



研究报告

粉粒氮氮和水分影响浮霉菌门群落的空间分化

魏亚茹^{1,2,3} 王怡静^{1,2,3} 马巧丽^{1,2,3} 李千雪^{1,2,3} 李传虹^{1,2,3} 李新^{1,2,3} 夏晶晶^{1,2,3}
芦燕^{1,2,3} 于景丽^{*1,2,3} 希尼尼根^{*4}

1 蒙古高原生态与资源利用教育部重点实验室 内蒙古 呼和浩特 010021

2 内蒙古自治区环境污染控制与废物资源化重点实验室 内蒙古 呼和浩特 010021

3 内蒙古大学生态与环境学院 内蒙古 呼和浩特 010021

4 内蒙古农业大学兽医学院 内蒙古 呼和浩特 010018

摘要:【背景】来自浮霉菌门(*Planctomycetes*)的厌氧氨氧化菌是高氨污染系统安全脱氮的生态友好型微生物,但关于特定生态梯度下 *Planctomycetes* 群落结构功能的空间分化以及驱动分化的主要环境因子等问题尚未引起关注。【目的】阐明 *Planctomycetes* 群落结构空间分化及影响其分化的主要环境因子。【方法】运用 16S rRNA 基因高通量测序手段检测温带半干旱区河流系统砂质及粉质沉积物、粉砂质及粉质土壤 *Planctomycetes* 群落结构的空间分布变化,统计学方法分析粉粒等理化因子对 *Planctomycetes* 群落结构功能分化的影响。【结果】OM190_ub_o_o.o1 种群主要分布在寡营养的砂质沉积物中,仅由砂粒正向驱动;OM190_o_o_o.o2 和 SM1A02_ub5 种群主要分布在中营养的粉砂质土壤中,由水分和 pH 等正向驱动;AKYG587_ub3、Pla4_lineage_o_o_o.o6、*Singulisphaera* o7、*Singulisphaera* ub8、*Planctomycetaceae*_u_ub9 种群主要分布在全营养粉质土壤中,由黏粒、粉粒、盐度、有机碳、全氮、全磷、硝态氮正向驱动;*Phycisphaera* ub4 种群虽优先分布在中营养的粉砂质土壤中,但表现出由中营养向全营养过渡的分布趋势,由硝态氮负向驱动;全部种群都由氨氮负向驱动。变异分析表明粉粒、氨氮、水分贡献了 *Planctomycetes* 群落结构变化 52.7%、10.4%、10.3% 的变异度。【结论】温带半干旱区河流系统 *Planctomycetes* 群落存在明显的空间分化特征,沉积物/土壤粉粒、氨氮和水分是驱动 *Planctomycetes* 群落结构及功能变异的主要因子,全营养粉质土壤中的 *Planctomycetes* 群落可能为附着型异养反硝化菌,寡营养粉砂质土壤中的 *Planctomycetes* 群落可能为对氨氮及硝态氮有高度亲和力的游离型自养氨氧化或反硝化菌,这为氨氧化或反硝化相关 *Planctomycetes* 群落高效应用于高氨等污染系统的生物脱氮提供了科学依据。

关键词: 温带半干旱区, 河流系统, *Planctomycetes* 群落, 结构和功能分化, 主要环境因子

Foundation items: National Natural Science Foundation of China (41361053, 31660724); Natural Science Foundation of Inner Mongolia (2011MS0603, 2016MS0331, 2015MS0306); National College Students Innovation and Entrepreneurship Training Program of Inner Mongolia University (201810126043); College Students Innovation and Entrepreneurship Training Program of Inner Mongolia University (201917443)

***Corresponding authors:** E-mail: YU Jing-Li: hot-yjl@163.com; Xininigen: nndxnng@163.com

Received: 03-04-2020; **Accepted:** 24-07-2020; **Published online:** 06-08-2020

基金项目: 国家自然科学基金(41361053, 31660724); 内蒙古自然科学基金(2011MS0603, 2016MS0331, 2015MS0306); 内蒙古大学国家级大学生创新创业训练计划(201810126043); 内蒙古大学校级大学生创新创业训练计划(201917443)

***通信作者:** E-mail: 于景丽: hot-yjl@163.com; 希尼尼根: nndxnng@163.com

收稿日期: 2020-04-03; **接受日期:** 2020-07-24; **网络首发日期:** 2020-08-06

Effects of silt particles, ammonia nitrogen and water content on structural and functional differentiation of *Planctomycetes* communities

WEI Ya-Ru^{1,2,3} WANG Yi-Jing^{1,2,3} MA Qiao-Li^{1,2,3} LI Qian-Xue^{1,2,3}
LI Chuan-Hong^{1,2,3} LI Xin^{1,2,3} XIA Jing-Jing^{1,2,3} LU Yan^{1,2,3}
YU Jing-Li^{*1,2,3} Xininigen^{*4}

1 Key Laboratory of Ecology and Resource Use of the Mongolia Plateau, Ministry of Education, Hohhot, Inner Mongolia 010021, China

2 Inner Mongolia Key Laboratory of Environmental Pollution Control & Waste Resource Reuse, Hohhot, Inner Mongolia 010021, China

3 School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot, Inner Mongolia 010021, China

4 College of Veterinary Medicine, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010018, China

Abstract: [Background] Anaerobic ammonium oxidation (anammox) bacteria, members of the phylum *Planctomycetes*, which drive effective N-removal of high concentration ammonia from municipal or industrial wastewater, are designated as eco-friendly microorganisms. However, the structural and functional differentiation of *Planctomycetes* communities across space and the main environmental drivers have not been paid much attention. [Objective] To elucidate the spatial differentiation of *Planctomycetes* community structure and the main environmental factors driving associated anammox or denitrification. [Methods] 16S rRNA gene high-throughput sequencing was used to detect the spatial distribution changes of *Planctomycetes* community structure in sandy or silty sediments/soils of river ecosystem from the temperate semi-arid region. Meanwhile, statistical method was used to analyze the effect of physicochemical factors such as silt particles and water content on the structural differentiation of *Planctomycetes* communities. [Results] OM190_ub_o_o. o1 population was mainly distributed in oligotrophic sandy sediments, only positively driven by sand particles. OM190_o_o_o. o2 and SM1A02. ub5 populations were mainly distributed in mesotrophic silty-sandy soils, positively driven by water content and pH, etc. AKYG587. ub3, Pla4_lineage_o_o_o. o6, *Singulisphaera* o7, *Singulisphaera* ub8 and *Planctomycetaceae*_u. ub9 populations were mainly distributed in copiotrophic silty soils, positively driven by the clay and silt particles, salinity, organic carbon, total nitrogen, total phosphorus and nitrate nitrogen. Although *Phycisphaera* ub4 population was preferentially distributed in mesotrophic silty-sandy soils, it displayed a tendency from mesotrophs to copiotrophs, negatively driven by nitrate nitrogen. The entire populations were negatively driven by ammonia nitrogen. Variation partitioning analysis showed that silt particles, ammonia nitrogen, water content contributed to the spatial variation of *Planctomycetes* communities with 52.7%, 10.4%, 10.3%, respectively. [Conclusion] *Planctomycetes* communities of river ecosystem in temperate semiarid showed obvious spatial differentiation characteristics, mainly driven by soil/sediment silt particles, ammonia nitrogen and water content. *Planctomycetes* communities in copiotrophic silty soil might be particle-attached heterotrophic denitrifying bacteria, while *Planctomycetes* communities in oligotrophic silty soils might be free-living autotrophic ammonia oxidizing or denitrifying bacteria with high affinity for ammonia nitrogen and nitrate nitrogen, respectively. This study provides a scientific basis for the efficient application of ammonia oxidizing bacteria and denitrifying bacteria associated with *Planctomycetes* to biological removal of high concentration ammonia from polluted systems.

Keywords: Temperate semi-arid region, River ecosystem, *Planctomycetes* community, Structural and functional differentiation, Main environmental factors

厌氧氨氧化(anaerobic ammonium oxidation, anammox)是氮素生物地球化学循环的重要组成部分^[1]。迄今发现具有 Anammox 功能的细菌全部来自浮霉菌门(*Planctomycetes*)^[2]。*Planctomycetes* 广泛分布于咸水、海水、淡水、土壤等天然系统^[1,3-7]和废水等人工系统^[8-12]。Anammox 相关 *Planctomycetes* 能利用铵态氮(NH_4^+)和亚硝态氮(NO_2^-)生成氮气(N_2)且不产生温室气体(N_2O)^[13], 在高氨废水生物脱氮^[8-12]及过量施用氮肥的农田土壤系统氮移除^[3-4,14]方面发挥重要作用, 属生态友好型微生物。提升 Anammox 相关 *Planctomycetes* 反应活性和转化效率一直是废水生物脱氮和农田土壤过剩氮素安全移除的焦点问题^[4,14-15]。Kartal 等^[16]发现 *Planctomycetes* 不但具有 Anammox 功能, 还可能在中间环节发挥反硝化(denitrification)功能(图 1)。He 等^[15]发现适合的有机碳源有利于 Denitrification 与 Anammox 相关 *Planctomycetes* 协同脱氮。大量研究证明, 盐度^[17]、碳源^[15,18]、 $\text{NH}_4^+/\text{NO}_2^-$ 的比例^[19]及粉粒^[20]等是影响 Anammox 相关 *Planctomycetes* 种群分化的关键因素(图 1)。

为了探究我国温带半干旱区是否存在 *Planctomycetes* 群落结构和功能的空间分化以及驱动分化的关键环境要素, 本研究运用 16S rRNA 基因高通量测序技术检测我国温带半干旱区水生环境下砂质沉积物与粉质沉积物、湿生环境下粉砂质土壤和旱生环境下粉质栗钙土 *Planctomycetes* 群落的种群组成、丰度及空间分布变化, 同步运用生物统计学方法分析粉粒等理化因子对 *Planctomycetes* 群落结构空间分化的影响, 结合文献资料探讨 *Planctomycetes* 群落可能具有的 Anammox 或反硝化功能, 以期以后准确跟踪 Anammox 相关 *Planctomycetes* 群落提供科学线索, 最终为 Anammox 或反硝化相关 *Planctomycetes* 功能群在高氨废水和农田土壤过剩氮素的安全高效脱氮方面提供新的研究思路。

1 材料与方法

1.1 样品的采集及其理化特性检测

选择我国华北温带半干旱区锡林河生态系统($43^\circ39'-44^\circ36'\text{N}$ 、 $115^\circ33'-117^\circ28'\text{E}$), 沿着垂直河流主线的方向依次采集水生环境下河床中心砂质

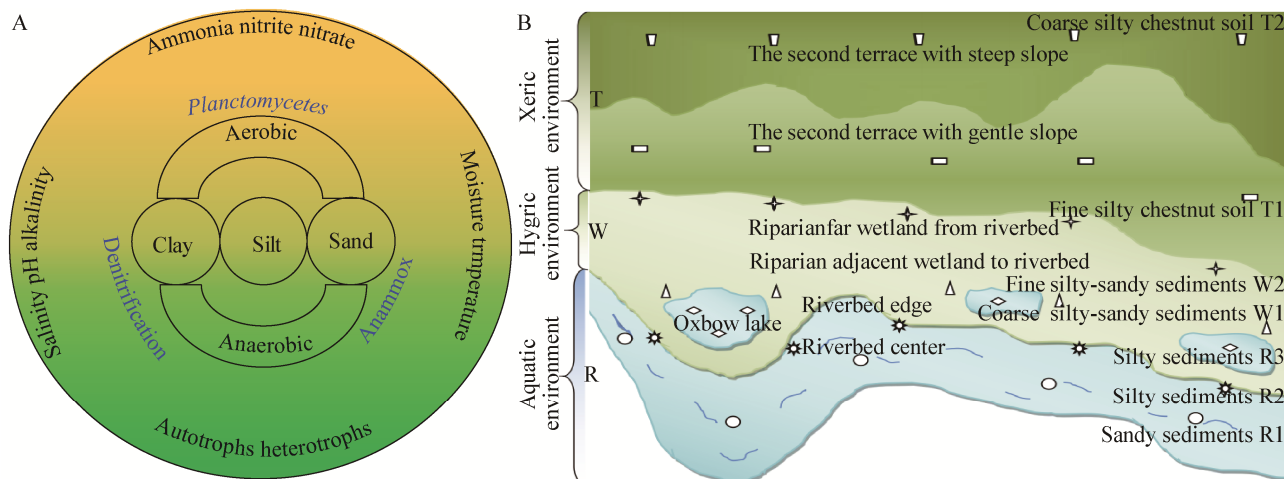


图 1 影响 *Planctomycetes* 群落厌氧氨氧化或反硝化功能分化的相关环境因素(A)和采样点布局(B)

Figure 1 Environmental factors affecting differentiation of *Planctomycetes* communities related to anammox or denitrification (A) and the design of sampling sites in this study (B)

注: T1、T2: 粉黏粒丰富的全营养环境; W1、W2: 粉黏粒缺乏的中营养环境; R2、R3: 粉粒绝对优势的富营养环境; R1: 砂粒绝对优势的寡营养环境。

Note: T1 and T2: Copiotrophic environment with rich silt and clay particles; W1 and W2: Mesotrophic environment deficient in silt and clay particles; R2 and R3: Eutrophic environment dominated by rich silt particles; R1: Oligotrophic environment dominated by rich sand particles.

沉积物(R1)、河床边缘粉质沉积物(R2)、牛轭湖粉质沉积物(R3), 湿生环境下近水侧河滨粗粉砂质土壤(W1)和远水侧河滨细粉砂质土壤(W2), 旱生环境下二级阶地低坡处细粉质栗钙土(T1)和二级阶地高坡处粗粉质栗钙土(T2), 沉积物/土壤的采集深度均为 0–10 cm 表层, 采样时间为 2017 年 7 月上旬。其中, 水生环境下河床中心砂质沉积物 R1 包括 R11、R12、R13、R14、R15、R16 等 6 个样品, 水生环境下河床边缘粉质沉积物 R2 包括 R21、R22、R23、R24 等 4 个样品, 水生环境下牛轭湖粉质沉

积物 R3 包括 R31、R32、R33、R34、R35 等 5 个样品; 湿生环境下近水侧河滨粗粉砂质土壤 W1 包括 W11、W12、W13、W14 等 4 个样品, 湿生环境下远水侧河滨细粉砂质土壤 W2 包括 W21、W22、W23 等 3 个样品; 旱生环境下细粉质栗钙土 T1 包括 T11、T12、T13、T14、T15、T16 等 6 个样品, 旱生环境下粗粉质栗钙土 T2 包括 T21、T22、T23、T24、T25、T26 等 6 个样品。沉积物/土壤样品布点方案(图 1)及样品的检测方法参考文献[21], 理化分析检测结果见表 1。

表 1 半干旱区锡林河系统沉积物/土壤的理化特征

Table 1 The physicochemical properties of sediment/soil from Xilin River ecosystem of semiarid region

样本 Sample	黏粒 Clay (%)	粉粒 Silt (%)	砂粒 Sand (%)	水分 WC (%)	pH	盐度 DS (mg/kg)	氨氮 AM (mg/kg)	硝态氮 NR (mg/kg)	总有机碳 TOC (g/kg)	总氮 TN (g/kg)	总磷 TP (g/kg)
R11	0.00	0.03	99.97	17.95	8.03	0.31	1.04	5.17	2.57	0.44	0.08
R12	0.00	0.06	99.94	17.85	8.05	0.29	1.12	5.83	2.53	0.42	0.11
R13	0.00	0.04	99.96	17.92	8.04	0.32	1.06	5.25	2.55	0.43	0.13
R14	0.00	0.02	99.98	17.84	7.91	0.22	1.00	3.77	2.34	0.32	0.08
R15	0.00	0.03	99.97	17.92	8.04	0.31	1.05	5.17	2.57	0.43	0.09
R16	0.00	0.02	99.98	17.94	8.02	0.32	1.03	5.16	2.58	0.45	0.07
R21	1.61	4.40	93.99	20.23	8.36	1.27	38.42	14.53	7.17	0.99	0.22
R22	1.65	4.60	93.75	20.18	8.31	1.18	26.48	5.89	7.19	1.06	0.27
R23	1.61	4.40	93.99	20.22	8.35	1.29	39.47	14.58	7.17	0.98	0.23
R24	1.61	4.30	94.09	20.23	8.37	1.26	36.38	14.49	7.15	0.99	0.22
R31	1.66	4.50	93.84	23.17	8.75	1.24	23.74	7.63	24.54	1.97	0.36
R32	1.64	4.70	93.66	24.05	8.67	1.21	26.89	11.15	24.27	1.92	0.33
R33	1.63	4.60	93.77	24.14	8.65	1.18	20.74	5.91	24.35	1.88	0.31
R34	1.67	4.50	93.83	23.19	8.74	1.23	23.91	8.28	24.60	1.98	0.36
R35	1.65	4.40	93.95	22.16	8.73	1.22	23.86	8.22	24.57	1.96	0.37
W11	0.00	1.53	98.47	22.24	8.62	1.08	7.73	4.51	8.88	1.14	0.26
W12	0.02	1.59	98.39	21.19	8.72	1.13	10.95	6.31	9.13	1.23	0.31
W13	0.00	1.51	98.49	22.21	8.59	1.07	8.18	5.01	8.89	1.12	0.27
W14	0.00	1.56	98.44	22.25	8.66	1.09	8.17	5.07	8.87	1.16	0.28
W21	2.86	16.19	80.95	20.88	8.64	1.32	7.92	9.42	10.69	1.26	0.33
W22	2.17	16.62	81.21	20.69	8.67	1.29	6.41	10.68	10.91	1.29	0.32
W23	3.89	19.96	76.15	19.28	8.49	1.39	6.86	8.08	11.05	1.37	0.38
T11	13.22	24.84	61.94	15.78	8.35	1.81	6.73	17.69	14.54	2.83	0.61
T12	15.18	22.14	62.68	15.19	8.23	1.84	6.50	17.94	15.02	2.88	0.66
T13	14.74	23.29	61.97	15.26	8.19	1.76	5.73	19.28	14.50	2.92	0.63
T14	16.02	24.01	59.97	15.37	8.28	1.79	5.38	16.31	15.05	2.95	0.64
T15	13.21	24.91	61.88	15.76	8.31	1.82	6.76	17.73	14.52	2.79	0.63
T16	13.17	24.68	62.15	15.79	8.37	1.81	6.74	17.68	14.57	2.86	0.57
T21	6.15	22.04	71.81	14.37	8.41	1.75	6.91	16.17	13.97	2.59	0.69
T22	6.88	22.19	70.93	14.96	8.39	1.83	5.44	18.86	13.99	2.64	0.72
T23	5.79	21.67	72.54	14.55	8.42	1.74	9.17	21.24	13.45	2.55	0.68
T24	6.18	22.03	71.79	14.36	8.43	1.75	6.88	16.64	13.98	2.56	0.71
T25	6.16	22.06	71.78	14.38	8.42	1.76	6.97	16.67	13.95	2.58	0.68
T26	5.18	20.15	74.67	14.42	8.49	1.81	6.38	16.33	13.35	2.43	0.65

注: 表中数值代表 3 个重复的平均值; 黏粒: <2 μm; 粉粒: 2–20 μm; 砂粒: >20 μm.

Note: The values represented the average of three replicates. Clay: <2 μm; Silt: 2–20 μm; Sand: >20 μm. WC: Water content; DS: Dissolved salt; AM: Ammonia nitrogen; NR: Nitrate nitrogen; TOC: Total organic carbon; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus.

1.2 主要试剂和仪器

FastDNA[®] SPIN Kit for Soil, MP Biomedical 公司; QIAquick PCR Purification Kit, Qiagen 公司。QuantiFluor[™]-ST 蓝色荧光定量系统, Promega 公司。

1.3 沉积物/土壤 DNA 的提取、PCR、高通量测序和测序数据分析

沉积物/土壤样品总 DNA 提取按照 FastDNA[®] SPIN Kit for Soil 说明进行。利用 16S rRNA 基因 V3-V4 区通用引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGC A-3')和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')进行 PCR 扩增, 每一个样品加 8 bp 的标签序列以示区分, 待后续大规模样品平行测序, PCR 反应体系和反应条件参照文献[21]。所有样品的 PCR 产物经纯化和定量后送往北京百迈客生物科技有限公司利用 Illumina MiSeq PE300 测序平台进行高通量测序。使用 Trimmomatic 和 FLASH 软件优化拼接获取高质量序列, 使用 UPARSE 软件在 97%的相似度水平上进行操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)聚类分析同步剔除嵌合体。利用 RDP classifier 对每条序列进行分类学注释, 相似性达到 97%的 OTU 归为同一种细菌, 再将每条序列与 SILVA 数据库(SSU128)进行序列比对(比对阈值 70%), 获得具体的分类学名称, 分析 *Planctomycetes* 群落全部种群在总细菌群落组成中的相对丰度, 进行后续的分析。高通量详细分析参见文献[21-22]。

1.4 数据的统计分析

用 Excel 2010 进行折线图、累计柱状图和线性

回归分析等基本图形绘制。采用 SPSS 20.0 进行 Pearson 相关性分析。用百迈客生物云计算平台(BMKCloud)内置 R 语言进行 Heatmap 热图分析。用 CANOCO 5.0 对 *Planctomycetes* 群落与砂粒、粉粒、黏粒、水分、pH、溶解性盐、有机碳、全氮、全磷、氨氮、硝态氮环境因子进行冗余分析(redundancy analysis, RDA), 以及单个环境因子影响 *Planctomycetes* 群落结构空间变化的变异权重分析(variation partitioning analysis, VPA)。

2 结果与分析

2.1 高通量测序结果分析

34 个沉积物/土壤样品共获得 3 115 787 条优质序列(459 bp), 在 97%相似性水平上划分为 43 830 个 OTU 和 791 种细菌, 隶属于 37 个门类。物种组成数排序前 5 位的门类包括 *Proteobacteria* 357 种、*Bacteroidetes* 88 种、*Actinobacteria* 87 种、*Acidobacteria* 59 种、*Firmicutes* 45 种、*Planctomycetes* 9 种和 *Tenericutes* 等 11 个门类均含有 1 个物种。37 个门类中相对丰度最高的物种来自拟杆菌门(*Bacteroidetes*) (R16, 18.79%), 丰度第二的物种来自酸杆菌门(*Acidobacteria*) (T21, 11.03%), 浮霉菌门(*Planctomycetes*)中最优势的物种相对丰度排序为第 191 位, 来自浮霉菌门(*Planctomycetes*)的 9 种细菌隶属于 OM190、*Phycisphaerae*、Pla4_lineage、*Planctomycetaci* 等 4 个纲和 8 个属, 详见表 2。

表 2 浮霉菌门关联所有物种的分类地位
Table 2 All bacterial species from phylum *Planctomycetes*

门	纲	目	科	属	种	编号
Phylum	Class	Order	Family	Genus	Species	Codes
<i>Planctomycetes</i>	OM190	Uncultured_bacterium	Other	Other	Other	OM190_ub_o_o.o1
		Other	Other	Other	Other	OM190_o_o_o.o2
	<i>Phycisphaerae</i>	<i>Phycisphaerales</i>	<i>Phycisphaeraceae</i>	AKYG587	Uncultured_bacterium	AKYG587.ub3
				<i>Phycisphaera</i>	Uncultured_bacterium	<i>Phycisphaera</i> ub4
				SM1A02	Uncultured_bacterium	SM1A02.ub5
	Pla4_lineage	Other	Other	Other	Other	Pla4_lineage_o_o_o.o6
	<i>Planctomycetacia</i>	<i>Planctomycetales</i>	<i>Planctomycetaceae</i>	<i>Singulisphaera</i>	Other	<i>Singulisphaera</i> o7
					Uncultured_bacterium	<i>Singulisphaera</i> ub8
				Uncultured	Uncultured_bacterium	<i>Planctomycetaceae</i> _u.ub9

Note: u: Uncultured; o: Other; ub: Uncultured_bacterium; The number represented the serial number of each species.

2.2 温带半干旱区河流系统 *Planctomycetes* 群落的组成、丰度及空间分布特征

由图 2 可知, 9 个种群的累积相对丰度依次为 0.53%–0.74% (R1)、0.035%–0.069% (R2)、0.14%–0.33% (R3)、0.26%–0.32% (W1)、0.32%–0.55% (W2)、0.51%–0.69% (T1)、0.39%–0.56% (T2)。沿着 R1、R2、R3、W1、W2、T1、T2 梯度, OM190_o_o_o. o2、AKYG587. ub3、*Phycisphaera* ub4、*Singulisphaera* o7、*Singulisphaera* ub8、

Planctomycetaceae_u. ub9 呈现出先增后降的分布趋势, 在水生环境河床中心砂质沉积物 R1 和水生环境下河床边缘粉质沉积物 R2 中整体分布趋近于零, 在旱生环境下细粉质栗钙土 T1 中分布最高; OM190_ub_o_o. o1、SM1A02. ub5、Pla4_lineage_o_o_o. o6 呈现出先降后升的分布趋势。

由图 2 可知, *Planctomycetes* 群落中 9 个种群组成与丰度各不相同, 9 种菌的最高相对丰度顺序依次为 OM190_ub_o_o. o1 (0.68%)、OM190_o_o_o. o2

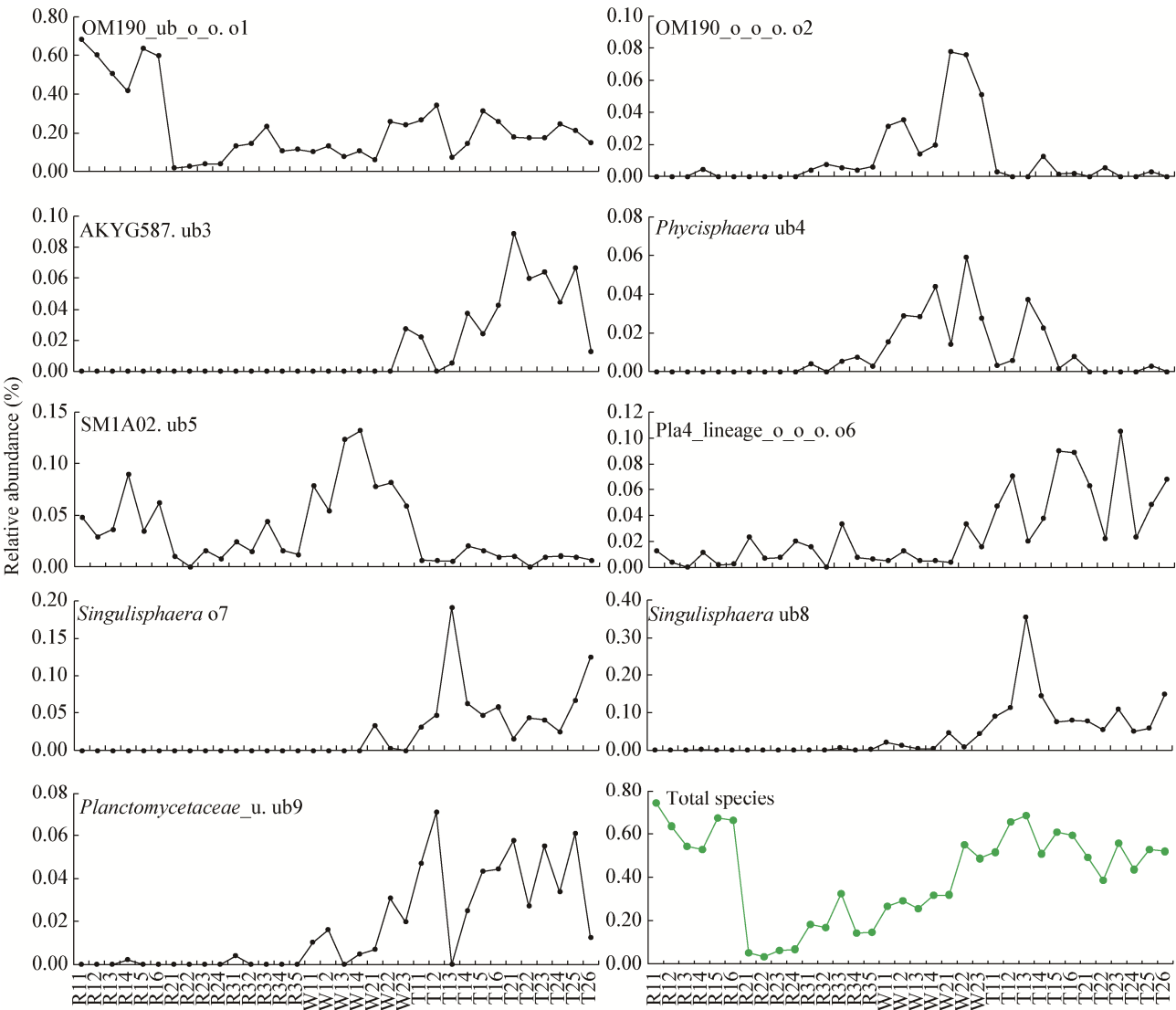


图 2 温带半干旱区河流系统 *Planctomycetes* 群落单个种群及其全部种群的空间分化
Figure 2 Spatial differentiation of single and total populations from *Planctomycetes* communities in river ecosystem, temperate semi-arid region

(0.08%)、AKYG587. ub3 (0.09%)、*Phycisphaera* ub4 (0.06%)、SM1A02. ub5 (0.13%)、Pla4_lineage_o_o_o. o6 (0.11%)、*Singulisphaera* o7 (0.19%)、*Singulisphaera* ub8 (0.35%)、*Planctomycetaceae*_u. ub9 (0.07%)。依据单个种群在全部样品中的最高相对丰度划分 OM190_ub_o_o. o1 为最优势菌, 相对丰度介于 0.50%–1.00%; *Singulisphaera* ub8 为次优势菌, 相对丰度介于 0.20%–0.50%; 有 3 种菌属于中等优势菌, 相对丰度介于 0.10%–0.20%; 剩余 4 种菌相对罕见, 相对丰度低于 0.10%。

具体而言, OM190_ub_o_o. o1、SM1A02. ub5、Pla4_lineage_o_o_o. o6 最高相对丰度依次出现在 R11 (0.68%)、W14 (0.13%)、T23 (0.11%)。OM190_o_o_o. o2、AKYG587. ub3、*Phycisphaera* ub4、*Singulisphaera* o7、*Singulisphaera* ub8、*Planctomycetaceae*_u. ub9 主要分布在湿生环境下远水侧河滨细粉砂质土壤 W2、早生环境下细粉质栗钙土 T1、早生环境下粗粉质栗钙土 T2, 最高相对

丰度依次出现在 W21 (0.078%)、T21 (0.089%)、W22 (0.059%)、T13 (0.19%)、T13 (0.35%)、T12 (0.071%)。另外, *Singulisphaera* o7、*Singulisphaera* ub8 均在 T13 出现最高峰。综上所述, OM190_ub_o_o. o1 最适合于水生环境河床中心砂质沉积物 R1; SM1A02. ub5 最适合于湿生环境下近水侧河滨粗粉砂质土壤 W1; OM190_o_o_o. o2、*Phycisphaera* ub4 最适合于湿生环境下远水侧河滨细粉砂质土壤 W2; *Singulisphaera* o7、*Singulisphaera* ub8、*Planctomycetaceae*_u. ub9 最适合于早生环境下细粉质栗钙土 T1, AKYG587. ub3 和 Pla4_lineage_o_o_o. o6 最适合于早生环境下粗粉质栗钙土 T2。

2.3 温带半干旱区河流系统样品间 *Planctomycetes* 群落不同种群的相似性分析

Planctomycetes 群落 9 个种群的 Heatmap (图 3) 显示, 来自水生环境的 R1、R2、R3 和湿生环境的 W1、W2 种群组成丰富且相似度较高, 聚为第一大类; 来自旱生环境的 T1、T2 种群组成较为丰富

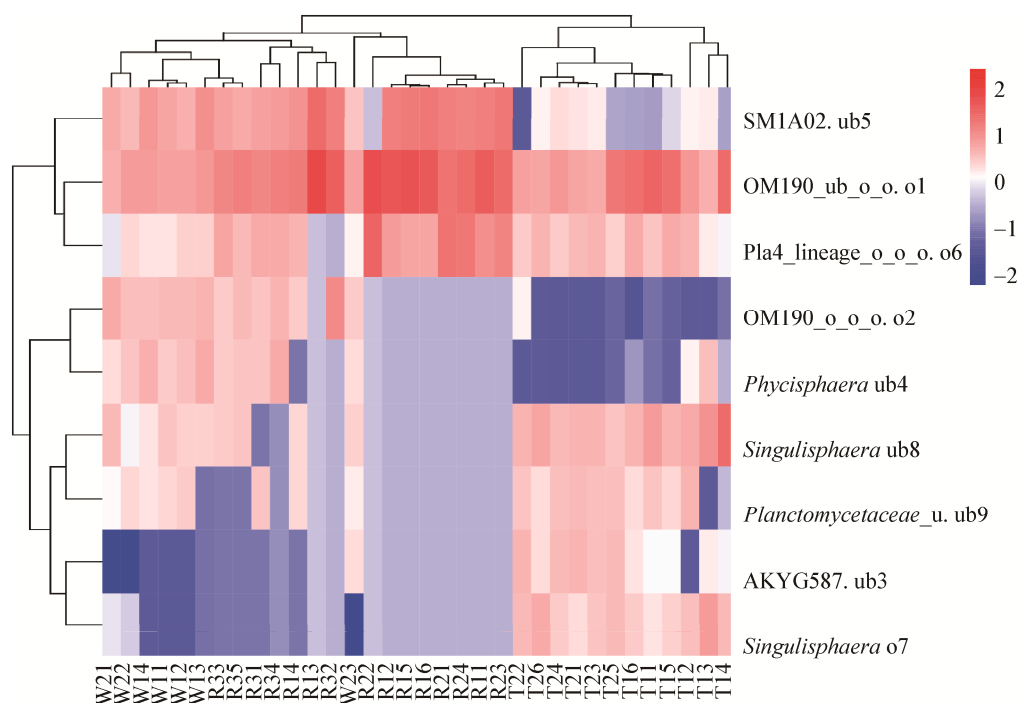


图 3 基于热图分析样品间 *Planctomycetes* 不同种群的相似性

Figure 3 Similarity analysis among samples based on heatmap of different populations from *Planctomycetes*

且相似度较高,聚为第二大类。在第一大类中,W1、W2(W23除外)、R1(R13、R14)和R3可划分为第1簇,其种群组成较为丰富且相似度较高;R1(R13、R14除外)和R2可划分为第2簇,与第1簇相比其种群组成较为单一,相似度较高。在第二大类中,T1中T12、T13和T14划分为第3簇,T1(T12、T13、T14除外)和T2划分为第4簇,第4簇较第3簇种群组成更为丰富。

从 *Planctomycetes* 群落 9 个种群的空间分布特征来看,OM190_ub_o_o.o1、SM1A02_ub5 和 Pla4_lineage_o_o_o.o6 在各种环境均有分布,而且主要分布在 R1 水生环境中聚成第一大类。其中,OM190_ub_o_o.o1 和 Pla4_lineage_o_o_o.o6 生存环境极为相似聚成一小簇。其他 6 个种群聚成第二大类,其中 OM190_o_o_o.o2 和 *Phycisphaera* ub4 主要分布在水生和湿生环境而非旱生环境聚成第 1 簇;AKYG587_ub3、*Singulisphaera* o7 主要分布在旱生环境而非湿生和水生环境聚成第 2 簇;*Singulisphaera* ub8 和 *Planctomycetaceae_u.* ub9 主要分布在旱生环境与湿生环境而非水生环境聚为第 3 簇。简言之,*Planctomycetes* 群落能敏感指示生存环境的变化,是生存环境变化的敏感指示菌。

2.4 温带半干旱区河流系统 *Planctomycetes* 群落不同种群的空间分化及成因分析

由 Pearson 相关性分析(表 3)可知,AKYG587_ub3、Pla4_lineage_o_o_o.o6、*Singulisphaera* o7、*Singulisphaera* ub8、*Planctomycetaceae_u.* ub9 与黏粒(clay)、粉粒(silt)、盐度(dissolved salt)、全氮(total nitrogen)、全磷(total phosphorus)和硝态氮(nitrate nitrogen)都呈现极显著正相关关系($P<0.01$),与总有机碳(total organic carbon)呈不显著的正相关关系,与砂粒(sand)和水分(water content)都呈现极显著负相关关系($P<0.01$),与 pH (*Planctomycetaceae_u.* ub9 除外)和氨氮(ammonia nitrogen)呈负相关关系但未达到显著水平($P>0.05$)。OM190_ub_o_o.o1 仅与砂粒呈正相关

关系,与其他环境因子都呈负相关关系。

OM190_o_o_o.o2 与粉粒、砂粒、水分、盐度和 pH 均呈现正相关关系,其中 pH 为显著正相关关系($P<0.01$);与黏粒、总有机碳、全氮、全磷、氨氮和硝态氮含量均为负相关关系。*Phycisphaera* ub4 与黏粒、粉粒、水分、pH、盐度、总有机碳、全氮和全磷呈正相关关系,与砂粒、氨氮和硝态氮呈负相关关系。SM1A02_ub5 与砂粒和水分呈极显著正相关关系($P<0.01$),与 pH 呈正相关关系,与黏粒、粉粒、盐度、总有机碳、全氮、全磷和硝态氮呈极显著负相关关系($P<0.01$),与氨氮呈负相关关系。

冗余分析(图 4A)相关结果显示,第 1 排序轴与第 2 排序轴的解釋度分别为 57.05%和 19.27%。OM190_ub_o_o.o1 优先分布在水生的 R1、R2 和 R3 环境,与水分、砂粒与氨氮关联度较高。OM190_o_o_o.o2、*Phycisphaera* ub4 和 SM1A02_ub5 优先分布在湿生的 W1 和 W2 环境中,与 pH 和水分关联度高;AKYG587_ub3、Pla4_lineage_o_o_o.o6、*Singulisphaera* o7、*Singulisphaera* ub8 和 *Planctomycetaceae_u.* ub9 优先分布在旱生的 T1 和 T2 环境中,与粉粒、黏粒、盐度、总有机碳、全氮、全磷、硝态氮的关联度较高。总之,RDA 分析得到了和 Pearson 相关性分析一致性的结果。

变异权重分析(图 4B)结果显示,已知环境因子对 *Planctomycetes* 群落空间变异贡献了 85.1%的解釋度,其中粉粒、氨氮、水分、盐度、总有机碳、黏粒的解釋度分别为 52.7%、10.4%、10.3%、3.5%、2.6%、2.0%,蒙特尔检验达到 $P<0.01$ 。其中,粉粒、氨氮、水分三者的解釋度高达 73.4%,占已知环境因子总解釋度的 86.3%,说明粉粒、氨氮、水分是驱动 *Planctomycetes* 群落结构空间分化的主要环境因子。

线性回归分析(图 5)结果进一步证实,粉粒、氨氮、水分与 *Planctomycetes* 群落单个种群的相对

表 3 沉积物/土壤环境因子与 *Planctomycetes* 不同种群之间的皮尔逊相关性分析

Table 3 Pearson correlations between sediment/soil environmental factors and different populations of *Planctomycetes*

种群 Populations	黏粒 Clay	粉粒 Silt	砂粒 Sand	含水量 WC	pH	溶解性盐 DS	总有机碳 TOC	全氮 TN	全磷 TP	氨氮 AM	硝态氮 NR
OM190_ub_o_o.o1	-0.122	-0.213	0.188	-0.286	-0.697**	-0.621**	-0.475**	-0.380*	-0.363*	-0.623**	-0.314
OM190_o_o_o.o2	-0.168	0.070	0.011	0.330	0.450**	0.023	-0.032	-0.165	-0.113	-0.150	-0.235
AKYG587_ub3	0.457**	0.701**	-0.0639**	-0.675**	-0.019	0.579**	0.179	0.614**	0.737**	-0.269	0.638**
Phycisphaera_ub4	0.050	0.089	-0.078	0.242	0.378*	0.114	0.008	0.010	0.008	-0.202	-0.135
SM1A02_ub5	-0.488**	-0.446**	0.476**	0.455**	0.144	-0.472**	-0.349*	-0.539**	-0.507**	-0.306	-0.663**
Pla4_lineage_o_o_o.o6	0.634**	0.715**	-0.710**	-0.597**	-0.006	0.639**	0.244	0.669**	0.692**	-0.170	0.709**
Singulisphaera_o7	0.702**	0.649**	-0.689**	-0.616**	-0.152	0.560**	0.187	0.645**	0.651**	-0.269	0.651**
Singulisphaera_ub8	0.769**	0.695**	-0.744**	-0.598**	-0.144	0.583**	0.194	0.665**	0.665**	-0.297	0.654**
Planctomycetaceae_u_ub9	0.664**	0.787**	-0.770**	-0.658**	0.007	0.661**	0.203	0.691**	0.768**	-0.331	0.683**

注：*：在 0.05 水平(双侧)上显著相关；**：在 0.01 水平(双侧)上显著相关。

Note: *: Correlation was significant at the 0.05 level (2-tailed); **: Correlation was significant at the 0.01 level (2-tailed). WC: Water content; DS: Dissolved salt; TOC: Total organic carbon; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; AM: Ammonia nitrogen; NR: Nitrate nitrogen.

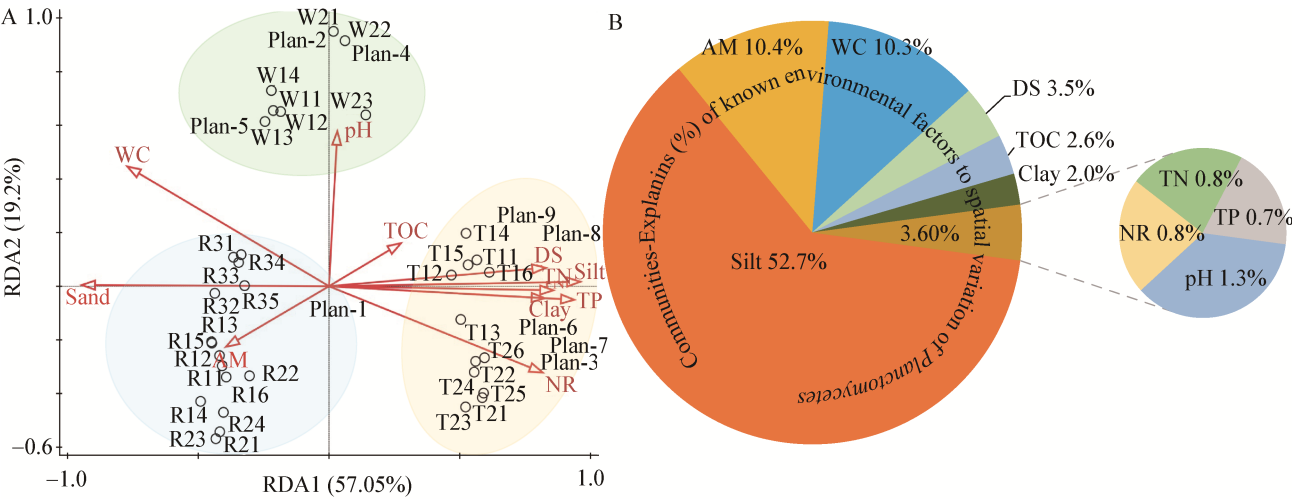


图 4 *Planctomycetes* 群落不同种群与环境因子的冗余分析(A)及环境因子的变异权重分析(B)

Figure 4 Redundancy analysis of different populations from *Planctomycetes* communities and environmental factors (A) and variation partitioning analysis of environmental factors (B)

Note: Plan-1: OM190_ub_o_o.o1; Plan-2: OM190_o_o_o.o2; Plan-3: AKYG587_ub3; Plan-4: *Phycisphaera* ub4; Plan-5: SM1A02_ub5; Plan-6: Pla4_lineage_o_o_o.o6; Plan-7: *Singulisphaera* o7; Plan-8: *Singulisphaera* ub8; Plan-9: *Planctomycetaceae*_u_ub9.

丰度变化高度相关。其中，粉粒的相关系数 R^2 明显高于氨氮、水分因子的相关系数 R^2 ，而粉粒的 P 值远低于氨氮、水分因子的 P 值。总体而言，线性回归分析得到了和变异权重分析一致性的结果，粉粒、氨氮、水分是已知环境因子中驱动 *Planctomycetes* 群落结构空间分化的主要环境因子。

3 讨论

16S rRNA 基因是研究 Anammox 相关 *Planctomycetes* 群落的重要分子钟^[23-24]，16S rRNA

基因中有 87%–99% 的序列都来自于 *Planctomycetes*。本研究基于 16S rRNA 基因 V3–V4 区引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3') 和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 进行 PCR 扩增子高通量测序未检测到 Anammox 相关的 *Brocadia*、*Kuenenia*、*Anammoxoglobus*、*Jettenia* 和 *Scalindua* 成员，曾静^[25]2016 年利用 *Planctomycetales* (pla46R/630R) 及 Anammox 细菌特异性 16S rRNA 基因(Amx368f/Amx820)进行巢式

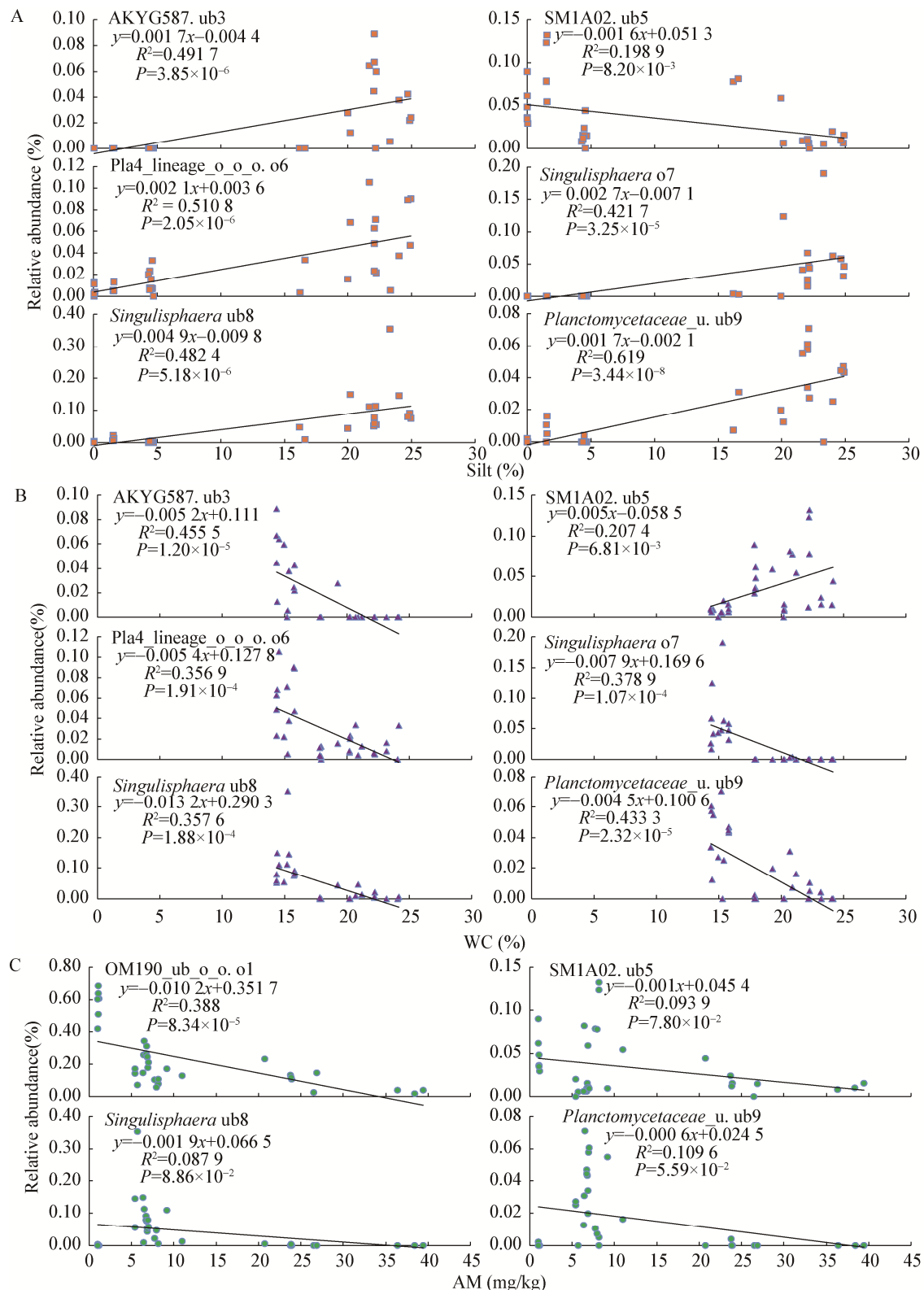


图 5 基于线性回归分析 *Planctomycetes* 群落不同种群与粉粒(A)、水分(B)、氨氮(C)的关系

Figure 5 The relationship between different populations from *Planctomycetes* communities and silt particles (A), water content (WC) (B) and ammonia nitrogen (AM) (C) based on linear regression analysis

PCR 扩增子克隆测序在本研究区域水生表层砂质或粉质沉积物及湿生表层粉砂质土壤检测到了 *Brocadia*、*Anammoxoglobus*、*Jettenia*、*Kuenenia* 和 *Scalindua* (图 6), 说明 *Planctomycetales* 16S rRNA 基因特异性引物是研究 Anammox 菌群空间分化的重要保障, 选择细菌 16S rRNA 基因高通量测序并非研究 Anammox 细菌在内全部细菌的万能钥匙。本研究发现主要分布在旱生粉质土壤环境中的 AKYG587. ub3、Pla4_lineage_o_o_o. o6、*Singulisphaera* o7、*Singulisphaera* ub8 和 *Planctomycetaceae*_u. ub9 虽不是 *Planctomycetales* 相关 Anammox 菌群, 但可能为利用硝酸盐作为底物的反硝化菌群(由硝酸盐含量正向驱动), 这和 Kartal 等^[16]2007 年、Flores 等^[26]2014 年及 He 等^[15]2018 年证明 *Planctomycetes* 群落具有反硝化功能的研究结果是一致的。Zhou 等^[22]2018 年研究农田系统发现 *Planctomycetes* 群落增加, 可能和 *Planctomycetes* 群落参与反硝化作用有关系, 这为本研究发现 *Planctomycetes* 群落具有潜在的反硝化作用提供了间接证据。

Youssef 等^[27]2014 年报道的浮霉菌门 (*Planctomycetes*) 包括 *Planctomycetacia* 和 *Phycisphaerae* 等 2 个纲, *Phycosphaerales*、*Planctomycetales* 和 *Brocadiales* 等 3 个目, 以及 Anammox 细菌相关和不相关的 12 个属。本研究基于 16S rRNA 基因高通量测序检测到 *Planctomycetes* 门共包括 4 个纲和 5 个目。纲水平上除了包括 *Phycisphaerae* 和 *Planctomycetacia* 外, 还包括 OM190 纲和 Pla4_lineage 纲; 目水平上除了包括 *Phycisphaerales* 和 *Planctomycetales* 外, 还包括 OM190 纲中的 *Uncultured_bacterium* 目和 Other 目以及 Pla4_lineage 纲中的 Other 目。简言之, 纲和目高级分类单元水平上, 本研究发现 *Planctomycetes* 群落包括了更为丰富的类群。这说明随着高通量测序和生物信息学技术的不断发展, *Planctomycetes* 群落中能被检测的类群日趋丰富。然而本研究发现 *Planctomycetes* 群落中只有 8 个属和 9 个种, 低于 2014 年报道的类群数^[28]。*Planctomycetes* 群落中 9 个种群的最高相对丰度(0.06%–0.68%)较低, 说明种属水平上 *Planctomycetes* 类群的空间扩散能力更容

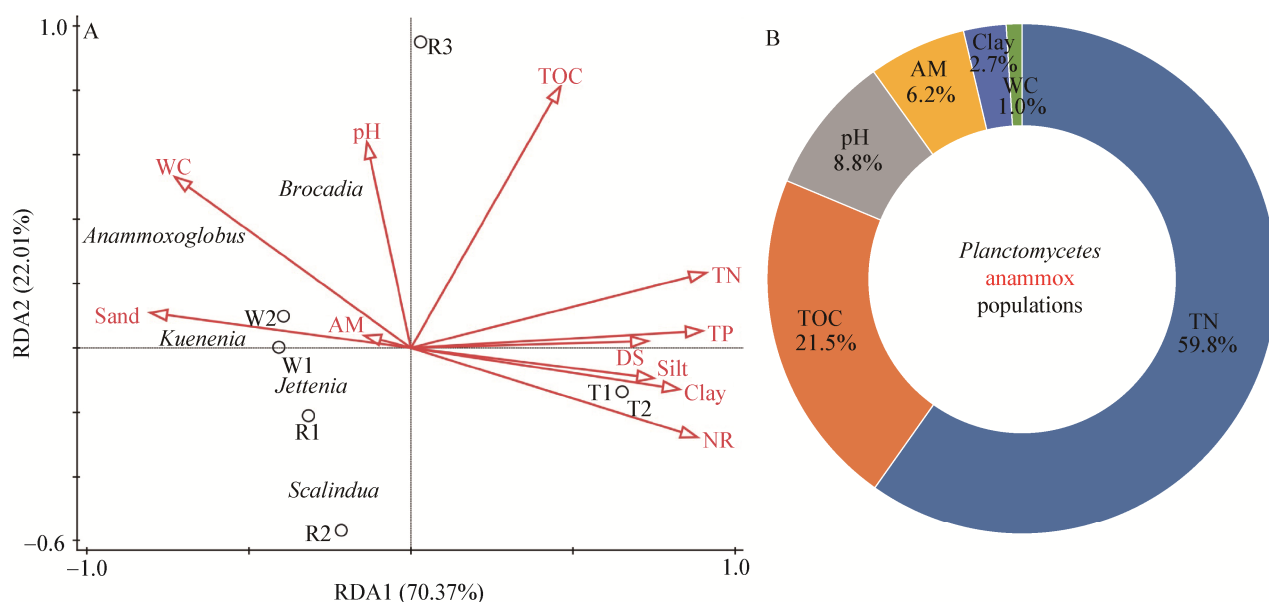


图 6 基于 16S rRNA 基因的 *Planctomycetes* 群落 Anammox 种群^[25]与环境因子的冗余分析(A)及变异权重分析(B)
Figure 6 Redundancy analysis of anammox populations from *Planctomycetes* communities^[25] based on 16S rRNA gene and environmental factors (A) and variation partitioning analysis (B)

易受到环境条件限制, 导致在本研究区域 *Planctomycetes* 群落中可检测到的种群并非优势类群。

本研究发现在属水平上有明确分类学名称的细菌包括隶属于 *Phycisphaeraceae* 的 *Phycisphaera* 和隶属于 *Planctomycetaceae* 的 *Singulisphaera*。 *Planctomycetes* 群落属水平上 *Phycisphaera* ub4 主要分布在湿生环境, 与盐度呈不显著的正相关关系, 这和 Fukunaga 等^[29]从海洋中分离到的 *Phycisphaera mikurensis* 有相似性, 说明 *Phycisphaera* 可能是中等嗜盐菌。 Kulichevskaya 等^[30]研究发现 *Singulisphaera rosea* 适合生存于酸性湿地环境, 这为本研究检测到的 *Singulisphaera* ub8 适合于相对酸性土壤环境(与 pH 呈负相关关系)的结果提供了科学证据, 说明 *Planctomycetes* 群落中的 *Singulisphaera* 适于酸性环境。 Ivanova 等^[7]证明 *Planctomycetes* 在以地衣为优势的西伯利亚寒温带土壤中具有高度的生物多样性, 这和本研究中国华北温带半干旱区湿地土壤 *Planctomycetes* 的分布特征具有相似性。本研究发现 *Planctomycetes* 群落在纲分类水平上的 *Planctomycetacia* 主要分布在旱生和水生环境中, 由有机碳、总氮、总磷和 pH 等环境因子驱动, 这和刘洋等^[31]发现 *Planctomycetes* 受土壤碳、氮、磷等影响和 Kulichevskaya 等^[30]发现 *Planctomycetes* 适于低 pH 北方湿地环境的研究结果高度吻合。

Yang 等^[23]2006 年利用厌氧活性污泥、好氧活性污泥和河流沉积物研究 Anammox 的特性, 发现颗粒物微结构对 Anammox 能否形成附着型生物膜、解离型无机颗粒核、进行自凝聚作用至关重要。 Khramenkov 等^[20]2013 年发现河流粉质沉积物有利于获取 Anammox 相关 *Planctomycetes* 富集培养物。 2014 年 Morrissey 等^[32]发现粘土中加入胞外 DNA (extracellular DNA) 会增加 *Planctomycetes* 的相对丰度, 说明 *Planctomycetes* 能有效降解黏土中的胞外 DNA。 综上, 黏粒、粉粒、砂粒可能对 Anammox 相关 *Planctomycetes* 群落有影响, 为本研究粉粒主要能驱动 *Planctomycetes* 群落空间分化的结果提供

了间接证据^[20,23,32]。

本研究发现旱生环境粉质栗钙土中的优势菌 AKYG587. ub3 、 Pla4_lineage_o_o_o. o6 、 *Singulisphaera* o7 、 *Singulisphaera* ub8 、 *Planctomycetaceae*_u. ub9 全部由有机碳正向驱动, 说明来自于 *Planctomycetes* 群落的这 5 个种群可能为异养菌^[33-35]; 由硝态氮正向驱动, 说明来自于 *Planctomycetes* 群落的这 5 个种群可能为反硝化菌^[16,36]; 偏好于黏粒和粉粒较为丰富且全氮和全磷及盐度相对较高的旱生环境粗粉质或细粉质栗钙土。 Zhou 等^[22]2018 年在研究农田系统氨氧化和反硝化微生物及细菌群落结构时发现麦田 *Planctomycetes* 群落增加, 可能和 *Planctomycetes* 群落参与反硝化作用有关系, 这为本研究发现 *Planctomycetes* 群落具有潜在的反硝化作用提供了间接证据。 本研究发现 *Planctomycetes* 群落全部种群由氨氮负向驱动, 说明温带半干旱河流系统的 *Planctomycetes* 群落可能类似于完全氨氧化菌 (complete ammonia oxidizers, Comammox), 对氨有高度的亲和能力, 适合在低氨寡营养动态环境下缓慢生长, 高氨和营养丰富环境不利于生存, 属于 K 策略菌群^[21,37]。 该菌对氨氮的亲和力高, 最大氨氮速率低, 适合在低营养的动态环境中缓慢生长。 *Planctomycetaceae*_u. ub9 与黏粒、粉粒、盐度、全氮、全磷和硝态氮都呈现极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 与总有机碳呈不显著的正相关关系 ($P > 0.05$)。

4 结论

温带半干旱区河流系统 *Planctomycetes* 群落不同种群存在明显的空间分化特征, 9 个种群对生存环境变化敏感, 是生存环境变化的敏感指示菌, 而且全部由氨氮负向驱动, 并不具有 Anammox 的功能。 OM190_ub_o_o_o. o1 种群主要分布在寡营养的水生环境砂质沉积物中, 与水分、砂粒与氨氮关联度较高, 由砂粒正向驱动, 可能为对氨氮有高度亲和力的游离型自养氨氧化菌; OM190_o_o_o. o2、

Phycisphaera ub4 和 SM1A02. ub5 种群主要分布在中营养的湿生环境粉砂质土壤中, 与 pH 和水分关联度高; 其中 OM190_o_o_o. o2 由盐度和粉粒正向驱动, *Phycisphaera* ub4 种群表现出由中营养向全营养微生物过渡的趋势, 由硝态氮负向驱动; AKYG587. ub3 、 Pla4_lineage_o_o_o. o6 、 *Singulisphaera* o7 、 *Singulisphaera* ub8 、 *Planctomycetaceae*_u. ub9 种群主要分布在旱生全营养粉质土壤中, 与粉粒、黏粒、盐度、总有机碳、全氮、全磷、硝态氮的关联度较高, 由黏粒、粉粒、盐度、有机碳、全氮、全磷、硝态氮正向驱动, 可能为附着型的异养反硝化菌。粉粒、氨氮、水分是驱动温带半干旱区河流生态系统 *Planctomycetes* 群落结构及功能空间分化的主要因子。

REFERENCES

- [1] Kuypers MMM, Slikers AO, Lavik G, et al. Anaerobic ammonium oxidation by anammox bacteria in the Black Sea[J]. *Nature*, 2003, 422(6932): 608-611
- [2] van Niftrik L, Geerts WJC, van Donselaar EG, et al. Cell division ring, a new cell division protein and vertical inheritance of a bacterial organelle in anammox planctomycetes[J]. *Molecular Microbiology*, 2009, 73(6): 1009-1019
- [3] Nie SA, Lei XM, Zhao LX, et al. Response of activity, abundance, and composition of anammox bacterial community to different fertilization in a paddy soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(8): 977-984
- [4] Tsushima I, Ogasawara Y, Kindaichi T, et al. Development of high-rate anaerobic ammonium-oxidizing (anammox) biofilm reactors[J]. *Water Research*, 2007, 41(8): 1623-1634
- [5] Huang PB, Jiao NZ, Feng J, et al. Research progress on *Planctomycetes*' diversity and ecological function in marine environments[J]. *Microbiology China*, 2014, 41(9): 1891-1902 (in Chinese)
黄佩蓓, 焦念志, 冯洁, 等. 海洋浮霉状菌多样性与生态学功能研究进展[J]. *微生物学通报*, 2014, 41(9): 1891-1902
- [6] Spring S, Bunk B, Spröer C, et al. Genome biology of a novel lineage of *Planctomycetes* widespread in anoxic aquatic environments[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(7): 2438-2455
- [7] Ivanova AO, Dedysh SN. Abundance, diversity, and depth distribution of *Planctomycetes* in acidic northern wetlands[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 5.
- [8] Kuenen JG. Anammox bacteria: from discovery to application[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(4): 320-326
- [9] Nishimura F, Hidaka T, Nakagawa A, et al. Removal of high concentration ammonia from wastewater by a combination of partial nitrification and anammox treatment[J]. *Environmental Technology*, 2012, 33(13/15): 1485-1489
- [10] Jenni S, Vlaeminck SE, Morgenroth E, et al. Successful application of nitrification/anammox to wastewater with elevated organic carbon to ammonia ratios[J]. *Water Research*, 2014, 49: 316-326
- [11] Strous M, van Gerven E, Zheng P, et al. Ammonium removal from concentrated waste streams with the anaerobic ammonium oxidation (Anammox) process in different reactor configurations[J]. *Water Research*, 1997, 31(8): 1955-1962
- [12] Su SH, Daverey A, Lin JG, et al. Application of simultaneous partial nitrification and anammox process for treatment of high strength nitrogen containing optoelectronic wastewater[J]. *Proceedings of the Water Environment Federation*, 2013, 2013(16): 1888-1906
- [13] van Tessel MCF, Mesman RJ, Kuru E, et al. Anammox *Planctomycetes* have a peptidoglycan cell wall[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 6878
- [14] de Cocker P, Bessiere Y, Hernandez-Raquet G, et al. Enrichment and adaptation yield high anammox conversion rates under low temperatures[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 250: 505-512
- [15] He SL, Yang W, Qin M, et al. Performance and microbial community of anammox in presence of micro-molecule carbon source[J]. *Chemosphere*, 2018, 205: 545-552
- [16] Kartal B, Kuypers MMM, Lavik G, et al. Anammox bacteria disguised as denitrifiers: nitrate reduction to dinitrogen gas via nitrite and ammonium[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(3): 635-642
- [17] Wu ZY, Meng H, Huang XW, et al. Salinity-driven heterogeneity toward anammox distribution and growth kinetics[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2019, 103(4): 1953-1960
- [18] Ge CH, Sun N, Kang Q, et al. Bacterial community evolutions driven by organic matter and powder activated carbon in simultaneous anammox and denitrification (SAD) process[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 251: 13-21
- [19] Gasa NP, Nnadozie CF, Kosgey K, et al. Effect of ammonium to nitrite ratio on reactor performance and microbial population structure in anammox reactors[J]. *Environmental Technology*, 2019. DOI: 10.1080/09593330.2019.1610076
- [20] Khramenkov SV, Kozlov MN, Kevbrina MV, et al. A novel bacterium carrying out anaerobic ammonium oxidation in a reactor for biological treatment of the filtrate of wastewater fermented sludge[J]. *Microbiology*, 2013, 82(5): 628-636
- [21] Yu JL, Xia JJ, Li CH, et al. Niche differentiation of *Nitrospira* and associated environmental driving forces in

- Xilin river basin[J]. Microbiology China, 2020, 47(5): 1418-1429 (in Chinese)
- 于景丽, 夏晶晶, 李传虹, 等. 锡林河流域 *Nitrospira* 的生态位分化及环境驱动力[J]. 微生物学通报, 2020, 47(5): 1418-1429
- [22] Zhou XG, Wang ZL, Jia HT, et al. Continuously monocropped Jerusalem artichoke changed soil bacterial community composition and ammonia-oxidizing and denitrifying bacteria abundances[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 705
- [23] Yang Y, Zuo JE, Quan ZX, et al. Study on performance of granular anammox process and characterization of the microbial community in sludge[J]. Water Science & Technology, 2006, 54(8): 197-207
- [24] Fuerst JA, Sagulenko E. Beyond the bacterium: *Planctomycetes* challenge our concepts of microbial structure and function[J]. Nature Reviews Microbiology, 2011, 9(6): 403-413
- [25] Zeng J. Studies on anammox bacteria diversity, abundance and influence of environmental factors in Xilin River wetland[D]. Hohhot: Master's Thesis of Inner Mongolia University, 2016 (in Chinese)
- 曾静. 锡林河湿地厌氧氨氧化菌群多样性、丰度及空间特征研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学硕士学位论文, 2016
- [26] Flores C, Catita JAM, Lage OM. Assessment of planctomycetes cell viability after pollutants exposure[J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2014, 106(2): 399-411
- [27] Youssef NH, Elshahed MS. The phylum *Planctomycetes*[A]/Rosenberg E, de Long EF, Lory S, et al. The Prokaryotes[M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 2014: 759-810
- [28] Gu C, Zhou HF, Zhang QC, et al. Effects of various fertilization regimes on abundance and activity of anaerobic ammonium oxidation bacteria in rice-wheat cropping systems in China[J]. Science of the Total Environment, 2017, 599-600: 1064-1072
- [29] Fukunaga Y, Kurahashi M, Sakiyama Y, et al. *Phycisphaera mikurensis* gen. nov., sp. nov., isolated from a marine alga, and proposal of *Phycisphaeraeaceae* fam. nov., *Phycisphaerales* ord. nov. and *Phycisphaerae* classis nov. in the phylum *Planctomycetes*[J]. The Journal of General and Applied Microbiology, 2009, 55(4): 267-275
- [30] Kulichevskaya IS, Detkova EN, Bodelier PLE, et al. *Singulisphaera rosea* sp. nov., a planctomycete from acidic *Sphagnum* peat, and emended description of the genus *Singulisphaera*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2012, 62(1): 118-123
- [31] Liu Y, Huang YM, Zeng QC. Soil bacterial communities under different vegetation types in the Loess Plateau[J]. Environmental Science, 2016, 37(10): 3931-3938 (in Chinese)
- 刘洋, 黄懿梅, 曾全超. 黄土高原不同植被类型下土壤细菌群落特征研究[J]. 环境科学, 2016, 37(10): 3931-3938
- [32] Morrissey EM, McHugh TA, Schwartz E, et al. Microbial decomposition of extracellular DNA in clay soils[A]//AGU Fall Meeting Abstracts[M]. Washington: AGU, 2014
- [33] Naumoff DG, Ivanova AA, Dedysh SN. Phylogeny of β -xylanases from *Planctomycetes*[J]. Molecular Biology, 2014, 48(3): 439-447
- [34] Bondoso J, Albuquerque L, Nobre MF, et al. *Roseimaritima ulvae* gen. nov., sp. nov. and *Rubripirellula obstinata* gen. nov., sp. nov. two novel *Planctomycetes* isolated from the epiphytic community of macroalgae[J]. Systematic and Applied Microbiology, 2015, 38(1): 8-15
- [35] Delmont TO, Quince C, Shaiber A, et al. Nitrogen-fixing populations of *Planctomycetes* and *Proteobacteria* are abundant in surface ocean metagenomes[J]. Nature Microbiology, 2018, 3(7): 804-813
- [36] Hong X, Hong YW, Chen ZW, et al. Phylogenetic diversity of *nirS*-type denitrifying bacteria in Jiulong River estuary[J]. Microbiology China, 2015, 42(9): 1639-1650 (in Chinese)
- 洪璇, 洪有为, 陈仲巍, 等. 九龙江河口区 *nirS* 型反硝化细菌多样性及系统发育学分析[J]. 微生物学通报, 2015, 42(9): 1639-1650
- [37] Kits KD, Sedlacek CJ, Lebedeva EV, et al. Kinetic analysis of a complete nitrifier reveals an oligotrophic lifestyle[J]. Nature, 2017, 549(7671): 269-272