

湖泛时解磷菌群落结构特征及其对沉积物磷释放的影响*

周仕伟¹, 焦一滢², 朱智杰¹, 薛思敏¹, 李睿泽¹, 戴煜泰¹, 陈默^{1**}

(1: 湖北大学资源环境学院, 区域开发与环境影响湖北省重点实验室, 武汉 430062)

(2: 湖北工业大学土木建筑与环境学院, 河湖生态修复及藻类利用湖北省重点实验室, 武汉 430068)

摘要: 解磷菌 (phosphate-solubilizing microorganisms, PSM) 在沉积物磷释放过程中发挥着重要的作用, 但在湖泛发生过程中, 沉积物中 PSM 对磷释放的影响以及 PSM 对湖泛的适应机制尚不清楚。本研究以太湖为研究对象, 分别在湖泛期和非湖泛期采集了上覆水和沉积物样品, 并测定样品中主要理化因子。通过基于 16S rRNA 基因的 Illumina 高通量测序研究沉积物中微生物群落结构特征, 比较湖泛期与非湖泛期沉积物中 PSM 种群结构的差异, 并利用微生物网络共现图揭示了 PSM 与其他微生物之间的相互关系。研究结果表明, 相较于非湖泛期, 湖泛期上覆水中总磷和磷酸盐浓度提高了 10 倍以上。湖泛期沉积物中 PSM 的相对丰度约是非湖泛期的 7 倍。在湖泛期, 沉积物中的 PSM 以不动杆菌属 (*Acinetobacter*)、鞘氨醇杆菌属 (*Novosphingobium*) 和黄杆菌属 (*Flavobacterium*) 为主, 非湖泛期沉积物中 PSM 分布较少, 主要为鞘氨醇杆菌属、黄杆菌属和固氮杆菌属 (*Azotobacter*)。相关性分析结果表明, 不同的 PSM 对各种形态磷的释放影响存在差异, PSM 与有机磷 (Org-P)、铁结合态磷 (BD-P) 和钙结合态磷 (Ca-P) 的相关性系数均小于 -0.627, 且主要磷释放对象为 Ca-P 和 Org-P。微生物网络分析表明湖泛期 PSM 的正相关邻节点主要为反硝化细菌和发酵菌, 负相关邻节点主要是铁还原菌和硫酸盐还原菌, 这说明 PSM 在磷释放过程中与反硝化细菌及参与有机质代谢的发酵细菌进行协作, 而与铁还原菌和硫酸盐还原菌存在一定的竞争关系, 在湖泛环境下 PSM 与多种微生物共同作用促进了沉积物内源磷的释放。综上所述, PSM 能够调整群落结构及其相关细菌的相互作用来应对湖泛的发生。本研究结果有助于进一步认识 PSM 对沉积物磷释放及对湖泊环境变化的适应过程。

关键词: 湖泛; 沉积物; 解磷菌; 磷形态; 微生物群落; 太湖

Community structure characteristics of phosphate solubilizing bacteria during black blooms and their effects on phosphorus release from sediments*

Zhou Shiwei¹, Jiao Yiyang², Zhu Zhijie¹, Xue Simin¹, Li Ruizhe¹, Dai Yutai¹ & Chen Mo^{1**}

(1: Key Laboratory of Regional Development and Environmental Response of Hubei Province, College of Resources and Environment, Hubei University, Wuhan 430062, P.R.China)

(2: Key Laboratory of River and Lake Ecological Restoration and Algae Utilization of Hubei Province, College of Civil Architecture and Environment, Hubei University of Technology, Wuhan 430068, P.R.China)

Abstract: Phosphate-solubilizing microorganisms (PSM) play an important role in the process of sediment phosphorus release. However, the effect of PSM on phosphorus release in sediments and the adaptation mechanism of PSM to black bloom are still unclear. This study collected surface water and sediment samples from Lake Taihu during black and non-black bloom periods, and determined the major physicochemical factors in the samples. The characteristics of microbial community structure in sediments were studied by 16S rRNA and Illumina high-throughput sequencing, and the differences of PSM species structure between black bloom and non-black bloom sediments were analyzed. In addition, the relationship between PSM and other microorganisms were also studied via microbial co-occurrence networks. The results indicated that concentrations of TP and $PO_4^{3-}-P$ in the surface water during the black bloom period were more than 10 times higher than those during the non-black bloom period. The relative abundance of PSM in the sediments during the black bloom period was approximately 7 times higher than that during the non-black bloom period.

* 2024-01-30 收稿; 2024-08-01 收修改稿。

国家自然科学基金项目 (42307514) 资助。

** 通信作者; E-mail: 20170116@hubu.edu.cn。

During the black bloom period, PSM in sediments was dominated by *Acinetobacter*, *Novosphingobium* and *Flavobacterium*, and PSM was less distributed in non-black bloom sediments. Correlation analysis showed that different PSM had different effects on the release of various phosphorus fractions. The correlation coefficients between the main PSM and organic phosphorus (Org-P), iron-bound phosphorus (BD-P) and calcium-bound phosphorus (Ca-P) were less than -0.627 , and the main phosphorus release fractions were Ca-P and Org-P. The microbial network analysis showed that the positive correlation nodes of PSM in the black bloom period were mainly denitrifying bacteria and fermenting bacteria, and the negative correlation nodes were mainly iron-reducing bacteria and sulfate-reducing bacteria. This indicated that PSM tended to collaborate with denitrifying bacteria and fermenting bacteria involved in organic matter metabolism during phosphorus release, while competing with iron reducing bacteria and sulfur reducing bacteria to a certain extent. In a lake environment, PSM worked together with multiple microorganisms to promote the release of endogenous phosphorus in sediments. In summary, PSM could adjust the community structure and its interaction with related bacteria to cope with the occurrence of black bloom. These results extend our knowledge on the importance of PSM during black blooms and the adaptation of PSM to environmental changes in freshwater lakes.

Keywords: Black blooms; sediment; phosphorus-degrading bacteria; phosphorus fractions; microbial community; Lake Taihu

随着社会经济发展,过量的磷(P)元素排入淡水水体后导致藻类过度生长和水体富营养化,甚至引发蓝藻水华等严重的水环境问题^[1]。在蓝藻水华发生过程中,蓝藻死亡分解后在微生物作用下生成的硫化物会与底泥中的部分重金属反应而形成致黑物质,视觉表现为黑色,称为“黑水团”,也称做藻源性湖泛^[2-3]。湖泛将导致水体中溶解氧(DO)浓度接近0,并向水体中释放微囊藻毒素、硫化物、甲烷和臭味物质等有害物质,对湖泊生态系统稳定造成严重影响^[2,4-5]。比如,2007年在太湖南泉水源地发生的藻源性湖泛导致无锡发生了供水危机^[2]。此外,湖泛发生过程中还伴随着沉积物中磷的释放与迁移转化^[6-7]。有研究表明,蓝藻厌氧分解引起的藻源性湖泛会改变水体和沉积物的理化性质,直接或间接地加剧了沉积物中还原性磷的溶解,导致沉积物中磷释放^[8-9],如在蓝藻厌氧分解过程中,水体中的DO和沉积物氧化还原电位(ORP)下降,促进了沉积物中有机磷(Org-P)矿化,并导致铁结合态磷(BD-P)的还原性溶解,使得沉积物中的磷被释放到水体中^[10-11]。

沉积物中的磷释放过程受到温度、pH、扰动、微生物代谢等多种因素的影响^[12]。解磷菌(phosphate-solubilizing microorganisms, PSM)是沉积物微生物群落中的重要类群之一,在磷释放过程中发挥着重要作用^[13]。PSM能够将不溶性磷酸盐溶解为游离正磷酸盐^[14],为藻类生长提供重要的磷元素来源^[15]。PSM广泛分布于河流、湿地、湖泊沉积物以及土壤等多种环境中^[14,16-18],主要由细菌、少部分古菌和真菌组成。从属种上看,PSM主要包括芽孢杆菌属、假单胞菌属、不动杆菌属等^[14]。从解磷机理角度,解磷菌可分为有机解磷菌(OPB)和无机解磷菌(IPB)。IPB能够产生酸性物质将沉积物中不溶性无机磷溶解为水溶性无机磷酸盐^[13,16];OPB产生的磷酸水解酶能够将有机磷矿化为溶解态磷酸盐^[19]。当前关于PSM相关特征基因的研究主要集中在IPB产酸和OPB分泌酶的相关基因,但由于解磷菌在解磷过程中分泌的酸和酶种类较多,编码基因也具有多样性,因此当前对解磷菌特征功能基因的认识还非常有限^[20]。当蓝藻水华暴发时,沉积物中PSM相对丰度会明显增高,这些PSM将不溶性磷转化为可溶性磷,导致沉积物中内源磷向上覆水中大量释放,进一步加剧了藻类的生长繁殖^[21]。此外,在蓝藻厌氧分解过程中,蓝藻附生的PSM通过自身的生长与代谢促进了沉积物-水界面处磷的释放与迁移转化^[11,22]。因此,PSM对沉积物中内源磷的迁移、转化过程有重要的影响^[23]。在富营养化湖泊中,以往的研究主要关注PSM群落结构及其对磷循环的影响^[11,13,21],而当湖泛发生时,沉积物中PSM的群落结构特征以及与其他微生物相互作用尚不清楚。

本研究以太湖沉积物为研究对象,分别在湖泛期和非湖泛期于同一位点采集了上覆水和沉积物样品,监测了湖泛期和非湖泛期上覆水与沉积物中理化指标含量(浓度)变化,比较了沉积物中不同磷形态含量的差异,通过16S rRNA基因扩增子测序,研究了湖泛期与非湖泛期沉积物中微生物的群落结构。本研究分析了湖泛期间PSM相对丰度与沉积物中各种磷形态变化的相关性,比较了湖泛期与非湖泛期沉积物中PSM与其他微生物之间的相互作用。本研究有助于进一步阐明PSM在富营养化湖泊中磷循环中的重要作用,以期从功能微生物角度为突发性湖泛防治提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集与保存

太湖为我国第三大淡水湖泊(30°55'40"~31°32'58"N, 119°52'32"~120°36'10"E), 水域面积 2338 km², 平均水深 1.9 m^[24]。2019 年 6 月 11 日, 竺山湾附近的采样点(31°24'45"N, 120°01'45"E)发生了湖泛(附图 I)。用取水器采集表层上覆水样品(水面下 2 m 处), 将上覆水装入 500 mL 聚乙烯样品瓶中。使用柱状采样器采集底层上覆水和柱状沉积物样品。每根柱状沉积物代表一个平行样品, 共三组平行。在 4~6 h 内将上覆水和沉积物样品运回实验室, 立即测定上覆水中氨氮(NH₃-N)、磷酸盐(PO₄³⁻-P)、可溶性硫化物(ΣH₂S)、总氮(TN)和总磷(TP)浓度。以 1 cm 为一层将不同深度沉积物样品分别装入聚乙烯封口袋中。取部分新鲜沉积物样品于 15 mL 离心管中, 10000 r/min 离心 0.5 min 后取上清液, 过 0.45 μm 滤膜, 测定间隙水中 NH₃-N、PO₄³⁻-P、ΣH₂S 和硫酸根离子(SO₄²⁻)浓度。此外, 将部分沉积物自然风干后研磨, 测定 TN、TP、总有机碳(TOC)含量。剩余沉积物样品于 -20 °C 保存, 备用。湖泛发生 1 个月后(2019 年 7 月 15 日), 在同一采样点再次采集上覆水和沉积物样品, 按照上述步骤处理样品。

1.2 上覆水与沉积物理化指标测定

现场使用多参数测量仪(YSI ProDss, USA)测定了采样点位上覆水中溶解氧(DO)浓度、pH、电导率和叶绿素 *a*(Chl. *a*)浓度。上覆水及沉积物间隙水 NH₃-N 浓度采用纳氏试剂分光光度法测定, PO₄³⁻-P 浓度采用钼酸铵比色法测定。在水样中分别加入碱性过硫酸钾, 121 °C 消解 30 min, 再分别通过紫外分光光度法和钼酸铵比色法测定 TN、TP 浓度。ΣH₂S 浓度采用亚甲基蓝比色法测定^[25], SO₄²⁻浓度通过离子色谱仪进行测定, TOC 含量采用重铬酸钾-油浴法测定^[25]。沉积物中各种磷形态通过多步连续提取法测定, 分别用 1 mol/L NH₄Cl、0.11 mol/L Na₂S₂O₄/NaHCO₃、0.1 mol/L NaOH、0.5 mol/L HCl 提取沉积物中可交换态磷(Ex-P)、铁结合态磷(BD-P)、铝结合态磷(Al-P)、钙结合态磷(Ca-P)、有机磷(Org-P), 再用分光光度法测定各形态磷含量, 最后用 TP 减去以上各步所提取的磷形态得到残渣磷含量(Res-P)^[26]。

1.3 沉积物微生物群落结构分析

用来表征解磷菌的功能基因种类较多, 使用某一种或几种引物无法全面识别沉积物中 PSM 类群^[14, 20]。本研究基于通用引物扩增来获得微生物群落组成, 并结合已有研究中典型 PSM 的物种分类信息^[14, 20, 27-29], 以确定沉积物中主要 PSM 种属类群。具体操作如下: 用试剂盒(PowerSoil@DNA, MOBIO)分别提取湖泛期与非湖泛期表层 1~5 cm 沉积物样品中的总 DNA, 使用纯化试剂盒(Sangon Biotech, China)进行纯化, 并使用引物 Eub341F 和 Univ907R 进行 16S rRNA 基因片段的 PCR 扩增^[30], 然后使用 NanoDrop 2000/2000c UV-Vis 分光光度计(Thermo Scientific, Wilmington, DE, USA)测定提取的 DNA 浓度和纯度。DNA 样品送测序公司进行 Illumina 高通量测序。将序列相似度大于 97% 的归属为操作分类单元(OTUs), 基于 NT_v20200604, Silva138/18s 和 PR2_v4.5 数据库进行比对, 得到每个 OTU 所对应的物种分类信息, 将已识别的菌种与前人研究结果进行比对, 筛选出沉积物中主要的 PSM 类群。同时, 将测定的微生物数据使用 R.3.4.3 中的 Vegan 包进行数据预处理、α 多样性和相对丰度的计算, 并在门和属水平上选择 OTU 数量排名前 20 的微生物进行 β 多样性分析; 通过主成分分析(PCoA)研究不同样品中微生物群落的差异性, 利用微生物网络共线图揭示 PSM 与其他微生物之间的相互关系。

1.4 统计分析

使用 SPSS 20 通过方差分析(ANOVA)确定统计显著差异。P<0.05 认为相关性显著, 使用 Duncan 法进行事后检验。

2 结果与讨论

2.1 上覆水与沉积物中理化因子变化情况

湖泛导致上覆水中 ΣH₂S、NH₃-N、TN、TP 和 PO₄³⁻-P 浓度明显升高(图 1)。在非湖泛期, 上覆水中未检出 ΣH₂S, 而当湖泛期, 上覆水中 ΣH₂S 浓度达到 1.28 mg/L(图 1)。与非湖泛期相比, NH₃-N 浓度升高了约 11 倍; TP 和 PO₄³⁻-P 浓度分别从非湖泛期的 0.12、0.08 mg/L 升高到湖泛期的 1.28 和 0.8 mg/L(图 1)。参照

中国国家环境监测中心的营养水平指数,湖泛期的水质指标均明显超过生态标准^[31],对太湖的水生态系统构成了严重威胁。

湖泛期,沉积物中 TP 含量随深度(1~5 cm)增加而升高,而间隙水中 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 浓度随深度(1~3 cm)增加而降低(附表 I),这表明沉积物中的 TP 转化为 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 向上覆水中释放。在非湖泛期,沉积物中 TP、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 分布特征与湖泛期相反(附表 I)。以上结果表明,在湖泛期间沉积物成为水体中的磷“源”,磷从沉积物向上覆水中释放^[9],而非湖泛期沉积物是水体中的磷“汇”,磷从上覆水向沉积物中汇集。此外,湖泛期 1~5 cm 沉积物间隙水中 $\Sigma\text{H}_2\text{S}$ 和 $\text{NH}_3\text{-N}$ 平均浓度分别是非湖泛期的 1.4 倍和 47.5 倍。

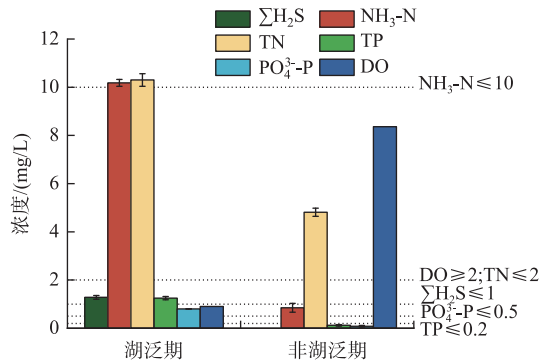


图1 湖泛期与非湖泛期上覆水中主要环境因子变化
(虚线表示湖泊富营养化评价指标,每个样品设置3个平行)

Fig.1 Main physicochemical parameters in the surface water during black bloom and the non-black bloom periods
(Dotted lines indicated lake eutrophication evaluation index, and experiments were performed in triplicate)

2.2 湖泛期与非湖泛期沉积物磷形态的变化

湖泛期沉积物的 BD-P、Ca-P 在磷释放过程中发挥了重要作用(图 2)。湖泛期 1~5 cm 沉积物中, BD-P 平均含量相较于非湖泛期下降了约 55.36%。蓝藻厌氧分解为铁还原细菌提供了充足的有机底物,促进沉积物中 Fe(III) 还原为 Fe(II),导致部分 BD-P 溶解并释放到水体中^[32-34]。相较于湖泛期,非湖泛期沉积物中 Al-P 含量均值更高(图 2)。无论湖泛期还是非湖泛期, Al-P 在不同深度沉积物中含量明显变化(图 2)。此外,非湖泛期沉积物中 Ca-P 的平均含量(242.3 $\mu\text{g/g}$)也明显高于湖泛期(约 122.4 $\mu\text{g/g}$)。从空间分布来看,湖泛期 Ca-P 更多地分布于深层沉积物中,而非湖泛期沉积物中 Ca-P 含量总体上随着深度增加而逐渐降低。虽然 Ca-P 被认为是沉积物中相对稳定的磷形态^[13],但是本研究结果表明 Ca-P 也是湖泛期沉积物中被释放的主要磷形态之一。此外,湖泛期间藻类沉降和死亡导致沉积物中有机物含量增多,促进了表层沉积物中 Org-P 的累积^[35]。如图 2 所示,湖泛期 1~5 cm 沉积物中, Org-P 平均含量比非湖泛期高出约 39.0%。

2.3 微生物群落多样性变化

基于通用引物扩增来获得微生物群落组成,然后结合已有研究中典型 PSM 的物种分类信息,最终确定沉积物中几种典型的丰度较高的 PSM 种属类群(附图 II,图 3)。水华的生消影响着 PSM 的群落结构,在太湖水华期间优势 PSM 属为不动杆菌属(*Acinetobacter*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*),并伴随着水华的消亡其丰度也随着下降^[20]。本研究中,湖泛期主要 PSM 菌属为不动杆菌属、鞘氨醇杆菌属(*Novosphingobium*)和黄杆菌属(*Flavobacterium*)。蓝藻降解促进了沉积物中解磷细菌的生长繁殖^[20],导致湖泛期沉积物中 PSM 相对丰度明显高于非湖泛期。比如,湖泛期不动杆菌属在 1~5 cm 沉积物中的平均相对丰度达到了 0.92%(图 3a),远高于非湖泛期(图 3b)。同时,PSM 主要分布在表层 1~2 cm 沉积物中(图 3)。湖泛期沉积物中 PSM 的相对丰度从 1 cm 处的 3.30% \pm 0.05% 下降到 5 cm 处的 1.74% \pm 0.01%(图 3a),而非湖泛期不同深度沉积物中 PSM 的相对丰度均未超过 0.8%(图 3b)。

有研究表明,不动杆菌属细菌是典型的 OPB^[36],能够在厌氧环境中持续分解体内的聚磷酸盐产生 ATP,

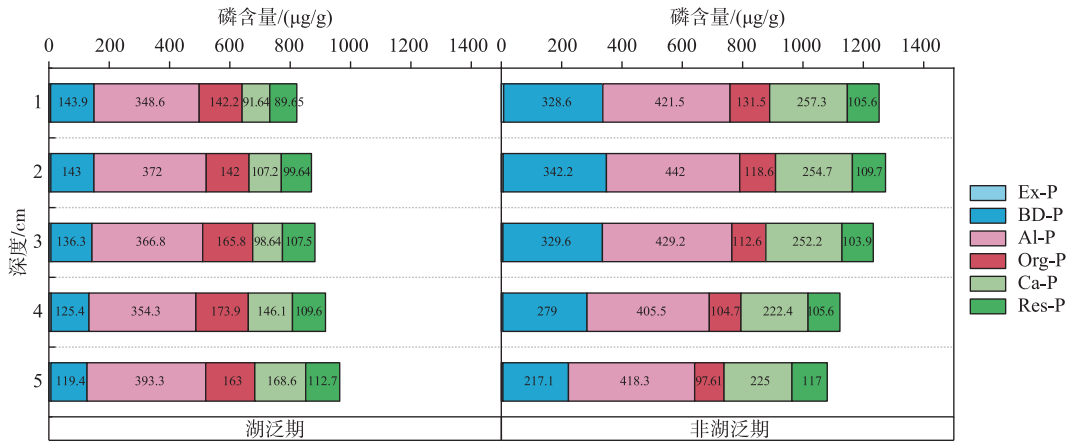


图2 湖泛期与非湖泛期沉积物中不同形态磷含量

Fig.2 Content of different fractions of phosphorus in sediments during black bloom and non-black bloom periods

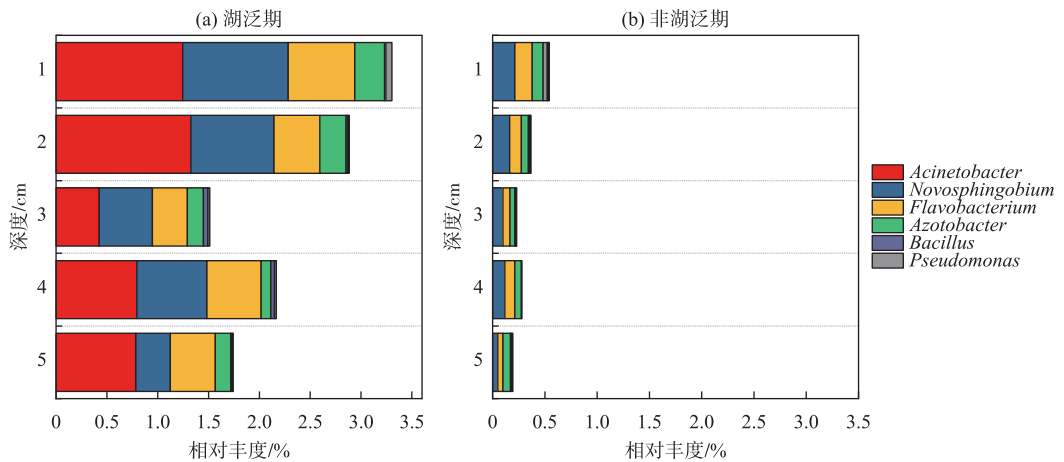


图3 湖泛期(a)与非湖泛期(b)主要PSM属在不同深度沉积物中的相对丰度分布 (平均相对丰度大于0.05%)

Fig.3 The relative abundance distribution of the main PSM genera under different depths of sediment during black bloom (a) and non-black bloom (b) periods (Average relative abundance >0.05%)

并将该过程所产生的 PO_4^{3-} 释放出来^[37-38],湖泛的发生使得水环境处于厌氧状态(图1),为不动杆菌属提供了适宜的生存环境。黄杆菌属是一类 IPB,能够以有机磷底物作为碳源和磷源,并在利用有机磷底物过程中释放 PO_4^{3-} ^[39]。湖泛期,沉积物中大量的 Org-P 为黄杆菌属的生长繁殖提供了充足的底物(图2),促进其生长繁殖。当湖泛消亡后,沉积物中有机磷减少,黄杆菌属的相对丰度也随之减少(图3b)。鞘氨醇杆菌属细菌是一种典型的 OPB,能够通过降解微囊藻毒素获得营养底物^[40],湖泛期间大量的微囊藻为鞘氨醇杆菌属提供了充足的营养底物,这可能是导致其在湖泛期相对丰度高的原因之一。在本研究中湖泛的发生导致水质和微生物生存环境发生了剧烈变化,持续的厌氧环境和充足的含磷有机底物,为不动杆菌属、鞘氨醇杆菌属及黄杆菌属的微生物提供了适宜的生存条件,使之成为了湖泛期沉积物中主要的 PSM 类群。除了介导磷释放以外,部分 PSM 类群(如不动杆菌属、假单胞菌属等)还具有异养硝化及好氧反硝化等功能^[36],湖泛期

水体中充足的碳、氮源也可能是促进 PSM 生长繁殖的重要原因之一。

2.4 PSM 对沉积物中不同磷形态的影响

线性回归分析表明,湖泛期沉积物中 PSM 相对丰度与沉积物中 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 浓度呈正相关,与 TP 呈负相关(附表 II),这说明在湖泛过程中,PSM 的代谢促进了沉积物中内源磷向上覆水的释放。不同 PSM 对磷形态的释放具有选择性,磷释放潜能也存在差异,且受到外界环境的影响^[13]。湖泛期,虽然固氮杆菌属的相对丰度在 PSM 种群中是最低(图 3a),但与 Ca-P 含量的相关性最强(-0.843);而相对丰度第三的黄杆菌属与 Ca-P 含量的相关性却最低(-0.698)(图 4)。同样地,相对丰度最低的芽孢杆菌(*Bacillus*)与 Org-P 含量的相关性却不是最低(图 4)。因此,在湖泛过程中,不同属的 PSM 对各形态磷含量的影响程度与 PSM 本身的相对丰度没有必然联系。

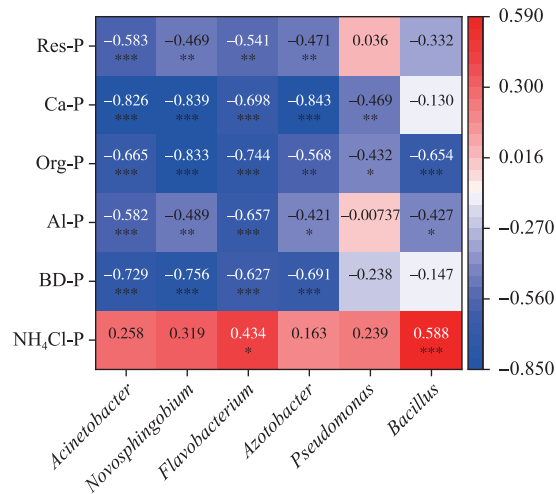


图 4 湖泛期 PSM 与各种磷形态含量的相关性热图

(* 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, *** 表示 $P < 0.001$, 未标注表示 $P > 0.05$)

Fig.4 Heatmap of correlation between PSM and content of various phosphorus fractions based on correlation analysis during black bloom period(* indicated $P < 0.05$, ** indicated $P < 0.01$, *** indicated $P < 0.001$, and unmarked indicated $P > 0.05$)

湖泛期与非湖泛期沉积物中主要 PSM 菌属的相对丰度与沉积物间隙水中 PO_4^{3-} 浓度的变化趋势一致(附表 I),这表明在蓝藻水华厌氧分解过程中,PSM 在沉积物的磷释放中发挥了重要作用。具体来看,湖泛期时 PSM 主要影响了 Ca-P 与 Org-P 的释放,而对 $\text{NH}_4\text{Cl-P}$ 、Res-P 等其他磷的释放并无显著影响。如图 5 所示,主要的 PSM 属与 Ca-P、BD-P 和 Org-P 呈现显著负相关,如湖泛期丰度最高的不动杆菌属与 Ca-P、BD-P 和 Org-P 的相关性系数分别为-0.826、-0.729 和-0.665。一般认为 Ca-P 是沉积物中较稳定的磷形态,但是本研究表明 Ca-P 是湖泛期释放的主要磷形态之一(图 4)。有研究表明,PSM 对 Ca-P 的释放与较低的 pH 有关^[41-42]。此外,部分 PSM 产生的有机酸还能通过螯合作用溶解 Ca-P 从而释放^[13,43]。湖泛期沉积物中的 Org-P 含量更高的原因可能是 PSM 释放了部分有机磷,但是蓝藻水华的厌氧分解会产生更多的 Org-P,最终导致了 Org-P 的累积(图 2)。因此相较于非湖泛期 Org-P 与 PSM 变化趋势一致,但在湖泛期通过分析不同种类 PSM 与不同形态磷之间的相关性可以发现,PSM 与 Org-P 含量呈现显著负相关(图 4),此前的研究也发现部分 IPB 会利用有机磷作为营养底物代谢以释放部分 Org-P^[39]。研究发现 PSM 在湖泛期对于沉积物中 BD-P 的释放会有一些影响^[44-46],虽然本研究中 BD-P 含量与大部分 PSM 均呈现负相关(图 4),但目前 PSM 对于 BD-P 的释磷机理及影响因素尚不清楚,值得后续进一步研究^[20]。

2.5 湖泛期与非湖泛期 PSM 与其他功能微生物的相互作用

湖泛期沉积物中微生物群落网络的图密度、边数和平均聚类系数、正相关连接率均低于非湖泛期,但是

模块化指数和网络直径大于非湖泛期(附表 II),这表明湖泛的发生降低了沉积物中微生物群落网络的复杂性。湖泛期,PSM 是沉积物微生物共存网络图中的重要特征节点之一,且不同属 PSM 相互连的邻居节点数量和种类明显不同(图 5a)。比如,湖泛期相对丰度第二的鞘氨醇杆菌属的正相关节点数为 6 个,而相对丰度最低的固氮杆菌有 18 个正相关节点(图 5a)。如图 6 所示,固氮杆菌属是湖泛期与不动杆菌属联系最紧密的菌属,但与鞘氨醇杆菌属和黄杆菌属没有明显相关性。除具备解磷功能之外,不动杆菌属还被认为具有异养硝化能力^[36,47],推测在湖泛过程中固氮杆菌通过生物固氮为不动杆菌属提供了 NH_4^+ ,促使两者之间作用紧密。然而,鞘氨醇杆菌属、黄杆菌属等 PSM 不具备利用 NH_4^+ 的异养硝化能力^[36,47],导致这些 PSM 类群与固氮杆菌属相互作用不显著($P>0.05$)(图 6)。此外,脱硫杆菌属(*Desulfatiglans*)是湖泛期固氮杆菌属、不动杆菌属的主要负相关节点,但与鞘氨醇杆菌属和黄杆菌属也没有明显相关性(图 7)。以上结果表明,不同属的 PSM 在微生物群落中的生态作用存在差异,PSM 与多种微生物共同参与了湖泛期沉积物中内源磷的释放过程。

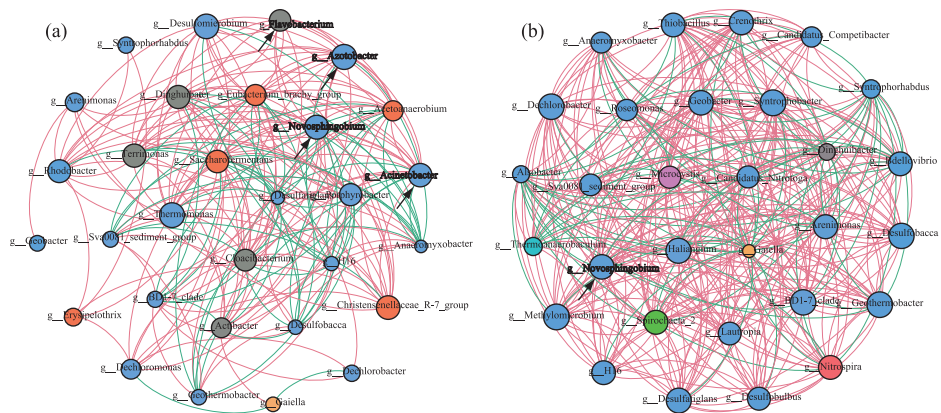


图 5 湖泛期(a)与非湖泛期(b)的微生物网络共现图(节点的颜色代表微生物所属的门,每个节点的大小与相对丰度呈正比。红色和绿色线分别表示正、负相关连接,箭头标注为 PSM)

Fig.5 The co-occurrence network diagrams of microbial communities during black bloom period (a) and non-black bloom period (b) (Each node's color represents the phylum it belongs to.

The size of each node is proportional to the relative abundance. Red and green lines indicate positive and negative connections, respectively. The arrows represent the PSM genera in the network)

一方面,湖泛期沉积物中 PSM 的主要正相关节点为反硝化细菌与发酵细菌。比如,在不动杆菌属和鞘氨醇杆菌属的主要正相关节点中,热单胞菌属(*Thermomonas*)和土生单胞菌属(*Thermomonas*)为典型的反硝化细菌^[48],产糖发酵菌属(*Saccharofermentans*)和脱氯单胞菌属(*Dechloromonas*)是典型的发酵细菌(图 6)^[49-53]。有研究表明,反硝化细菌等异养微生物在代谢分解有机物的过程中会导致环境维持厌氧状态,促进 PSM 的厌氧释磷过程^[54];同时 PSM 释放的 PO_4^{3-} 为反硝化细菌的生长代谢提供了额外的磷源,进而增强了微生物反硝化的过程^[54]。此外,发酵细菌对有机物的分解导致水体 pH 降低,也促进了 OPB 对不溶性无机磷的溶解^[55]。因此,在湖泛期,发酵细菌、反硝化细菌与 PSM 的协同作用促进了沉积物中内源磷释放^[56]。另一方面,PSM 的主要负相关节点包括铁还原细菌(iron-reducing bacteria, IRB)与硫还原细菌(sulfate-reducing bacteria, SRB)。比如,厌氧粘细菌属(*Anaeromyxobacter*)、地温杆菌属(*Geothermobacter*)、脱硫杆菌属(*Desulfobacca*)、脱硫酸盐菌属(*Desulfatiglans*)是不动杆菌属等主要 PSM 的负相关节点(图 6)^[57-61]。尽管 IRB 和 SRB 的代谢导致沉积物中磷的释放^[32],但湖泛期沉积物中主要的 PSM 与这些细菌呈负相关(图 6),这表明 PSM 与 IRB、SRB 在沉积物内源磷释放过程中存在一定的竞争关系。当重度水华发生时,IRB 与 SRB 介导的 PO_4^{3-} 解吸是沉积物中磷释放的主要原因之一,而在中度或者轻度水华条件下 PSM 的增溶作用是磷释放的主要途径^[46]。因此,在富营养化湖泊中,当发生不同程度的湖泛时,PSM、IRB 和

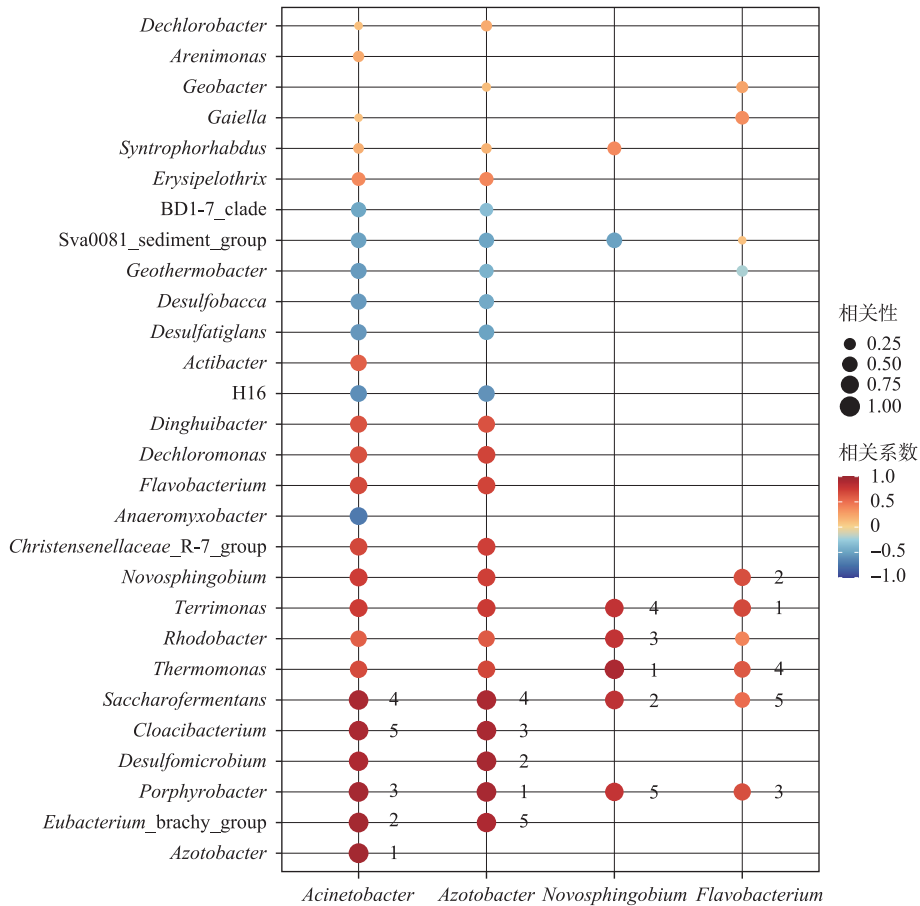


图6 湖泛期微生物网络共现图中与PSM属关联最紧密的前5个相邻节点
(圆的大小与相邻节点的相对丰度呈正比,数字表示相邻节点与PSM之间相关系数的权重)

Fig.6 The top 5 tightest neighbor nodes connected with PSM genera in the networks during the black bloom period (The size of the circle is proportional to the relative abundance of adjacent nodes, and the number represents the weight of the correlation between adjacent nodes and PSM)

SRB 之间在沉积物中释放内源磷的竞争关系可能存在差异。

在外源磷输入得到控制的情况下,沉积物中内源磷的释放成为湖泊中磷的重要来源。本研究结果表明,湖泛期,PSM 是沉积物中内源磷释放的重要参与者。近年来,关于湖泛对淡水生态系统影响的研究主要依托室内模拟实验^[9,16]。尽管室内模拟实验具有可重复及变量可控等优点,有助于明确不同变量之间的变化及关系,但无法完全重现自然水体中湖泛过程及其影响。本研究基于对原位湖泛样品的检测和分析,能够较为真实地反映 PSM 群落对突发性湖泛的响应特征及其对沉积物磷释放的影响。在富营养化湖泊中,湖泛能够持续数小时至数天不等,整个湖泛生消过程对 PSM 的影响仍需进一步研究。

3 结论

在富营养化湖泊中,湖泛的发生促进了表层沉积物中 PSM 的生长繁殖,主要的 PSM 包括不动杆菌属、鞘氨醇杆菌属和黄杆菌属。PSM 释放的内源磷主要来自沉积物中的 Org-P 和 Ca-P。不同 PSM 对各种磷形态的释放差异与细菌本身的相对丰度无直接联系。湖泛期 PSM 与发酵细菌和反硝化细菌协同作用促进了磷的释放,尤其是 PSM 与反硝化细菌的协同作用间接增强了 PSM 释放磷的能力。研究表明,PSM 能够调整

自身群落结构,并改变与其他细菌的相互作用来响应湖泛的发生。本研究有助于进一步理解湖泊沉积物内源磷释放的机理,揭示 PSM 对水环境剧烈变化的响应机制。

4 附录

附表 I ~ III 和附图 I ~ II 见电子版(DOI: 10.18307/2025.0221)。

5 参考文献

- [1] Smith GJ, Daniels V. Algal blooms of the 18th and 19th centuries. *Toxicon: Official Journal of the International Society on Toxinology*, 2018, **142**: 42-44. DOI: 10.1016/j.toxicon.2017.12.049.
- [2] Zhang YL, Shi K, Liu JJ *et al.* Meteorological and hydrological conditions driving the formation and disappearance of black blooms, an ecological disaster phenomena of eutrophication and algal blooms. *Science of the Total Environment*, 2016, **569/570**: 1517-1529. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.06.244.
- [3] Shen QS, Fan CX, Liu C *et al.* The limiting factor to the outbreak of lake black bloom: Roles of ferrous iron and sulfide ions. *CLEAN-Soil, Air, Water*, 2018, **46**(9): 1800305. DOI: 10.1002/clen.201800305.
- [4] Lu GH, Ma Q. Analysis on the causes of forming black water cluster in Taihu Lake. *Advances in Water Science*, 2009, **20** (3): 438-442.
- [5] Zhang XJ, Chen C, Ding JQ *et al.* The 2007 water crisis in Wuxi, China: Analysis of the origin. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, **182**(1/2/3): 130-135. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2010.06.006.
- [6] Wang MM, Zhang HF, Du CL *et al.* Spatiotemporal differences in phosphorus release potential of bloom-forming cyanobacteria in Lake Taihu. *Environmental Pollution*, 2021, **271**: 116294. DOI: 10.1016/j.envpol.2020.116294.
- [7] Jiang MQ, Ji XY, Zhou YP *et al.* Nutrient limitation and enzymolysis of phosphorus in Meiliang Bay, Lake Taihu, during algal blooms. *Water Environment Research*, 2019, **91**(5): 369-376. DOI: 10.1002/wer.1021.
- [8] Han CN, Dai Y, Sun NN *et al.* Algae bloom and decomposition changes the phosphorus cycle pattern in Taihu Lake. *Water*, 2022, **14** (22): 3607. DOI: 10.3390/w14223607.
- [9] Wang JH, Zhou YK, Bai XL *et al.* Effect of algal blooms outbreak and decline on phosphorus migration in Lake Taihu, China. *Environmental Pollution*, 2022, **296**: 118761. DOI: 10.1016/j.envpol.2021.118761.
- [10] Han CN, Tang Y, Wu H *et al.* Periodic variations of phosphorus migration and transformation in a eutrophic lake of China: The role of algae bloom and collapse. *Frontiers in Earth Science*, 2023, **10**: 1097679. DOI: 10.3389/feart.2022.1097679.
- [11] Yang L, Liu YQ, Cao XY *et al.* Community composition specificity and potential role of phosphorus solubilizing bacteria attached on the different bloom-forming cyanobacteria. *Microbiological Research*, 2017, **205**: 59-65. DOI: 10.1016/j.micres.2017.08.013.
- [12] Liu DD, Li XY, Qiao Q *et al.* Assessment of phosphorus pollution and phosphorus release mechanisms of sediment in the Tuojiang River, Southwest China. *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 2024, **51**: 101635. DOI: 10.1016/j.ejrh.2023.101635.
- [13] Maitra N, Manna SK, Samanta S *et al.* Ecological significance and phosphorus release potential of phosphate solubilizing bacteria in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*, 2015, **745**(1): 69-83. DOI: 10.1007/s10750-014-2094-z.
- [14] Li JT, Lu JL, Wang HY *et al.* A comprehensive synthesis unveils the mysteries of phosphate-solubilizing microbes. *Biological Reviews*, 2021, **96**(6): 2771-2793. DOI: 10.1111/brv.12779.
- [15] Zhu YR, Wu FC, He ZQ *et al.* Characterization of organic phosphorus in lake sediments by sequential fractionation and enzymatic hydrolysis. *Environmental Science & Technology*, 2013, **47**(14): 7679-7687. DOI: 10.1021/es305277g.
- [16] Li Y, Zhang JJ, Zhang JQ *et al.* Characteristics of inorganic phosphate-solubilizing bacteria from the sediments of a eutrophic lake. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2019, **16**(12): 2141. DOI: 10.3390/ijerph16122141.
- [17] Wang XC, Gao L, Ma K *et al.* Isolation of inorganic-phosphate-solubilizing bacteria and analysis of their effect on phosphorus release from lagoon sediments. *Geomicrobiology Journal*, 2023, **40**(1): 46-59. DOI: 10.1080/01490451.2022.2109079.
- [18] Liu YQ, Cao XY, Li H *et al.* Distribution of phosphorus-solubilizing bacteria in relation to fractionation and sorption behaviors of phosphorus in sediment of the Three Gorges Reservoir. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, **24**(21): 17679-17687. DOI: 10.1007/s11356-017-9339-0.
- [19] Zhu FL, Qu LY, Hong XG *et al.* Isolation and characterization of a phosphate-solubilizing halophilic bacterium *Kushneria* sp. YCWA18 from daqiao saltern on the coast of Yellow Sea of China. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2011, **2011**: 615032. DOI: 10.1155/2011/615032.
- [20] Ma K, Wang XC, Xie JH *et al.* Research progress of phosphate-solubilizing bacteria in sediments: Distribution, phosphate-solubilizing ability, and functional genes. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2023, (2): 280-290. [马凯, 王效昌, 谢嘉慧等. 沉积物解磷菌的研究进展: 分布、解磷能力及功能基因. 农业资源与环境学报, 2023, (2): 280-290.]

- [21] Tu CQ, Jin ZH, Che FF *et al.* Characterization of phosphorus sorption and microbial community in lake sediments during overwinter and recruitment periods of cyanobacteria. *Chemosphere*, 2022, **307**(Pt 1): 135777. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2022.135777.
- [22] Zhong CQ, Fu JF, Jiang TY *et al.* Polyphosphate metabolic gene expression analyses reveal mechanisms of phosphorus accumulation and release in *Microcylindropsira phosphovorus* strain JN459. *FEMS Microbiology Letters*, 2018, **365**(6): fny034. DOI: 10.1093/femsle/fny034.
- [23] Wu QH, Zhang RD, Huang S *et al.* Effects of bacteria on nitrogen and phosphorus release from river sediment. *Journal of Environmental Sciences; China*, 2008, **20**(4): 404-412. DOI: 10.1016/s1001-0742(08)62071-9.
- [24] Qin BQ, Xu PZ, Wu QL *et al.* Environmental issues of Lake Taihu, China. *Hydrobiologia*, 2007, **581**(1): 3-14. DOI: 10.1007/s10750-006-0521-5.
- [25] Chen M, Jiang HL. Relative contribution of iron reduction to sediments organic matter mineralization in contrasting habitats of a shallow eutrophic freshwater lake. *Environmental Pollution*, 2016, **213**: 904-912. DOI: 10.1016/j.envpol.2016.03.061.
- [26] Rydin E, Welch EB. Aluminum dose required to inactivate phosphate in lake sediments. *Water Research*, 1998, **32**(10): 2969-2976. DOI: 10.1016/s0043-1354(98)00055-4.
- [27] Qian YC, Shi JY, Chen YX *et al.* Characterization of phosphate solubilizing bacteria in sediments from a shallow eutrophic lake and a wetland: Isolation, molecular identification and phosphorus release ability determination. *Molecules*, 2010, **15**(11): 8518-8533. DOI: 10.3390/molecules15118518.
- [28] Chen JQ, Zhao GY, Wei YH *et al.* Isolation and screening of multifunctional phosphate solubilizing bacteria and its growth-promoting effect on Chinese fir seedlings. *Scientific Reports*, 2021, **11**: 9081. DOI: 10.1038/s41598-021-88635-4.
- [29] Jha V, Bombaywala S, Purohit H *et al.* Differential colonization and functioning of microbial community in response to phosphate levels. *Journal of Environmental Management*, 2022, **321**: 115856. DOI: 10.1016/j.jenvman.2022.115856.
- [30] Ye TR, Cai HY, Liu X *et al.* Dominance of *Oscillospira* and *Bacteroides* in the bacterial community associated with the degradation of high-concentration dimethyl sulfide under iron-reducing condition. *Annals of Microbiology*, 2016, **66**(3): 1199-1206. DOI: 10.1007/s13213-016-1207-5.
- [31] Wang JL, Fu ZS, Qiao HX *et al.* Assessment of eutrophication and water quality in the estuarine area of Lake Wuli, Lake Taihu, China. *Science of the Total Environment*, 2019, **650**(Pt 1): 1392-1402. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.09.137.
- [32] Liu C, Du YH, Zhong JC *et al.* From macrophyte to algae: Differentiated dominant processes for internal phosphorus release induced by suspended particulate matter deposition. *Water Research*, 2022, **224**: 119067. DOI: 10.1016/j.watres.2022.119067.
- [33] Zhou AM, Wang DS, Tang HX. Phosphorus fractionation and bio-availability in Taihu Lake (China) sediments. *Journal of Environmental Sciences; China*, 2005, **17**(3): 384-388.
- [34] Zhang SH, Wang WL, Zhang KX *et al.* Phosphorus release from cyanobacterial blooms during their decline period in eutrophic Dianchi Lake, China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, **25**(14): 13579-13588. DOI: 10.1007/s11356-018-1517-1.
- [35] Chen M, Ye TR, Krumholz LR *et al.* Temperature and cyanobacterial bloom biomass influence phosphorus cycling in eutrophic lake sediments. *PLoS One*, 2014, **9**(3): e93130. DOI: 10.1371/journal.pone.0093130.
- [36] Xie JG, Yan ZQ, Wang GF *et al.* A bacterium isolated from soil in a Karst rocky desertification region has efficient phosphate-solubilizing and plant growth-promoting ability. *Frontiers in Microbiology*, 2021, **11**: 625450. DOI: 10.3389/fmicb.2020.625450.
- [37] Thwaites BJ, van den Akker B, Reeve PJ *et al.* Ecology and performance of aerobic granular sludge treating high-saline municipal wastewater. *Water Science and Technology: a Journal of the International Association on Water Pollution Research*, 2018, **77**(3/4): 1107-1114. DOI: 10.2166/wst.2017.626.
- [38] Zheng L, Wu X, Ding A *et al.* Phosphorus release and uptake of a denitrifying phosphorus-accumulating bacterium with different electron acceptors. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2020, **18**(6): 7865-7880. DOI: 10.15666/aeer/1806_78657880.
- [39] Lidbury IDEA, Scanlan DJ, Murphy ARJ *et al.* A widely distributed phosphate-insensitive phosphatase presents a route for rapid organo-phosphorus remineralization in the biosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, **119**(5): e2118122119. DOI: 10.1073/pnas.2118122119.
- [40] Wang JP, Wang C, Li JH *et al.* Comparative genomics of degradative *Novosphingobium* strains with special reference to microcystin-degrading *Novosphingobium* sp. THN1. *Frontiers in Microbiology*, 2018, **9**: 2238. DOI: 10.3389/fmicb.2018.02238.
- [41] Lin QM, Zhao XR, Sun YX *et al.* Community characters of soil phosphobacteria in four ecosystems. *Soil Environmental Sciences*, 2000, **9**(1): 34-37.
- [42] Asea P, Kucey R, Stewart J. Inorganic phosphate solubilization by two *Penicillium* species in solution culture and soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1988, **20**(4): 459-464. DOI: 10.1016/0038-0717(88)90058-2.
- [43] Bagyaraj D, Krishnaraj P, Khanuja S. Mineral phosphate solubilization; Agronomic implications, mechanism and molecular genetics. *Proceedings of the Indian National Science Academy Part B. Reviews Tracts-Biological Sciences*, 2000, **66**(2/3): 69-82.
- [44] 魏烈群. 荣成天鹅湖解磷菌的分离筛选及其对沉积物磷释放的影响[学位论文]. 烟台: 烟台大学, 2023.
- [45] 宋春雷. 溶解态磷酸酶与微生物活性在湖泊富营养化过程中的作用[学位论文]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2005.

- [46] Li H, Song CL, Yang L *et al.* Nutrients regeneration pathway, release potential, transformation pattern and algal utilization strategies jointly drove cyanobacterial growth and their succession. *Journal of Environmental Sciences: China*, 2021, **103**: 255-267. DOI: 10.1016/j.jes.2020.11.010.
- [47] Xia L, Li XM, Fan WH *et al.* Heterotrophic nitrification and aerobic denitrification by a novel *Acinetobacter* sp. ND7 isolated from municipal activated sludge. *Bioresour Technol*, 2020, **301**: 122749. DOI: 10.1016/j.biortech.2020.122749.
- [48] Luan ZX, Li ZW, Wang JK *et al.* Effectiveness analysis of anti-chloride ion shock in a wastewater treatment plant in Northern China. *Water and Wastewater Engineering*, 2020, **46** (1): 32-38. [栾志翔,李志伟,王江宽等. 北方某污水处理厂抗氯离子冲击效果分析. 给水排水, 2020, **46** (1): 32-38.]
- [49] Zhang B, Chen JC, Su YR *et al.* Utilization of indole-3-acetic acid-secreting bacteria in algal environment to increase biomass accumulation of *Ochromonas* and *Chlorella*. *BioEnergy Research*, 2022, **15** (1): 242-252. DOI: 10.1007/s12155-021-10246-8.
- [50] Yang ZY, Ledbetter R, Shaw S *et al.* Evidence that the P_i release event is the rate-limiting step in the nitrogenase catalytic cycle. *Biochemistry*, 2016, **55** (26): 3625-3635. DOI: 10.1021/acs.biochem.6b00421.
- [51] Wu W, Zhou JW, Xuan RR *et al.* Dietary κ-carrageenan facilitates gut microbiota-mediated intestinal inflammation. *Carbohydrate Polymers*, 2022, **277**: 118830. DOI: 10.1016/j.carbpol.2021.118830.
- [52] Hughes RA, Zhang YL, Zhang R *et al.* Genome sequence and composition of a tolyporphin-producing *Cyanobacterium*-microbial community. *Applied and Environmental Microbiology*, 2017, **83** (19): e01068-e01017. DOI: 10.1128/AEM.01068-17.
- [53] Chaudhary S, Nvi T, Dhanker R *et al.* Different applications of sulphur oxidizing bacteria: A review. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2019, **8** (11): 770-778. DOI: 10.20546/ijemas.2019.811.091.
- [54] Jia LP, Cheng XL, Fang LC *et al.* Nitrogen removal in improved subsurface wastewater infiltration system; Mechanism, microbial indicators and the limitation of phosphorus. *Journal of Environmental Management*, 2023, **335**: 117456. DOI: 10.1016/j.jenvman.2023.117456.
- [55] Zhao GY, Wei YH, Chen JQ *et al.* Screening, identification and growth-promotion products of multifunctional bacteria in a Chinese fir plantation. *Forests*, 2021, **12** (2): 120. DOI: 10.3390/f12020120.
- [56] Zhang Y, Song CL, Zhou ZJ *et al.* Coupling between nitrification and denitrification as well as its effect on phosphorus release in sediments of Chinese shallow lakes. *Water*, 2019, **11** (9): 1809. DOI: 10.3390/w11091809.
- [57] Chen M, Zhang YQ, Krumholz LR *et al.* Black blooms-induced adaptive responses of sulfate reduction bacteria in a shallow freshwater lake. *Environmental Research*, 2022, **209**: 112732. DOI: 10.1016/j.envres.2022.112732.
- [58] Wang K, Jia R, Li LN *et al.* Community structure of *Anaeromyxobacter* in Fe(III) reducing enriched cultures of paddy soils. *Journal of Soils and Sediments*, 2020, **20** (3): 1621-1631. DOI: 10.1007/s11368-019-02529-7.
- [59] Pérez-Rodríguez I, Choi JK, Abuyen K *et al.* *Geothermobacter hydrogeniphilus* sp. nov., a mesophilic, iron(III)-reducing bacterium from seafloor/subseafloor environments in the Pacific Ocean, and emended description of the genus *Geothermobacter*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2021, **71** (4): 10.1099/ijsem.0.004739. DOI: 10.1099/ijsem.0.004739.
- [60] Paix B, Othmani A, Debroas D *et al.* Temporal covariation of epibacterial community and surface metabolome in the Mediterranean seaweed holobiont *Taonia atomaria*. *Environmental Microbiology*, 2019, **21** (9): 3346-3363. DOI: 10.1111/1462-2920.14617.
- [61] Buongiorno J, Herbert LC, Wehrmann LM *et al.* Complex microbial communities drive iron and sulfur cycling in Arctic fjord sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019, **85** (14): e00949-e00919. DOI: 10.1128/AEM.00949-19.

附表 I 湖泛期与非湖泛期沉积物中环境因子的变化

Attached Tab.I Changes of environmental factors in sediments during (a) black and (b) non-black blooms

深度/ cm	$\Sigma H_2S/(mg/L)$		$NH_3-N/(mg/L)$		Total iron/%		TOC/(mg/kg)		TN/(mg/kg)		TP/(mg/kg)		$PO_4^{3-}/(mg/L)$	
	湖泛期	非湖泛期	湖泛期	非湖泛期	湖泛期	非湖泛期	湖泛期	非湖泛期	湖泛期	非湖泛期	湖泛期	非湖泛期	湖泛期	非湖泛期
1	0.64	0.12	39.5	0.88	3.04	2.63	19.96	13.64	1.34	1.05	0.82	1.25	1.59	0.59
2	0.53	0.20	36.55	0.93	3.3	2.59	14.83	12.3	1.16	0.99	0.87	1.27	0.96	0.57
3	0.33	0.22	28.05	0.38	2.75	3.1	16.79	15.4	0.95	0.95	0.88	1.22	0.82	0.61
4	0.25	0.11	26.3	0.45	2.97	3.16	15.55	12.72	0.87	1.09	0.92	1.12	1.06	0.83
5	0.28	0.83	22.55	0.58	2.61	2.73	9.04	13.51	0.79	0.92	1.2	1.08	1.04	0.67

附表 II 线性回归分析结果

Attached Tab.II Linear regression analysis results

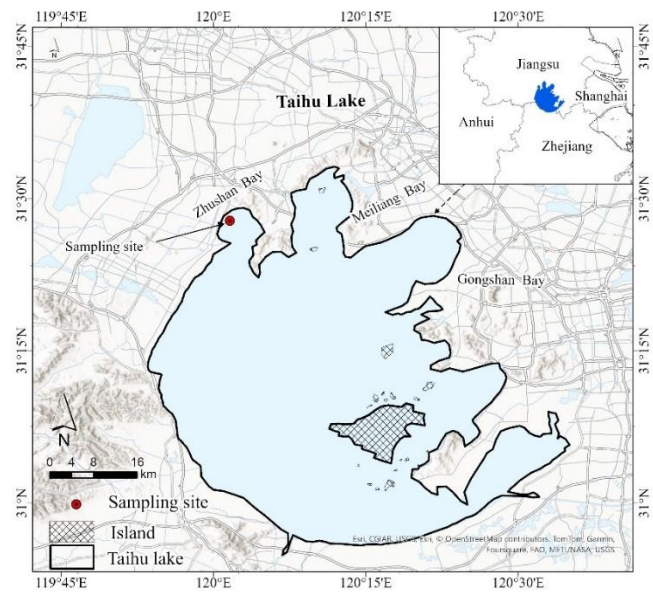
湖泛期线性回归分析结果 (n=15)								非湖泛期线性回归分析结果 (n=15)									
	非标准化系数		标准化系数		<i>t</i>	<i>p</i>	共线性诊断		<i>B</i>	非标准化系数		标准化系数		<i>t</i>	<i>p</i>	共线性诊断	
	<i>B</i>	标准误	<i>Beta</i>				VIF	容忍度		<i>B</i>	标准误	<i>Beta</i>				VIF	容忍度
常数	-1.54	0.07	-		-21.876	0.000**	-	-	1.441	0.09	-		15.943	0.000**	-	-	
深度	0.081	0.014	0.845		5.708	0.000**	1	1	-0.064	0.014	-1.13		-4.492	0.001**	3.646	0.274	
PSM	0	0	-0.514		-2.163	0.050**	1	1	-0.001	0.001	-0.298		-1.185	0.259	3.646	0.274	
R^2	0.997							0.792									
调整 R^2	0.996							0.757									
<i>F</i>	$F(2,12)=1792.786,p=0.000$							$F(2,12)=22.802,p=0.000$									
D-W 值	1.468							2.599									
因变量: TP、* $p<0.05$ ** $p<0.01$																	

湖泛期线性回归分析结果 (n=15)								非湖泛期线性回归分析结果 (n=15)									
	非标准化系数		标准化系数		<i>t</i>	<i>p</i>	共线性诊断		<i>B</i>	非标准化系数		标准化系数		<i>t</i>	<i>p</i>	共线性诊断	
	<i>B</i>	标准误	<i>Beta</i>				VIF	容忍度		<i>B</i>	标准误	<i>Beta</i>				VIF	容忍度
常数	1.027	0.31	-		3.308	0.006**	-	-	0.196	0.152	-		1.291	0.221	-	-	
PSM	0.001	0	0.885		6.84	0.000**	1	1	0.088	0.024	1.324		3.704	0.003**	3.646	0.274	
深度	-0.131	0.046	-0.581		-2.858	0.014*	2.205	0.454	0.003	0.001	0.813		2.276	0.042*	3.646	0.274	
R^2	0.775							0.58									
调整 R^2	0.737							0.509									
<i>F</i>	$F(2,12)=20.629,p=0.000$							$F(2,12)=8.269,p=0.006$									
D-W 值	1.165							1.143									
因变量: PO_4^{3-} 、* $p<0.05$ ** $p<0.01$																	

附表 III 微生物网络图中的主要参数

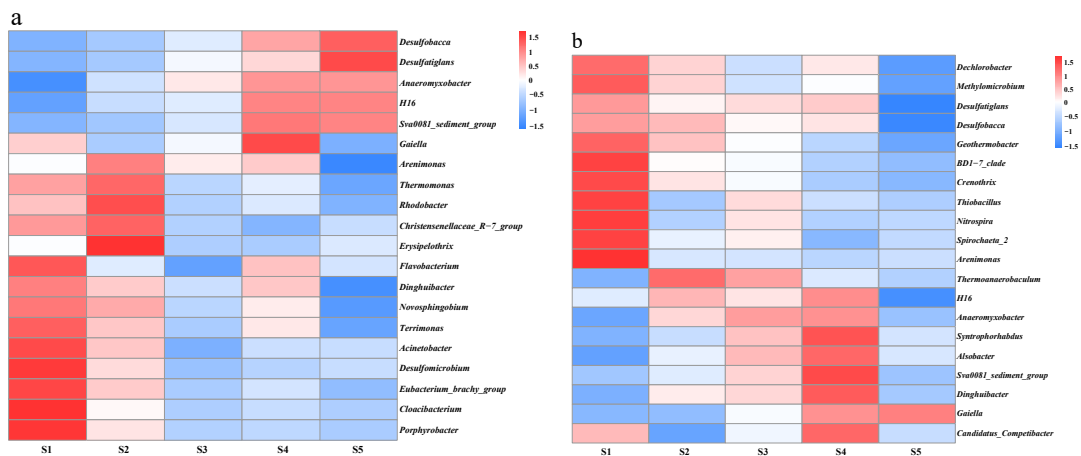
Attached Tab.III Main parameters in microbial network diagram

网络图	节点数	边数	平均度	网络直径	图密度	模块化指数	聚类系数	平均路径长度	正相关率/%
湖泛期	30	216	14.4	4	0.497	0.567	0.741	1.616	71.3



附图 I 太湖采样点位(31°24'45"N, 120°01'45"E)

Attached Fig.I The sampling sites of the Lake Taihu (31°24.335'N, 120°01.762'E)



附图 II 沉积物中微生物门水平的 OTU 数量(a: 湖泛期, b: 非湖泛期, S1~S5:1~5 cm)

Attached Fig.II The number of OTUs at the microbial phylum level in sediment

(a: black blooms, b: non-black blooms, S1-S5: 1-5 cm)