *Synechococcus* cultures. *Applied and Environmental Microbiology*, 2018, **84**(3): e01517-e01517. DOI: 10.1128/AEM.01517-17.
- [34] Liu ST, Baetge N, Comstock J *et al.* Stable isotope probing identifies bacterioplankton lineages capable of utilizing dissolved organic matter across a range of bioavailability. *Frontiers in Microbiology*, 2020, **11**: 580397. DOI: 10.3389/fmicb.2020.580397.
- [35] Smith DJ, Kharbush JJ, Kersten RD *et al.* Uptake of phytoplankton-derived carbon and cobalamins by novel *Acidobacteria* Genera in *Microcystis* blooms inferred from metagenomic and metatranscriptomic evidence. *Applied and Environmental Microbiology*, 2022, **88**(14): e0180321. DOI: 10.1128/aem.01803-21.
- [36] Aharonovich D, Sher D. Transcriptional response of *Prochlorococcus* to co-culture with a marine *Alteromonas*: Differences between strains and the involvement of putative infochemicals. *The ISME Journal*, 2016, **10**(12): 2892-2906. DOI: 10.1038/ismej.2016.70.
- [37] Lee MD, Walworth NG, McParland EL *et al.* The *Trichodesmium* consortium: Conserved heterotrophic co-occurrence and genomic signatures of potential interactions. *The ISME Journal*, 2017, **11**(8): 1813-1824. DOI: 10.1038/ismej.2017.49.
- [38] Guo QG, Xiong SL, Xiao Y *et al.* The diversity and phosphate solubilization activity of *Microcystis aeruginosa*-associated bacteria. *Journal of Jiangxi Normal University(Natural Science Edition)*, 2020, **44**(1): 76-81. [过七根, 熊栗栗, 肖瑶等. 铜绿微囊藻附生细菌多样性及其溶磷活性研究. 江西师范大学学报: 自然科学版, 2020, **44**(1): 76-81.]
- [39] Yelton AP, Acinas SG, Sunagawa S *et al.* Global genetic capacity for mixotrophy in marine picocyanobacteria. *The ISME Journal*, 2016, **10**(12): 2946-2957. DOI: 10.1038/ismej.2016.64.
- [40] Zhai CM, Liu CH, Lyu L. Interaction between *Microcystis aeruginosa* and bacterium Ma-B1 strain within phycosphere. *Research of Environmental Sciences*, 2014, **27**(7): 704-710. DOI: 10.13198/j.issn.1001-6929.2014.07.04. [翟春梅, 刘常宏, 吕路. 铜绿微囊藻与藻际细菌 Ma-B1 菌株的相互作用. 环境科学研究, 2014, **27**(7): 704-710.]
- [41] Zhu L, Zuo J, Song LR *et al.* Microcystin-degrading bacteria affect *mcyD* expression and microcystin synthesis in *Microcystis* spp. *Journal of Environmental Sciences: China*, 2016, **41**: 195-201. DOI: 10.1016/j.jes.2015.06.016.
- [42] Briand E, Humbert JF, Tambosco K *et al.* Role of bacteria in the production and degradation of *Microcystis* cyanopeptides. *MicrobiologyOpen*, 2016, **5**(3): 469-478. DOI: 10.1002/mb3.343.
- [43] Xie P. A review on the studies related to the effects of microcystins on human health. *J Lake Sci*, 2009, **21**(5): 603-613. DOI: 10.18307/2009.0501. [谢平. 微囊藻毒素对人类健康影响相关研究的回顾. 湖泊科学, 2009, **21**(5): 603-613.]
- [44] Chai YJ, Feng J, Zhou JT *et al.* Progress on biological treatment technologies of microcystins. *Chinese Biotechnology*, 2022, **42**(8): 109-127. DOI: 10.13523/j.cb.2203052. [柴玉婕, 冯佳, 周见庭等. 微囊藻毒素生物治理技术研究进展. 中国生物工程杂志, 2022, **42**(8): 109-127.]
- [45] Gan NQ, Xiao Y, Zhu L *et al.* The role of microcystins in maintaining colonies of bloom-forming *Microcystis* spp. *Environmental Microbiology*, 2012, **14**(3): 730-742. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2011.02624.x.
- [46] Zhang ZX, Wang YC, Liu QH *et al.* Research progress on biological function of microcystins. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2023, **18**(2): 128-140. DOI: 10.7524/AJE.1673-5897.20220715001. [张紫馨, 王寅初, 刘钦弘等. 微囊藻毒素生物学功能的研究进展. 生态毒理学报, 2023, **18**(2): 128-140.]
- [47] Bourne DG, Riddles P, Jones GJ *et al.* Characterisation of a gene cluster involved in bacterial degradation of the cyanobacterial toxin microcystin LR. *Environmental Toxicology*, 2001, **16**(6): 523-534. DOI: 10.1002/tox.10013.
- [48] Deng F, Wan XJ. Research into progress on degradation methods of microcystins in eutrophic water body. *Journal of Chaozu University*, 2013, (3): 61-65. [邓方, 万新军. 富营养化水体中微囊藻毒素的降解方法研究进展. 巢湖学院学报, 2013, (3): 61-65.]
- [49] Park HD, Sasaki Y, Maruyama T *et al.* Degradation of the cyanobacterial hepatotoxin microcystin by a new bacterium isolated from a hypertrophic lake. *Environmental Toxicology*, 2001, **16**(4): 337-343. DOI: 10.1002/tox.1041.
- [50] Idroos FS, De Silva B, Manage PM. Biodegradation of microcystin analogues by *Stenotrophomonas maltophilia* isolated from Beira Lake Sri Lanka. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka*, 2017, **45**(2): 91. DOI: 10.4038/jnsf.v45i2.8175.
- [51] Zhou J, Yan H, He HS *et al.* Activity of deltic acidovorans for the biodegradation of microcystins. *Science Technology and Engineering*, 2006, **6**(2): 166-170. [周洁, 闫海, 何宏胜等. 食酸戴尔福特菌 USTB04 生物降解微囊藻毒素的活性研究. 科学技术与工程, 2006, **6**(2): 166-170.]
- [52] Kang YH, Park CS, Han MS. *Pseudomonas aeruginosa* UCBPP-PA14 a useful bacterium capable of lysing *Microcystis aeruginosa* cells and degrading microcystins. *Journal of Applied Phycology*, 2012, **24**(6): 1517-1525. DOI: 10.1007/s10811-012-9812-6.
- [53] Yang CY, Liu SJ, Zhou SW *et al.* Advance in study on the ecotoxicological effect of microcystins against microorganisms. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2009, **4**(4): 602-608. DOI: 10.1016/j.gca.2009.03.006. [杨翠云, 刘苏静, 周世伟等. 微囊藻毒素对微生物的生态毒理学效应研究进展. 生态毒理学报, 2009, **4**(4): 602-608.]
- [54] Li JM, Li J, Shi G *et al.* Discerning biodegradation and adsorption of microcystin-LR in a shallow semi-enclosed bay and bacterial community shifts in response to associated process. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2016, **132**: 123-131. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2016.

- 05.033.
- [55] Li Q, Lin FB, Yang C *et al.* A large-scale comparative metagenomic study reveals the functional interactions in six bloom-forming *Microcystis*-epibiont communities. *Frontiers in Microbiology*, 2018, **9**: 746. DOI: 10.3389/fmicb.2018.00746.
- [56] Shen H, Niu Y, Xie P *et al.* Morphological and physiological changes in *Microcystis aeruginosa* as a result of interactions with heterotrophic bacteria. *Freshwater Biology*, 2011, **56**(6): 1065-1080. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02551.x.
- [57] Wang WJ, Shen H, Shi PL *et al.* Experimental evidence for the role of heterotrophic bacteria in the formation of *Microcystis* colonies. *Journal of Applied Phycology*, 2016, **28**(2): 1111-1123. DOI: 10.1007/s10811-015-0659-5.
- [58] Dai W, Ruan WL, Bi XD *et al.* The role of attached bacteria in the formation of *Microcystis* colony in Chentaizi River. *Water Science and Technology*, 2022, **86**(5): 968-978. DOI: 10.2166/wst.2022.277.
- [59] Wu Q, Zhang XH, Jia SJ *et al.* Effects of the cultivable bacteria attached to *Microcystis* colonies on the colony size and growth of *Microcystis*. *Journal of Freshwater Ecology*, 2019, **34**(1): 663-673. DOI: 10.1080/02705060.2019.1665115.
- [60] Van Le V, Srivastava A, Ko SR *et al.* *Microcystis* colony formation: Extracellular polymeric substance, associated microorganisms, and its application. *Bioresource Technology*, 2022, **360**: 127610. DOI: 10.1016/j.biortech.2022.127610.
- [61] Shi LM, Cai YF, Gao SL *et al.* Gene expression in the microbial consortia of colonial *Microcystis aeruginosa*—a potential buoyant particulate biofilm. *Environmental Microbiology*, 2022, **24**(10): 4931-4945. DOI: 10.1111/1462-2920.16133.
- [62] Pérez-Carrascal OM, Tromas N, Terrat Y *et al.* Single-colony sequencing reveals microbe-by-microbiome phyllosymbiosis between the cyanobacterium *Microcystis* and its associated bacteria. *Microbiome*, 2021, **9**(1): 194. DOI: 10.1186/s40168-021-01140-8.
- [63] Dick GJ, Duhaime MB, Evans JT *et al.* The genetic and ecophysiological diversity of *Microcystis*. *Environmental Microbiology*, 2021, **23**(12): 7278-7313. DOI: 10.1111/1462-2920.15615.
- [64] Zhang X, Xiao LJ, Liu JH *et al.* Trade-off in genome turnover events leading to adaptive evolution of *Microcystis aeruginosa* species complex. *BMC Genomics*, 2023, **24**(1): 462. DOI: 10.1186/s12864-023-09555-3.
- [65] Ueki M, Matsui K, Choi K *et al.* The enhancement of conjugal plasmid pBHR1 transfer between bacteria in the presence of extracellular metabolic products produced by *Microcystis aeruginosa*. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, **51**(1): 1-8. DOI: 10.1016/j.femsec.2004.07.003.
- [66] Qu JH, Liu SB. The growth of *Bacillus* sp. and *Microcystis aeruginosa* and their competition for resources. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2002, **22**(3): 13-18. [瞿建宏, 刘韶斌. 水体中芽孢杆菌和微囊藻的生长及其资源竞争. 湛江海洋大学学报, 2002, **22**(3): 13-18.]
- [67] Ren ST, Shao P, Wang YZ *et al.* Research progress and trends of mechanism and application of microalgae and bacteria in aquatic environments. *Hebei Fisheries*, 2019, (12): 50-53. [任舒天, 邵蓬, 王祎哲等. 水生环境中微藻与细菌相互作用机制及应用研究进展. 河北渔业, 2019, (12): 50-53.]
- [68] Casamatta DA, Wickstrom CE. Sensitivity of two disjunct bacterioplankton communities to exudates from the Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* Kützing. *Microbial Ecology*, 2000, **40**(1): 64-73. DOI: 10.1007/s002480000035.
- [69] Meyer N, Bigalke A, Kaulfuß A *et al.* Strategies and ecological roles of algicidal bacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, 2017, **41**(6): 880-899. DOI: 10.1093/femsre/fux029.
- [70] Hong GY, Huang JF, Zhu YN *et al.* Isolation and characterization of algae-solubilizing bacteria from a waterwash strain of cichlidium ichneumoninae. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2023, **50**(5): 881-886. [洪桂云, 黄凌峰, 朱钰妮等. 一株水华鱼腥藻溶藻细菌的分离鉴定和溶藻特性. 安徽农业大学学报, 2023, **50**(5): 881-886.]
- [71] Zhang SP, Jia NN, Wang HB *et al.* Isolation and algicidal characteristics of one novel algicidal bacterium on *Anabaena eucompacta*. *J Lake Sci*, 2018, **30**(5): 1343-1350. DOI: 10.18307/2018.0516. [张嗣萍, 贾楠楠, 王红兵等. 一株新型鱼腥藻溶藻细菌的分离鉴定及其溶藻特性. 湖泊科学, 2018, **30**(5): 1343-1350.]
- [72] Jin L, Liu ZP, Zhao GM *et al.* Effects of an algae-lysing bacterium on the growth of *Microcystis aeruginosa* and its identification. *China Environmental Science*, 2010, **30**(2): 222-227. [晋利, 刘兆普, 赵耕毛等. 一株溶藻细菌对铜绿微囊藻生长的影响及其鉴定. 中国环境科学, 2010, **30**(2): 222-227.]
- [73] Peng C, Wu G, Xi Y *et al.* Isolation and identification of three algae-lysing bacteria and their lytic effects on blue-green algae (cyanobacteria). *Research of Environmental Sciences*, 2003, **16**(1): 37-40, 56. DOI: 10.13198/j.res.2003.01.39.pengch.010. [彭超, 吴刚, 席宇等. 3株溶藻细菌的分离鉴定及其溶藻效应. 环境科学研究, 2003, **16**(1): 37-40, 56.]
- [74] Huang XQ, Cai ZH, Lin GH *et al.* Quorum sensing modulating algae-bacteria interactions. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2016, **22**(4): 708-717. DOI: 10.3724/sp.J.1145.2016.02019. [黄昕琦, 蔡中华, 林光辉等. 群体感应信号对“藻-菌”关系的调节作用. 应用与环境生物学报, 2016, **22**(4): 708-717.]
- [75] Feng XJ, Lin TH, Yan W *et al.* Interactions between marine cyanobacteria and heterotrophic bacteria: A case study of *Prochlorococcus*. *Chinese Science Bulletin-Chinese*, 2021, **66**(30): 3839-3848. DOI: 10.1360/tb-2020-1234. [冯雪金, 林天晖, 严威等. 海洋蓝细菌与异养细菌相互作用: 以原绿球藻为例. 科学通报, 2021, **66**(30): 3839-3848.]
- [76] Jiang LJ, Yang LY, Xiao L *et al.* Quantitative studies on phosphorus transference occurring between *Microcystis aeruginosa* and its attached bacterium (*Pseudomonas* sp.). *Hydrobiologia*, 2007, **581**(1): 161-165. DOI: 10.1007/s10750-006-0518-0.

- [77] Qiao Z, Li JL, Qin S. Review on bacterial quorum sensing in marine phycosphere. *Journal of Biology*, 2022, **39**(5): 93-97, 107. [乔真, 李佳霖, 秦松. 海洋藻际环境中细菌群体感应研究进展. *生物学杂志*, 2022, **39**(5): 93-97, 107.]
- [78] Zhou ZL, Zhou T, Zhou XJ *et al.* Study on quorum sensing system and its inhibitors of *Pseudomonas aeruginosa*. *Chinese Journal of Antibiotics*, 2023, **48**(8): 862-868. [周志莲, 周彤, 周秀娟等. 铜绿假单胞菌群体感应系统及其抑制剂的研究进展. *中国抗生素杂志*, 2023, **48**(8): 862-868.]
- [79] Whiteley M, Diggle SP, Greenberg EP. Progress in and promise of bacterial quorum sensing research. *Nature*, 2017, **551**: 313-320. DOI: 10.1038/nature24624.
- [80] Reading NC, Sperandio V. Quorum sensing: The many languages of bacteria. *FEMS Microbiology Letters*, 2006, **254**(1): 1-11. DOI: 10.1111/j.1574-6968.2005.00001.x.
- [81] Li Y, Nie H, Zhang HK *et al.* Advances in the control of cyanobacterial blooms by quorum sensing mediated algicidal activity. *Journal of Henan Normal University: Natural Science Edition*, 2022, **50**(2): 136-142. [李祎, 聂荷, 张惠科等. 群体感应介导的溶藻行为对蓝藻水华控制的研究. *河南师范大学学报: 自然科学版*, 2022, **50**(2): 136-142.]
- [82] Li TT, Xu LQ, Li WX *et al.* Dissolved organic carbon spurs bacterial-algal competition and phosphorus-paucity adaptation: Boosting *Microcystis*' phosphorus uptake capacity. *Water Research*, 2024, **255**: 121465. DOI: 10.1016/j.watres.2024.121465.
- [83] Van den Meersche K, Middelburg JJ, Soetaert K *et al.* Carbon-nitrogen coupling and algal-bacterial interactions during an experimental bloom: Modeling a <sup>13</sup>C tracer experiment. *Limnology and Oceanography*, 2004, **49**(3): 862-878. DOI: 10.4319/lo.2004.49.3.0862.
- [84] Batista AMM, Woodhouse JN, Grossart HP *et al.* Methanogenic archaea associated to *Microcystis* sp. in field samples and in culture. *Hydrobiologia*, 2019, **831**(1): 163-172. DOI: 10.1007/s10750-018-3655-3.
- [85] Zuo XY, Liang YX. Interactions between *Microcystis* sp. and nitrifying bacteria with different population densities. *Environmental Science and Technology*, 2013, **36**(12): 65-70, 138. [左新宇, 梁运祥. 微囊藻与硝化细菌在不同种群密度条件下的相互作用. *环境科学与技术*, 2013, **36**(12): 65-70, 138.]
- [86] Li J, Zhang SF, Xiao L. Effect of water bloom on the nitrogen transformation and the relevant bacteria. *Environmental Science*, 2016, **37**(6): 2164-2170. DOI: 10.13227/j.hjxx.2016.06.020. [李洁, 张思凡, 肖琳. 微囊藻水华对水体中氮转化及微生物的影响. *环境科学*, 2016, **37**(6): 2164-2170.]
- [87] Huang YY, Li PP, Chen GQ *et al.* The production of cyanobacterial carbon under nitrogen-limited cultivation and its potential for nitrate removal. *Chemosphere*, 2018, **190**: 1-8. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2017.09.125.
- [88] Gasol JM, Pinhassi J, Alonso-Sáez L *et al.* Towards a better understanding of microbial carbon flux in the sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, **53**: 21-38. DOI: 10.3354/ame01230.
- [89] Xie R, Wang Y, Chen Q *et al.* Coupling between carbon and nitrogen metabolic processes mediated by coastal microbes in *Synechococcus*-derived organic matter addition incubations. *Frontiers in Microbiology*, 2020, **11**: 1041. DOI: 10.3389/fmicb.2020.01041.
- [90] Morales-Williams AM, Wanamaker AD Jr, Downing JA. Cyanobacterial carbon concentrating mechanisms facilitate sustained CO<sub>2</sub> depletion in eutrophic lakes. *Biogeosciences*, 2017, **14**(11): 2865-2875. DOI: 10.5194/bg-14-2865-2017.
- [91] Zhang WG, Li JY, Wang CC *et al.* Stable-isotope probing of bacterial community for dissolved inorganic carbon utilization in *Microcystis aeruginosa*-dominated eutrophic water. *Journal of Environmental Sciences: China*, 2019, **79**: 264-272. DOI: 10.1016/j.jes.2018.11.006.
- [92] Bižić M, Klintzsch T, Ionescu D *et al.* Aquatic and terrestrial cyanobacteria produce methane. *Science Advances*, 2020, **6**(3): eaax5343. DOI: 10.1126/sciadv.aax5343.
- [93] Peng SH, Huang SM, Zeng Y *et al.* Advances on cyanobacteria phosphonate metabolism and its ecological significance. *J Lake Sci*, 2023, **35**(1): 43-56. DOI: 10.18307/2023.0102. [彭思慧, 黄淑敏, 曾莹等. 蓝藻磷酸酯代谢及其生态意义研究进展. *湖泊科学*, 2023, **35**(1): 43-56.]
- [94] Zhao L, Lin LZ, Chen MY *et al.* The widespread capability of methylphosphonate utilization in filamentous cyanobacteria and its ecological significance. *Water Research*, 2022, **217**: 118385. DOI: 10.1016/j.watres.2022.118385.
- [95] Li C, Hambricht KD, Bowen HG *et al.* Global co-occurrence of methanogenic Archaea and methanotrophic bacteria in *Microcystis* aggregates. *Environmental Microbiology*, 2021, **23**(11): 6503-6519. DOI: 10.1111/1462-2920.15691.
- [96] Yang YN, Li YC, Li J *et al.* Advances of methanotrophs-based denitrification technology researches. *Microbiology China*, 2020, **47**(3): 967-975. DOI: 10.13344/j.microbiol.china.190657. [杨娅男, 李彦澄, 李江等. 基于甲烷氧化菌的脱氮技术研究进展. *微生物学通报*, 2020, **47**(3): 967-975.]
- [97] Murrell JC, Gilbert B, McDonald IR. Molecular biology and regulation of methane monooxygenase. *Archives of Microbiology*, 2000, **173**(5): 325-332. DOI: 10.1007/s002030000158.
- [98] Hu WT, Tang Q, Sun W *et al.* Dissolved methane dynamics during the degradation of organic matter derived from cyanobacterial bloom. *China Environmental Science*, 2017, **37**(2): 702-710. [胡万婷, 唐千, 孙伟等. 水体中蓝藻水华分解产甲烷动态过程研究. *中国环境科学*, 2017, **37**(2): 702-710.]
- [99] Shi LM, Cai YF, Yang HL *et al.* Phylogenetic diversity and specificity of bacteria associated with *Microcystis aeruginosa* and other cyanobacteria. *Journal of Environmental Sciences: China*, 2009, **21**(11): 1581-1590. DOI: 10.1016/s1001-0742(08)62459-6.
- [100] Adam B, Klawonn I, Svedén JB *et al.* N<sub>2</sub>-fixation, ammonium release and N-transfer to the microbial and classical food web within a plank-

- ton community. *The ISME Journal*, 2016, **10**(2): 450-459. DOI: 10.1038/ismej.2015.126.
- [101] Zhang XD, Cui LJ, Wang JZ *et al.* Influence from nitrogen-phosphorus ratio on interspecific relationship between N-fixing and non N-fixing cyanobacterias. *Water Resources and Hydropower Engineering*, 2017, **48**(9): 29-34, 83. [张骁栋, 崔丽娟, 王金枝等. 氮磷比对固氮和非固氮蓝藻种间关系的影响. 水利水电技术, 2017, **48**(9): 29-34, 83.]
- [102] Ploug H, Musat N, Adam B *et al.* Carbon and nitrogen fluxes associated with the cyanobacterium *Aphanizomenon* sp. in the Baltic Sea. *The ISME Journal*, 2010, **4**(9): 1215-1223. DOI: 10.1038/ismej.2010.53.
- [103] Cook KV, Li C, Cai HY *et al.* The global *Microcystis* interactome. *Limnology and Oceanography*, 2019, **65**: S194-S207. DOI: 10.1002/lno.11361.
- [104] Liu ZY, Xu H, Zhan X *et al.* Influence of cyanobacterial blooms on denitrification rate in shallow Lake Taihu, China. *Chinese Journal of Environmental Science*, 2019, **40**(3): 1261-1269. DOI: 10.13227/j.hjlx.201808056. [刘志迎, 许海, 詹旭等. 蓝藻水华对太湖水柱反硝化作用的影响. 环境科学, 2019, **40**(3): 1261-1269.]
- [105] 匡燕. 水体氨化细菌的分离鉴定及特性研究[学位论文]. 湖北: 华中农业大学, 2012.
- [106] Hampel JJ, McCarthy MJ, Gardner WS *et al.* Nitrification and ammonium dynamics in Taihu Lake, China: Seasonal competition for ammonium between nitrifiers and cyanobacteria. *Biogeosciences*, 2018, **15**(3): 733-748. DOI: 10.5194/bg-15-733-2018.
- [107] Gao Y, Song ZW. Effects of nitrifying bacteria on the growth of *Microcystis aeruginosa*. *Hebei Fisheries*, 2011, (1): 9-12, 27. [高杨, 宋志文. 硝化细菌对铜绿微囊藻生长的影响. 河北渔业, 2011, (1): 9-12, 27.]
- [108] Chen XF, Wang K, Li X *et al.* *Microcystis* blooms aggravate the diurnal alternation of nitrification and nitrate reduction in the water column in Lake Taihu. *Science of the Total Environment*, 2021, **767**: 144884. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.144884.
- [109] Peng YK, Lu JL, Chen HP *et al.* Dynamic changes of nitrogen-transforming and phosphorus-accumulating bacteria along with the formation of cyanobacterial blooms. *Environmental Science*, 2018, **39**(11): 4938-4945. DOI: 10.13227/j.hjlx.201801195. [彭宇科, 路俊玲, 陈慧萍等. 蓝藻水华形成过程对氮磷转化功能细菌群的影响. 环境科学, 2018, **39**(11): 4938-4945.]
- [110] Shi LM, Cai YF, Wang XY *et al.* Community structure of bacteria associated with *Microcystis* Colonies from cyanobacterial blooms. *Journal of Freshwater Ecology*, 2010, **25**(2): 193-203. DOI: 10.1080/02705060.2010.9665068.
- [111] Jiang XY, Gao G, Zhang L *et al.* Role of algal accumulations on the partitioning between N<sub>2</sub> production and dissimilatory nitrate reduction to ammonium in eutrophic lakes. *Water Research*, 2020, **183**: 116075. DOI: 10.1016/j.watres.2020.116075.
- [112] Xue YY, Yu Z, Chen HH *et al.* Cyanobacterial bloom significantly boosts hypolimnetic anammox bacterial abundance in a subtropical stratified reservoir. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, **93**(10): fix118. DOI: 10.1093/femsec/fix118.
- [113] Xue YY, Liu M, Chen HH *et al.* Microbial hierarchical correlations and their contributions to carbon-nitrogen cycling following a reservoir cyanobacterial bloom. *Ecological Indicators*, 2022, **143**: 109401. DOI: 10.1016/j.ecolind.2022.109401.
- [114] Li CJ, Xu H, Zhan X *et al.* Effects of cyanobacterial growth and decay on nitrogen transformation in Lake Taihu. *Research of Environmental Sciences*, 2023, **36**(9): 1684-1690. DOI: 10.13198/j.issn.1001-6929.2023.07.02. [李昌杰, 许海, 詹旭等. 蓝藻生长与衰亡对太湖水体氮素迁移转化的影响. 环境科学研究, 2023, **36**(9): 1684-1690.]
- [115] Zhang PL, Chen MZ, Zhang YP *et al.* Autoaggregation and adhesion abilities in bacteria associated with colonies of *Microcystis*. *Hydrobiologia*, 2018, **823**(1): 205-216. DOI: 10.1007/s10750-018-3706-9.
- [116] Chen ZZ, Zhang JY, Li R *et al.* Metatranscriptomics analysis of cyanobacterial aggregates during cyanobacterial bloom period in Lake Taihu, China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, **25**(5): 4811-4825. DOI: 10.1007/s11356-017-0733-4.
- [117] Arandia-Gorostidi N, Weber PK, Alonso-Sáez L *et al.* Elevated temperature increases carbon and nitrogen fluxes between phytoplankton and heterotrophic bacteria through physical attachment. *The ISME Journal*, 2017, **11**(3): 641-650. DOI: 10.1038/ismej.2016.156.
- [118] 彭兴宇. 一株金黄色杆菌属细菌的抑藻作用及其受其他微生物的影响研究[学位论文]. 上海: 华中师范大学, 2023.
- [119] Lu P, Li HL, Xu Y *et al.* Effects of nutrients on the growth of *Microcystis aeruginosa* and bacteria in the phycosphere. *Environmental Science*, 2022, **43**(10): 4502-4510. DOI: 10.13227/j.hjlx.202201159. [吕萍, 李慧莉, 徐勇等. 营养物质对铜绿微囊藻生长和藻际细菌的影响. 环境科学, 2022, **43**(10): 4502-4510.]
- [120] 李艳红. 环境因子对铜绿微囊藻生长和光合作用的影响[学位论文]. 南昌: 南昌大学, 2010.
- [121] Pomeroy LR, Wiebe WJ. Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, **23**: 187-204. DOI: 10.3354/ame023187.
- [122] Zhong Y, Jin XC, Sun L *et al.* Influence of phosphorus and environmental factors on algae growth and algal community structures in Taihu Lake. *Urban Environment & Urban Ecology*, 2005, **18**(6): 32-33, 36. [钟远, 金相灿, 孙凌等. 磷及环境因子对太湖梅梁湾藻类生长及其群落影响. 城市环境与城市生态, 2005, **18**(6): 32-33, 36.]
- [123] Yuan LN, Zhu W, Xiao L *et al.* Phosphorus cycling between the colonial cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and attached bacteria, *Pseudomonas*. *Aquatic Ecology*, 2009, **43**(4): 859-866. DOI: 10.1007/s10452-008-9227-2.
- [124] Zhang L, Pan ZL, Zheng Y. Research progress on removal technology of new pollutants in water environment. *China Resources Comprehensive Utilization*, 2024, **42**(2): 115-117. [张丽, 潘子亮, 郑毅. 水环境中新污染物去除技术的研究进展. 中国资源综合利用, 2024, **42**(2): 115-117.]
- [125] Jin T. Research on environmental behavior and ecological risk assessment and prevention strategies of new pollutants. *Leather Manufacture*

- and Environmental Technology*, 2024, **5**(2): 28-30. [金涛. 新型污染物的环境行为与生态风险评估及防治策略研究. 皮革制作与环保科技, 2024, **5**(2): 28-30.]
- [126] Sun CP, Kang M, Meng FW *et al.* Research on environmental behavior and ecological risk assessment and prevention strategies of new pollutants. *Leather Manufacture and Environmental Technology*, 2024, **5**(3): 97-99. [孙翠平, 康蒙, 孟凡伟等. 新型污染物的环境行为与生态风险评估及防治策略研究. 皮革制作与环保科技, 2024, **5**(3): 97-99.]
- [127] Sánchez-Fortún A, D'ors A, Fajardo C *et al.* Influence of contaminant-spiked polyethylene-type microplastics on the growth and primary production of the freshwater phytoplankton species *Scenedesmus armatus* and *Microcystis aeruginosa*. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, **203**: 105061. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2022.105061.
- [128] Feng AW, Sun ZT, Wang YW *et al.* Toxic effects of micro/nanoplastics with environmental concentration on *Microcystis aeruginosa*. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2023, **43**(10): 362-370. DOI: 10.13671/j.hjkxb.2023.0150. [冯阿伟, 孙梓檀, 王玥玮等. 环境浓度微/纳米塑料对铜绿微囊藻的毒性效应. 环境科学学报, 2023, **43**(10): 362-370.]
- [129] Ye TR, Yang A, Wang YL *et al.* Changes of the physicochemical properties of extracellular polymeric substances (EPS) from *Microcystis aeruginosa* in response to microplastics. *Environmental Pollution*, 2022, **315**: 120354. DOI: 10.1016/j.envpol.2022.120354.
- [130] Deng L, Cheung S, Liu J *et al.* Nanoplastics impair growth and nitrogen fixation of marine nitrogen-fixing cyanobacteria. *Environmental Pollution*, 2024, **350**. DOI: 10.1016/j.envpol.2024.123960.
- [131] Zhang YY, Dong JD, Wang HK *et al.* Research development of marine cyanobacteria *Trichodesmium* spp. *Marine Sciences*, 2007, **31**(3): 84-88. [张燕英, 董俊德, 王汉奎等. 海洋蓝藻束毛藻的研究进展. 海洋科学, 2007, **31**(3): 84-88.]
- [132] Berman-Frank I, Cullen JT, Shaked Y *et al.* Iron availability, cellular iron quotas, and nitrogen fixation in *Trichodesmium*. *Limnology and Oceanography*, 2001, **46**(6): 1249-1260. DOI: 10.4319/lo.2001.46.6.1249.
- [133] Stolte W, Balode M, Carlsson P *et al.* Stimulation of nitrogen-fixing cyanobacteria in a Baltic Sea plankton community by land-derived organic matter or iron addition. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, **327**: 71-82. DOI: 10.3354/meps327071.
- [134] Zhou CQ, Peng Y, Deng Y *et al.* Effects of sulfates on methane production during cyanobacteria decay processes in eutrophic lakes. *J Lake Sci*, 2021, **33**(6): 1639-1649. DOI: 10.18307/2021.0603. [周川乔, 彭宇, 邓杨等. 富营养化湖泊中硫酸盐对蓝藻衰亡产甲烷过程的影响. 湖泊科学, 2021, **33**(6): 1639-1649.]
- [135] Schindler DW, Hecky RE, Findlay DL *et al.* Eutrophication of lakes cannot be controlled by reducing nitrogen input: Results of a 37-year whole-ecosystem experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, **105**(32): 11254-11258. DOI: 10.1073/pnas.0805108105.
- [136] Eichner MJ, Klawonn I, Wilson ST *et al.* Chemical microenvironments and single-cell carbon and nitrogen uptake in field-collected colonies of *Trichodesmium* under different pCO<sub>2</sub>. *The ISME Journal*, 2017, **11**(6): 1305-1317. DOI: 10.1038/ismej.2017.15.
- [137] Wang J, Chen JC, Meng SL. The effects of environmental factors on the growth and competition of algae. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2013, (17): 52-56. [王菁, 陈家长, 孟顺龙. 环境因素对藻类生长竞争的影响. 中国农学通报, 2013, (17): 52-56.]
- [138] Xiao Y, Gan NQ, Zheng LL *et al.* Studies on morphological responses to light in colonial microcystis and the underlying physiological mechanisms. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, (1): 35-42. DOI: 10.7541/2014.05. [肖艳, 甘南琴, 郑凌霄等. 光强对微囊藻群体形态的影响及其生理机制研究. 水生生物学报, 2014, (1): 35-42.]
- [139] Seymour JR, Ahmed T, Durham WM *et al.* Chemotactic response of marine bacteria to the extracellular products of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*. *Aquatic Microbial Ecology*, 2010, **59**: 161-168. DOI: 10.3354/ame01400.
- [140] Biddanda B, Benner R. Carbon, nitrogen, and carbohydrate fluxes during the production of particulate and dissolved organic matter by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 1997, **42**(3): 506-518. DOI: 10.4319/lo.1997.42.3.0506.
- [141] Radajewski S, Ineson P, Parekh NR *et al.* Stable-isotope probing as a tool in microbial ecology. *Nature*, 2000, **403**: 646-649. DOI: 10.1038/35001054.
- [142] Jia ZJ. Principle and application of DNA-based stable isotope probing—A review. *Acta Microbiologica Sinica*, 2011, **51**(12): 1585-1594.
- [143] Hu XW, Zhang LM, He JZ. Application of nano-scale secondary ion mass spectrometry to microbial ecology study. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(2): 348-357. DOI: 10.5846/stxb201111301826. [胡行伟, 张丽梅, 贺纪正. 纳米二次离子质谱技术(NanoSIMS)在微生物生态学研究中的应用. 生态学报, 2013, **33**(2): 348-357.]
- [144] Beliaev AS, Romine MF, Serres M *et al.* Inference of interactions in cyanobacterial-heterotrophic co-cultures via transcriptome sequencing. *The ISME Journal*, 2014, **8**(11): 2243-2255. DOI: 10.1038/ismej.2014.69.
- [145] McCarren J, Becker JW, Repeta DJ *et al.* Microbial community transcriptomes reveal microbes and metabolic pathways associated with dissolved organic matter turnover in the sea. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, **107**(38): 16420-16427. DOI: 10.1073/pnas.1010732107.