茅钱博,方昊,丁程成,等. 微囊藻毒素在水环境中的分布及与微生物之间的相互关系[J].环境科学与技术,2024,47(10):97-108. Mao Qianbo, Fang Hao, Ding Chengcheng, et al. Distribution of microcystin in water environment and interaction with microorganisms[J]. Environmental Science & Technology,2024,47(10):97-108.

微囊藻毒素在水环境中的分布及与微生物之间的相互关系

茅钱博1, 方吴1*, 丁程成2, 张帅1,

胡定骏1, 崔益斌2*

(1.南京信息工程大学环境科学与工程学院,江苏 南京 210044;2.牛态环境部南京环境科学研究所,江苏 南京 210042)

摘 要:由蓝藻水华引起的微囊藻毒素(microcystins, MCs)严重威胁水生态系统,是全球关注的环境热点问题之一。以往多数学者 聚焦于 MCs 对动植物的毒害,缺少其与微生物群落之间相互响应关系的综述。因此,该文旨在探讨 MCs 对水环境中微生物生态及功能 的影响,总结了 MCs 的化学结构和毒性特点,阐释了 MCs 在典型水域的分布特征,并重点讨论了 MCs 对微生物群落的影响。同时,也探 讨了功能微生物对 MCs 的降解机理。MCs 对微生物群落具有毒性作用,能够影响原水生态系统的氮磷循环,改变微生物群落的代谢能 力和生态系统功能,进而对整个微生物生态系统平衡及稳定造成负面影响。该文进一步对水生态系统中 MCs 污染及对微生物群落的响 应机制进行了总结和展望,可为 MCs 的水污染控制提供有益参考。

关键词:微囊藻毒素; 微生物群落; 微囊藻毒素降解菌
 中图分类号:X172 文献标志码:A doi:10.19672/j.cnki.1003-6504.0882.24.338 文章编号:1003-6504(2024)10-0097-12

Distribution of Microcystin in Water Environment and Interaction with Microorganisms

MAO Qianbo¹, FANG Hao^{1*}, DING Chengcheng², ZHANG Shuai¹,

HU Dingjun¹, CUI Yibin^{2*}

(1. School of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China;
 2. Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042, China)

Abstract: Microcystins (MCs) caused by cyanobacterial blooms are a serious threat to aquatic ecosystems and are one of the environmental hotspots of global concern. In the past, focuses were on the toxicity of MCs to plants and animals, and there is a lack of reviews on the interactions between MCs and microbial communities. Therefore, this review aims to explore the effects of MCs on microbial ecology and function in aquatic environments, summarises the chemical structure and toxicity characteristics of MCs, elucidates the distribution characteristics of MCs in typical waters, and focuses on the effects of MCs on microbial communities. The degradation mechanism of MCs by functional microorganisms was also discussed. MCs have toxic effects on microbial communities, affecting the nitrogen and phosphorus cycles in raw water ecosystems, altering the metabolic capacity of microbial communities and ecosystem functions, and then negatively affecting the balance and stability of the whole microbial ecosystem. This article further summarizes and projects the response mechanisms of microbial communities to MCs pollution in aquatic ecosystems, providing valuable insights for the control of water pollution caused by MCs.

Key words: microcystin; microbial community; microcystic toxin-degrading bacteria

随着天然水体富营养化不断加剧,蓝藻水华暴 发现象时有发生,主要由微囊藻产生的微囊藻毒素 (microcystins, MCs)是检测频率最高且分布最广、危害最大的一类七肽环状肝毒素。MCs在20世纪80年

[《]环境科学与技术》编辑部:(网址)http://fjks.chinajournal.net.cn(电话)027-87643502(电子信箱)hjkxyjs@vip.126.com 收稿日期:2024-06-06;修回2024-08-10

基金项目:国家重点研发计划(2022YFC3204004);生态环境部南京环境科学研究所创新团队项目(ZX2023QT017)

作者简介:茅钱博(1999-),男,硕士研究生,研究方向为水环境抗生素及抗性基因和新兴污染物归趋,(电子信箱)1018895300@qq.com;*通讯作者,方昊,副教授,主要研究方向为水环境抗生素及抗性基因,(电子信箱)fh@nuist.edu.cn;崔益斌,教授,主要研究方向为环境生物技术,(电子信箱)cyb@nies.org。

代早期首次被表征,并以最初分离和描述毒素的铜绿 微囊藻命名¹¹,主要由微囊藻(Microcystis)、鱼腥藻 (Anabaena)、颤藻(Oscillatoria)、念珠藻(Nostoc)、束 丝藻(Aphanizomenon)、拟柱胞藻(Clindrospermopsis)、胶刺藻(Gloeotrichia)、节球藻(Nodularia)和浮 丝藻(Planktothrix)产生^[2]。这些藻类群落结构与MCs 异构体的组成有着莫大的关系,在以微囊藻为优势种 的水域中,MC-LR、MC-RR 通常为主要的异构体^[3], 当卷曲长孢藻和铜绿微囊藻为优势种时,主要MCs异 构体为MC-LL⁴⁴,而以水华束丝藻和红色浮丝藻为优 势种时,主要MCs异构体变为MC-LW⁶⁷。迄今为止 已经表征了279种MCs异构体⁶⁰,其中研究最多的是 MC-LR、MC-RR及MC-YR(L、R、Y分别代表亮氨 酸、精氨酸和色氨酸)^[7-9]。其中具有疏水性基团的 MC-LR 毒性最大且不容易被矿化¹⁰⁰,且在诸多MCs 异构体中占优势地位。MC-LR被认为是毒性最大的 变体之一,被国际癌症研究机构(IARC)归类为可能 的人类致癌物^[11,12]。研究表明 MCs 是蛋白磷酸酶 1(PP1)和蛋白磷酶2A(PP2A)的有效抑制剂^[13],这2 种重要的细胞信号传导蛋白磷酸酶在细胞内发挥着 关键的调控作用,抑制其调控作用会引起肝损伤14, 促进肿瘤活性^[15];由于间隔双健和环状结构,MCs的 理化性质稳定,耐高温,易溶于水、甲醇或丙酮,在超 纯水中,它能保持稳定状态27d,而在普通河水中, 由于关键活性因子 Adda 旁链的失活, 它在7d 内逐 渐降解^[16]。MCs对细菌和其他生物体都有一定的影 响,但其作用效应和机制会因细菌的种类和MCs的 浓度而异[17]。

溶解后的MCs可广泛分布于水环境中的浮游动物、水生动植物、沉积物内¹¹⁸。此外,MCs可以在生物中累积¹¹⁹,如藻类、浮游生物、沉积物,通过食物链传递甚至可以威胁人类生命健康,具有潜在的毒性影响,而MCs又是水生态系统中微生物群落变化的关键驱动因素,因此对水体中MCs的监测和管理至关重要。MCs污染形势越来越严峻,考虑到MCs对人类健康和环境安全的严重影响,阐明MCs的产生和微生物群落之间的具体机制已经成为亟待解决的问题。

1 MCs质量浓度和异构体分布特征

MCs在水环境中存在多种状态:(1)微囊藻细胞 内状态。MCs储存在产毒蓝藻细胞内,尚未释放到水 体中;(2)颗粒结合状态。MCs可以与悬浮在水中的 颗粒物质结合,形成颗粒结合状态,这种结合可能使 MCs在水中更加稳定,维持稳定结构和性质;(3)游离 状态。MCs从细胞内释放到水中以游离的形式存在 于水体中,游离状态的MCs会对水体中的生物体产 生潜在毒性:(5)溶解状态。MCs以分子形式分散在 水体中。溶解状态的 MCs 更容易被水体中的生物吸 收和降解[20]。世界卫生组织饮用水水质指南和安全 环保水环境指南的文件中指出 MCs 的临时指导值 (GVs)——(终生饮用水GV:1 µg/L;短期饮用水GV: 12 µg/L;娱乐用水GV:24 µg/L),我国最新颁布的《生 活饮用水卫生标准》(GB 5749-2022),文件中指出 MC-LR(藻类暴发情况发生时)限值为0.001 mg/L。 我国《地表水环境质量标准》(GB 3838-2002)中规定 的地表水型饮用水水源中MC-LR 的标准限值与世界 卫生组织(World Health Organization, WHO)保持一 致,均为1.0 µg/L^[21]。本综述根据已有文献,整理了国 内外水体中MCs质量浓度和异构体分布特征,发现 257个国家和地区中有近3成(79个)国家受到MCs污 染,其空间分布如图1所示。其中亚洲和欧洲MCs质 量浓度显著高于其他几大洲,其MCs异构体类型也更 加丰富,而我国对MCs的研究主要集中在太湖、巢湖 等水华频发湖泊。

1.1 国内典型水域MCs分布

我国淡水湖泊太湖、洱海、滇池和巢湖暴发过多 次蓝藻水华事件太湖、洱海、滇池和巢湖。毛敬英[22] 研究表明,太湖水体中MC-LR的平均浓度为1.480 μg/L,最高浓度达2.558 μg/L;曹莹等^[23]测得的太湖 MC-LR平均浓度为1.12 µg/L;葛思敏[24]对洱海的检 测结果显示, MCs的总浓度范围在0.056~3.657 µg/L 之间,其中MC-LR和MC-RR的检出率较高,分别 占总微囊藻毒素含量(TMCs)的65.15%和15.70%, 洱海中各类 MCs 总浓度峰值在8月到次年3月浓度 呈现下降趋势;滇池的TMCs的总浓度范围为0.740~ 5.533 μg/L; Zhang 等^[25]对巢湖东部地区水源的研究结 果显示,TMCs浓度达到了8.86 µg/L;Yu等^[26]的研究 发现,巢湖水体中MC-LR和MC-RR的比例较高,而 MC-YR的含量最低。此外,胞内微囊藻毒素(IMCs) 和胞外微囊藻毒素(EMCs)的浓度和比例在时空上具 有不同的分布特征,EMCs通常占原水中MCs总浓度 的30%以下[27]。另外,随着环境因子的变化, MCs及 其产毒菌株还具有季节性特征,TMCs浓度呈现出春 夏升高、秋冬降低的趋势,这也是蓝藻水华暴发多集 中干夏季的原因[28]。

研究发现,在蓝藻群落中,微囊藻是大多数水体 中主要的MCs生产者,微囊藻(Microcystis sp.)和鱼腥 藻属(Anabaena sp.)等可能产生MCs的蓝藻属占优势 地位^[29]。它们的生长和毒素产生受到水体环境的水



图1 全球水体MCs的浓度和异构体分布情况 Fig.1 Concentrations and isomer distributions of MCs in global water bodies

流速度、温度、养分富集等多种因素影响。水流较缓 的湖泊和水库更容易形成缺氧条件。湖泊和水库通 常会因为周边的人类活动,如农业、工业和城市污染 物排放,导致水体富营养化,这为微囊藻生长提供了 适宜条件。总体来看,目前国内的湖泊和水库中MCs 检出较为普遍,东部和西南部相对于我国其他地区, MCs的检出频率及污染水平较高。

1.2 国外典型水域MCs分布

蓝藻水华不仅在中国发生,在全球范围内亦是一 个普遍问题。在印度Ambazari湖水样中MCs的浓度 为18.75 μg/L,在Gorewada和Gandhisagar湖水样中, MCs的浓度分别为1.72 μg/L和5.05 μg/L^[30];在摩洛 哥的自然水体中,MCs的异构体类型MC-WR和 MC-RR占主要优势,占比达70%以上;在新西兰的 Horowhenua水体中,MC-WR、MC-FR为主要MCs异 构体,其浓度达到13.86 μg/L和12.90 μg/L;土耳其的 埃吉尔迪尔湖,MCs检测浓度为2.9~13.5 μg/L^[31];在 美国全国淡水调查的1161个湖泊中,MCs浓度最高 达到230 μg/L^[32],华盛顿州的几个湖泊中MCs浓度高 达到230 μg/L^[32],华盛顿州的几个湖泊中MCs浓度高 达10 000 μg/L^[33],远超美国国家环境保护局的限值标 准(1 μg/L),而同样在美国北部的伊利湖(北美洲五 大湖之一)MCs检出浓度仅为ND~1.9 μg/L。

总的来说,国内外河流、湖库中普遍能检测到 MCs,其中湖库中MCs平均质量浓度远高于河流 MCs。此外, MCs的分布特征存在显著的区域差异, 部分地区MCs浓度峰值也有所不同。由于国内外环 境因素各不相同,各水体TMCs的浓度和分布情况也 相差甚多(图2)。

2 MCs与微生物之间的相互关系

微生物群落作为淡水湖泊生态系统必不可少的 一部分,对水生态系统的物质循环和能量流动至关重 要[34]。世界上30%~40%的水体和中国大约80%的淡 水水体是富营养化水体,蓝藻水华在富营养化的淡水 湖泊、河流甚至海洋中越来越频发, Microcystis sp. 作 为主要产MCs的有毒蓝藻属,在蓝藻群落中占优势地 位^[35]。微囊藻的分解过程中会产生溶解性有机物,这 些物质导致水环境的 pH 值和溶解氧(dissolved oxygen,DO)下降,从而对细菌群落产生显著影响^[36]。其 菌落可以包含病毒、细菌、微藻、微真菌等丰富多样的 微生物群落,其中一些与微囊藻建立了互利共生关 系,而另一些表现出强烈的拮抗作用^{137]}。微囊藻产生 的MCs具有毒性,并且在水体中长期存在后会改变水 质。微生物群落通过聚集表现出竞争、互利共生及相 互制约的特性,这种动态关系导致微生物群落结构的 改变,削弱了微生物多样性,进而对水生态系统的功 能、微生物群落结构及水体生态平衡产生不利影 响^[38]。对微生物群落组成和多样性与MCs产生关系



图2 国内外典型水体MCs的浓度和分布情况 Fig.2 Concentration and distribution of MCs in typical water bodies: a global perspective

的研究,有利于预测及预防未来淡水湖泊生态系统的 有毒事件及生态效应,从而更好地治理湖泊中MCs污 染问题。

2.1 MCs 对水生态系统中微生物群落的毒性作用

蓝藻水华会产生引起肝毒性、神经毒性、细胞毒 性和皮肤毒性的各种活性代谢产物[39],包含有毒的次 生代谢产物——藻毒素,如铜绿素(aeruginosins)、微 肽(micropeptins)、微生物菌素(microviridins)和MCs, 其中MCs是各种蓝藻水华的主要有毒代谢产物^[40]。 MCs对水生微生物的毒性作用最强,这可能推动抗性 基因的选择[41],也可能会扰乱水源,进而对生物构成 严重健康威胁^[42]。研究表明,有害蓝藻菌株会释放毒 素和特定的次生代谢产物到环境中[43],这种化感作用 会对水生微生物构成潜在威胁^[44],MCs毒性作用会导 致水生态系统中浮游生物总量减少1451。然而,水生生 物可以通过抗氧化活性进行自我保护140,有研究证实 MCs会诱导水蚤细胞的氧化应激⁴⁹⁷,还会使其差异转 运蛋白基因表达^[48],这也反向证明了MCs的毒性作用 能增加与清除超氧化物自由基相关的蛋白质水平[49]。 值得注意的是,MCs的结合可以保护藻蓝蛋白免受环 境因素的氧化应激作用,能够提高蓝藻的活力^[50]。 MCs通过抑制蛋白质磷酸酶和蛋白质合成对细胞产 生毒性作用,导致细胞死亡,从而影响细菌的生长或 溶解,可能导致微生物多样性下降并增加生态系统功 能受损的风险。MCs 对微生物群落的毒性作用是一 个复杂的过程,会受到多种因素影响,包括MCs的浓 度、暴露时间、微生物的种类和适应性等[51]。因此,研 究MCs对微生物群落的毒性作用及其影响因素,对于 深入理解水生态系统中微囊藻毒素的生态毒理学效 应具有重要意义。

2.2 MCs对水生态系统中微生物群落的氮磷循环及 代谢能力的影响

水体富营养化是全球蓝藻水华暴发的主要因素. 氮和磷是生物可利用的关键营养物质^[52],MCs的产生 与水体中的氮磷循环密切相关。相关研究表明,磷负 荷是控制产生 MCs 的基因型和微囊藻总种群生长的 主要因素^[53]。Harke等^[54]对伊利湖西部的研究发现, MCs 的主要生产者微囊藻通过清除磷而占据优势地 位,在低氮磷比的环境中尤为显著。早期研究认为, 磷是淡水生态系统中限制浮游植物生长和毒素进化 的关键因素,在磷的限制条件下MCs产生会减少。然 而,氮也扮演着重要角色。Celikkol等559通过高通量 测序分析发现,参与氮代谢的细菌丰度比磷更高,证 明氮对微生物群落的重要性。Davis 等⁵⁶¹研究表明, 与磷相比,蓝藻水华对氮的添加,其反应更为敏感。 Cao 等^[57]发现即使是低浓度的 MC-LR(0.25 µg/L)也 会对微生物群落的氮转化产生负面影响,MCs的施加 会减少微生物的多样性,抑制其潜在硝化作用并降低 氮的循环效率,从而影响微生物的丰度[58]。

氮和磷的富集导致水中MCs浓度升高,改变了原 来水生态系统的氮磷循环,进而影响微生物群落的代谢 功能^[59]。MCs还对微生物群落的代谢活动产生了抑 制作用。Qin等研究表明,在低浓度MC-LR(10 μg/L) 暴露3个月后,微生物群落的代谢活性下降了36.75%。 尤其在厌氧环境下,微生物群落的代谢模式受到MC-LR 的抑制,导致微生物群落对酚类化合物、碳水化合物 及胺类化合物的代谢能力下降;而在普通环境中,胺 类的利用百分比持续增加,氨基酸则呈减少趋势。总 体而言,碳水化合物、酚类化合物、胺类和羧酸的代谢活 性在整体上呈现出先升高后降低的特性,其中MC-LR 对氨基酸的代谢活性影响最大^[60]。

MCs 对微生物群落的氮磷循环和代谢能力的影响是相互关联的。MCs 改变了微生物群落氮磷循环的正常过程,这种改变不仅影响了微生物群落的代谢活性,也使微生物群落的演替从原来的随机演替转变为功能性演替和确定性演替,这与MC-LR 在厌氧条件下微生物群落结构演替的研究结果一致^[61]。

2.3 MCs对水生态系统中微生物群落结构与组成的影响

研究指出, MCs 是影响微生物群落多样性和功能的决定性因子, 其中 MC-YR 被证实是湖泊微生物群落多样性与组成结构的关键驱动力^[62]。一些 MCs 生产者, 如微囊藻, 通过分泌黏液来聚集微生物群落, 形成致密的水华并上浮到水面^[63], EMCs 可能通过刺激黏液产生或直接影响微生物群落结构和活性来促进聚集体的形成^[64]。具体而言, 这些微生物在 EMCs 的作用下被聚集到一起, 形成密集的微生物群落结构, 进而通过 MCs 影响微生物群落的 结构与组成。

在蓝藻水华暴发期间,淡水中微生物群落组成发 生变化,微生物群落结构可能会受到MCs及其次生代 谢产物季节性产生的影响。Giaramida等657研究证实, 在经常暴露于蓝藻水华的地表淡水中,微生物群落能 够更快速地降解 MC-LR,从而影响细菌群落的结构 与组成。这种影响在蓝藻水华暴发期间尤为显著, Song 等^[66,67]通过对细菌群落的高通量测序发现, 蓝藻 水华暴发时段的细菌群落多样性和丰度比非水华阶 段具有更高的数值表现。此外,在蓝藻水华发生的不 同阶段,微生物群落的多样性指数和群落丰度也会有 显著差异。例如,Zhang等^[68]对西湖的研究结果表明, 水华早期阶段的原核生物群落多样性和丰度相比于 水华发育和衰退阶段更低。在微囊藻占优势的8月, 微生物群落丰度和多样性指数均显著增加。此外,稀 有真菌群落对蓝藻水华具有较强的敏感性,稀有微生 物群落与其他分类群落的相互作用在维持真核生物 群落的稳定性方面发挥着重要作用⁶⁹¹。这说明 MCs 浓度的改变会影响不同蓝藻水华期间原核生物群落 的多样性和丰富性。

产MCs的藻类与藻圈微生物存在着复杂关系。

一方面,藻类为一些异养菌提供碳源,而这些异养菌 则回馈藻类生长所需的维生素 B₁₀,体现出积极的物 质交换过程^[70]。另一方面,某些细菌可以释放杀藻 剂,破坏藻类的细胞膜并导致其快速溶解,表现出负 面相互作用[71,72]。淡水中常见的放线菌在初步生长阶 段依赖微囊藻提供的碳源,但随着有毒物质浓度增 加,逐渐抑制了微囊藻的生长繁殖。研究发现,MCs 暴露可以降低实验组的生物多样性,从而影响微生物 群落结构^[73]。当受到MCs的外源胁迫时,MCs会对异 养细菌的生长产生负面影响^[74],主要由于MCs可以穿 透革兰氏阴性菌¹⁵³和革兰氏阳性菌¹⁶⁹的细胞膜,然后 诱导其细胞受损,导致微生物群落原有组成发生显著 变化。此外,有实验观察到玫瑰单胞菌的相对丰度变 化与微囊藻呈正相关,而气单胞菌可以溶解微囊藻, 其胞外化合物也可用于调节假单胞菌属的水华啊。 MCs污染对微生物群落功能的影响更体现在微生物 群落的组成,外源MCs的添加对微生物群落产生了显 著影响(图3):变形菌门成为最优势门,假单胞菌、甲 基弯曲菌、鞘氨醇杆菌、鞘氨醇单胞菌、柠檬酸杆菌丰 度上调,放线菌门则是略微增加;而厚壁菌门、协同菌 门及广古南门的相对丰度一致下降:示波螺旋体属、 拟杆菌、真菌、共单胞菌、弧形杆菌及梭状芽孢杆菌的 丰度则是遵循先增加后逐渐下降的变化趋势。



图3 MCs的降解对微生物群落丰度的影响 Fig.3 Effect of degradation of MCs on microbial community abundance

综上所述,水体中MCs含量与蓝藻群落密切相关,MCs浓度和蓝藻生物量等季节性变化也会影响微 生物群落的组成、多样性及功能。蓝藻水华中MCs的 浓度变化可能会影响不同蓝藻水华期间原核生物群 落的多样性及丰富性。产生MCs的藻类与藻圈微生 物间存在复杂的关系,包括积极的物质交换过程及负面相互作用,稀有微生物群落对MCs具有更强的敏感性,其相互作用对于维持真核生物群落的稳定性至关重要。MCs通过改变微生物群落的多样性和结构,影响了原水生态中微生物群落的丰度特征。因此,在MCs与微生物群落间复杂关系的背景下,深入了解MCs对微生物群落变化和群落特征的相互作用至关重要。

2.4 微生物群落对MCs降解能力的影响

MCs降解菌广泛存在于自然环境中,由于MC降 解菌存在,MCs浓度在自然环境中维持在一个相对 较低的水平^[78]。研究表明,长期暴露于MCs下会显 著改变细菌群落的结构及生理特征,反之又会影响 微生物群落对 MCs 的降解速率。例如, Ding 等^[79]研 究结果显示,在厌氧条件下,反复使用1mg/L的 MC-LR处理湖泊沉积物微生物时,由于微生物群落 中MCs降解菌的存在,MC-LR的生物降解能力会 随着处理频率的增加而增强,降解速率也更快,并 且降解过程中未出现滞后期。然而,Wu等^{®®}研究发 现在缺氧条件下, MCs的降解存在滞后现象, 溶解 的MCs通常需要经过2~6 d才能被完全降解。从已 经鉴定并分离出的MCs降解菌中发现,这些菌能够 降解 MCs 的原因在于它们通过特定的酶途径降解水 体中的MCs^[81]。最主要的是,MCs为这些微生物(如 伯克氏菌科、奈瑟氏菌科、酸微菌科等)提供了重要的 碳源和能源,支持了它们的生长。在这类微生物群 落中,来自鞘单胞菌属的细菌,降解MCs的能力更加 突出^[82]。

在好氧环境中,人们已经从自然界中分离并鉴 定出了数十种MCs降解菌,但在厌氧条件下,相关的 功能菌降解菌却很少。研究普遍认为,好氧菌是主 要的降解菌,如铜绿假单胞菌可在好氧条件下降解 MC-LR^[83]。Ma等研究表明,铜绿假单胞菌也可在缺 氧条件下降解MCs。通过细菌丰度与MCs降解数量 的相关性分析发现,甲基弯曲菌、铜绿假单胞菌和鞘 氨醇单胞菌等细菌群落在无氧条件下对MCs的降解 有重要作用,是降解MCs的主要菌群^[84]。在MCs降 解过程中发现,水解发酵细菌、共生产乙酸菌和产甲 烷菌大量富集,表明这些菌在MCs的降解中起到协 同作用。与此同时, Chen 等^[85]研究发现, 某些缺氧微 生物群落对 MCs 的降解作用比之前认为的更加重 要,MCs在缺氧条件下被降解的同时产生关键活性 因子 Adda 且无其他毒性产物。这些研究表明,长期 暴露于MCs的选择压力可以促使水环境中微生物群 落不断富集功能菌,从而增强群落的生物降解能力。 这种现象使得 MCs 的牛物降解效率更高, 揭示了微 生物群落对 MCs 可能存在一定的适应性反应机制, 包括微生物群落中特定菌群的增殖和活性提高,以 及涉及可能的基因调控及代谢途径的改变。对这些 机制的深入研究将有助于更好地理解MCs对微生物 群落的影响,为进一步探索MCs的生物降解机制提 供重要线索。

目前,对MCs降解细菌的研究主要集中于鞘氨醇 单胞菌属,不动杆菌、节杆菌^{®®}、芽孢杆菌、新鞘氨 醇菌、假单胞菌、鞘触杆菌及窄食单胞菌間也被报 道为MCs降解菌(表1)。其中,Lemes等^[88]首次报道 了假单胞菌属也可以降解 MC-LR。Valeria 等^[89]研究 表明 Sphingomonas sp. CBA4 菌株能够在 36 h 内将 MC-RR 降解至几乎完全消失的水平。Bacillus sp. AMRI-03 芽孢杆菌在5 d内能够完全降解 MC-RR^[90]。 Ding 等^[91,92]发现 Sphingopyxis sp. m6 可在4h内完全 降解 MC-LR,并确定了 MC-LR 的8种不同降解产 物。Gao等^[93]研究发现鞘氨醇盒菌属(Sphingopyxis sp.)是太湖水体中最主要的MCs降解菌属,这与Wei 等的研究结果一致,其发现在无外加碳源的条件下, 一株新型土著藻毒素降解菌 Sphingopyxis sp. YF1 能 通过一种新的酶促涂径,在120 min内完全降解Adda及 MC-LR¹⁹⁴¹。Sphingopyxis sp. 的新菌株 YF1 的发现, 阐 明了MC-LR 生物降解的新机制,为微生物在MCs污 染环境中的应用提供了新视角。

表1 部分 MCs 降解细菌的降解效率及功能基因分析

Table 1Analysis of degradation efficiency and functional genes of some MC-degrading bacteria						
类型	可降解MC变体	功能基因	降解效率	参考文献		
Bacillus sp. AMRI-03	MC-RR	mlrA	在5d内完全降解MC-RR	[90]		
Arthrobacter sp.	MC-LR		在72h内显示出MC-LR的去除	[86]		
Sphingomonas sp. CBA4	MC-RR		在36h内将MC-RR降解至几乎完全消失的水平	[89]		
Sphingomonas sp. MD-1	MC-LR	mlrA	在24h内完全降解MC-LR	[92]		
Stenotrophomonas maltophilia 4B4	MC-LR MC-RR MC-LF	mlrA/B/C/D	MC-LR在10d内清除, 而MC-RR和MC-LF清除分别在12d和14d内	[87]		
Pseudomonas sp. DMXS	MC-LR		在24d内降解	[88]		
Sphingopyxis sp. m6	MC-LR		在4h内完全降解MC-LR	[91]		

通过分子水平研究微生物降解 MCs 基因的功能, 有助于揭示 MCs 降解途径及其分子机制。先前的研 究普遍认为,mlr 基因簇是 MCs 的降解基因,由mlrA、 mlrB、mlrC和mlrD组成,其中mlrA在 MCs 的有效降 解中起重要作用^[95]。Dziga等^[96]使用mlrA蛋白酶成功 地将水华中的 MCs 有效降解,并将其转化为无毒的代 谢产物,推断微生物群落中富集了含有mlrA 基因的菌 株,可能导致 MC-LR 降解能力增强。一些研究指出, 与具有 mlr 基因的细菌相比,缺乏 mlr 基因的细菌与 MCs浓度间的相关性更高,特别是那些具有降解持久 性有机化合物能力的细菌和缺乏 mlr 基因簇的细菌在 环境中降解 MCs 中发挥了重要作用^[97]。

在门水平上,普遍的研究认为变形菌门和拟杆菌

门的细菌对于降解MCs发挥了重要作用。Li等的研 究表明,在变形菌纲的8个纲中,α-变形菌纲、β-变形 菌纲和γ-变形菌纲的丰度会随MCs降解不断增加, 这也是变形菌门在MCs降解过程中始终是最丰富菌 门的原因^[98]。

以科为单位来看,微生物群落中的伯克氏菌科、酸 微菌科、丛毛单胞菌科等与有机物降解有关的细菌,能 快速响应水体中的MCs污染,并在降解MCs的过程中 发挥主要作用。这些微生物被发现具有降解MCs的 能力,它们存在于水体中,通过吸收或降解MCs来减少 其在环境中的浓度。目前,国内外报道能够降解MCs 的菌种多达50多种(部分可降解MCs的菌种见表2), 涵盖的菌属较广,但主要为鞘氨醇单胞菌属^[99-108]。

门 刻 利 (國 医 () () () () () () () () () () () () ()	Table 2 Bacteria involved in the degradation of MCs							
中基化菌属(Methylotenera) [93] 伯克氏菌科(Burkholderiacea) [97] 酸微菌科(Acidimicrobiacea) [99] 交形菌们 人名单胞菌科(Chicinophagacea) [29] 湖杆菌门 酸化甘菌科(Microbateriacea) [29] 成数面「加 ペ友形菌科(Chitinophagacea) [29] 放我面「加 愛形菌科 [30] 方常或用「加 (************************************	门	纲	科	属	参考文献			
相克氏南科(Burkholderiaceae) [97] 酸酸南科(Acidimicrobiaceae) [99] 変形南门				甲基化菌属(Methylotenera)	[98]			
酸微菌科(Acidimicrobiacea) [99] 変形商们 広差単胞菌科(Comanonadaceae) [29] 取杆菌门 磁杆菌科(Microbacteriaceae) [29] 或杆菌 (Microbacteriaceae) [29] な変形商納, ク変形菌納 ク変形菌納 (Microbacteriaceae) [29] 成片菌丸(Microbacteriaceae) [29] 成気菌门和 分類面目 (Microbacteriaceae) [29] 成素面目の 含素酸(Microbacteriaceae) [29] [29] 解放用 (Microbacteriaceae) [29] (Microbacteriaceae) [29] [20] (Microbacteriaceae) [20] [21] (Microbacteriaceae) [21] [21] (Microbacteriaceae) [21] [21] (Microbacteriaceae) [21] [21] (Microbacteriaceaeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeeee			伯克氏菌科(Burkholderiaceae)		[97]			
変形面口 広泰既氏菌(Neisseriaceae) 处在单胞菌科(Comanonadaceae) 酸/T 面和(Microbacteriaceae) 酸/T 面和(Microbacteriaceae) [29] 初杆面口 酸杆菌科(Microbacteriaceae) 酸/T 面描A(Ditrophagaceae) [30] 家交形菌粥 皮皮形菌粥 皮皮形菌粥 [31] 家衣戲商口和 防容面口 的部分细菌 「本 空形医薬粥」 [33] Kitsgan Tap Stagan Ta			酸微菌科(Acidimicrobiaceae)		[99]			
取杆菌つ 酸杆菌科(Microbacteriaceae) 酸儿丁质菌科(Chitinophagaceae) [29] な変形菌纲, 皮变形菌纲, 皮变形菌纲 [82] 旅銭菌门和 好霉菌门中 的部分细菌 [63] 広銭菌门和 好霉菌(Parity and Parity and P	变形菌门		奈瑟氏菌(Neisseriaceae) 丛毛单胞菌科(Comamonadaceae)		[20]			
	拟杆菌门		微杆菌科(Microbacteriaceae) 噬几丁质菌科(Chitinophagaceae)		[29]			
		α 变形菌纲、 β 变形菌纲			[82]			
	放线菌门和 浮霉菌门中 的部分细菌				[65]			
				鞘氨醇盒菌属(Sphingopyxis sp.)	[93]			
芽孢杆菌属(Bacillus)、肠杆菌属(Enterobacter)、 不动杆菌属(Acinetobacter)、弗拉特氏菌属(Frateuria) [100] 假单胞菌属(Pseudomonas aeruginosa) [101] 青枯菌(Ralstonia solanacearum) [102] 青枯菌(Ralstonia solanacearum) [103] Sphingomonas 属(鞘氨醇单胞菌) [103] 体棕鞭藻属(Poterioochromonas) [104] 伯克霍尔德菌属(Burkholderia) [105] 短杆菌属(Brevibacterium)、 红球菌属(-马红球菌 Rhodococcus) [106] 库特氏菌属(吉氏库特菌 Kurthia gibsonii) [107] Stenotrophomonas 属(微嗜酸寡养单胞菌) [108]				气单胞菌属(Aeromonas)	[77]			
假单胞菌属(Pseudomonas aeruginosa) [101] 青枯菌(Ralstonia solanacearum) [102] 方hingomonas 属(鞘氨醇单胞菌) [103] Sphingomonas 属(鞘氨醇单胞菌) [103] 杯棕鞭藻属(Poterioochromonas) [104] 伯克霍尔德菌属(Burkholderia) [105] 短杆菌属(Brevibacterium)、 红球菌属(-马红球菌 Rhodococcus) [106] 库特氏菌属(吉氏库特菌 Kurthia gibsonii) [107] Stenotrophomonas 属(微嗜酸寡养单胞菌) [108]				芽孢杆菌属(Bacillus)、肠杆菌属(Enterobacter)、 不动杆菌属(Acinetobacter)、弗拉特氏菌属(Frateuria)	[100]			
青枯菌(Ralstonia solanacearum) [102] Sphingomonas 属(鞘氨醇单胞菌) [103] 杯棕鞭藻属(Poterioochromonas) [104] 伯克霍尔德菌属(Burkholderia) [105] 短杆菌属(Brevibacterium)、 红球菌属(-马红球菌 Rhodococcus) [106] 库特氏菌属(吉氏库特菌 Kurthia gibsonii) [107] Stenotrophomonas 属(微嗜酸寡养单胞菌) [108]				假单胞菌属(Pseudomonas aeruginosa)	[101]			
Sphingomonas属(鞘氨醇单胞菌) [103] 杯棕鞭藻属(Poterioochromonas) [104] 伯克霍尔德菌属(Burkholderia) [105] 短杆菌属(Brevibacterium)、 红球菌属(-马红球菌 Rhodococcus) [106] 库特氏菌属(吉氏库特菌 Kurthia gibsonii) [107] Stenotrophomonas属(微嗜酸寡养单胞菌) [108]				青枯菌(Ralstonia solanacearum)	[102]			
杯棕鞭藻属(Poterioochromonas) [104] 伯克霍尔德菌属(Burkholderia) [105] 短杆菌属(Brevibacterium)、 红球菌属(-马红球菌 Rhodococcus) [106] 库特氏菌属(吉氏库特菌 Kurthia gibsonii) [107] Stenotrophomonas 属(微嗜酸寡养单胞菌) [108]				Sphingomonas属(鞘氨醇单胞菌)	[103]			
伯克霍尔德菌属(Burkholderia)[105]短杆菌属(Brevibacterium)、 红球菌属(-马红球菌 Rhodococcus)[106]库特氏菌属(吉氏库特菌 Kurthia gibsonii)[107]Stenotrophomonas属(微嗜酸寡养单胞菌)[108]				杯棕鞭藻属(Poterioochromonas)	[104]			
短杆菌属(Brevibacterium)、[106] 红球菌属(马红球菌 Rhodococcus) 库特氏菌属(吉氏库特菌 Kurthia gibsonii) [107] Stenotrophomonas属(微嗜酸寡养单胞菌) [108]				伯克霍尔德菌属(Burkholderia)	[105]			
库特氏菌属(吉氏库特菌 <i>Kurthia gibsonii</i>) [107] Stenotrophomonas属(微嗜酸寡养单胞菌) [108]				短杆菌属(Brevibacterium)、 红球菌属(马红球菌 Rhodococcus)	[106]			
Stenotrophomonas属(微嗜酸寡养单胞菌) [108]				库特氏菌属(吉氏库特菌 Kurthia gibsonii)	[107]			
				Stenotrophomonas属(微嗜酸寡养单胞菌)	[108]			

表2 与MCs降解有关的细菌 able 2 Bacteria involved in the degradation of Magenta States and State

综合来看,微生物群落在调节 MCs 的生成和降 解中扮演了重要角色,水体中的微生物群落与 MCs 的生成及降解密切相关,长期暴露于 MCs 的选择压 力会导致水环境中微生物群落产生适应性反应机 制,可能包括特定菌群的增殖及活性提高,以及基 因调控和代谢途径的改变。这使微生物群落不断 富集具有降解 MCs 能力的功能菌,从而增强了降解 MCs的生物能力。目前,已发现多种微生物具有降 解MCs的功能,其中以鞘氨醇单胞菌属的种类最为 丰富。通过分子水平研究微生物降解MCs基因的 功能,mlrA在MCs的有效降解中起着重要作用。这 些研究为深入理解MCs降解机制提供了关键线 索,对于应用相关微生物降解MCs污染具有重要 意义。

3 总结与展望

MCs对水生态系统中的微生物群落产生了广泛 影响。现有研究表明,MCs对微生物的生态学和生理 学过程具有多方面影响。

(1)对微生物群落的生态毒性。MCs通过其生物 毒性影响细菌的生长或溶解,可能造成生物多样性损 失及生态系统功能被破坏。

(2)对微生物群落代谢能力的影响。MCs能够影响水中微生物的代谢活性,包括细胞呼吸和生长速率。这可能导致水体中能量流动和物质循环的改变, 对整个水生态系统的稳定性产生负面影响。

(3)对微生物群落结构与组成的影响。MCs在微 生物群落结构和功能稳定中扮演重要角色,持续的 MCs选择压力下,会促进特定细菌生长,增加某些细 菌的丰度及多样性。

(4)部分功能菌对MCs的降解。在微生物群落中, 变形菌门和鞘氨醇单胞菌属中较多细菌参与MCs的 降解,它们中的基因尤其是*mlrA*,能够有效降解MCs。

目前研究主要集中在MCs对特定微生物或特定 水域的影响,缺乏全面的综合性研究,且对MCs如何 影响微生物的分子机制了解有限,缺乏深入的分子生 物学和生物化学研究。后续可根据需要开展多尺度、 多维度的研究,包括分子、生态学、生理学等多个领 域,更加系统及深入地了解MCs对水生态系统中微生 物群落的影响。

MCs对水生态系统的影响是一个复杂问题,理解 其机制和长期效应对维护水体生态平衡至关重要。 MCs不仅关乎水质安全和生态系统健康,也对人类饮 用水、渔业等活动构成潜在威胁。深入研究MCs与微 生物群落间的关系有助于提高水域管理的科学性,并 为制定更有效的环境保护政策提供理论依据。

[参考文献]

- Carmichael W W, Beasley V, Bunner D L, et al. Naming of cyclic heptapeptide toxins of cyanobacteria (blue-green algae)[J]. Toxicon: Official Journal of the International Society on Toxinology, 1988,26(11):971–973.
- [2] Svirčev Z, Lalić D, Savić G B, et al. Global geographical and historical overview of cyanotoxin distribution and cyanobacterial poisonings[J]. Archives of Toxicology, 2019,93 (9):2429–2481.
- [3] Zhang D W, Liao Q G, Zhang L, et al. Occurrence and spatial distributions of microcystins in Poyang Lake, the largest freshwater lake in China[J]. Ecotoxicology, 2015,24(1):19– 28.

- [4] Dadheech P K, Selmeczy G B, Vasas G, et al. Presence of potential toxin-producing cyanobacteria in an oligo-mesotrophic lake in Baltic Lake District, Germany: an ecological, genetic and toxicological survey[J]. Toxins, 2014, 6(10): 2912–2931.
- [5] 顾毓蓉,程晨,赵雁雁,等. 微囊藻毒素异构体产生的调控因子及其在自然水体中分布的研究进展[J]. 生态毒理学报, 2022,17(4):17-32.

Gu Yurong, Cheng Chen, Zhao Yanyan, et al. Advances on regulation impact factors and geographical distribution of microcystin congeners[J]. Asian Journal of Ecotoxicology, 2022,17(4):17–32.

- [6] Bouaïcha N, Miles C O, Beach D G, et al. Structural diversity, characterization and toxicology of microcystins[J]. Toxins, 2019,11(12):714.
- [7] Yang S, Chen L, Wen C, et al. MicroRNA expression profiling involved in MC–LR–induced hepatotoxicity using high– throughput sequencing analysis[J]. Journal of Toxicology and Environmental Health Part A, 2018,81(5):89–97.
- [8] Liu P, Wei J, Yang K, et al. Isolation, molecular identification, and characterization of a unique toxic cyanobacterium *Microcystis* sp. found in Hunan Province, China[J]. Journal of Toxicology and Environmental Health Part A, 2018,81 (21):1142–1149.
- [9] Massey I Y, Yang F. A mini review on microcystins and bacterial degradation[J]. Toxins, 2020,12(4):268.
- [10] Zastepa A, Taranu Z E, Kimpe L E, et al. Reconstructing a long-term record of microcystins from the analysis of lake sediments[J]. The Science of the Total Environment, 2017, 579:893–901.
- [11] Chen L, Giesy J P, Xie P. The dose makes the poison[J]. Science of the Total Environment, 2018,621:649–653.
- [12] Li J M, Li R H, Li J. Current research scenario for microcystins biodegradation: a review on fundamental knowledge, application prospects and challenges[J]. Science of the Total Environment, 2017,595:615–632.
- [13] 马威,王宝宝. 淡水环境中微囊藻毒素毒性研究概述[J]. 治 淮, 2016(1):19-20.
- [14] MacKintosh C, Beattie K A, Klumpp S, et al. Cyanobacterial microcystin–LR is a potent and specific inhibitor of protein phosphatases 1 and 2A from both mammals and higher plants[J]. FEBS Letters, 1990,264(2):187–192.
- [15] Yang Y, Zheng S L, Chu H Y, et al. Subchronic microcystin–LR aggravates colorectal inflammatory response and barrier disruption *via* raf/ERK signaling pathway in obese mice[J]. Toxins, 2023,15(4):262.
- [16] Carbis C R, Rawlin G T, Mitchell G F, et al. The histopathology of carp, *Cyprinus carpio* L., exposed to microcystins by gavage, immersion and intraperitoneal administration[J]. Journal of Fish Diseases, 1996,19(3):199–207.

- [17] Huisman J, Codd G A, Paerl H W, et al. Cyanobacterial blooms[J]. Nature Reviews Microbiology, 2018, 16(8):471– 483.
- [18] Song H H, Coggins L X, Reichwaldt E S, et al. The importance of lake sediments as a pathway for microcystin dynamics in shallow eutrophic lakes[J]. Toxins, 2015, 7(3): 900– 918.
- [19] Pham T L, Utsumi M. An overview of the accumulation of microcystins in aquatic ecosystems[J]. Journal of Environmental Management, 2018,213:520–529.
- [20] Harke M J, Steffen M M, Gobler C J, et al. A review of the global ecology, genomics, and biogeography of the toxic Cyanobacterium, *Microcystis* spp.[J]. Harmful Algae, 2016, 54:4–20.
- [21] WHO. Cyanobacterial Toxins: Microcystin–LR in Drinking– Water, Background Document Fordevelopment of WHO Guidelines for Drinking–Water Quality[M]. Geneva: WHO, 2003.
- [22] 毛敬英. 典型富营养化湖泊微囊藻毒素分布特征及主要 影响因子差异性分析[D]. 重庆:西安交通大学, 2015:35-38.

Mao Jingying. Differential Analysis of Microcystin Distribution Characteristics and Main Influencing Factors in Typical Eutrophic Lakes[D]. Chongqing: Xi'an Jiaotong University, 2015:35–38.

- [23] 曹莹,张亚辉,高富,等. 太湖水中微囊藻毒素的测定及其分布特征[J]. 环境科学与技术, 2012,35(6):229-233.
 Cao Ying, Zhang Yahui, Gao Fu, et al. Determination and Distribution Characteristics of Microcystins in Lake Taihu Water [J]. Environmental Science & Technology, 2012,35 (6):229-233.
- [24] 葛思敏. 重点湖泊微囊藻毒素时空分布特征及综合健康风 险评估[D]. 北京:中国环境科学研究院, 2021:3-9.
 Ge Simin. Spatial and Temporal Distribution Characteristics of Microcystins in Key Lakes and Comprehensive Health Risk Assessment[D]. Beijing: Chinese Academy of Environmental Sciences, 2021:3-9.
- [25] Zhang L, Liu J T, Zhang D W, et al. Seasonal and spatial variations of microcystins in Poyang Lake, the largest freshwater lake in China[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2018,25(7):6300–6307.
- [26] Yu L, Zhu G W, Kong F X, et al. Spatiotemporal characteristics of microcystin variants composition and associations with environmental parameters in Lake Chaohu, China[J]. Journal of Lake Sciences, 2019,31(3):700–713.
- [27] Graham J L, Loftin K A, Meyer M T, et al. Cyanotoxin mixtures and taste–and–odor compounds in cyanobacterial blooms from the Midwestern United States[J]. Environmental Science and Technology, 2010,44(19):7361–7368.
- [28] Su X M, Xue Q J, Steinman A D, et al. Spatiotemporal dy-

namics of microcystin variants and relationships with environmental parameters in Lake Taihu, China[J]. Toxins, 2015, 7(8):3224–3244.

[29] 赵漫. 鄱阳湖微囊藻毒素的产生与细菌群落的关系研究
[D]. 南昌:南昌大学, 2019:36-55.
Zhao Man. Study on the Relationship between Microcystin Production and Bacterial Community in Poyang Lake[D].
Nanchang:Nanchang University, 2019:36-55.

- [30] Pal M, Yadav S, Kapley A, et al. Impact of cyanobacterial bloom on microbiomes of freshwater lakes[J]. Journal of Biosciences, 2021,46:96.
- [31] Gurbuz F, Uzunmehmetoğlu O Y, Diler Ö, et al. Occurrence of microcystins in water, bloom, sediment and fish from a public water supply[J]. Science of the Total Environment, 2016,562:860–868.
- [32] Loftin K A, Graham J L, Hilborn E D, et al. Cyanotoxins in inland lakes of the United States: occurrence and potential recreational health risks in the EPA National Lakes Assessment 2007[J]. Harmful Algae, 2016,56:77–90.
- [33] Trainer V L, Hardy F J. Integrative monitoring of marine and freshwater harmful algae in Washington State for public health protection[J]. Toxins, 2015,7(4):1206–1234.
- [34] Wilkins D, Yau S, Williams T J, et al. Key microbial drivers in Antarctic aquatic environments[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2013,37(3):303–335.
- [35] 马经安,李红清. 浅谈国内外江河湖库水体富营养化状况
 [J]. 长江流域资源与环境, 2002,11(6):575-578.
 Ma Jing'an, Li Hongqing. Preliminary discussion on eutrophication status of lakes, reservoirs and rivers in China and overseas[J]. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2002,11(6):575-578.
- [36] Li H B, Xing P, Chen M J, et al. Short-term bacterial community composition dynamics in response to accumulation and breakdown of *Microcystis* blooms[J]. Water Research, 2011,45(4):1702–1710.
- [37] Wilhelm S W, Farnsley S E, LeCleir G R, et al. The relationships between nutrients, cyanobacterial toxins and the microbial community in Taihu (Lake Tai), China[J]. Harmful Algae, 2011,10(2):207–215.
- [38] Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 2000, 31: 343–366.
- [39] Welker M, Von Döhren H. Cyanobacterial peptides—nature's own combinatorial biosynthesis[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2006,30(4):530–563.
- [40] Adiv S, Carmeli S. Protease inhibitors from *Microcystis ae-ruginosa* bloom material collected from the Dalton Reservoir, Israel[J]. Journal of Natural Products, 2013, 76(12): 2307–2315.
- [41] Guo Y Y, Liu M, Liu L M, et al. The antibiotic resistome of

第47卷

free-living and particle-attached bacteria under a reservoir cyanobacterial bloom[J]. Environment International, 2018, 117:107-115.

- [42] Massey I Y, Al osman M, Yang F. An overview on cyanobacterial blooms and toxins production: their occurrence and influencing factors[J]. Toxin Reviews, 2022,41(1):326–346.
- [43] Sukenik A, Eshkol R, Livne A, et al. Inhibition of growth and photosynthesis of the dinoflagellate *Peridinium gatunense* by *Microcystis* sp. (cyanobacteria): a novel allelopathic mechanism[J]. Limnology and Oceanography, 2002,47(6): 1656–1663.
- [44] Qian H F, Xu J H, Lu T, et al. Responses of unicellular alga *Chlorella pyrenoidosa* to allelochemical linoleic acid[J]. The Science of the Total Environment, 2018, 625: 1415– 1422.
- [45] 张孟. 铜绿微囊藻对水体微生物群落结构与功能的影响
 [D]. 杭州:浙江工业大学, 2019:33-47.
 Zhang Meng. Effects of *Microcystis aeruginosa* on the Structure and Function of Microbial Community in Water[D].
 Hangzhou: Zhejiang University of Technology, 2019:33-47.
- [46] Wojtal–Frankiewicz A, Bernasińska J, Frankiewicz P, et al. Response of *Daphnia*'s antioxidant system to spatial heterogeneity in Cyanobacteria concentrations in a lowland reservoir[J]. PLoS One, 2014,9(11):e112597.
- [47] Schwarzenberger A, Sadler T, Motameny S, et al. Deciphering the genetic basis of microcystin tolerance[J]. BMC Genomics, 2014,15(1):776.
- [48] Esterhuizen–Londt M, von Schnehen M, Kühn S, et al. Oxidative stress responses in the animal model, *Daphnia pulex* exposed to a natural bloom extract versus artificial cyanotoxin mixtures[J]. Aquatic Toxicology, 2016,179:151–157.
- [49] Shahmohamadloo R S, Simmons D B D, Sibley P K. Shotgun proteomics analysis reveals sub-lethal effects in *Daphnia magna* exposed to cell-bound microcystins produced by *Microcystis aeruginosa*[J]. Comparative Biochemistry and Physiology–Part D, Genomics & Proteomics, 2020, 33: 100656.
- [50] Zilliges Y, Kehr J C, Meissner S, et al. The cyanobacterial hepatotoxin microcystin binds to proteins and increases the fitness of microcystis under oxidative stress conditions[J]. PLoS One, 2011,6(3):e17615.
- [51] Berry M A, Davis T W, Cory R M, et al. Cyanobacterial harmful algal blooms are a biological disturbance to Western Lake Erie bacterial communities[J]. Environmental Microbiology, 2017,19(3):1149–1162.
- [52] Monchamp M E, Spaak P, Domaizon I, et al. Homogenization of lake cyanobacterial communities over a century of climate change and eutrophication[J]. Nature Ecology & Evolution, 2018,2(2):317–324.
- [53] Xu Y, Wang G X, Yang W B, et al. Dynamics of the water

bloom-forming microcystis and its relationship with physicochemical factors in Lake Xuanwu (China) [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2010, 17(9): 1581– 1590.

- [54] Harke M J, Davis T W, Watson S B, et al. Nutrient-controlled niche differentiation of western Lake Erie cyanobacterial populations revealed *via* metatranscriptomic surveys
 [J]. Environmental Science and Technology, 2016, 50(2): 604–615.
- [55] Celikkol S, Fortin N, Tromas N, et al. Bioavailable nutrients (N and P) and precipitation patterns drive cyanobacterial blooms in Missisquoi Bay, Lake Champlain[J]. Microorganisms, 2021,9(10):2097.
- [56] Davis T W, Bullerjahn G S, Tuttle T, et al. Effects of increasing nitrogen and phosphorus concentrations on phytoplankton community growth and toxicity during Planktothrix blooms in Sandusky Bay, Lake Erie[J]. Environmental Science and Technology, 2015,49(12):7197–7207.
- [57] Cao Q, Steinman A D, Su X M, et al. Effects of microcystins contamination on soil enzyme activities and microbial community in two typical lakeside soils[J]. Environmental Pollution, 2017,231(Pt 1):134–142.
- [58] Li H Y, Hollstein M, Podder A, et al. Cyanotoxin impact on microbial-mediated nitrogen transformations at the interface of sediment-water column in surface water bodies[J]. Environmental Pollution, 2020,266(Pt 1):115283.
- [59] Jankowiak J, Hattenrath–Lehmann T, Kramer B J, et al. Deciphering the effects of nitrogen, phosphorus, and temperature on cyanobacterial bloom intensification, diversity, and toxicity in western Lake Erie[J]. Limnology and Oceanography, 2019,64(3):1347–1370.
- [60] Ding Q, Song X L, Yuan M X, et al. Microcystin–LR exposure enhances toxin–degrading capacity and reduces metabolic diversity of sediment microbial communities[J]. Environmental Pollution, 2022,311:119947.
- [61] Wu Y F, Xing P, Liu S J, et al. Enhanced microbial interactions and deterministic successions during anoxic decomposition of *Microcystis* biomass in lake sediment[J]. Frontiers in Microbiology, 2019,10:2474.
- [62] Liu Q, Zhang H C, Zhang Y, et al. Heterogeneous bacterial communities affected by phytoplankton community turnover and microcystins in plateau lakes of southwestern China[J]. Science of the Total Environment, 2023, 903: 166303.
- [63] Tien C J, Krivtsov V, Levado E, et al. Occurrence of cell-associated mucilage and soluble extracellular polysaccharides in Rostherne Mere and their possible significance[J]. Hydrobiologia, 2002,485(1):245–252.
- [64] Sedmak B, Elersek T. Microcystins induce morphological and physiological changes in selected representative phyto-

planktons[J]. Microbial Ecology, 2005,50(2):298-305.

- [65] Giaramida L, Manage P M, Edwards C, et al. Bacterial communities' response to microcystins exposure and nutrient availability: linking degradation capacity to community structure[J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2013,84:111–117.
- [66] Song H, Lavoie M, Fan X J, et al. Allelopathic interactions of linoleic acid and nitric oxide increase the competitive ability of *Microcystis aeruginosa*[J]. The ISME Journal, 2017,11(8):1865–1876.
- [67] Song H, Xu J H, Lavoie M, et al. Biological and chemical factors driving the temporal distribution of cyanobacteria and heterotrophic bacteria in a eutrophic lake (West Lake, China)[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2017, 101(4):1685–1696.
- [68] Zhang Z Y, Fan X J, Peijnenburg W J G M, et al. Alteration of dominant cyanobacteria in different bloom periods caused by abiotic factors and species interactions[J]. Journal of Environmental Sciences (China), 2021,99:1–9.
- [69] Xue Y Y, Chen H H, Yang J R, et al. Distinct patterns and processes of abundant and rare eukaryotic plankton communities following an reservoir cyanobacterial bloom[J]. The ISME Journal, 2018,12(9):2263–2277.
- [70] Grant M A A, Kazamia E, Cicuta P, et al. Direct exchange of vitamin B12 is demonstrated by modelling the growth dynamics of algal-bacterial cocultures[J]. The ISME Journal, 2014,8(7):1418–1427.
- [71] Demuez M, González–Fernández C, Ballesteros M. Algicidal microorganisms and secreted algicides: new tools to induce microalgal cell disruption[J]. Biotechnology Advances, 2015, 33(8):1615–1625.
- [72] Scherer P I, Millard A D, Miller A, et al. Temporal dynamics of the microbial community composition with a focus on toxic cyanobacteria and toxin presence during harmful algal blooms in two South German Lakes[J]. Frontiers in Microbiology, 2017,8:2387.
- [73] Su X M, Steinman A D, Tang X M, et al. Response of bacterial communities to cyanobacterial harmful algal blooms in Lake Taihu, China[J]. Harmful Algae, 2017,68:168–177.
- [74] Diana M, Elisabete V. The impact of some microcystins on the growth of heterotrophic bacteria from Portuguese freshwater reservoirs[J]. Limnetica, 2015(34):215–226.
- [75] Dixon R A, Al–Nazawi M, Alderson G. Permeabilising effects of sub–inhibitory concentrations of microcystin on the growth of *Escherichia coli*[J]. FEMS Microbiology Letters, 2004,230(2):167–170.
- [76] Yang C Y, Xia C H, Zhou S W, et al. The permeability effect of microcystin–RR on *Escherichia coli* and *Bacillus subtilis*[J]. Chinese Science Bulletin, 2010, 55(18): 1894– 1898.

- [77] Yang F, Li X Q, Li Y H, et al. Lysing activity of an indigenous algicidal bacterium *Aeromonas* sp. against *Microcystis* spp. isolated from Lake Taihu[J]. Environmental Technology, 2013,34(9/10/11/12):1421–1427.
- [78] Zhang J, Lu Q Q, Ding Q, et al. A novel and native microcystin-degrading bacterium of *Sphingopyxis* sp. isolated from Lake Taihu[J]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2017,14(10):1187.
- [79] Ding Q, Liu K Y, Song Z Q, et al. Effects of microcystin– LR on metabolic functions and structure succession of sediment bacterial community under anaerobic conditions[J]. Toxins, 2020,12(3):183.
- [80] Wu X Q, Wang C B, Tian C C, et al. Evaluation of the potential of anoxic biodegradation of intracellular and dissolved microcystins in lake sediments[J]. Journal of Hazardous Materials, 2015,286:395–401.
- [81] Yang F, Huang F Y, Feng H, et al. A complete route for biodegradation of potentially carcinogenic cyanotoxin microcystin–LR in a novel indigenous bacterium[J]. Water Research, 2020,174:115638.
- [82] Ho L, Hoefel D, Saint C P, et al. Isolation and identification of a novel microcystin–degrading bacterium from a biological sand filter[J]. Water Research, 2007,41(20):4685–4695.
- [83] Benegas G R S, Bernal S P F, de Oliveira V M, et al. Antimicrobial activity against *Microcystis aeruginosa* and degradation of microcystin–LR by bacteria isolated from Antarctica [J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2021,28(37):52381–52391.
- [84] Ma G X, Pei H Y, Hu W R, et al. The removal of cyanobacteria and their metabolites through anoxic biodegradation in drinking water sludge[J]. Bioresource Technology, 2014, 165:191–198.
- [85] Chen X G, Yang X, Yang L L, et al. An effective pathway for the removal of microcystin LR *via* anoxic biodegradation in lake sediments[J]. Water Research, 2010,44(6):1884– 1892.
- [86] Lawton L A, Welgamage A, Manage P M, et al. Novel bacterial strains for the removal of microcystins from drinking water[J]. Water Science and Technology, 2011,63(6):1137– 1142.
- [87] Idroos F S, De Silva B, Manage P M. Biodegradation of microcystin analogues by *Stenotrophomonas maltophilia* isolated from Beira Lake Sri Lanka[J]. Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka, 2017,45(2):91.
- [88] Lemes G A, Kist L W, Bogo M R, et al. Biodegradation of [D-Leu(1)] microcystin-LR by a bacterium isolated from sediment of Patos Lagoon Estuary, Brazil[J]. The Journal of Venomous Animals and Toxins Including Tropical Diseases, 2015,21:4.
- [89] Valeria A M, Ricardo E J, Stephan P, et al. Degradation of

Microcystin-RR by *Sphingomonas* sp. CBA4 isolated from San Roque Reservoir (Córdoba-Argentina)[J]. Biodegradation, 2006,17(5):447-455.

- [90] Alamri S. Biodegradation of microcystin by a new *Bacillus* sp. isolated from a Saudi freshwater lake[J]. African Journal of Biotechnology, 2010,39(9):6552–6559.
- [91] Ding Q, Liu K Y, Xu K, et al. Further understanding of degradation pathways of microcystin–LR by an indigenous *Sphingopyxis* sp. in environmentally relevant pollution concentrations[J]. Toxins, 2018,10(12):536.
- [92] Saito T, Itayama T, Kawauchi Y, et al. Biodegradation of Microcystin by Aquatic Bacteria[C].//3rd Int Symp Stragegies Toxic Algae Control Lakes Reserv Establ Int Network. Wuxi:Chinese Research Academy of Environmental Sciences, 2003:455–460.
- [93] Gao H, Zhao Z, Zhang L, et al. Cyanopeptides restriction and degradation co-mediate microbiota assembly during a freshwater cyanobacterial harmful algal bloom (CyanoHAB) [J]. Water Research, 2022,220:118674.
- [94] Wei J, Zhou P J, Zhang J J, et al. Biodegradation of MC–LR and its key bioactive moiety Adda by *Sphingopyxis* sp. YF1: comprehensive elucidation of the mechanisms and pathways [J]. Water Research, 2023,229:119397.
- [95] Qin L, Zhang X X, Chen X G, et al. Isolation of a novel microcystin-degrading bacterium and the evolutionary origin of *mlr* gene cluster[J]. Toxins, 2019,11(5):269.
- [96] Dziga D, Tokodi N, Backović D D, et al. The effect of a combined hydrogen peroxide–MlrA treatment on the phytoplankton community and microcystin concentrations in a mesocosm experiment in Lake Ludoš[J]. Toxins, 2019, 11 (12):725.
- [97] Lezcano M Á, Velázquez D, Quesada A, et al. Diversity and temporal shifts of the bacterial community associated with a toxic cyanobacterial bloom: an interplay between microcystin producers and degraders[J]. Water Research, 2017, 125: 52–61.
- [98] Li J M, Li J, Shi G, et al. Discerning biodegradation and adsorption of microcystin–LR in a shallow semi–enclosed bay and bacterial community shifts in response to associated process[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2016,132: 123–131.
- [99] Mou X Z, Lu X X, Jacob J, et al. Metagenomic identifica-

tion of bacterioplankton taxa and pathways involved in microcystin degradation in Lake Erie[J]. PLoS One, 2013,8(4): e61890.

[100] 宦海琳,韩岚,李建宏,等. 五株微囊藻毒素降解菌的分离 与鉴定[J]. 湖泊科学, 2006,18(2):184-188.
Huan Hailin, Han Lan, Li Jianhong, et al. Isolation and identification of five microcystin degrading bacterial strains
[J]. Journal of Lake Sciences, 2006,18(2):184-188.

- [101] Takenaka S, Watanabe M F. Microcystin–LR degradation by *Pseudomonas aeruginosa* alkaline protease[J]. Chemosphere, 1997,34(4):749–757.
- [102] 闫海. 微囊藻毒素的产生与生物降解[D]. 北京:中国科学院生态环境研究中心, 2002.
 Yan Hai. Production and Biodegradation of Microcystins
 [D]. Beijing: Research Center for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, 2002.
- [103] Maruyama T, Kato K, Yokoyama A, et al. Dynamics of microcystin–degrading bacteria in mucilage of *Microcystis* [J]. Microbial Ecology, 2003,46(2):279–288.
- [104] Ou D Y, Song L R, Gan N Q, et al. Effects of microcystins on and toxin degradation by *Poterioochromonas* sp[J]. Environmental Toxicology, 2005,20(3):373–380.
- [105] Lemes G A F, Kersanach R, da S Pinto L, et al. Biodegradation of microcystins by aquatic *Burkholderia* sp. from a South Brazilian coastal lagoon[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2008,69(3):358–365.
- [106] Manage P M, Edwards C, Singh B K, et al. Isolation and identification of novel microcystin–degrading bacteria[J].
 Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(21): 6924–6928.
- [107] 王光云,吴涓,谢维,等. 微囊藻毒素降解菌的筛选、鉴定及 其胞内粗酶液对藻毒素 MC-LR 的降解[J]. 微生物学报, 2012,52(1):96-103.

Wang Guangyun, Wu Juan, Xie Wei, et al. Screening and identification of a microcystin-degrading bacterium strain and its enzymatic degradation of microcystin-LR by intracellular extract of *Bacillus cereus*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2012,52(1):96–103.

[108] Chen J, Hu L B, Zhou W, et al. Degradation of microcystin–LR and RR by a *Stenotrophomonas* sp. strain EMS isolated from Lake Taihu, China[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2010,11(3):896–911.