

营养盐变化对微囊藻群体附生细菌群落组成及稳定性影响*

王艺饶^{1,5}, 方道艳², 刘佳音², 赵佳颖⁴, 蔡元锋³, 施丽梅^{1**}, 李朋富², 吴庆龙¹

(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, 南京 211135)

(2: 南京大学生命科学院, 南京 210093)

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

(4: 南京师范大学, 南京 211135)

(5: 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 微囊藻群体藻际中的附生细菌及其与微囊藻之间的相互作用影响藻群体的生长和维持, 从而影响水华的生消过程。营养盐是影响微生物生长的重要因素之一, 微囊藻水华的生消伴随着营养盐的波动变化。为探究营养盐变化对微囊藻群体附生细菌群落组成的影响, 本文将一株从太湖分离得到的铜绿微囊藻群体作为研究对象, 基于多营养盐梯度培养实验, 开展了不同营养盐条件包括缺氮 (ND)、贫营养 (O)、中营养 (M)、富营养 (E) 和超富营养 (BG-11) 对微囊藻群体附生细菌群落组成及藻菌互作的影响研究, 探究微囊藻生长过程中附生细菌对营养盐变化的响应。结果表明, 营养盐浓度显著影响附生细菌群落组成及多样性, 缺氮、贫营养和中营养条件下群落组成更相似, 富营养和超富营养条件下群落差异增加, 且高氮磷浓度会降低群落丰富度和多样性。门水平核心物种为 Proteobacteria、Bacteroidetes 和 Armatimonadetes, 优势菌目为 Rhizobiales、Caulobacteriales 和 Pseudomonadales, 在不同营养盐下优势物种不同, BG11 组以 Actinobacteria、Cytophagales 等为优势菌群; O 组中 Bradyrhizobiaceae、Hyphomicrobiaceae 是主要差异类群; ND 组的优势类群为 Rhizobiales; M 组以 Comamonadaceae 为优势, 体现出营养盐对微囊藻附生细菌群落组成的影响。同时, 营养盐梯度改变群落稳定性及藻菌互作关系, 富营养组微囊藻抵抗力和反应力更强, 微囊藻与附生细菌之间在所有处理组都有正向关系, 在中低营养盐组负相关关系增强, 藻菌竞争关系占主导。本研究揭示了藻际细菌群落及藻菌互作对不同梯度营养条件的响应, 为不同营养水体微囊藻水华的维持机制提供支撑。

关键词: 营养盐; 铜绿微囊藻群体; 细菌群落; 附生细菌

Effect of different nutrient conditions on composition and stability of bacterial communities associated with colonial *Microcystis*

Wang Yirao^{1,5}, Fang Daoyan², Liu Jiayin², Zhao Jiayi⁴, Cai Yuanfeng³, Shi Limei^{1**}, Li Pengfu², Wu Qinglong¹

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

(2: School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, 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: Nanjing Normal University, Nanjing 211135, P.R.China)

* 2025-08-26 收稿; 2025-11-06 收修改稿。

国家自然科学基金项目 (32371606, 31971449) 联合资助。

**通信作者; E-mail: lmsi@niglas.ac.cn

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

Abstract: Bacteria inhabiting the colonial *Microcystis* phycosphere interact closely with the host alga, influencing its growth dynamics and thereby affecting the initiation and dissipation of *Microcystis* blooms. Nutrients represent a key factor driving microbial growth, and fluctuations in nutrient levels frequently accompany *Microcystis* bloom cycles. To explore how nutrient variations shape the bacterial communities associated with *Microcystis* colonies, this study employed a non-axenic strain of colonial *Microcystis aeruginosa* isolated from Lake Taihu as the model system. Through a multi-nutrient gradient culture experiment, the effects of different nutrient regimes—including nitrogen-deficient (ND), oligotrophic (O), mesotrophic (M), eutrophic (E), and highly eutrophic (BG-11) conditions—were evaluated, and the responses of the associated bacterial communities to nutrient fluctuations during *Microcystis* growth were analyzed. Results demonstrate that nutrient concentration significantly modulates bacterial community composition and alpha-diversity. Communities under ND, O, and M conditions exhibited greater similarity to each other, whereas those under E and BG-11 conditions diverged more markedly. Elevated nitrogen and phosphorus levels were associated with reduced community richness and diversity. Core bacterial phyla included Proteobacteria, Bacteroidota, and Armatimonadota, with dominant orders such as Rhizobiales, Caulobacterales, and Pseudomonadales. Core taxa varied across nutrient regimes: the BG-11 group was characterized by Actinobacteria and Cytophagales; the O group featured Bradyrhizobiaceae and Hyphomicrobiaceae; the ND group was dominated by Rhizobiales; and the M group showed prominence of Comamonadaceae, underscoring nutrient-driven shifts in the *Microcystis*-associated bacteriome. Furthermore, nutrient gradients influenced community stability and interaction patterns: under eutrophic conditions, *Microcystis* displayed stronger resistance and responsiveness, while bacterial cooperation prevailed in oligotrophic settings, shifting toward competitive interactions under nutrient enrichment. This study elucidates how nutrient gradients regulate algal–bacterial interactions and associated microbial community assembly, offering mechanistic insights into the persistence of *Microcystis* blooms across trophic gradients.

Keywords: nutrient salts; *Microcystis aeruginosa* populations; bacterial communities; epibacterial communities

水体富营养化导致的蓝藻水华已成为全球性水环境问题，其中微囊藻作为最常见的水华蓝藻，是形成蓝藻水华的优势种^[1]。在自然水体环境中，微囊藻多以群体形式存在，微囊藻群体比单细胞微囊藻具有更高的生存竞争优势，藻细胞群体的形成是微囊藻在水华中占优势的重要因素^[2,3]。微囊藻群体中不仅包含藻细胞本身，还包含复杂的附生细菌群落，这些细菌在藻类生长、代谢和生态竞争中扮演关键角色^[4,5]。藻菌互作在水华蓝藻爆发中是一个不可忽视的因素^[6]。研究表明，微囊藻群体中的附生细菌可参与氮循环、有机质降解及藻毒素转化等过程，其群落组成显著影响微囊藻的环境适应能力和竞争优势^[7,8]。

营养盐是调控淡水生态系统微生物群落结构的关键环境因子。经典 Redfield 理论认为藻类生长的最适氮磷比为 16:1，但实际环境中氮磷比例常因人类活动输入而大幅偏离此值^[9]。近年研究发现，不同氮磷浓度及比例不仅直接影响微囊藻生长，还可能通过改变藻细胞分泌物（如多糖、有机酸等）的化学组成，间接塑造附生细菌群落^[10,11]。营养盐的升高对水生细菌群落产生了综合影响，加剧物种多样性的变化，促进确定物种多样性在群落构建中的重要性^[12,13]。

研究表明，磷限制条件下微囊藻会增加碱性磷酸酶的分泌以获取磷源，这些酶可能成为特定磷酸盐降解细菌的生态位资源^[14,15]。此外，氮形态（铵盐、硝酸盐、尿素等）的差异也会导致附生细菌功能群的分化，如固氮菌在低氮环境中可能获得竞争优势^[16]。尽管已有研究探讨了单一营养盐限制对藻类或细菌的影响^[17]，然而，目前关于营养盐变化如何调控微囊藻附生细菌群落的时空动态及其稳定机制的研究仍存在明显不足，对营养盐动态变化下微囊藻-附生细菌协同演化关系的理解仍存在以下空白：(1) 多数研究聚焦短期响应，缺乏在长时间尺度上细菌群落的动态分析；(2) 氮磷比较为单一，一般只分为贫营养和富营养组，对于中间阶段的营养盐可能性探索较少；(3) 对微囊藻群体中附生细菌群落稳定性的研究不足。这些问题限制了我们对藻菌共生体系抗环境因素干扰能力的预测。

在蓝藻水华防控研究中，许多研究者针对氮磷营养盐的调控众说纷纭。为了探究氮磷营养盐如何影响微囊藻群体的生长和藻际中藻菌之间的互作。本研究通过设置五种不同营养盐处理组，结合高通量测序技

术和时间序列分析,旨在揭示:营养盐变化在微囊藻附生细菌群落多样性及分类组成变化中的响应、不同处理组细菌群落在时间梯度上稳定性的差异规律以及营养盐对藻与细菌群落之间的网络关系。研究结果可为理解不同营养水体中藻菌群落的构建机制提供新见解,并为基于营养盐调控的蓝藻水华治理策略提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

1.1.1 藻种培养与样品采集 本研究所用的实验藻种 D2 群体为蔡元锋博士于 2011 年从太湖分离纯化得到的铜绿微囊藻群体 (*Microcystis aeruginosa*)。将 D2 群体扩大培养至对数期,并以 5×10^4 cells/mL 的初始浓度接种至含 250 mL BG-11 培养基的 500 mL 无菌玻璃三角瓶中,综合文献资料^[14,18],将 BG-11 培养基设置 5 个梯度氮磷浓度来模拟水体环境营养盐的变化,分别为缺氮 (ND)、贫营养 (O)、中营养 (M)、富营养 (E) 和超富营养 (BG-11) (表 1),每组设置三个平行。

实验开始后,将实验体系放入光照培养箱培养,光强 $50 \mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,温度 25°C ,光暗周期 12h:12h,直至实验结束。根据预实验结果,整个实验进行 45 天,分别于培养 0、5、15、35 和 45 天取样,覆盖了微囊藻生长的对数期至衰亡期。每次取样前轻摇使 D2 群体均匀分布,每瓶取样 10 mL,将 3 个平行的样品混合后用 $20 \mu\text{m}$ 的滤膜 (直径 47 mm, Millipore, Germany) 过滤,可收集得 D2 群体及其附生细菌,并将滤膜保存于 -80°C 。

Tab. 1 Nutrient salt group setting and nutrient element concentration (mg/L)

表 1 营养盐组别设置及营养元素浓度 (mg/L)

处理组	氮浓度	磷浓度	N:P	生态学意义
ND	0	7.11	0	缺氮
O	0.05	0.02	2.5:1	贫营养
M	1	0.2	5:1	中营养
E	10	2	5:1	富营养
BG-11	247.06	7.11	34.75:1	超富营养

1.1.2 主要仪器与试剂 光照培养箱 (GZL-P380B)、光学显微镜 (Imager. A2x)、浮游生物摄像分类系统 (FlowCam)、超声波细胞破碎机 (XO-1000D)、超净工作台 (SW-CJ-1FD)、高压灭菌锅 (MLS-3750)、超低温冰箱 (Forma™ 994 系列)。主要试剂: NaNO_3 、 $\text{K}_2\text{HPO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 、无菌水。

1.2 实验方法

1.2.1 藻细胞计数 实验前利用光学显微镜 (Imager, A2x, ZEISS, Germany),采用血细胞计数法确定藻细胞浓度;使用超声波细胞粉碎机在 1%低功率下将微囊藻群体打散为单细胞,利用 FlowCam 对藻细胞计数。

1.2.2 DNA 提取、PCR 扩增及 Illumina MiSeq 高通量测序

本部分实验方法与方道艳相同^[19]。DNA 的检测与提取采用乙基黄原酸钾 (XS) 法^[20,21];为进行细菌群落多样性分析,引物选用 338F (正向引物)和 806R 引物 (反向引物)对 16SrRNA 基因的 V3-V4 可变区^[22]进行 PCR 扩增;依照 Illumina MiSeq 测序平台 (Illumina 公司, USA) 的标准操作流程,将纯化后的 PCR 扩增片段采用 NEXTFLEX Rapid DNA-Seq 检测定量,构建 PE 2*300 文库,随后通过 Miseq PE 300 测序系统完成测序。

1.3 数据分析

原始测序序列使用 Trimmomatic 软件质控,使用 FLASH 软件进行拼接;使用 UPARSE 软件

(version7.1http://drive5.com/uparse/), 根据 97%的相似度对序列进行 OTU 聚类, 并在聚类过程中去除单序列和嵌合体。利用 RDP classifier (http://rdp.cme.msu.edu/) 贝叶斯算法^[23]对每条序列进行物种分类注释, 比对 Silva 数据库 (SSU123), 设置比对阈值为 70%。

统计分析和相关绘图主要利用 R 语言平台实现: 利用 R 语言 ‘picante’ 软件包进行 Alpha 多样性分析, 包括利用 Shannon 指数, Simpson 指数, Ace 指数和 Chao1 指数来评估群落的物种丰富度和多样性, 指数组间差异采用 T 检验 (T.test) 确定; 利用 ‘vegan’ 包基于 Bray-Curtis 距离完成 NMDS (PCoA 分析)、ANOSIM 及 PERMANOVA 的分析及作图; 利用 ‘CFViSA’ 平台绘制 lefse 分析图^[24]; 参照毛振镀^[25]的分析方法利用 ‘dplyr’ 包对 D2 群体进行抵抗力和反应力的分析。通过 ‘Hmisc’ 软件包进行单因素网络图的分析, 采用 Spearman 等级相关系数计算所有 OTU 两两间相关性, 对相关性系数 R 值及显著性 P 值进行进一步筛选, 采用 BH (Benjamini-Hochberg) 法对原始 P 值进行校正, 最终保留 $|R| > 0.6$ 且 $P < 0.05$ 的 OTU, 并利用 Gephi 进行网络图的绘制; 并利用 Draw Venn Diagram 平台绘制 Venn 图。上述分析中, 除网络分析图之外, 其它分析均去除蓝藻序列。

2 结果分析

2.1 不同营养盐条件对 D2 群体附生细菌的多样性的影响

Alpha 多样性分析显示, D2 群体附生细菌群落不同营养盐条件下并没有显著的差异 ($P > 0.05$), 但 Shannon 指数仍可反映出 ND 组的多样性中位值明显高于 BG-11 组 (图 1 A), 而 Simpson 指数未显示出 D2 群体附生细菌随营养盐不同而发生显著变化, 表明无论氮磷含量如何, 多样性的均匀度都保持相对稳定 (图 1B)。与其他处理组相比, O 组与 M 组分别表现出更高的 ACE 和 Chao1 中位值, 表明样本中存在大量低丰度物种, 优势物种少。

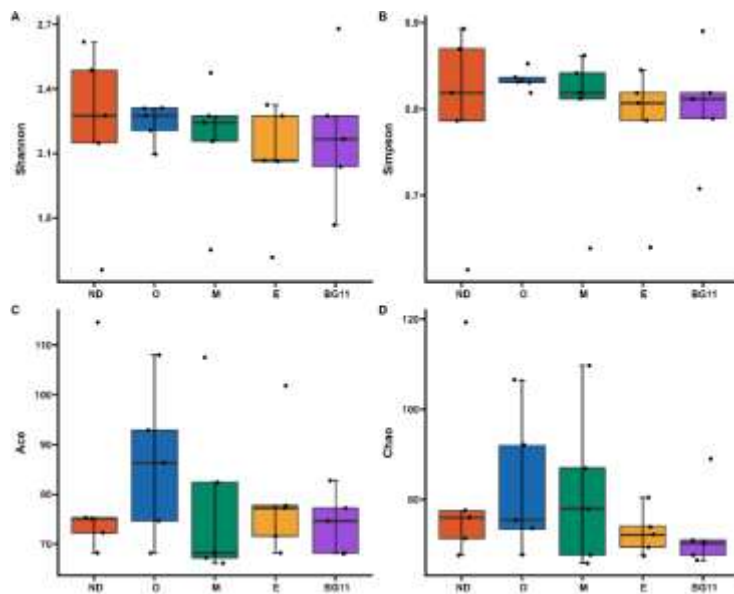


图 1 D2 群体附生细菌在不同营养盐 (ND、O、M、E、BG-11) 处理下 Alpha 多样性分析 (T 检验, 去除蓝藻序列)

Fig. 1 Alpha diversity analysis of bacteria associated with D2 colonies under different nutrient treatments (ND, O, M, E, BG-11, t-test, removal of cyanobacterial sequences)

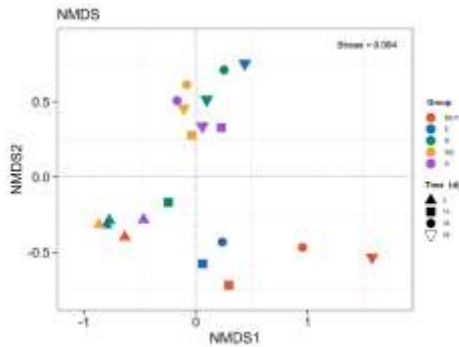


图 2 D2 群体附生细菌基于 Bray-Curtis 距离的非度量多维尺度 (NMDS) 分析 (OTU 水平, 去除蓝藻序列)

Fig. 2 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of bacteria associated with D2 colonies based on the Bray-Curtis distance (OTU level, cyanobacterial sequences removed)

对于 Beta 多样性, 图 2 为基于 Bray-Curtis 距离的 NMDS 分析, 该图从不同营养盐处理组以及培养时间两个角度直观地展示了变量对 D2 群体附生细菌群落结构的双重影响。从时间序列看, 在实验前期 (0-5d) 内, 样本点分布密集, D2 群体附生细菌在不同营养盐处理之间没有明显差异, 表明了体系对营养盐变化的短期耐受; 而在实验中后期 (15-45d), 样本点分布较为分散, 随着时间的推移表示后期差异增大, 表明 D2 群体附生细菌对外界环境中营养盐变化需要较长的时间的响应。从营养盐角度分析, 将五个处理组共同分析, 处理组之间的群落结构差异不显著 ($P=0.038$), 但从图中可以看出, 15、35、45d 时, ND、O、M 三个处理组有明显的聚类, 富营养条件 (E、BG-11) 有明显的聚类。第 5 天时, 不同营养盐处理样品之间没有明显差异且与第 0 天极其相似, 15 天以后, 富营养和 BG-11 组更相似, 贫营养缺氮与中营养组以及 45 天时的富营养组群落组成更加相似。

为考究不同营养盐处理组见的差异, 对五个组别在 15d、30d、45d 时进行 ANOSIM 分析, 结果表明 (如图 3A), 15d、30d 和 45d 组之间的样本在 Bray-Curtis 距离上存在显著差异 ($P < 0.05$), 并且这种差异是中等强度 ($R = 0.298$)。因此可以推断出在不同的营养盐处理下, 微囊藻附生细菌群落组成在长期培养后均受到了影响, 营养盐显著驱动了细菌群落结构的差异。此外将 BG-11 组与其他四个处理组单独进行分析 (图 3B), 其中 E 组与其他组相比聚类更为明显, 且两组间的细菌群落结构存在显著性且中等强度的区分度 (stress < 0.05, $P < 0.05$, $R = -0.036$)。

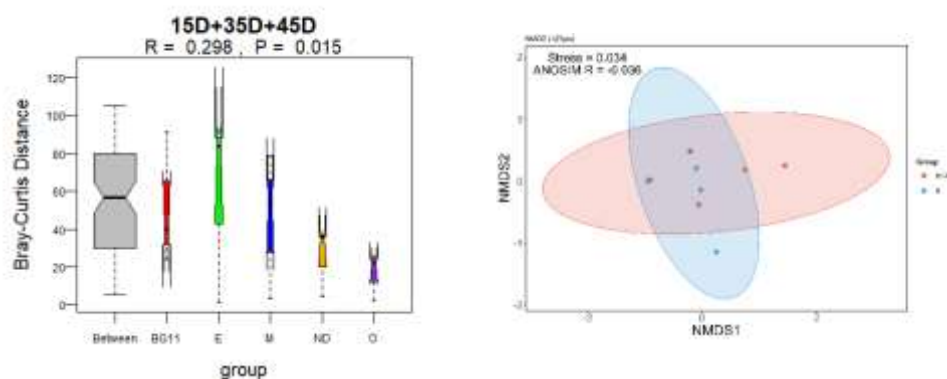


图 3 A: D2 群体附生细菌 ANOSIM 分析 (OTU 水平, 去除蓝藻序列); B: D2 群体附生细菌在 BG-11、E 两种处理组中基于 Bray-Curtis 距离的非度量多维尺度 (NMDS) 分析 (OTU 水平, 去除蓝藻序列)

Fig. 3 A: ANOSIM analysis of bacteria associated with D2 colonies (OTU level, removal of cyanobacterial sequences); B: Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of bacteria associated with D2 colonies based on the Bray-Curtis distance (OTU level, removal of cyanobacterial sequences) in the BG-11 and E treatment groups.

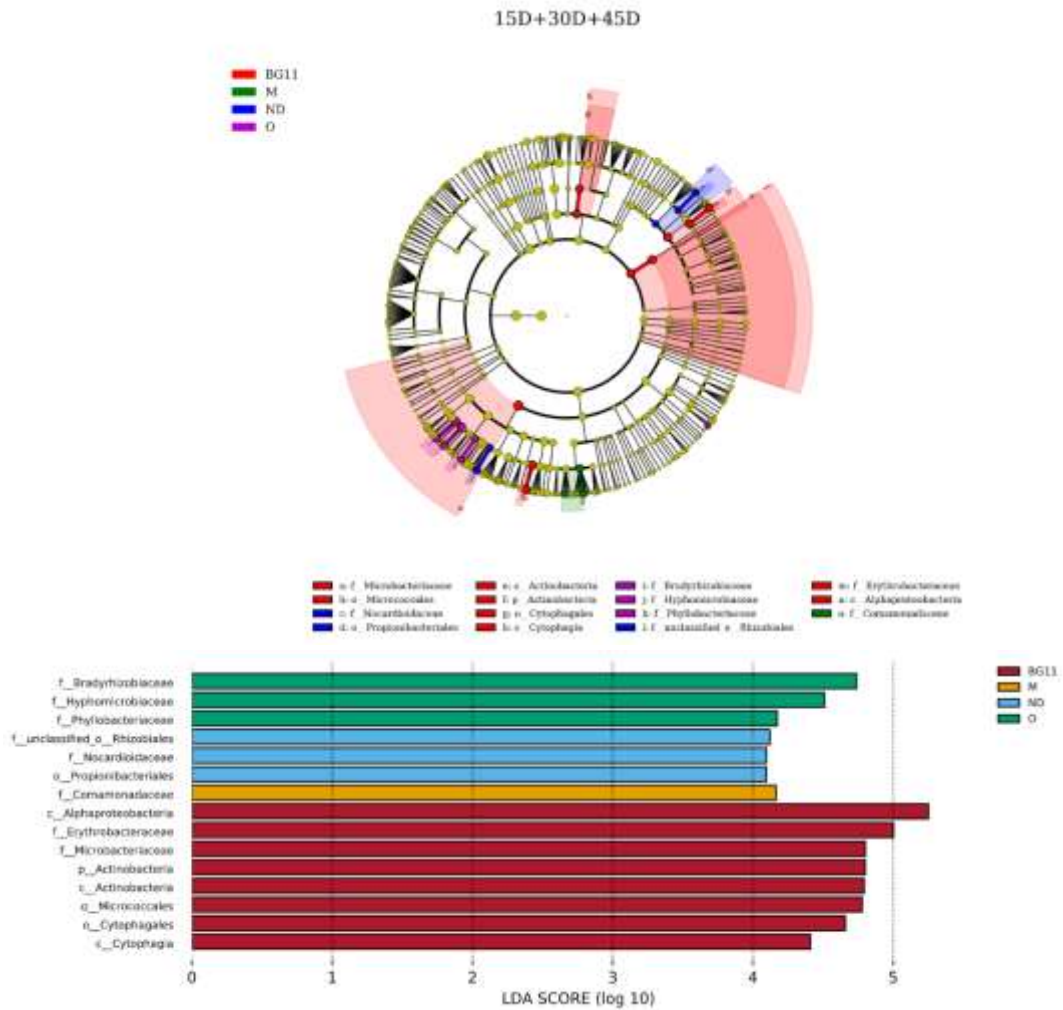


图 4 D2 群体培养体系中附生细菌 lefse 分析 (OTU 水平, 15、30、45D, 去除蓝藻序列)

Fig. 4 Lefse analysis of bacteria associated with D2 colonies (OTU level, 15、30、45D, removal of cyanobacterial sequences)

对 D2 群体培养体系中 15 天后的附生细菌群落进行 lefse 分析 (图 4), 差异特征图见附表, 结果显示, 不同营养盐处理条件 (BG11、M、ND、O) 显著影响微囊藻附生细菌的群落结构, LDA Score 值越大代表该物种在改组中相对其他组具有更高的丰度, LDA Score 值高于 3.0 的物种被认为是关键物种, LDA Score 值均为正, 表明各处理组均有其特征性的优势微生物类群。

Actinobacteria、Cytophagales、Erythrobacteraceae、Cytophagia 明显富集在 BG-11 处理组中, 且具有高丰度, 是该处理组条件下的微囊藻附生细菌的优势菌群 (图 2-4, 表 2)。Bradyrhizobiaceae、Hyphomicrobiaceae 的 LDA Score 较高, 表明在 O 处理组中这些类群是造成与其他组差异的重要微生物。而 ND 组中区别于其他组的关键微生物类群为 Rhizobiales、Nocardioidaceae、Propionibacteriales。Comamonadaceae 明显富集在 M 处理组中, 是该处理条件下的 D2 群体附生细菌优势种群。各处理组间的关键物种会有显著差异, 表明了营养盐的高低对附生细菌群落的显著影响。

2.2 微囊藻群体 D2 附生细菌在不同营养盐下的组成变化

综合所有样本, 由营养盐对微囊藻群体细菌群落组成影响的分析结果表明, 在 D2 群体附生细菌中, Rhizobiales、Caulobacteriales 和 Pseudomonadales 是优势菌目, 分别占相对丰度的 27.85%、22.98% 和 12.92%; 其次为 Rhodospirillales 和 Sphingobacteriales, 且二者相对丰度相近, 分别为 11.24% 和 11.63%。

表 2 优势物种分类水平梳理表

Tab. 2 Classification levels of dominant species

分类水平	物种名称 (拉丁文)	物种名称 (中文)	处理组
门	Actinobacteria	放线菌门	BG-11
目	Cytophagales	噬纤维菌目	BG-11
科	Erythrobacteraceae	赤杆菌科	BG-11
纲	Cytophagia	噬纤维菌纲	BG-11
科	Bradyrhizobiaceae	慢生根瘤菌科	O
科	Hyphomicrobiaceae	生丝微菌科	O
目	Rhizobiales	根瘤菌目	ND
科	Nocardioideae	类诺卡氏菌科	ND
目	Propionibacteriales	丙酸杆菌目	ND
科	Comamonadaceae	丛毛单胞菌科	M

在不同营养盐条件下, 附生细菌中的优势菌目呈现不同的变化趋势(图 5)。在低氮组 *Sphingobacteriales* 相对丰度最高, 随着营养盐的增加, 相对丰度逐渐降低, 在超富营养 BG11 组相对丰度只有 1.97%; 在贫营养组 *Pseudomonadales* 相对丰度明显低于其他组别; 与其他组别不同, *Rhodospirillales* 在中营养组占比较高; 而在超富营养 BG11 组, 与其他处理组有明显差异之处为 *Sphingomonadales* 和 *Fimbriimonadales* 的占比大幅增加且占比较大, 而 *Sphingobacteriales* 占比极小。随着营养盐的增加, *Caulobacteriales* 的占比整体呈现下降趋势。

随着时间推移, 在不同营养盐处理中优势细菌发生了改变。5d 时 *Pseudomonadales* 相对丰度均显著上升, 占 76.32%; 15d 时, *Rhizobiales* 由初始相对丰度的 20.84% 上升至 27.2%; 在 30d、45d 时, 各处理组细菌群落趋于稳定, *Pseudomonadales* 相对丰度降至 4.22%、4.29%, 整体呈现先上升后下降的趋势; 45d 时, *Rhizobiales* 相对丰度降至 16.51%, 总体呈现先上升后下降的趋势。总的来说, *Rhodospirillales* 相对丰度随着时间递进整体逐渐降低; *Pseudomonadales*、*Rhizobiales* 在多数处理组中保持较高的相对丰度。

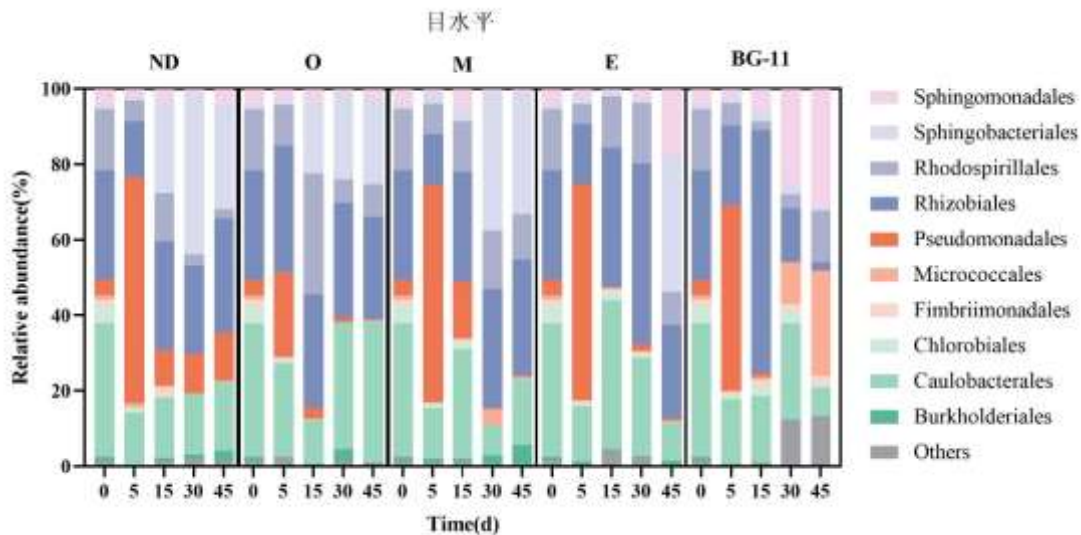


图 5 在不同营养盐下, D2 群体附生细菌的相对丰度 (目水平, 去除蓝藻序列)

Fig. 5 Relative abundance of bacteria associated with D2 colonies under different nutrient conditions (order level, removal of cyanobacterial sequences)

2.3 营养盐对微囊藻群体附生细菌核心微生物组成及稳定性的影响

在 OTU 水平下, 对不同时间下不同营养盐处理下的 D2 群体附生细菌进行 Venn 分析 (图 6), 随着时间的递进, 不同营养盐组别的共有 OTU 数目差别不大, 分别为 31、27、28、28。对于不同时间点的共有 OTU 所属的种属分析可得, 5d 的藻群体中共有的细菌类群为 *Bosea*、*Phreatobacter*; 15d 的共有细菌类群为 *norank*、*Roseococcus*; 30d 的共有细菌类群为 *Devosia*、*Bosea*、*norank*; 45d 的共有细菌类群为 *Devosia*、*norank*, 经过时间的推进, 共有物种也发生了变化。另外将不同取样时间的共有 OTU 进一步分析 (图 7), 门水平上核心物种为 Proteobacteria (OTU561、OTU234、OTU176、OTU178、OTU231、OTU271、OTU141、OTU281、OTU169、OTU146、OTU356、OTU280、OTU210、OTU157)、Bacteroidetes (OTU626、) 和 Armatimonadetes (OTU447), 且 Proteobacteria (OTU176、OTU178、OTU231、OTU271、OTU141、OTU561、OTU234、OTU281、OTU169、OTU146、OTU356、OTU280、OTU210、OTU157) 占比最高。

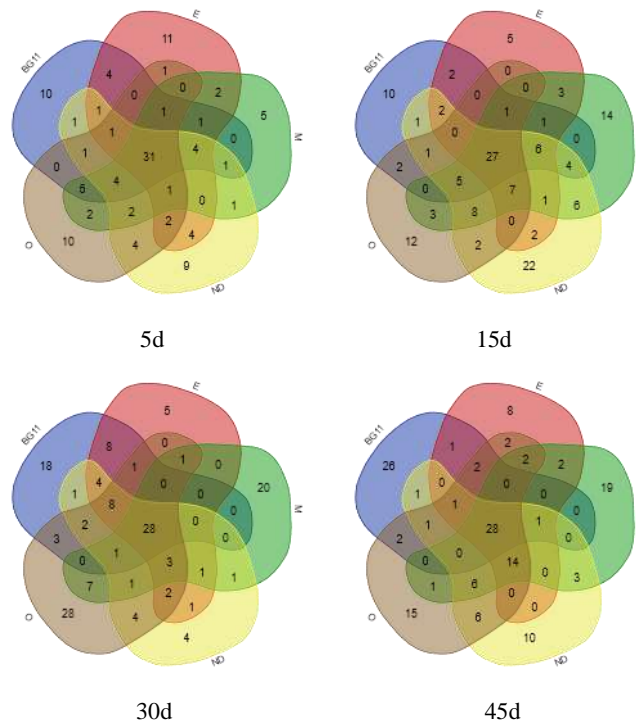


图 6 D2 群体培养体系中附生细菌群落在不同时间下 (5d、15d、30d、45d) Venn 分析

Fig. 6 Venn analysis of bacteria associated with D2 colonies at different times (5d, 15d, 30d, 45d)

藻细胞生长曲线结果显示 (图 8), ND、O 组无显著增长, 表现为营养不足而限制了藻的生长; M 组在 5-15d 快速生长, 有较强的短期强增殖能力, 但后期快速衰退; E 组细胞浓度相比前三组明显增高, 增长速率平缓且后期稳定; BG-11 组细胞浓度最高, 且后期持续增长。结果表明了不同处理组间的营养盐差异显著影响了藻细胞生长速率和周期。

基于不同组别样品中的藻细胞计数结果, 以 BG-11 处理组作为对照组, 分析在剩余四组培养体系中 D2 群体附生细菌群落对于环境的抵抗力和反应力的稳定性 (图 9)。从图中可以看出, 不同营养处理组下微囊藻的抵抗力存在差异。E 组的微囊藻抵抗力显著高于其他组, 该营养处理可能对微囊藻抵抗力提升有积极作用; 而 ND、O、M 组抵抗力数值相对较低且较为接近, 表明这些处理方式对微囊藻抵抗力提升效果不明显, 或者有抑制作用。

不同营养处理组下微囊藻的反应力存在明显差异。E 组的微囊藻反应力显著高于其他组, 表明该营养处理对微囊藻反应力有促进作用; ND、O、M 组反应力数值相对较低, 其中 O 组数值最低, 说明这些非富营养处理方式可能在一定程度上抑制微囊藻反应力, 且 O 组抑制作用可能相对更明显。

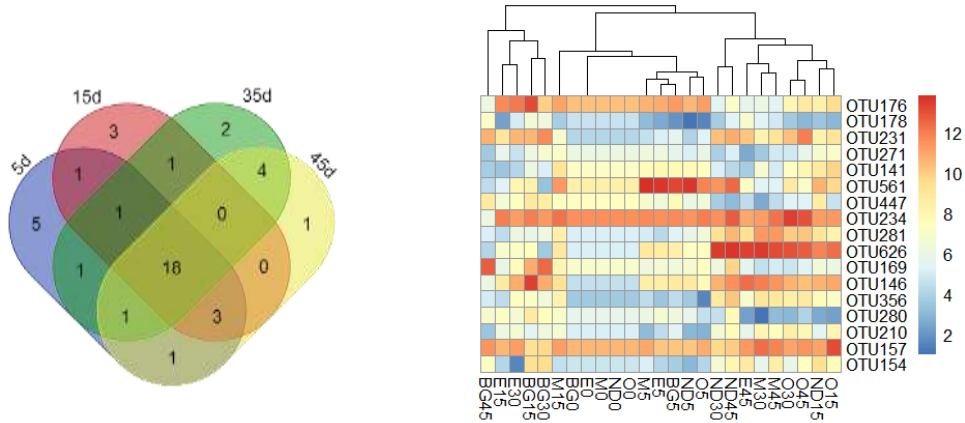


图 7 A: D2 群体培养体系中附生细菌群落所有营养盐梯度下不同培养时间共有细菌类群的 Venn 分析 (门水平, 去除蓝藻);
B: 针对 A 图中共有的 18 组数据的细菌类群进行热图分析

Fig.7 A: Venn analysis of bacterial taxa common to bacteria associated with D2 colonies at all nutrient conditions for different incubation times (gate level, removal of cyanobacteria); B: heatmap analysis of bacterial taxa for the 18 sets of data common to figure A

将抵抗力和反应力结合起来看, E 组的微囊藻表现均显著优于其他组。抵抗力接近-1, 反应力接近-0.05, 说明富营养处理能有效提升微囊藻在这两方面的性能, 可能为微囊藻提供了更适宜的营养环境, 增强了其生理活性和应对外界压力的能力。各处理组间抵抗力和反应力均有差异, 表明营养盐的变化对微囊藻的抵抗力和反应力稳定性有直接影响。

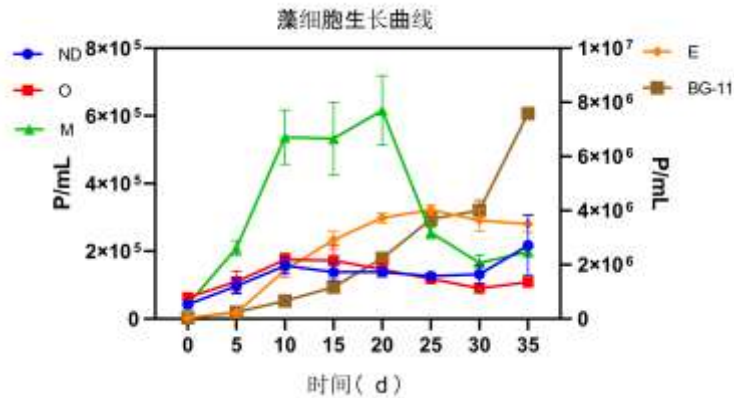


图 8: 微囊藻群体藻细胞生长曲线 (ND、O、M 左侧轴, E、BG-11 右侧轴)

Figure 8: Growth curve of *Microcystis* algal cells in a colony (ND、O、M left-hand shafts; E、BG-11 right-hand shafts)

2.4 共现网络拓扑参数

在不同营养盐培养处理条件下, D2 群体微囊藻与附生细菌, 以及附生细菌之间在 OTU 水平上的相关关系 (图 10) 所示, E 组节点数较少, 其他组别的物种相关性网络的节点数相近, 但 5 种营养盐下的物种关系连线数差异加大。E 处理组节点数和连线数均为最低, 只有 10 个节点, 9 条连线, E 组附生细菌相关性较差, E 组中只有 OTU626 (Bacteroidetes) 与微囊藻有相关性; O 组节点数略高于 E 组, 有 14 个节点, 但是连线数有 36 条, 相较于细菌群落间的紧密交流 OTU95 (Cyanobacteria) 与其他细菌群落的交流相对较为疏松, 主要体现在 OTU95 与 Proteobacteria 的相关性; 而 ND 组节点数与连线数均为最高, 正相关连线数有 39 条, 负相关连线数 14 条, 正负相关连线比较高, ND 组中 OTU95 与细菌的交流较少, 相对来说, 该组别细菌间的交流十分密切; 其次为 M 和 BG-11 组, 两组别节点数和连线数均较为相似, 但两组别种 OTU95 与其他细菌的信息交流情况大有不同, BG-11 组 OTU95 与附生细菌间的交流极为密切,

而 M 组中 OTU95 与其他细菌的交流略显疏松。不同处理组微囊藻与附生细菌物种网络 复杂度体现出了不同营养盐对微生物群落结构的影响。结果表明 (表 3), 在 ND 和 O 处理组, 细菌群落间的交流作用相对紧密, 其次是 M 和 BG-11 处理组, E 组细菌群落交流较为稀疏, ND、O、M 组的正负相关连线比大于 1, 而富营养组 (E、BG-11) 的正负相关连线比小于 1。说明当营养盐发生变化时, 物种间的合作关系均受到了一定程度的影响, 且在营养盐未达到富营养水平时, 物种间的合作仍占主要地位。对于与微囊藻相关的节点, 在所有处理组别中都有正相关的节点, 表明了藻菌之间在各处理组中都存在正向的互作关系。而在 ND 组, O 处理组和 MD 等中低营养组中, 存在与微囊藻负相关的节点, 表明了低营养盐会导致部分细菌与藻之间的竞争关系。

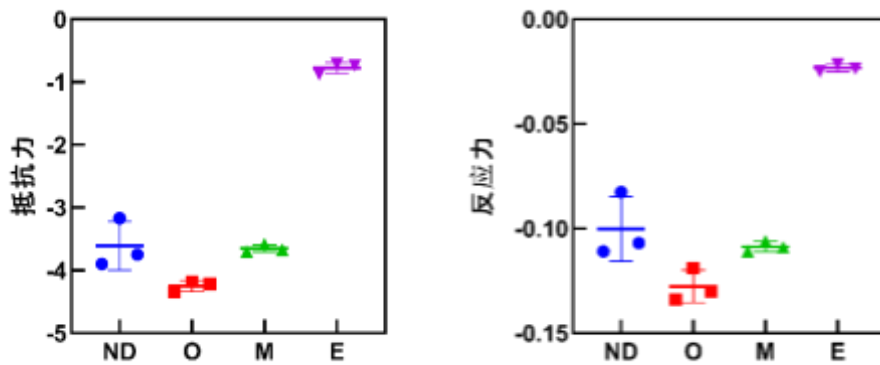


图 9 D2 群体培养体系中藻群体在不同培养时间下的抵抗力和反应力

Fig. 9 Resistance and reactivity of *Microcystis* in D2 culture systems under different nutrient conditions

表 3 D2 群体附生细菌在不同营养盐下的物种相关性网络特征参数 (含蓝藻)

Tab.3 Characteristic parameters of the species correlation network of bacteria associated with D2 colonies under different nutrient salts (with cyanobacteria)

营养盐	节点数	连线数	正相关连线数	负相关连线数	正负相关连线比
ND	19	53	39	14	2.79
O	14	36	22	14	1.57
M	17	40	30	10	3
E	10	9	4	5	0.8
BG-11	18	43	20	23	0.87

3 讨论

3.1 D2 群体附生细菌的细菌群落多样性及组成受营养盐影响的差异

缺氮环境下, Rhizobiales 具有固氮能力^[26,27], 能将空气中氮气转化为可利用氮源, 维持自身生长, 随着培养时间延长, 氮源进一步匮乏, 开始展现优势; Pseudomonadales 则可能通过高效代谢途径利用有限氮源及其他营养物质, 逐渐在群落中占据主导, 体现了微生物对氮缺乏环境的适应和资源竞争策略。

在贫营养条件下, ACE 和 Chao1 指数均较高, 表明该环境中的物种丰富度更高。由于前期环境中营养物质极度匮乏, 这一结果 意味着该处理组中含有更多具有固氮功能的细菌, 以弥补氮源的不足。而 Burkholderiales 对于环境胁迫条件有较强的适应机制^[28], Caulobacterales 在初期用过固氮作用利用存在的少量氮源生长^[29], Burkholderiales 和 Caulobacterales 这类对营养需求较低、能耐受贫瘠环境的微生物得以生存。随着培养进行, 营养盐持续降低, Pseudomonadales 和 Rhizobiales 凭借更高效的营养摄取和代谢机制, 即便在低营养浓度下也能获取足够养分, 从而逐渐替代前期微生物, 成为优势类群。

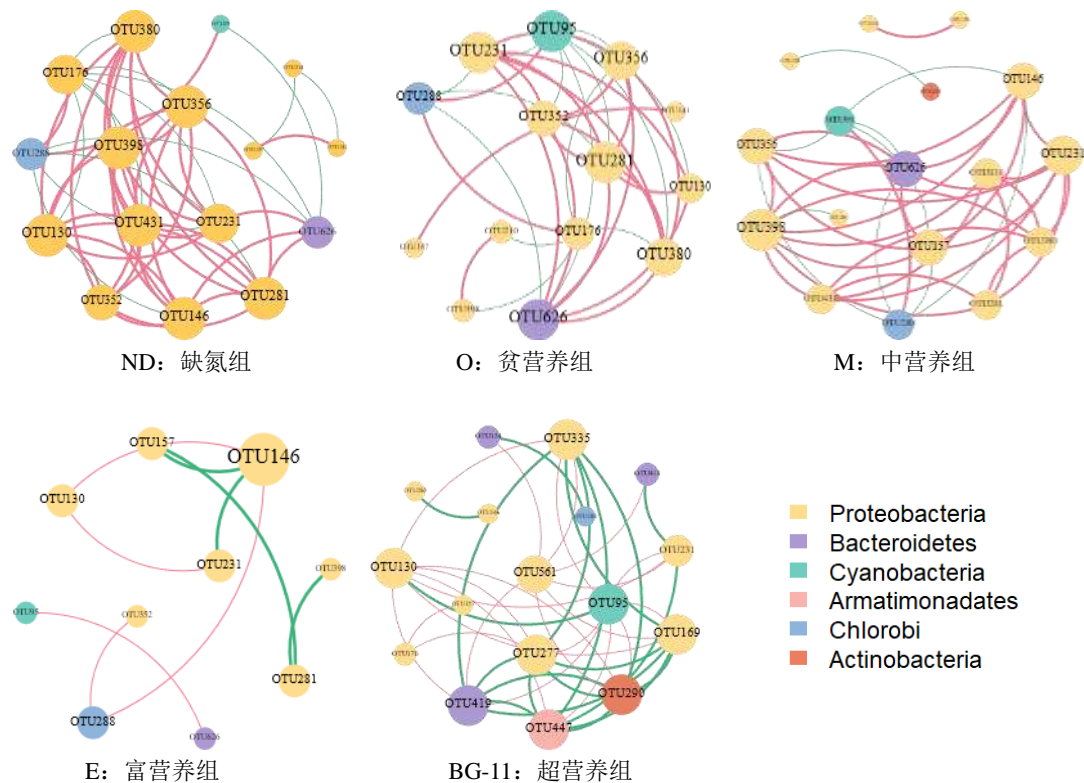


图 10 D2 群体附生细菌群落不同营养盐下物种相关性网络复杂程度分析。每个节点代表一个 OTU，节点越大代表该节点代表的 OTU 的丰度越高，节点间的连线代表物种间的相互关系，线条多少代表物种间关系强弱，线条越粗代表物种间关联型越强。（只展示 $|R| > 0.6$, $P < 0.05$ 的 OTU，其中 OTU95 为蓝藻）

Fig. 10 Complexity analysis of species correlation network of bacteria associated with D2 colonies under different nutrient conditions. Each node represents an OTU, the larger the node represents the higher abundance of the OTU represented by that node, the connecting lines between the nodes represent the interrelationships between species, the number of lines represents the strength of the relationship between species, and the coarser the lines represent the stronger the inter-species correlation type. (Only OTUs with $|R| > 0.6$ and $P < 0.05$ are displayed, where OTU95 is cyanobacteria.)

中营养处理初期, *Sphingobacteriales* 和 *Sphingomonadales* 能较好适应, 利用中等水平营养盐生长^[31]。*Pseudomonadales* 具备更灵活多样的营养利用方式^[26], 随着培养进程推进, 微生物对营养盐的消耗使环境中营养物质组成和浓度发生变化, *Pseudomonadales* 可利用其他微生物代谢产物或更有效摄取剩余营养盐, 在中期大量繁殖, 最终在相对稳定的营养条件下维持优势地位。

富营养条件提供了充足的各类营养物质, 初期 *Micrococcales* 和 *Fimbriimonadales* 可快速利用丰富资源生长繁殖。但随着时间推移, 营养盐种类和比例因微生物代谢而改变, *Rhizobiales* 和 *Pseudomonadales* 凭借更强的对复杂营养环境的适应能力, 如能利用多种碳源、氮源等, 在资源竞争中胜出, 逐渐成为优势菌群, 反映了营养丰富环境下微生物群落的动态演替^[32]。

超富营养环境 BG-11 组为光合细菌提供了充足碳源、氮源及其他营养元素, 还具备适宜光照条件, 使 *Caulobacteriales* 和 *Chlorobiales* 等光合细菌在前期大量生长。然而, 随着微生物不断繁殖, 营养盐比例失衡、溶解氧等环境因素改变, 光合细菌生长受限, 优势菌群发生了替换。*Pseudomonadales* 和 *Rhizobiales* 能适应变化后的环境, 高效利用剩余营养盐及代谢中间产物, 逐步取代光合细菌, 成为后期优势菌群。

3.2 D2 群体附生细菌核心微生物组成分析

水体营养盐是影响细菌群落结构的重要因素^[33], 探讨在不同的营养盐条件下细菌群落变化对于藻菌关

系及细菌间互作对于蓝藻水华的产生有重要意义。本研究用微囊藻群体与类群在野外蓝藻水华时相比, 菌群组成及藻群体形态都较为相似(附图2)^[14]。综合不同营养盐水平下细菌群落的分布, 从物种组成成分分析来看, 在不同营养盐梯度下均有与环境条件相适应的优势功能菌, *Rhizobiales*、*Caulobacterales* 和 *Pseudomonadales* 为优势菌目, 通过固氮、硝化反硝化作用适应营养盐的波动^[34]。属水平下, 在缺氮条件下, *Pseudomonas*、*Rhizobium* 表现为优势种, 能将微囊藻不易直接吸收的磷形态转化为磷酸盐等物质供微囊藻利用^[35,36], 有助于微囊藻在低营养条件维持常规群落; 在贫营养条件下 *Roseococcus*、*Chitinophaga* 表现为优势种, 有研究表明 *Roseococcus* 可提供碳源或氧气^[37]; 在超富营养处理组中, 多样性较高, 优势种为 *Porphyrobacter*、*Bosea*, 研究表明氮磷充足时优势菌表现为光养菌。这些差异显著的微生物类群可能在微囊藻与附生细菌的相互作用、营养盐利用、生态竞争等过程中发挥不同功能。

本研究发现, 微囊藻群体附生细菌在5种营养盐条件下的核心微生物呈现多样性差异, 这一结果与诸多前人研究结论相呼应。*Smith* 等^[38]在研究湖泊富营养化过程中发现, 高浓度的氮、磷营养盐会显著改变水体微生物群落结构, 促使某些具有高效利用氮、磷能力的细菌成为优势种, 进而降低微生物多样性。在本研究中, 超富营养盐条件下, 附生细菌群落中变形菌门和拟杆菌门的相对丰度显著增加, 而一些稀有类群的丰度则大幅下降, 这可能是由于优势菌在资源竞争中占据主导地位, 因而能更好的生存下来。

核心微生物的多样性差异对于微囊藻水华的形成和演替具有重要意义。本研究中的不具备固氮固磷功能的核心微生物可能通过别的方式影响微囊藻的生长, *Li* 等^[39]实验证明不具备固氮固磷能力的异养细菌在过量溶解有机碳(DOC)刺激下会快速增殖并竞争消耗可溶性磷, 进而抑制微囊藻生长, 但在DOC耗尽后异养细菌死亡分解, 其释放的溶解磷又能为微囊藻提供养分使其恢复生长。*赵*等^[40]从微囊藻群体中分离的赤杆菌属(*Erythrobacter*)细菌 Y6, 能够产生碱性磷酸酶(ALP), 有助于维持群体微囊藻的上浮率和较大群体, 并助于微囊藻利用水体中的有机磷, 从而影响微囊藻的生长。*Wang* 等^[41]的研究表明, 附生细菌群落中 *Proteobacteria*、*Bacteroidetes* 可通过分泌胞外酶影响微囊藻的生长和代谢, 促进微囊藻群体的聚集和扩张, 为深入理解微囊藻水华机制提供了新视角。

3.3 D2 群体附生细菌在不同营养盐下物种网络复杂度分析

营养盐不仅影响微生物的种类和丰度, 还可能改变核心微生物之间的互作关系^[42]。*Zhang* 等^[43]在人工湿地微生物研究中指出, 不同营养盐水平会重塑微生物网络的复杂性和稳定性。*BG-11* 组与 *O* 组中的 *OTU95* (*Cyanobacteria*) 微囊藻均显示与多株附生菌相关, *O*、*M* 组中, 微囊藻与其他细菌的相关性主要表现为负相关, 而 *E*、*BG-11* 组中, 微囊藻与其他细菌的相关性主要表现为正相关。在所有处理组中, 藻与菌的正相关关系都存在, 在所有组别中藻菌均有合作关系, 而在营养限制时, 微囊藻和附生细菌间有较强的竞争, 营养充足时, 藻菌主要为合作关系。在贫营养条件下, 附生细菌群落中核心微生物间的共现关系更为紧密, 可能是微生物为了应对营养胁迫, 通过协同代谢或资源共享来维持生存。而在富营养环境下, 微生物间的竞争加剧, 物种间连线数最少, 网络变得松散, 这对生态系统的稳定性维持产生潜在影响。

对微囊藻群体附生细菌在不同营养盐下的物种网络复杂度分析显示, 营养盐浓度与组成显著影响微生物群落的互作网络结构。正如 *Liu* 等^[44]在淡水湖泊生态系统研究中指出, 高氮高磷营养盐条件下, 微生物群落的物种网络复杂度显著降低, 网络中的连接数减少。这与本研究结果一致, 在 *E* 处理组下, 微囊藻群体附生细菌的物种网络节点数最少, 且节点数: 连线数 ≈ 1 , 呈现出节点间连接稀疏、模块分割明显的特征, 说明高强度的营养输入促使微生物生态位分化加剧, 物种间竞争关系增强, 合作关系减弱。

在低营养盐环境中, 物种网络复杂度则呈现出不同趋势。*Chen* 等^[45]对海洋寡营养环境的研究, 微生物为适应资源匮乏, 会通过强化种间互作维持生存, 网络复杂度随之提升。那么在贫营养条件下微囊藻附生细菌网络中, 连线数: 节点数 ≈ 3 , 表现出更紧密的节点连接与更高的网络连通性, 部分核心微生物作为“枢纽节点”, 通过协同代谢、营养交换等方式维系群落稳定, 这表明低营养盐胁迫促使微生物群落形成更复杂的互作关系以提高生存效率。

物种网络复杂度的变化对微囊藻水华的发生与发展具有重要调控作用。*Zhao* 等^[46]的研究表明, 复杂的微生物网络能够缓冲环境波动对微囊藻生长的影响, 促进其群体扩张。在本研究中, 在低营养或富营养条件下, 物种网络复杂度较高, 微囊藻与附生细菌间形成稳定的互利共生关系, 这可能为微囊藻提供生长

所需的代谢产物或抵御环境压力,从而推动水华形成。因此,解析不同营养盐下物种网络复杂度的动态变化,将为揭示微囊藻水华的生态驱动机制提供新的研究方向。

4 结论

1) 营养盐浓度显著影响微囊藻群体附生细菌群落组成及多样性。缺氮、贫营养和中营养条件下附生细菌群落组成更相似,富营养和超富营养条件下差异增加;高氮磷浓度会降低群落丰富度和多样性,且附生细菌对营养盐变化的响应存在时间差异,短期(0-5d)无显著差异,长期(15-45d)差异逐渐增大。

2) 不同营养盐条件下微囊藻群体附生细菌的优势类群存在动态变化。目水平以 Rhizobiales、Caulobacteriales 和 Pseudomonadales 为优势类群,不同营养条件下均有适应环境的优势功能菌,如缺氮条件下的固氮菌 Rhizobiales、贫营养条件下的低营养耐受菌 Caulobacteriales。其中 Rhizobiales 在群体附生细菌中相对稳定,其与 Pseudomonadales 的相对丰度会随营养盐条件波动;属水平上, *Brevundimonas* 和 *Pseudomonas* 为优势菌属,部分核心菌属在不同营养盐条件下表现出相对稳定性。

3) 营养盐梯度改变附生细菌群落的稳定性及物种藻菌互作关系。富营养组(E组)微囊藻的抵抗力和反应力显著高于其他组;低营养盐环境(ND、O、M组)中细菌群落物种间合作关系占主导(正负相关连线比 >1),网络交流更紧密,而富营养组(E、BG-11组)竞争关系增强(正负相关连线比 <1),合作性相互作用减少。

4) 系统地阐述单一藻群体对不同营养盐条件的响应,厘清了不同营养盐梯度下藻菌互作关系。核心微生物在藻菌互作中起关键作用,门水平上微囊藻群体附生细菌的核心物种为 Proteobacteria、Bacteroidetes 和 Armatimonadetes,它们通过参与营养盐循环、代谢物质交换等过程影响微囊藻生长,其多样性差异对微囊藻水华的形成和维持机制具有重要意义。

5 附录

附图见电子版(DOI: 10.18307/2026.0414)。

6 参考文献

- [1] Fang C, Song K, Paerl H W, et al. Global divergent trends of algal blooms detected by satellite during 1982-2018. GLOBAL CHANGE BIOLOGY, 2022, 28(7): 2327-2340. DOI: 10.1111/gcb.16077.
- [2] Yang H, Cai Y, Xia M, et al. Role of Cell Hydrophobicity on Colony Formation in Microcystis (Cyanobacteria). INTERNATIONAL REVIEW OF HYDROBIOLOGY, 2011, 96(2): 141-148. DOI: 10.1002/iroh.201011312.
- [3] 秦伯强, 杨柳燕, 陈非洲, 等. 湖泊富营养化发生机制与控制技术及其应用. 科学通报, 2006(16): 1857-1866.
- [4] 许海, 陈丹, 陈洁, 等. 氮磷形态与浓度对铜绿微囊藻和斜生栅藻生长的影响. 中国环境科学, 2019, 39(6): 2560-2567. DOI: 10.19674/j.cnki.issn1000-6923.2019.0305.
- [5] 孙凯峰, 肖爱风, 刘伟杰, 等. 氮磷浓度对惠氏微囊藻和斜生栅藻生长的影响. 南方水产科学, 2017, 13(2): 69-76.
- [6] Wang W, Shen H, Shi P, 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.
- [7] 钱方. 不同氮、磷浓度条件下铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 差异蛋白质组学的研究[学位论文]. 厦门大学, 2007.
- [8] 王媛媛. 太湖微囊藻对沉积物营养盐的消长作用[学位论文]. 南京信息工程大学, 2008.
- [9] Min Z, Xiaoli S, Zhen Y, et al. Characteristics and driving factors of the long-term shifts between *Microcystis* and *Dolichospermum* in Lake Taihu and Lake Chaohu. Journal of Lake Sciences, 2021, 33(4): 1051-1061. DOI: 10.18307/2021.0408.
- [10] Kang L, Mucci M, Lürling M. Compounds to mitigate cyanobacterial blooms affect growth and toxicity of *Microcystis aeruginosa*. Harmful Algae, 2022, 118: 102311. DOI: 10.1016/j.hal.2022.102311.
- [11] Gan N, 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.

- [12] Tang X, Xie G, Shao K, 等. Aquatic Bacterial Diversity, Community Composition and Assembly in the Semi-Arid Inner Mongolia Plateau: Combined Effects of Salinity and Nutrient Levels. *MICROORGANISMS*, 2021, 9(2): 208. DOI: 10.3390/microorganisms9020208.
- [13] Wu L, Yang Y, Chen S, 等. Microbial functional trait of rRNA operon copy numbers increases with organic levels in anaerobic digesters. *ISME JOURNAL*, 2017, 11(12): 2874-2878. DOI: 10.1038/ismej.2017.135.
- [14] Zhu W, Zhou X, Chen H, et al. High nutrient concentration and temperature alleviated formation of large colonies of *Microcystis*: Evidence from field investigations and laboratory experiments. *WATER RESEARCH*, 2016, 101: 167-175. DOI: 10.1016/j.watres.2016.05.080.
- [15] Duan Z, Tan X, Shi L, et al. Phosphorus Accumulation in Extracellular Polymeric Substances (EPS) of Colony-Forming Cyanobacteria Challenges Imbalanced Nutrient Reduction Strategies in Eutrophic Lakes. *Environmental Science & Technology*, 2023, 57(4): 1600-1612. DOI: 10.1021/acs.est.2c04398.
- [16] Tan X, Gu H, Zhang X, et al. Effects of Phosphorus on Interspecific Competition between two cell-size Cyanobacteria: *Synechococcus* sp. and *Microcystis aeruginosa*. *BULLETIN OF ENVIRONMENTAL CONTAMINATION AND TOXICOLOGY*, 2019, 102(2): 231-238. DOI: 10.1007/s00128-018-2527-x.
- [17] Loza V, Perona E, Mateo P. Specific responses to nitrogen and phosphorus enrichment in cyanobacteria: Factors influencing changes in species dominance along eutrophic gradients. *Water Research*, 2014, 48: 622-631. DOI: 10.1016/j.watres.2013.10.014.
- [18] 方道艳. 蓝藻群体附着细菌群落组成的稳定性及其动态变化 [D/OL]. 南京大学, 2021. DOI: 10.27235/d.cnki.gnjj.2021.001721.
- [19] 方道艳, 施丽梅, 李朋富, 等. 温度对铜绿微囊藻群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.
- [20] Kataoka T, Homma T, Nakano S ichi, et al. PCR primers for selective detection of intra-species variations in the bloom-forming cyanobacterium, *Microcystis*. *Harmful Algae*, 2013, 23: 46-54. DOI: 10.1016/j.hal.2012.12.003.
- [21] Tillett D, Neilan B A. Xanthogenate nucleic acid isolation from cultured and environmental cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 2000, 36(1): 251-258. DOI: 10.1046/j.1529-8817.2000.99079.x.
- [22] Duan X Z, Sun J T, Wang L T, et al. Recent infection by *Wolbachia* alters microbial communities in wild *Laodelphax striatellus* populations. *Microbiome*, 2020, 8(1): 104. DOI: 10.1186/s40168-020-00878-x.
- [23] Wang Q, Garrity G M, Tiedje J M, et al. Naïve Bayesian Classifier for Rapid Assignment of rRNA Sequences into the New Bacterial Taxonomy. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(16): 5261-5267. DOI: 10.1128/AEM.00062-07.
- [24] Wang N, Li Y, Han S, 等. CFViSA: A comprehensive and free platform for visualization and statistics in omics-data. *Computers in Biology and Medicine*, 2024, 171: 108206. DOI: 10.1016/j.combiomed.2024.108206.
- [25] 毛振钺, 王洪伟, 周天旭, 等. 不同营养水平下浮游细菌群落对盐度干扰的响应与稳定性. *湖泊科学*, 2024, 36(2): 548-563.
- [26] Chandola U, Gaudin M, Trottier C, et al. Non-cyanobacterial diazotrophs support the survival of marine microalgae in nitrogen-depleted environment. *Genome Biology*, 2025, 26(1): 146. DOI: 10.1186/s13059-025-03597-4.
- [27] Tschitschko B, Esti M, Philippi M, 等. Rhizobia-diatom symbiosis fixes missing nitrogen in the ocean. *NATURE*, 2024, 630(8018). DOI: 10.1038/s41586-024-07495-w.
- [28] Mendez V, Sepulveda M, Izquierdo-Fiallo K, 等. Surfing in the storm: how *Paraburkholderia xenovorans* thrives under stress during biodegradation of toxic aromatic compounds and other stressors. *FEMS MICROBIOLOGY REVIEWS*, 2025, 49: fuaf021. DOI: 10.1093/femsre/fuaf021.
- [29] Xue S, Biondi E G. Coordination of symbiosis and cell cycle functions in *Sinorhizobium meliloti*. *BIOCHIMICA ET BIOPHYSICA ACTA-GENE REGULATORY MECHANISMS*, 2019, 1862(7): 691-696. DOI: 10.1016/j.bbaggm.2018.05.003.
- [30] 周健, 杨桂军, 秦伯强, 等. 氮磷对铜绿微囊藻群体形态的影响. *环境科学研究*, 2014, 27(11): 1251-1257. DOI: 10.13198/j.issn.1001-6929.2014.11.05.
- [31] Aylward F O, McDonald B R, Adams S M, 等. Comparison of 26 sphingomonad genomes reveals diverse environmental adaptations and biodegradative capabilities. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79(12): 3724-3733. DOI:

10.1128/AEM.00518-13.

- [32] He L, Lin Z, Wang Y, 等. Facilitating harmful algae removal in fresh water via joint effects of multi-species algicidal bacteria. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 403: 123662. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.123662.
- [33] Schweitzer-Natan O, Ofek-Lalzar M, Sher D, et al. Particle-Associated Microbial Community in a Subtropical Lake During Thermal Mixing and Phytoplankton Succession. *FRONTIERS IN MICROBIOLOGY*, 2019, 10: 2142. DOI: 10.3389/fmicb.2019.02142.
- [34] Isolation of strains with algicidal activity from South Taihu Lake in China and identification of active compounds-所有数据库. [2025-08-18]. <https://webofscience.clarivate.cn/wos/alldb/full-record/CSCD:7732179>.
- [35] Zou D, Xiao L, Yang L yan, 等. Effects of phosphorus sources of different forms on phosphorus metabolism of *Microcystis aeruginosa* and adhesive *Pseudomonas* sp.. *Huan jing ke xue= Huanjing kexue*, 2005, 26(3): 118-121.
- [36] Bi X, Dai W, Wang X, 等. Effects of *Bacillus subtilis* on the growth, colony maintenance, and attached bacterial community composition of colonial cyanobacteria. *ENVIRONMENTAL SCIENCE AND POLLUTION RESEARCH*, 2019, 26(15): 14977-14987. DOI: 10.1007/s11356-019-04902-y.
- [37] Atasoy M, Scott Jr. W T, van Gijn K, 等. Microbial dynamics and bioreactor performance are interlinked with organic matter removal from wastewater treatment plant effluent. *Bioresource Technology*, 2023, 372: 128659. DOI: 10.1016/j.biortech.2023.128659.
- [38] Smith D J, Tan J Y, Powers M A, et al. Individual *Microcystis* colonies harbour distinct bacterial communities that differ by *Microcystis* oligotype and with time. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(9): 5652-5657. DOI: 10.1111/1462-2920.15772.
- [39] Li T, Xu L, Li W, 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.
- [40] 赵婕, 李建宏, 管章玲, 等. 一株产碱性磷酸酶附生菌对微囊藻生长的影响. *湖泊科学*, 2011, 23(1): 49-55.
- [41] Changes in the bacterial community and extracellular compounds associated with the disaggregation of *Microcystis* colonies. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2015, 61: 62-66. DOI: 10.1016/j.bse.2015.04.016.
- [42] Le V V, Srivastava A, Ko S R, 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.
- [43] Zhang Y. A newly identified algicidal bacterium of *Pseudomonas fragi* YB2: Algicidal compounds and effects. *Journal of Hazardous Materials*, 2024.
- [44] Shi S, Nuccio E E, Shi Z J, et al. The interconnected rhizosphere: High network complexity dominates rhizosphere assemblages. *Ecology Letters*, 2016, 19(8): 926-936. DOI: 10.1111/ele.12630.
- [45] Chen S, Haga M, Imai I, et al. Function of the algicidal bacterium *Pseudomonas* sp. Go58 isolated from the biofilm on a water plant, and its active compounds, pyoluteorins. *Science of The Total Environment*, 2023, 872: 162088. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.162088.
- [46] Zhou Q, Wang Y, Wen X, et al. The Effect of Algicidal and Denitrifying Bacteria on the Vertical Distribution of Cyanobacteria and Nutrients. *WATER*, 2022, 14(13): 2129. DOI: 10.3390/w14132129.