

蓝藻生消对巢湖沉积物 *phoD* 碱性磷酸酶基因细菌群落结构的影响*

孙婷婷, 黄 涛**, 刘雨昕, 孙庆业

(安徽大学资源与环境工程学院, 湿地生态保护与修复安徽省重点实验室, 合肥 230601)

摘要: *phoD* 基因编码的碱性磷酸酶驱动沉积物有机磷矿化并释放生物可利用磷, 促进了富营养化湖泊蓝藻的生长与暴发, 但对富营养化湖泊蓝藻生消周期 *phoD* 基因细菌群落动态变化的认识依然有限。本文研究了中国典型富营养化湖泊巢湖蓝藻生消过程沉积物碱性磷酸酶活性 (APA)、*phoD* 基因细菌多样性和群落结构的动态变化及其与环境的关系。结果显示: 巢湖沉积物 APA 活性在蓝藻生长与暴发阶段显著升高, 且与水温、pH、溶解氧 (DO) 等环境因子显著相关。蓝藻生消各阶段沉积物 *phoD* 基因细菌群落的优势菌属均由 *Pseudonocardia* 和 *Friedmanniella* 构成; 与蓝藻潜伏期和衰亡期相比, 生长期与暴发期大多数样点沉积物 *Pseudonocardia* 的丰度显著降低而 *Friedmanniella* 显著升高。携带 *phoD* 基因的菌属丰度呈显著的时空变化, 其中菌属丰度的空间异质性较高。蓝藻生长期与暴发期的 *phoD* 基因细菌群落的 Ace 指数与 Shannon 多样性指数显著大于潜伏期与衰亡期。研究表明, 携带 *phoD* 基因细菌群落结构的变化主要受 APA、DO、叶绿素 a、水温、总磷以及无机磷的驱动; 春季蓝藻的生长消耗大量上覆水溶解性无机磷, 激发了沉积物 APA 活性并诱发 *Friedmanniella* 生长从而缓解水体磷限制。

关键词: 巢湖; 沉积物; 有机磷矿化; 环境因子; 蓝藻水华; *phoD*; 碱性磷酸酶

Effects of cyanobacterial growth and decline on the *phoD*-harboring bacterial community structure in sediments of Lake Chaohu^{*}

Sun Tingting, Huang Tao **, Liu Yuxin & Sun Qingye

(Anhui Province Key Laboratory of Wetland Ecosystem Protection and Restoration, School of Resources and Environment Engineering, Anhui University, Hefei 230601, P.R.China)

Abstract: The alkaline phosphatase encoded by *phoD* gene drives the mineralization of organic phosphorus in sediments and thus the release of bioavailable phosphorus, and promotes the growth and blooms of cyanobacteria in eutrophic lakes. The dynamic variations of *phoD*-harboring bacterial community during the annual cyanobacterial growth and decline in eutrophic lakes, however, remain unclear. In this study, we analyzed the alkaline phosphatase activity (APA), *phoD*-harboring bacterial community diversity and structure and their associations with the physicochemical factors in a typical eutrophic lake (Lake Chaohu) in China during the entire cyanobacterial growth and decline. The results showed that the APA in sediments increased significantly during the initial growth and outbreaks of cyanobacteria. *Pseudonocardia* and *Friedmanniella* are the predominant *phoD*-harboring genera in sediments during the entire cyanobacterial growth and decline. In contrast to the abundance of *Pseudonocardia* and *Friedmanniella* in the incubation and decline stages of cyanobacteria, *Pseudonocardia* decreased significantly while *Friedmanniella* increased significantly in the early growth and outbreak stages. The abundance of *phoD* gene bacteria varies spatiotemporally, especially for its high spatial heterogeneity. The Ace and Shannon diversity index of *phoD*-harboring bacterial community during the early and outbreak stages of cyanobacteria were much higher than those in the incubation and decline stages. The changes of *phoD*-harboring bacterial community were mainly driven by APA, dissolved oxygen, chlorophyll-a, water temperature, total phosphorus and inorganic phosphorus.

* 2021-12-24 收稿; 2022-02-24 收修改稿。

安徽省重点研究与开发计划项目(201904a07020071)和安徽合肥巢湖湖滨国家湿地公园科研监测项目(2021ABBBN001772)联合资助。

** 通信作者; E-mail: huangt@ahu.edu.cn.

The rapid decline of dissolved inorganic phosphorus in overlying waters due to the increasing cyanobacterial photosynthesis in the early growth of cyanobacteria induces the APA, promotes the growth of *Friedmanniella* and alleviates the phosphorus restriction.

Keywords: Lake Chaohu; sediment; mineralization of organic phosphorus; physicochemical factors; cyanobacterial blooms; *phoD*; alkaline phosphatase

水体富营养化及其引起的藻华严重危害了淡水资源与人类健康^[1-2]。研究表明,磷是湖泊富营养化乃至藻类生长的主要限制性营养物质之一^[3]。在外部污染排放得到控制的情况下,内源磷通过再循环向水体释放营养盐从而维持藻类的生长^[4]。一项长期调查结果表明,湖泊水体磷的释放及其浓度限制占湖泊富营养化成因的80%^[5]。沉积物向上覆水释放磷是富营养化湖泊磷循环的关键过程^[6],目前的研究表明内源磷的释放机制主要为沉积物铁结合磷的还原释放以及有机质的矿化^[7-8]。在高藻量的富营养化湖泊中,酶解以及有机质矿化等代谢过程非常快速,进而可能促进水体的富营养化程度^[9]。

碱性磷酸酶可以有效驱动磷酸酯类酶解成生物可利用磷,由其介导的有机磷矿化是维持和加速湖泊富营养化的关键^[10]。碱性磷酸酶主要由水生细菌、浮游植物和浮游动物在应对“磷饥饿”困境时所分泌,典型代表就是藻细胞在水体面临磷限制时分泌酶来提高周围磷的可利用程度,从而延续自身的生长^[11-12]。细菌是碱性磷酸酶的主要来源之一,其编码碱性磷酸酶的基因主要有 *phoA*、*phoX* 和 *phoD*;其中,水环境中 *phoD* 比 *phoA* 和 *phoX* 更为丰富^[13],可以作为一种监测水生生态系统中编码碱性磷酸酶细菌的多样性和分布的方法。目前关于湖泊细菌碱性磷酸酶的研究更多关注环境条件对于其胞外活性的影响^[14-15],需对微生物矿化有机磷的关键驱动力—碱性磷酸酶编码基因进一步研究。

已有大量土壤和海洋生态系统中编码碱性磷酸酶基因的研究,主要包括施肥、土壤酸碱度以及盐度等对 *phoD* 基因群落多样性与分布的影响研究^[16-19]。淡水水生生态系统中已有关于持久性有机污染物对沉积物 *phoD* 基因群落的影响^[20]、悬浮颗粒物中 *phoD* 碱性磷酸酶基因多样性^[21]、*phoD* 基因群落在不同季节间的变化^[22]、太湖不同区域水体^[23]和沉积物^[24] *phoX* 碱性磷酸酶基因丰度和多样性比较以及微囊藻水华分解过程中 *phoX* 碱性磷酸酶基因动态变化^[25]的研究报道;但目前对淡水水生生态系统中编码碱性磷酸酶基因的了解远远不及海洋和土壤生态系统。蓝藻的生长与消亡会显著影响沉积物—水界面环境变化以及水体磷平衡,从而诱发碱性磷酸酶的释放并参与介导有机质矿化分解、释放营养盐,加速蓝藻的持续暴发。目前还缺乏对富营养化湖泊蓝藻完整生命周期内 *phoD* 基因细菌群落动态变化的研究,这有碍于更好地了解蓝藻的生长与消亡过程中沉积物有机磷矿化过程的微生物驱动机制。

富营养湖泊中有机磷的矿化分解为蓝藻提供营养物质进而支撑蓝藻持续的生长与暴发。具有编码碱性磷酸酶基因的细菌类群是沉积物有机磷矿化的重要驱动力。本研究以中国典型富营养化浅水湖泊巢湖为研究对象,分析了蓝藻生长与消亡引起的环境因子、沉积物碱性磷酸酶活性以及具有 *phoD* 的细菌群落结构的动态变化,并在此基础上研究了环境因子与沉积物碱性磷酸酶活性、*phoD* 基因细菌群落之间的联系。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

作为中国第五大淡水湖的巢湖(31°25'~31°43'N,117°16'~117°51'E)拥有近780 km²的湖泊面积^[26],平均水深约3 m,整体水位变幅大^[27]。巢湖位于安徽省中部,随着流域内特别是合肥市人口的增加,城镇化与工农业发展迅速,导致大量生活污水、工业废水排入湖中,使湖水中营养物质浓度骤升从而演变成富营养湖泊^[28]。巢湖富营养化程度以及蓝藻水华呈现区域差异,主要表现为西湖区污染程度高于东湖区,这是由于湖泊外源污染负荷主要来源于西北部^[29]。

1.2 样品采集与预处理

在2020年11月(蓝藻衰亡期)、2021年1月(蓝藻潜伏期)、2021年4月(蓝藻生长初期)以及2021年7月(蓝藻暴发期)分别对巢湖的9个采样点(图1)进行了上覆水与表层沉积物(0~2 cm)的样品采集。并在采样的同时现场测定水样的水温(WT)、溶解氧(DO)以及pH。上覆水样品由有机玻璃采水器采集并用预先清洗过的聚乙烯瓶收集,采样时先测量样点水深,再据此采集沉积物以上约20 cm处水样;沉积物样品由

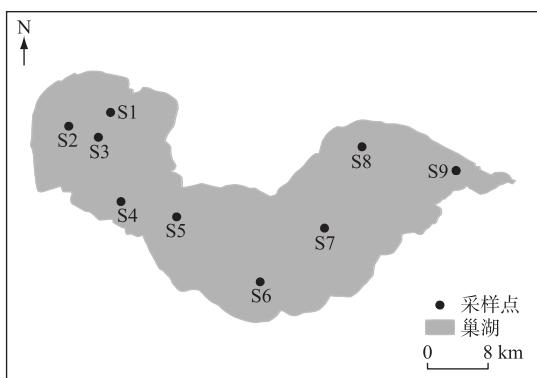


图 1 巢湖沉积物采样点分布

Fig.1 Sampling sites of sediments in Lake Chaohu

物各形态磷通过改进的 SMT 方法^[32] 提取,包括总磷(TP)、无机磷(IP)和有机磷(OP),其中 $OP = TP - IP$ 。

1.3.2 沉积物中 DNA 的提取 沉积物中 DNA 的提取参考 Zhou^[33] 的 SDS 高盐法,将 0.5 g 沉积物与 600 μ L DNA 提取缓冲液混合,经细胞破碎仪破碎细胞后放入恒温振荡箱培育 30 min(37°C, 200 转/min),加入 20% SDS 后水浴孵育 30 min(65°C),向上清液加入等量的苯酚—氯仿—异戊醇,离心后上水相与 PEG-NaCl 充分混合后并在 4°C 下沉淀 2 h 后离心得 DNA 样品,将 DNA 样品与 100 μ L Tris-EDTA 缓冲液混合,-20°C 保存。

1.3.3 具有 *phoD* 基因细菌的高通量测序 以沉积物中提取的 DNA 为模板,利用引物 ALPS-730F(5'-CACT-GGGACGACCACGAGGT-3') 和 ALPS-1101R(5'-GAGGCCGATCGGCATGTCG-3')^[21,34] 扩增 *phoD* 基因。具体 PCR 反应条件为:95°C 3 min;95°C 变性 30 s,54°C 退火 30 s,72°C 延伸 45 s 共 35 个循环;72°C 延伸 10 min 至温度降至 10°C 停止。PCR 产物经 2% 琼脂糖凝胶电泳检测后,高通量测序在 QIIME(版本 1.9.1)(Majorbio Bio Pharm Technology Co., Ltd, Shanghai, China) 上进行。将序列相似度大于 97% 的归属为操作分类单元(OTUs)。在 nt_v20200604 数据库的基础上,采用 RDP Classifier (<http://rdp.cme.msu.edu/>) 分析基因序列所对应的菌种类别^[35]。

1.3.4 数据处理与分析 采用 Origin 2018 软件对上覆水与沉积物中的理化指标含量作图。利用 SPSS 19.0 软件对理化指标相关性进行 Pearson 相关性分析以及单因素方差分析(One-way ANOVA)。使用 QIIME 1.9.1 软件(Majorbio Bio Pharm Technology Co., Ltd, Shanghai, China)对测序数据进行群落多样性、冗余分析(RDA)以及多级物种差异判别(LEFSe)等分析,其中 Ace 指数用来估算群落中 OTU 数目,Shannon 指数用来估算样本中微生物多样性。

2 结果

2.1 蓝藻生消过程中水体和沉积物中理化指标变化

巢湖沉积物与上覆水各环境理化指标随着蓝藻的生长与消亡发生显著变化(图 2)。其中,水体 Chl.a 浓度变化趋势主要为暴发期>生长初期>衰亡期>潜伏期;空间上,S1~S5 点位 Chl.a 浓度显著高于 S6~S9。整个蓝藻生长与衰亡期,水体 pH 值呈现先升高后降低的变化趋势;蓝藻生长初期与暴发期水体 DO 浓度呈持续下降趋势,水体 pH 值和 DO 浓度空间变化趋势不显著。巢湖沉积物 LOI 变化范围为 2.76%~19.68%,表现为暴发期>潜伏期>生长初期>衰亡期;而在空间上主要表现为蓝藻暴发期在 S1~S4 点位高于 S5~S9,其余生长阶段空间变化趋势不明显。蓝藻生长初期上覆水体 DIP 浓度以及沉积物 IP 含量均显著降低而 OP 含量上升,暴发期 DIP 浓度以及沉积物 IP 含量回升,沉积物 OP 在 S1~S3 点位上升而在 S4~S9 点位下降。空间趋势为 S1~S3 点位沉积物 IP 含量高于 S4~S9,S6~S9 点位沉积物 OP 含量高于 S1~S5;生长初期 S1~S5 点位上覆水 DIP 浓度显著高于 S6~S9,其余蓝藻生消阶段空间变化趋势不明显。

2.2 蓝藻生消过程沉积物碱性磷酸酶活性变化

巢湖蓝藻生长与消亡阶段沉积物碱性磷酸酶的活性变化显著(图 3),蓝藻生长初期沉积物的 APA

Peterson 取样器抓取并使用塑料刀片刮取表层 0~2 cm 收集到密封袋中。所有样品立即储存在便携式保温箱中,当天运输至实验室。一部分新鲜沉积物样品用于碱性磷酸酶的提取;用于 DNA 提取的沉积物样品在-20°C 冷冻;剩余样品冷冻干燥后剔除贝壳及动植物残体,用玛瑙研钵充分研磨混匀过 200 目(74 μ m) 筛,编号放置干燥器中待分析。水样经 0.45 μ m 滤膜过滤后在 1~2 d 内完成分析。

1.3 样品分析

1.3.1 理化性质分析 巢湖水样 pH、DO、WT、烧失量(LOI)、叶绿素 a(Chl.a) 以及上覆水溶解态无机磷(DIP)已在 Sun 等^[30] 报道。利用分光光度法将对硝基苯磷酸二钠(PNPP)经培养产生的对硝基苯酚(PNP)指征沉积物碱性磷酸酶活性^[31]。沉积

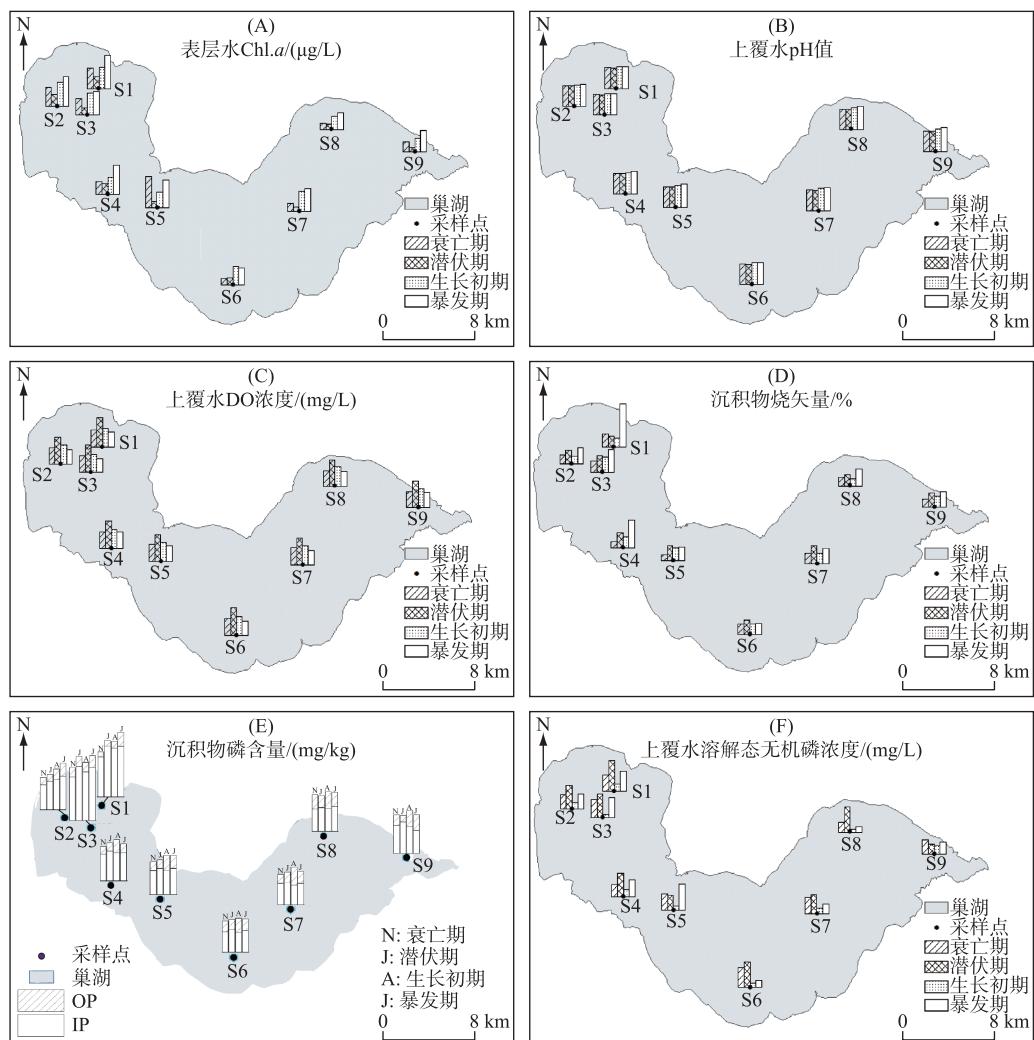


图 2 蓝藻生消过程中巢湖水体和沉积物理化指标变化

Fig.2 Variations of physicochemical indexes in overlying water and sediment during the growth and decline of cyanobacteria in Lake Chaohu

$((65.05 \pm 18.11) \text{ mg}/(\text{kg} \cdot \text{h}))$ 显著高于潜伏期 $((31.81 \pm 15.51) \text{ mg}/(\text{kg} \cdot \text{h}))$. 随着蓝藻进一步生长与暴发, APA 在暴发期升至 $(70.71 \pm 14.38) \text{ mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$, 并在蓝藻衰亡期达到最大值 $(73.62 \pm 13.99) \text{ mg}/(\text{kg} \cdot \text{h})$. 从空间上看, 蓝藻潜伏期、生长初期以及暴发期 S4~S9 点位沉积物 APA 高于 S1~S3, 衰亡期 APA 空间异质性较强.

2.3 蓝藻生消过程沉积物 *phoD* 基因细菌群落丰富度与物种多样性

从沉积物样品中共获得了 1385473 条 *phoD* 碱性磷酸酶基因序列. 基于 Ace 指数(指示物种丰富度)以及 Shannon 指数(指示物种多样性)的组间差异检验来评估比较蓝藻不同生命阶段中具有 *phoD* 细菌群落的 α 多样性. 蓝藻生消过程中 *phoD* 碱性磷酸酶基因的丰富度和物种多样性发生了显著的变化(图 4). 总体上, 蓝藻潜伏期的 Ace 丰富度指数、Shannon 多样性指数与生长初期、暴发期差异显著. 其中 Ace 与 Shannon 指数分别在生长初期与暴发期达到最大值.

2.4 蓝藻生消过程沉积物 *phoD* 基因细菌群落结构组成

测序结果在门和属水平上的分类结果如图 5 所示. 所有样品中, 具有 *phoD* 细菌的群落在门水平上的优

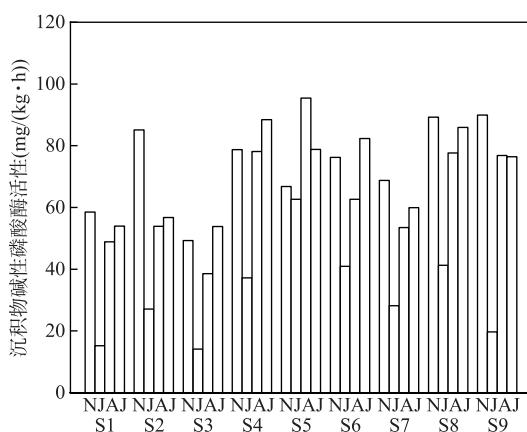


图 3 巢湖蓝藻生消过程中沉积物 APA 的变化
(图中横坐标上的 N、J、A、J 依次代表
衰亡期、潜伏期、生长初期、暴发期)

Fig.3 Variations of APA in sediment during the growth and decline of cyanobacteria in Lake Chaohu (The N, J, A, J on the horizontal coordinate in the graph represent the decline period, benthic period, initial growth period and outbreak period in turn)

Amycolatopsis 和 *Bradyrhizobium* 等均在蓝藻不同生命周期阶段呈现显著的变化趋势, 对于大多数点位, 生长初期与暴发期 *Actinoplanes*、*Amycolatopsis* 和 *Bradyrhizobium* 的相对丰度显著高于潜伏期与衰亡期。

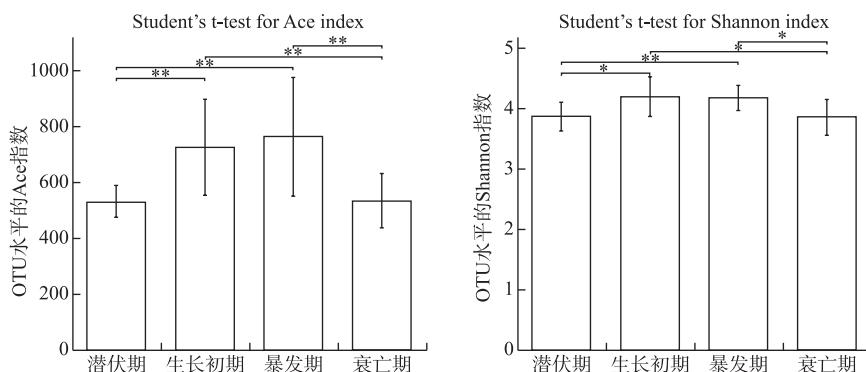


图 4 蓝藻生消过程沉积物 *phoD* 基因细菌群落 Ace 与 Shannon 多样性指数变化
(* 表示 $P \leq 0.05$, ** 表示 $P \leq 0.01$)

Fig.4 Variations of Ace and Shannon diversity index of *phoD*-harboring bacterial community in sediment during the growth and decline of cyanobacteria ($P \leq 0.05$ is marked as *; $P \leq 0.01$ is marked as **)

2.5 蓝藻生消过程沉积物碱性磷酸酶活性和 *phoD* 基因细菌群落与理化指标的关系

沉积物碱性磷酸酶活性与上覆水 WT、pH 以及沉积物 OP 含量呈显著正相关 ($P < 0.01$), 而与上覆水 DO、DIP 含量以及沉积物中 IP 含量呈显著负相关 ($P < 0.01$) (图 6)。

基于测序得到的 OTUs, 在 OTU 水平上利用 RDA 分析了环境因子^[30] 与 *phoD* 基因细菌群落变化的内在

势菌门为放线菌门 (Actinobacteria), 占总序列的 48% ~ 94%; 其次还有变形菌门 (Proteobacteria)、浮霉菌门 (Planctomycetes) 以及芽单胞菌门 (Gemmatimonadetes) (图 5A)。在蓝藻生消过程中, 所有样品中具有 *phoD* 基因的细菌群落组成在门水平上的分布具有一定的时空差异性, 其中除了 S9 点位 Actinobacteria 在潜伏期有一个显著降低的趋势外, 其余点位细菌群落分布相似且相对丰度变化差异不显著。在属分类水平上, 20 个最丰富属的相对丰度如图 5B 所示。其中 *Pseudonocardia*、*Friedmanniella*、*Actinoplanes* 以及 *Amycolatopsis* 占 *phoD* 基因细菌群落比例较大。且蓝藻生长与消亡期间, *phoD* 基因细菌群落在属水平上的相对丰度变化显著。相比于蓝藻潜伏期, *Pseudonocardia* 相对丰度在生长初期与暴发期显著下降而后在衰亡期显著升高。其中, 生长初期各点位 *Pseudonocardia* 丰度均显著下降, 而在生长初期至暴发期除 S1、S2 以及 S3 点位相对丰度升高外, 其余点位均下降。蓝藻生消过程中, *Friedmanniella* 主要呈现先上升后降低的趋势。除 S3 和 S7 点位外, 其余点位 *Friedmanniella* 在潜伏期与衰亡期相对丰度极低, 而在生长初期和暴发期显著升高。相对丰度较低的菌属如 *Actinoplanes*、*Amycolatopsis* 和 *Bradyrhizobium* 等均在蓝藻不同生命周期阶段呈现显著的变化趋势, 对于大多数点位, 生长初期与暴发期 *Actinoplanes*、*Amycolatopsis* 和 *Bradyrhizobium* 的相对丰度显著高于潜伏期与衰亡期。

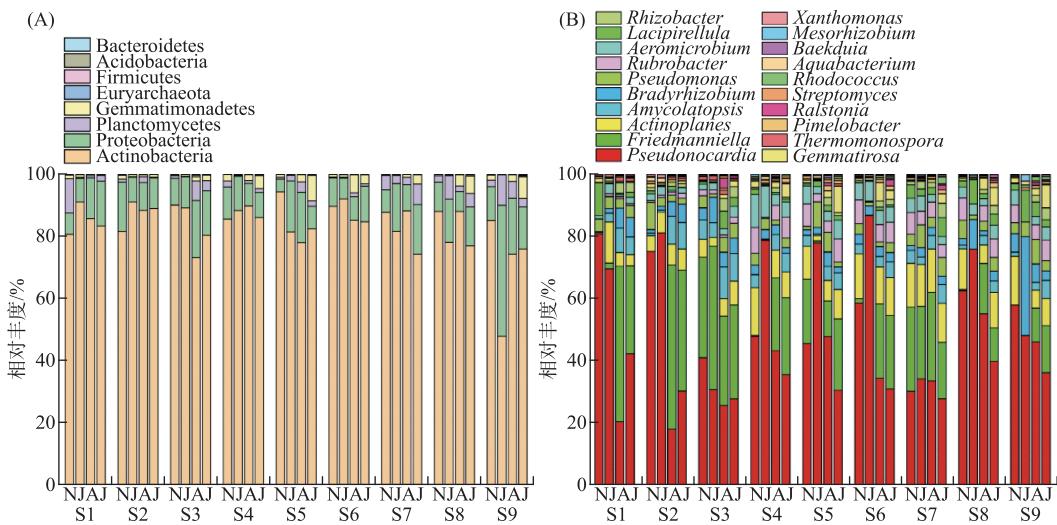


图 5 蓝藻生消过程沉积物 *phoD* 基因细菌群落在门水平上(A)与属水平上(B)的相对丰度
(图中横坐标上的 N、J、A、J 依次代表衰亡期、潜伏期、生长初期、暴发期)

Fig.5 The relative abundance of phylum (A) and genus (B) of *phoD*-harboring bacterial community in sediment during the growth and decline of cyanobacteria

(The N, J, A, J on the horizontal coordinate in the graph represent the decline period, benthic period, initial growth period and outbreak period in turn)

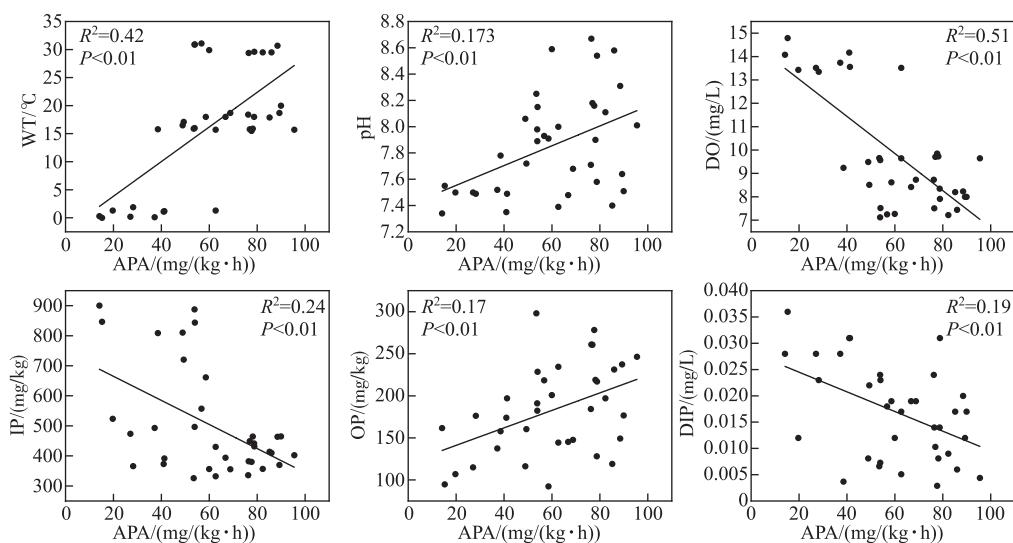


图 6 蓝藻生消过程中碱性磷酸酶活性与环境因子的相关性分析

Fig.6 Pearson's correlation coefficient of alkaline phosphatase activity and environmental factors during the growth and decline of cyanobacteria

联系,并利用蒙特卡罗排列检验显著性。RDA 结果表明,RDA1 与 RDA2 分别解释了 *phoD* 基因细菌群落变化的 41.92% 和 22.03% (图 7A)。其中,APA、DO、Chl.a、水温、TP 以及 IP 是对沉积物中 *phoD* 基因细菌群落影响最显著的环境变量。将属水平 *phoD* 基因细菌与环境因子进行 RDA 分析,结果表明 RDA1 与 RDA2 共解

释属水平细菌丰度变化的 51.61%。LEfSe 分析表明蓝藻潜伏期、生长初期、暴发期以及衰亡期的主要功能菌属分别为 *Pseudonocardia*、*Friedmanniella*、*Gemmatisrosa* 以及 *Rubrobacter*。

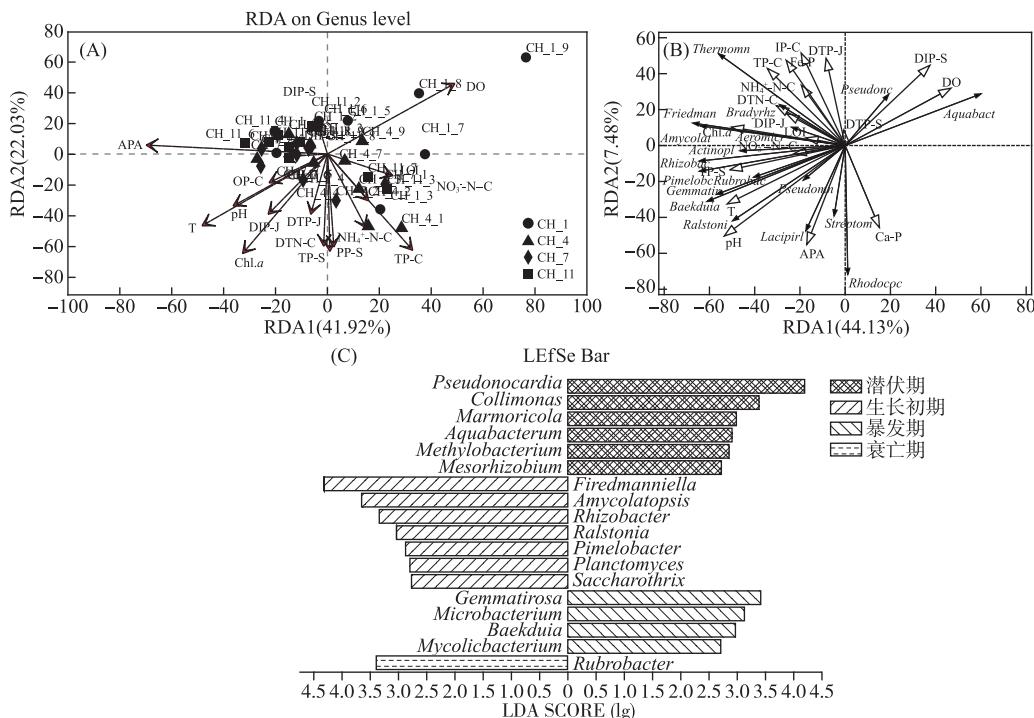


图 7 巢湖蓝藻生消过程中沉积物 *phoD* 基因细菌群落(属水平)(A) (CH_1_1~CH_1_9: 潜伏期样点 1~9; CH_4_1~CH_4_9: 生长期样点 1~9; CH_7_1~CH_7_9: 暴发期样点 1~9; CH_11_1~CH_11_9: 衰亡期样点 1~9)以及 *phoD* 基因细菌(B)与环境因子
(数据引自 Sun 等^[30]) 的 RDA 分析(-C: 沉积物;-J: 间隙水)以及 LEfSe 分析(C)

Fig.7 The RDA of *phoD*-harboring bacterial community (genus) (A) (CH_1_1-CH_1_9: sample sites 1-9 in benthic period; CH_4_1-CH_4_9: sample sites 1-9 in initial growth period; CH_7_1-CH_7_9: sample sites 1-9 in outbreak period; CH_11_1-CH_11_9: sample sites 1-9 in decline period) and *phoD*-harboring bacteria (B) with environmental factors (data from Sun et al. ^[30]) (-C: sediment; -J: pore water) and LEfSe analysis (C) in sediment during the growth and decline of cyanobacteria

3 讨论

3.1 蓝藻生消对沉积物—水界面理化因子和碱性磷酸酶活性的影响

以往对巢湖蓝藻水华情况的调查研究表明,巢湖水体蓝藻在 3 月开始复苏而在 11 月开始衰亡下沉,每年 5 月底—10 月初是蓝藻水华的高发期^[36-37]。水温与营养物质是诱发蓝藻暴发的 2 个重要因素,本研究中随着水温上升,Chl.a 浓度持续升高,直至 11 月初 Chl.a 浓度呈现降低趋势(图 2),各季节 Chl.a 浓度均符合所对应的蓝藻生消阶段。巢湖西部湖区富营养化程度高于东部湖区^[37],S1~S5 点位水体 Chl.a 浓度显著高于 S6~S9;S1~S3 点位靠近合肥市区,主要污染源为工业废水和生活污水,IP 含量较高^[38],而 S6~S9 点位污染源主要是农业面源污染,OP 含量较高^[39]。蓝藻生长与消亡伴随着沉积物—上覆水界面各形态磷含量显著变化^[30]。蓝藻的生长消耗水体和沉积物中大量的磷酸盐^[40-41],导致生长初期上覆水体 DIP 含量显著降低和沉积物中 IP 的释放,蓝藻沉降又导致沉积物中 LOI 和 OP 含量上升(图 2)。而在暴发期,上覆水体 DIP 浓度上升以及沉积物中 IP 含量上升,OP 在 S4~S9 点位含量下降(图 2)而在 S1~S3 点位上升,指示暴发期巢湖

S4~S9 点位大量藻体碎屑的沉降导致磷沉积趋势大于释放趋势,且有机磷矿化明显,从而显著提高了水体中的可利用磷浓度,这与 Bao 等^[42]研究结果一致,藻源有机质的矿化是支撑蓝藻进一步暴发的重要驱动力。而 S1~S3 点位主要以硫酸盐还原生成硫化物所介导的化学铁还原造成的铁磷释放所主导^[30];西部湖区水体 Chl.a 浓度高,暴发期蓝藻沉降导致 S1~S4 点位的 LOI 高于 S5~S9。巢湖蓝藻的生长与消亡显著改变了上覆水体中 pH 值与 DO 浓度(图 2),蓝藻光合作用吸收水体溶解性 CO₂,致使 pH 值显著上升;而藻类衰亡时呼吸作用大于光合作用,释放的 CO₂以及有机酸是蓝藻衰亡期 pH 降低的主要原因。上覆水 DO 浓度随蓝藻的生长与暴发而降低,主要由于蓝藻生长形成水华阻断复氧以及死亡分解消耗水体和沉积物中的 O₂。

不同环境中碱性磷酸酶的活性表现出较大的差异性^[43]。我们的研究中,蓝藻的生消显著地改变了沉积物—水界面处的环境条件,与此同时沉积物碱性磷酸酶活性变化显著。其中,蓝藻生长与暴发期沉积物中 APA 显著增加(图 3),这与包洪福等^[44]研究结果一致。pH 和温度在调节碱性磷酸酶活性中起着重要作用,APA 在适宜的温度和碱性环境条件下呈现显著优势^[45-46]。此外,Siuda 等研究表明碱性磷酸酶作为一种诱导酶,其分泌合成受到环境中磷含量的反馈影响^[47],缺磷环境 APA 提高;本研究中 APA 与 WT、pH 呈显著正相关而与 DIP、IP 呈显著负相关(图 6),表明水温升高,微生物活性增加进而促进了碱性磷酸酶的释放及其活性。同时,蓝藻生长导致 pH 值的上升以及藻体消耗大量磷营养盐致使水体形成磷限制,进而诱导沉积物中碱性磷酸酶活性的升高。从空间上看,APA 与 IP 呈显著负相关且 IP 含量在 S1~S3 点位较高,表明 APA 受环境中磷含量影响致使大多数蓝藻阶段中 S4~S9 点位沉积物 APA 高于 S1~S3 点位。值得注意的是,研究表明沉积物中 APA 的上升伴随着沉积物生物可利用性磷与水体中 PO₄³⁻浓度的升高以及沉积物中 OP 含量降低^[20]。但本研究中并没有观察到这种现象,而是 APA 与 OP 含量呈正相关而与 IP、DIP 含量呈负相关,这可能是由于蓝藻大量生长消耗水体与沉积物中的生物可利用磷,与此同时死亡藻细胞的沉降使得沉积物 OP 含量上升,导致蓝藻型富营养化巢湖中由 APA 介导的 OP 转化为生物可利用磷的信号被掩盖。

3.2 巢湖蓝藻生消对沉积物 *phoD* 基因细菌群落的影响

尽管已有关于土壤中多种环境条件下 *phoD* 基因细菌群落的变化^[48-49],但淡水湖泊沉积物中其随蓝藻的生长与消亡的动态变化仍不清楚。随着水华的持续以及水温的升高,巢湖沉积物微生物群落的多样性显著提高^[50]。本研究中,蓝藻的生长与暴发显著提高了 *phoD* 基因细菌群落的 α 多样性,这一结果可能与升高的碱性磷酸酶活性有关。Zhang 等^[51]研究发现雨季南淝河沉积物细菌 α 多样性显著高于旱季。本研究中蓝藻生长与暴发期处于雨季,降水伴随着附着细菌的外来颗粒物沉降在沉积物上,导致沉积物微生物多样性增加。同时,研究表明细菌多样性与藻类密度呈比例增加^[52]。综上,蓝藻生长与暴发期间 α 多样性升高主要是由于春、夏季降水量与藻密度的增加。

蓝藻生长与暴发期沉积物 *phoD* 基因细菌群落结构发生显著变化(图 5)。整体而言,Actinobacteria 是门水平上最丰富的细菌类群,这与土壤以及湖泊沉积物中的结果一致^[21,53]。虽然蓝藻生消对 Actinobacteria 门的相对丰度影响不显著(图 5),但对该门某些属如 *Pseudonocardia*、*Friedmanniella*、*Actinoplanes* 以及 *Amycolatopsis* 的相对丰度有显著影响。Bao 等^[54]对巢湖沉积物中特定功能的微生物群落研究表明,在藻华的不同阶段,N、S、Fe、P 相关微生物分布呈显著变化,主要归因于水温、DO、N、P 等环境因子的联合作用。本研究 RDA 分析表明 APA、DO、Chl.a、水温、TP 以及 IP 等对沉积物中 *phoD* 基因细菌群落的变化有正向贡献(图 7a)。研究表明水温会影响浮游生物的数量及其群落结构^[55],且水温升高会导致微生物活性增加^[56]。本研究中,与水温较低的蓝藻衰亡期与潜伏期相比,生长初期与暴发期 *phoD* 基因细菌各菌属相对丰度发生显著变化。DO 是细菌尤其是需氧菌生长重要的环境因子之一,其浓度变化会显著影响细菌群落结构^[21,57]。本文 RDA 结果表明,指示藻类生物量的 Chl.a 同样是影响 *phoD* 基因细菌群落结构的主要因素,也有研究表明 Chl.a 是调节太湖细菌群落结构^[58]以及悬浮颗粒物 *phoD* 基因细菌群落结构^[21]的主要环境因子。本研究沉积物 TP 含量与 IP 含量对 *phoD* 基因细菌群落结构影响显著,主要是因为水生细菌以及浮游动植物分泌碱性磷酸酶会受到环境中磷含量的影响^[11-12]。值得注意的是,APA 是对于 *phoD* 基因细菌群落变化解释量最大的环境因子(图 7A)。有研究表明,潜在的 APA 可能是由 *phoD* 基因细菌群落直接调控的^[50]。综上,蓝藻生消过程中 APA、DO、Chl.a、水温、TP 以及 IP 的变化影响了 *phoD* 基因细菌群落的结构。

Pseudonocardia 为好氧菌属,受到 DO 浓度的显著影响^[59]。本研究中 *Pseudonocardia* 相对丰度在生长初

期与暴发期显著降低(图 5B),指示蓝藻生长与死亡致使生长初期与暴发期 DO 浓度显著降低从而限制了 *Pseudonocardia* 的生长。大多数点位蓝藻生长期与暴发期 *Friedmanniella* 以及 *Actinoplanes* 相对丰度显著高于潜伏期与衰亡期,这些细菌主要受到 Chl.a 浓度的影响(图 7B),指示蓝藻的生长与暴发促使了 *Friedmanniella* 以及 *Actinoplanes* 丰度升高。LEfSe 分析表明,蓝藻生长初期主要功能菌属为 *Friedmanniella*(图 7C)。其中 *Friedmanniella* 在蓝藻生长初期与暴发期丰度较高且与 Chl.a 浓度呈显著正相关而与上覆水 DIP 浓度呈显著负相关(图 7B),即生长初期蓝藻的生长显著诱发了 *Friedmanniella* 的活性继而释放碱性磷酸酶来缓解磷限制。

4 结论

巢湖蓝藻生消过程中沉积物 APA 呈显著动态变化。蓝藻生长导致了水体 DIP 浓度显著下降以及 pH 的上升,并诱发碱性磷酸酶的活性。微生物群落分析表明蓝藻生长过程中 *phoD* 基因细菌群落 α 多样性显著升高。蓝藻衰亡期与潜伏期沉积物 *phoD* 基因优势菌属为 *Pseudonocardia*,生长初期与暴发期 *Pseudonocardia* 丰度显著降低而 *Friedmanniella*、*Actinoplane* 和 *Bradyrhizobium* 丰度升高且优势菌属由 *Pseudonocardia* 和 *Friedmanniella* 构成。蓝藻生消期间各 *phoD* 基因细菌菌属丰度变化显著,呈现了较高的时空异质性。RDA 结果表明 *phoD* 基因细菌群落结构的变化主要受 APA、DO、Chl.a、水温、TP 以及 IP 的驱动,即蓝藻生消显著影响了理化因子的浓度进而驱动了 *phoD* 基因细菌群落结构的变化。本研究加深了对富营养化湖泊蓝藻生消过程环境因子与 APA 和具有其编码基因的细菌群落的内在联系的认识。

5 参考文献

- [1] Paerl HW, Xu H, McCarthy MJ et al. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a hyper-eutrophic lake (Lake Taihu, China): The need for a dual nutrient (N & P) management strategy. *Water Research*, 2011, **45**(5): 1973-1983. DOI: 10.1016/j.watres.2010.09.018.
- [2] Han LF, Gao B, Hao H et al. Lead contamination in sediments in the past 20-years: A challenge for China. *Science of the Total Environment*, 2018, **640/641**: 746-756. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.05.330.
- [3] Yuan HZ, Wang HX, Zhou YW et al. Water-level fluctuations regulate the availability and diffusion kinetics process of phosphorus at lake water-sediment interface. *Water Research*, 2021, **200**: 117258. DOI: 10.1016/j.watres.2021.117258.
- [4] Paytan A, Roberts K, Watson S et al. Internal loading of phosphate in Lake Erie Central Basin. *Science of the Total Environment*, 2017, **579**: 1356-1365. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.11.133.
- [5] Yao L. Research progress of phosphorus geochemical cycle in shallow lakes. *Guangdong Chemical Industry*, 2020, **47**(9): 112-113, 119. [姚莉. 浅水湖泊磷素地球化学循环研究进展. 广东化工, 2020, 47(9): 112-113, 119.]
- [6] Boström B, Andersen JM, Fleischer S et al. Exchange of phosphorus across the sediment-water interface. *Hydrobiologia*, 1988, **170**(1): 229-244. DOI: 10.1007/BF00024907.
- [7] Yang CH, Yang P, Geng J et al. Sediment internal nutrient loading in the most polluted area of a shallow eutrophic lake (Lake Chaohu, China) and its contribution to lake eutrophication. *Environmental Pollution*, 2020, **262**: 114292. DOI: 10.1016/j.envpol.2020.114292.
- [8] Chen MS, Ding SM, Chen X et al. Mechanisms driving phosphorus release during algal blooms based on hourly changes in iron and phosphorus concentrations in sediments. *Water Research*, 2018, **133**: 153-164. DOI: 10.1016/j.watres.2018.01.040.
- [9] Yuan HZ, Tai ZQ, Li Q et al. Characterization and source identification of organic phosphorus in sediments of a hypereutrophic lake. *Environmental Pollution*, 2020, **257**: 113500. DOI: 10.1016/j.envpol.2019.113500.
- [10] Suzumura M, Hashihama F, Yamada N et al. Dissolved phosphorus pools and alkaline phosphatase activity in the euphotic zone of the Western north Pacific Ocean. *Frontiers in Microbiology*, 2012, **3**: 99. DOI: 10.3389/fmicb.2012.00099.
- [11] Dai JY, Gao G, Wu SQ et al. Bacterial alkaline phosphatases and affiliated encoding genes in natural waters: A review. *J Lake Sci*, 2016, **28**(6): 1153-1166. DOI: 10.18307/2016.0601.[戴江玉, 高光, 吴时强等. 水体细菌碱性磷酸酶及其编码基因研究进展. 湖泊科学, 2016, 28(6): 1153-1166.]
- [12] Münster U, Einiö P, Nurminen J et al. Extracellular enzymes in a polyhumic lake: Important regulators in detritus process-

- ing. *Hydrobiologia*, 1992, **229**(1): 225-238. DOI: 10.1007/BF00007002.
- [13] Luo HW, Benner R, Long RA et al. Subcellular localization of marine bacterial alkaline phosphatases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, **106**(50): 21219-21223. DOI: 10.1073/pnas.0907586106.
- [14] Gao G, Qin BQ, Zhu GW et al. Seasonal variation of alkaline phosphatase activity in Meiliang Bay, Lake Taihu. *J Lake Sci*, 2004, **16**(3): 245-251. DOI: 10.18307/2004.0309. [高光, 秦伯强, 朱广伟等. 太湖梅梁湾中碱性磷酸酶的活性及其与藻类生长的关系. 湖泊科学, 2004, **16**(3): 245-251.]
- [15] Zhou YY, Song CL, Cao XY et al. Phosphorus fractions and alkaline phosphatase activity in sediments of a large eutrophic Chinese Lake (Lake Taihu). *Hydrobiologia*, 2008, **599**(1): 119-125. DOI: 10.1007/s10750-007-9185-z.
- [16] Hu YJ, Xia YH, Sun Q et al. Effects of long-term fertilization on *phoD*-harboring bacterial community in Karst soils. *Science of the Total Environment*, 2018, **628/629**: 53-63. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.01.314.
- [17] Chen XD, Jiang N, Condon LM et al. Impact of long-term phosphorus fertilizer inputs on bacterial *phoD* gene community in a maize field, Northeast China. *Science of the Total Environment*, 2019, **669**: 1011-1018. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.03.172.
- [18] Chen XD, Jiang N, Chen ZH et al. Response of soil *phoD* phosphatase gene to long-term combined applications of chemical fertilizers and organic materials. *Applied Soil Ecology*, 2017, **119**: 197-204. DOI: 10.1016/j.apsoil.2017.06.019.
- [19] Wan WJ, Hao XL, Xing YH et al. Spatial differences in soil microbial diversity caused by pH-driven organic phosphorus mineralization. *Land Degradation & Development*, 2021, **32**(2): 766-776. DOI: 10.1002/ldr.3734.
- [20] Chen J, Gao H, Wang PF et al. Effects of decabromodiphenyl ether on activity, abundance, and community composition of phosphorus mineralizing bacteria in eutrophic lake sediments. *Science of the Total Environment*, 2019, **695**: 133785. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.133785.
- [21] Zhang TX, Qin MY, Wei C et al. Suspended particles *phoD* alkaline phosphatase gene diversity in large shallow eutrophic Lake Taihu. *Science of the Total Environment*, 2020, **728**: 138615. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.138615.
- [22] 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*, 2021, **103**: 255-267. DOI: 10.1016/j.jes.2020.11.010.
- [23] Dai JY, Chen D, Gao G et al. Recovery of novel alkaline phosphatase-encoding genes (*phoX*) from eutrophic Lake Taihu. *Canadian Journal of Microbiology*, 2014, **60**(3): 167-171. DOI: 10.1139/cjm-2013-0755.
- [24] Dai JY, Gao G, Wu SQ et al. Comparing alkaline phosphatase *PhoX*-encoding genes in two contrasting habitats of the large eutrophic lake Taihu, China. *Geomicrobiology Journal*, 2018, **35**(6): 528-536. DOI: 10.1080/01490451.2017.1420709.
- [25] Dai JY, Chen D, Wu SQ et al. Dynamics of phosphorus and bacterial *phoX* genes during the decomposition of *Microcystis* blooms in a mesocosm. *PLoS One*, 2018, **13**(5): e0195205. DOI: 10.1371/journal.pone.0195205.
- [26] Huo SL, Li CC, Xi BD et al. Historical record of polychlorinated biphenyls (PCBs) and special occurrence of PCB 209 in a shallow fresh-water lake from Eastern China. *Chemosphere*, 2017, **184**: 832-840. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2017.06.073.
- [27] Zhang M, Shi XL, Yang Z et al. The variation of water quality from 2012 to 2018 in Lake Chaohu and the mitigating strategy on cyanobacterial blooms. *J Lake Sci*, 2020, **32**(1): 11-20. DOI: 10.18307/2020.0102. [张民, 史小丽, 阳振等. 2012—2018年巢湖水质变化趋势分析和蓝藻防控建议. 湖泊科学, 2020, **32**(1): 11-20.]
- [28] Shang GP, Shang JC. Causes and control countermeasures of eutrophication in Chaohu Lake, China. *Chinese Geographical Science*, 2005, **15**(4): 348-354. DOI: 10.1007/s11769-005-0024-8.
- [29] Wang SH, Jiang X, Jin XC. Spatial-temporal variations of aquatic environmental factors and their influences to algal blooming in Lake Chaohu. *J Lake Sci*, 2011, **23**(6): 873-880. DOI: 10.18307/2011.0608. [王书航, 姜霞, 金相灿. 巢湖水环境因子的时空变化及对水华发生的影响. 湖泊科学, 2011, **23**(6): 873-880.]
- [30] Sun TT, Huang T, Tao PL et al. Seasonal patterns of P-cycling-related microbes and internal phosphorus release in the eutrophic lake Chaohu, China. *SSRN Electronic Journal*, 2022. DOI: 10.2139/ssrn.4135694.
- [31] Tabatabai M ed. Soil enzymes. Methods of soil analysis. SSSA, Madison, WI, 1994: 775-834.
- [32] Defforey D, Paytan A. Phosphorus cycling in marine sediments: Advances and challenges. *Chemical Geology*, 2018, **477**: 1-11. DOI: 10.1016/j.chemgeo.2017.12.002.

- [33] Zhou J, Bruns MA, Tiedje JM. DNA recovery from soils of diverse composition. *Applied and Environmental Microbiology*, 1996, **62**(2) : 316-322. DOI: 10.1128/aem.62.2.316-322.1996.
- [34] Bi QF, Li KJ, Zheng BX et al. Partial replacement of inorganic phosphorus (P) by organic manure reshapes phosphate mobilizing bacterial community and promotes P bioavailability in a paddy soil. *Science of the Total Environment*, 2020, **703** : 134977. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.134977.
- [35] Ma Y, Zhao HZ, Shan QJ et al. K-strategy species plays a pivotal role in the natural attenuation of petroleum hydrocarbon pollution in aquifers. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, **420** : 126559. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2021.126559.
- [36] Wu XD, Kong FX, Zhang XF et al. Comparison of overwintering and recruitment of cyanobacteria in Taihu Lake and Chaohu Lake. *Environmental Science*, 2008, **29**(5) : 1313-1318. DOI: 10.13227/j.hjkx.2008.05.030. [吴晓东, 孔繁翔, 张晓峰等. 太湖与巢湖水华蓝藻越冬和春季复苏的比较研究. 环境科学, 2008, **29**(5) : 1313-1318.]
- [37] Zhang M, Kong FX. The process, spatial and temporal distributions and mitigation strategies of the eutrophication of Lake Chaohu (1984–2013). *J Lake Sci*, 2015, **27**(5) : 791-798. DOI: 10.18307/2015.0505. [张民, 孔繁翔. 巢湖富营养化的历程、空间分布与治理策略(1984—2013年). 湖泊科学, 2015, **27**(5) : 791-798.]
- [38] Lu YM, Zhang JT, Zhang XB et al. Bioavailability of organic phosphorus in Lake Chaohu sediments. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2020, **10**(2) : 197-204. [卢艳敏, 张靖天, 张新波等. 巢湖沉积物中有机磷的生物可利用性研究. 环境工程技术学报, 2020, **10**(2) : 197-204.]
- [39] Chen X, Ning CW, Wang J et al. Fractions of phosphorus, iron and sulfur in lake sediments of Chaohu and its implication for environmental changes. *China Environmental Science*, 2021, **41**(6) : 2853-2861. [陈茜, 宁成武, 汪杰等. 巢湖沉积物磷铁硫形态记录及其环境变化指示. 中国环境科学, 2021, **41**(6) : 2853-2861.]
- [40] Diao XJ, Li YW, He YF et al. Change characteristics of physico-chemical properties of water and sediment during the processes of algal blooms formation, outbreak and extinction in Lake Chaohu. *J Lake Sci*, 2015, **27**(6) : 1124-1132. DOI: 10.18307/2015.0618. [刁晓君, 李一蔚, 何彦芳等. 水华生消过程中巢湖水体和沉积物理化性质变化特征. 湖泊科学, 2015, **27**(6) : 1124-1132.]
- [41] Xie LQ, Xie P, Li SX et al. The low TN:TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* blooms?. *Water Research*, 2003, **37**(9) : 2073-2080. DOI: 10.1016/S0043-1354(02)00532-8.
- [42] Bao Y, Huang T, Ning CW et al. Changes of DOM and its correlation with internal nutrient release during cyanobacterial growth and decline in Lake Chaohu, China. *Journal of Environmental Sciences*, 2023, **24** : 769-781. DOI: 10.1016/j.jes.2022.02.019.
- [43] Hao JC, Lian B, Liu HF et al. The release of phosphorus from sediment to lake water induced by cyanobacterial blooms and phosphorus removal by cell harvesting. *Geomicrobiology Journal*, 2016, **33** (3/4) : 347-353. DOI: 10.1080/01490451.2015.1069909.
- [44] Bao HF, Sun ZY, Diao XJ et al. Effects of the outbreak and perishing of water bloom on enzyme activities in sediment of typical lakes in Yangtze River Basin. *Hydropower and New Energy*, 2015, (11) : 1-5. [包洪福, 孙志禹, 刁晓君等. 水华生消过程对长江流域典型湖泊沉积物生物酶活性的影响. 水电与新能源, 2015, (11) : 1-5.]
- [45] Zhang CY, Xu DL, Wan L et al. Impact of environmental factors on alkaline phosphatase activity of sediment in lakes. *Environmental Science & Technology*, 2013, **36**(4) : 23-27. [张翠英, 徐德兰, 万蕾等. 环境因子对湖泊沉积物碱性磷酸酶活性的影响. 环境科学与技术, 2013, **36**(4) : 23-27.]
- [46] Stout LM, Joshi SR, Kana TM et al. Microbial activities and phosphorus cycling: An application of oxygen isotope ratios in phosphate. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2014, **138** : 101-116. DOI: 10.1016/j.gca.2014.04.020.
- [47] Siuda W, Chróst RJ. Utilization of selected dissolved organic phosphorus compounds by bacteria in lake water under non-limiting orthophosphate conditions. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2001, **10**(6) : 475-483.
- [48] Fraser T, Lynch DH, Entz MH et al. Linking alkaline phosphatase activity with bacterial *phoD* gene abundance in soil from a long-term management trial. *Geoderma*, 2015, **257/258** : 115-122. DOI: 10.1016/j.geoderma.2014.10.016.
- [49] Hu MJ, Peñuelas J, Sardans J et al. Dynamics of phosphorus speciation and the *phoD* phosphatase gene community in the rhizosphere and bulk soil along an estuarine freshwater-oligohaline gradient. *Geoderma*, 2020, **365** : 114236. DOI: 10.1016/j.geoderma.2020.114236.
- [50] Diao XJ, Li YW, Wang SG. Effects of outbreak and extinction of algal blooms on the microbial community structure in sediments of Chaohu Lake. *Environmental Science*, 2015, **36**(1) : 107-113. DOI: 10.13227/j.hjkx.2015.01.014. [刁晓君,

- 李一蔚, 王曙光. 水华生消过程对巢湖沉积物微生物群落结构的影响. *环境科学*, 2015, **36**(1): 107-113.]
- [51] Zhang MZ, Wu ZJ, Sun QY et al. Response of chemical properties, microbial community structure and functional genes abundance to seasonal variations and human disturbance in Nanfei River sediments. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, **183**: 109601. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2019.109601.
- [52] Woodhouse JN, Kinsela AS, Collins RN et al. Microbial communities reflect temporal changes in cyanobacterial composition in a shallow ephemeral freshwater lake. *The ISME Journal*, 2016, **10**(6): 1337-1351. DOI: 10.1038/ismej.2015.218.
- [53] Luo GW, Ling N, Nannipieri P et al. Long-term fertilisation regimes affect the composition of the alkaline phosphomonoesterase encoding microbial community of a vertisol and its derivative soil fractions. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, **53**(4): 375-388. DOI: 10.1007/s00374-017-1183-3.
- [54] Bao HF, Li YW, Diao XJ et al. Effects of algal bloom (AB) on sediment microorganisms with special functions at different AB stages in Chaohu Lake. *Water Science and Technology*, 2021, **83**(5): 1130-1140. DOI: 10.2166/wst.2021.009.
- [55] Griffith AW, Gobler CJ. Harmful algal blooms: A climate change co-stressor in marine and freshwater ecosystems. *Harmful Algae*, 2020, **91**: 101590. DOI: 10.1016/j.hal.2019.03.008.
- [56] Gibbons KJ, Bridgeman TB. Effect of temperature on phosphorus flux from anoxic western Lake Erie sediments. *Water Research*, 2020, **182**: 116022. DOI: 10.1016/j.watres.2020.116022.
- [57] Huimin XU, Liu W, Yan WU et al. Bacterioplankton community structure and its responses to environmental factors in interal Qinhuai River, Nanjing City. *Environmental Science & Technology*, 2016, **127**: 137570.
- [58] Zhu CM, Zhang JY, Nawaz MZ et al. Seasonal succession and spatial distribution of bacterial community structure in a eutrophic freshwater Lake, Lake Taihu. *The Science of the Total Environment*, 2019, **669**: 29-40. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.03.087.
- [59] Riahi HS, Heidarieh P, Fatahi-Bafghi M. Genus *Pseudonocardia*: What we know about its biological properties, abilities and current application in biotechnology. *Journal of Applied Microbiology*, 2022, **132**(2): 890-906. DOI: 10.1111/jam.15271.