



农业资源与环境学报

CSCD 核心期刊
中文核心期刊
中国科技核心期刊

JOURNAL OF AGRICULTURAL RESOURCES AND ENVIRONMENT

欢迎投稿 <http://www.aed.org.cn>

沉积物解磷菌的研究进展:分布、解磷能力及功能基因

马凯, 王效昌, 谢嘉慧, 高丽

引用本文:

马凯, 王效昌, 谢嘉慧, 高丽. 沉积物解磷菌的研究进展:分布、解磷能力及功能基因[J]. 农业资源与环境学报, 2023, 40(2): 280–290.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.13254/j.jare.2022.0045>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

无机解磷菌对天鹅湖湖沉积物内源磷释放的影响

王效昌, 马凯, 谢嘉慧, 高丽

农业资源与环境学报. 2023, 40(1): 76–85 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2021.0756>

滇池水体沉积物磷素特征及其对藻类的影响

程文娟, 包立, 罗雄鑫, 张乃明

农业资源与环境学报. 2019, 36(6): 822–828 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2018.0310>

热解温度对生物炭表面性质及释放氮磷的影响

刘青松, 赵丽芳

农业资源与环境学报. 2016, 33(2): 164–169 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2015.0256>

水稻根际促生菌的筛选鉴定及促生能力分析

刘泽平, 王志刚, 徐伟慧, 陈文晶, 吕智航, 王春龙, 史一然

农业资源与环境学报. 2018, 35(2): 119–125 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2017.0251>

水葫芦根系脱落物的氮磷含量分析

张迎颖, 闻学政, 刘海琴, 李晓铭, 严少华, 秦红杰, 张志勇

农业资源与环境学报. 2015, 32(5): 485–489 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2015.0057>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

马凯, 王效昌, 谢嘉慧, 等. 沉积物解磷菌的研究进展: 分布、解磷能力及功能基因[J]. 农业资源与环境学报, 2023, 40(2): 280–290.

MA K, WANG X C, XIE J H, et al. Research progress of phosphate-solubilizing bacteria in sediments: Distribution, phosphate-solubilizing ability, and functional genes[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2023, 40(2): 280–290.

沉积物解磷菌的研究进展: 分布、解磷能力及功能基因

马凯, 王效昌, 谢嘉慧, 高丽*

(烟台大学海洋学院, 山东 烟台 264005)

摘要: 磷是大多数水体富营养化和有害藻华暴发的重要诱因。当外源污染得到有效控制后, 沉积物内源释放可在较长时间内成为水体磷的主要来源。作为水圈磷地球化学循环的主要驱动者, 解磷菌在沉积物磷的释放过程中发挥着重要作用。然而相较于农业土壤而言, 沉积物解磷菌的研究起步较晚, 其分子机制的研究仍处于起始阶段。鉴于此, 本文概括了解磷菌的主要种属、不同生境沉积物中分布的特征以及藻华生消对解磷微生物群落组成的影响, 梳理解磷菌的矿化、溶解等主要解磷机制和关键功能基因, 并对水体生态系统解磷菌的未来研究方向进行了展望, 旨在为藻华期间水体磷循环以及富营养化机制的研究提供新的思路。

关键词: 沉积物; 解磷菌; 解磷机制; 功能基因; 有害藻华

中图分类号: X172

文献标志码: A

文章编号: 2095-6819(2023)02-0280-11

doi: 10.13254/j.jare.2022.0045

Research progress of phosphate-solubilizing bacteria in sediments: Distribution, phosphate-solubilizing ability, and functional genes

MA Kai, WANG Xiaochang, XIE Jiahui, GAO Li*

(School of Ocean, Yantai University, Yantai 264005, China)

Abstract: Phosphorus (P) is an important inducer of water eutrophication and harmful algal blooms. Sediment internal loading may be an important source of P in water when exogenous input is controlled effectively. As the primary drivers of P geochemical cycling, phosphate-solubilizing bacteria (PSB) play a critical role in sediment P release. However, research on PSB in sediments began later than studies on agricultural soils, especially research on the molecular mechanism of PSB. Therefore, this review summarizes the main species and distribution characteristics of PSB in sediments from different habitats, and the effects of algal blooms on PSB community composition during the outbreak and extinction phases. In addition, it outlines the main phosphate-solubilizing mechanisms (such as mineralization and solubilization) and functional genes of PSB, and provides a future direction of research on PSB in aquatic ecosystems. This review provides new ideas for research on P cycling and eutrophication mechanisms in water affected by algal blooms.

Keywords: sediments; phosphate-solubilizing bacteria; phosphate-solubilizing mechanism; functional genes; harmful algal blooms

磷是大多数水体初级生产力的限制性营养元素。当外源污染减缓或得到有效控制后, 沉积物内源负荷可在较长时间内影响磷的水平, 减缓水体治理效

果^[1-2]。沉积物磷的释放受物理、化学、生物等多种过程共同影响, 其中微生物是一个重要影响因素。研究表明, 微生物活动可明显促进沉积物磷向上覆水体释

收稿日期: 2022-01-25 录用日期: 2022-04-18

作者简介: 马凯(1998—), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为滨海湿地生态与环境。E-mail: 2557191583@qq.com

*通信作者: 高丽 E-mail: ligao117@126.com

基金项目: 山东省自然科学基金项目(ZR2021MD109, ZR2018MD018); 国家自然科学基金项目(41273130)

Project supported: The Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2021MD109, ZR2018MD018); The National Natural Science Foundation of China(41273130)

放,其中解磷菌(PSB)在释放过程中起着关键作用^[3-5]。沉积物磷的释放潜力在很大程度上取决于磷的赋存形态,解磷菌可通过自身代谢、改变环境条件等方式将沉积物中难溶性磷化合物,如有机磷(OP)、钙结合态磷(Ca-P)等,转化为可溶性磷并释放到上覆水中^[6-7],从而为藻华暴发和富营养化发生提供了必要条件。

近年来,水华、赤潮、绿潮等在全球范围内频繁暴发,有害藻华(HABs)已成为我国水体生态系统面临的突出生态灾害^[8]。微生物在水圈生源要素的循环过程中发挥着关键的驱动作用,随着2017年国家自然科学基金委对“水圈微生物驱动地球元素循环的机制”重大研究计划的启动,水体生态系统微生物的研究越来越受到重视^[9]。在海洋、湖库等生态系统,沉积物中蕴含着丰富的微生物资源,解磷菌在沉积物磷释放过程中的作用机制及其功能基因研究也逐渐受到关注^[7,10-11]。近期宏基因组学、功能基因芯片等分子生物学技术的发展,为深入解析藻华水体磷循环的微生物作用机制提供了新的思路。

然而相较于农田土壤而言,水圈生境中解磷菌的研究起步较晚。国外有关沉积物解磷菌的报道较少,国内相关文献最早发表于2005年。Wu等^[12]最初对西湖沉积物解磷菌的数量、种类等进行了初步研究,之后有关太湖、三峡水库、长江口等水域的研究被相继报道。从研究手段来看,前期主要通过微生物培养方法对解磷菌的分布、解磷特性等进行分析。近年来部分学者以关键解磷基因为标记,对解磷微生物的多样性及其与环境因子的关系等展开了研究,然而目前对解磷基因的认识还不全面,解磷的分子生物学机制研究仍处于初级阶段。鉴于此,本文概括了近年来不同生境沉积物中解磷菌的研究现状,梳理解磷菌的主要解磷作用机制和关键酶编码基因,并对藻华水体解磷菌的研究方向和技术手段进行了展望,以期为后续沉积物磷释放的微生物驱动机制研究以及内源污染治理提供参考。

1 解磷菌的种类及分布特征

1.1 解磷菌的种属

解磷菌包括解磷细菌、真菌和放线菌等,其中解磷细菌的种类和数量较多,研究也较深入。很多学者根据其分解底物的不同,将解磷菌分为无机解磷菌(IPB)和有机解磷菌(OPB)两大类,但水体中也存在一些既能溶解无机磷也能溶解有机磷的菌株^[13],所以

在分类上并不存在严格界限。从门水平上来看,已报道的解磷菌主要包括变形菌门(Proteobacteria)、厚壁菌门(Firmicutes)、子囊菌门(Ascomycota)、广古菌门(Euryarchaeota)、放线菌门(Actinobacteria)等8个门,且不同门类解磷菌的数量和种属多样性差异明显^[14]。解磷细菌中最主要的门是变形菌门,该门具有解磷功能的属和种数量最多,包括气单胞菌(*Aeromonas*)、不动杆菌(*Acinetobacter*)、无色杆菌(*Achromobacter*)、产碱杆菌(*Alcaligenes*)、固氮螺菌(*Azospirillum*)、固氮菌(*Azotobacter*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、根瘤菌(*Rhizobium*)等30个属,共49种^[14-15];其次是厚壁菌门,包括芽孢杆菌(*Bacillus*)、类芽孢杆菌(*Paenibacillus*)、葡萄球菌(*Staphylococcus*)、动性球菌(*Planococcus*)等7个属,共43种;放线菌门最重要的属是链霉菌(*Streptomyces*)(12种),此外还有节杆菌(*Arthrobacter*)、短杆菌(*Brevibacterium*)、细杆菌(*Microbacterium*)等10个属;解磷细菌占比最少的门为拟杆菌门^[15]。

在解磷真菌中,最主要的门是子囊菌门,包括曲霉(*Aspergillus*)、弯孢霉(*Curvularia*)、正青霉(*Eupenicillium*)、拟青霉(*Paecilomyces*)、青霉(*Penicillium*)等7个属,共16种^[15-16];其次为担子菌门,包括隐球菌(*Cryptococcus*)、红冬孢酵母(*Rhodospodidium*)、红酵母(*Rhodotorula*)等属。大部分解磷真菌属于曲霉属,其次为青霉菌属、镰刀菌属(*Fusarium*)、木霉属等。

解磷放线菌包括链霉菌、节杆菌、短杆菌、微杆菌(*Microbacterium*)、红球菌(*Rhodococcus*)等属^[14]。从属水平上来看,解磷菌最主要的属为芽孢杆菌、假单胞菌、曲霉、青霉、沙雷氏菌(*Serratia*)等^[13]。

1.2 水环境中解磷菌的分布特征

以“沉积物(Sediment)”和“解磷菌(Phosphate-solubilizing bacteria)”为主题词进行高级检索,在CNKI和Web of Science数据库仅检索到60余篇文献,大多为中国学者发表。国内沉积物解磷菌的研究早期主要集中在西湖和太湖,近期有关巢湖及河口等水域的文献数量增多。研究内容包括解磷菌的筛选鉴定、生态分布及解磷作用机制等方面,此外还涉及解磷菌对重金属等污染物的钝化作用。近年来,有关解磷基因丰度和解磷功能微生物多样性的报道逐渐增多。

1.2.1 不同生境解磷菌的差异

沉积物解磷菌的研究早期主要是通过平板培养法进行筛选分离,获得可培养解磷菌的数量及分布特征,并结合基因序列对优势菌株进行种属鉴定。目前

国内学者主要对西湖^[12,17]、太湖^[4,18]、河口^[19-20]等水域解磷菌进行了分离鉴定。由表1可见,沉积物中解磷菌主要分布在变形菌、厚壁菌、放线菌、拟杆菌等门,30多个属。不同生境水体的优势种属存在很大差异,同一水域IPB和OPB间也明显不同^[21-23]。在淡水湖泊和水库,解磷菌主要为芽孢杆菌属、假单胞菌属、不动杆菌属、肠杆菌属(*Enterobacter*)和类芽孢杆菌属^[5,17-27],而河口和瀉湖等近海水域优势属为芽孢杆菌属、弧菌属(*Vibrio*)、嗜冷杆菌属(*Psychrobacter*)和链霉菌属^[19-20,28-32]。也有研究表明,不同季节沉积物解磷菌的优势种属有所不同^[19,23]。由上可见,解磷菌在沉积物中广泛存在,但目前鉴定出的种属数量远低于土壤,且研究区域比较有限,不同生境沉积物中解磷菌的分离鉴定工作仍需加强。

1.2.2 环境因子的影响

沉积物中解磷菌的数量和分布受到营养盐、有机质、磷形态、温度、溶解氧(DO)等多种因素影响。有机质含量是影响解磷菌分布的重要因子。例如在太湖,沉积物可培养OPB的种类与有机质含量较高的西湖明显不同,OPB数量在有机质富集的春秋季节出现峰值^[4,12]。不同季节沉积物中解磷菌的数量和群落组成也存在明显差异。在巢湖,沉积物中解磷菌的时空分布具有明显异质性,OPB和IPB数量均表现为夏秋季节高于秋冬^[23]。同样地,长江口表层沉积物中兼性厌氧OPB的数量在夏季最大,而多样性表现为春季较高、夏季较低,这主要是由于温度和DO变化影响了解磷菌的种类构成^[19]。此外,沉积物深度和磷赋存形态对解磷菌数量也有明显影响。一般表层沉积物中解磷菌种类和数量较多,且随深度增加呈减少的趋势^[17-18,21]。在有些富营养化水体,沉积物中OPB数量较多,且解磷能力较强^[17,23];而在一些以钙结合态磷为主的海洋和水库沉积物中,IPB在磷的释放过程中贡献较大^[5,22]。

近年来,有些学者以代表性解磷基因为分子标记,通过基因丰度和多样性来反映自然条件下解磷功能微生物的群落组成及其与环境因子间的关系。目前研究较多的解磷基因包括 *gcd*^[27,33]、*pqqC*^[34]、*phoD*^[7,35] 和 *phoX*^[11,36-37]等。如Li等^[7]以 *phoD* 为标记基因分析了巢湖沉积物中OPB的群落特征,发现芽孢杆菌和假单胞菌是重度水华区解磷菌的优势属,而黄单胞菌(*Xanthomonas*)、伯克氏菌(*Burkholderia*)和中慢生根瘤菌(*Mesorhizobium*)是轻度水华区的优势属。需要注意的是,解磷基因引物的选择至关重要,可能会存在引物保守性差或少数基因无法全面衡量解磷微生

物群落的问题。近几年,也有学者通过宏基因组测序、功能基因芯片等技术来研究不同生境中磷循环相关基因的丰度和多样性^[38-40]。

1.2.3 藻华生消对解磷菌分布的影响

随着有害藻华的频繁暴发,藻华水体微生物群落结构的变化逐渐引起学者们的关注。研究表明,藻华生消过程可明显改变水体磷水平和理化环境,从而对微生物多样性及群落组成产生影响。暴发阶段由于藻类吸收,水体磷含量迅速降低,而在降解过程中藻体内磷多以颗粒态磷、溶解性有机磷等形式释放出来^[41-42]。在蓝藻水华、绿潮等衰亡过程中,高密度的藻类降解可引起底层水DO、氧化还原电位等明显降低,使得沉积物-水界面处于厌氧状态^[43-44]。此外,藻类降解产生的有机质可为微生物生长提供新鲜碳源,微生物活性得到不同程度激发。上述因素综合导致了在藻华不同时期表层沉积物细菌多样性和群落结构存在较大差异。例如,在滇池微囊藻水华的不同时期,沉积物中微生物在 α 多样性、群落组成和预测代谢功能等方面存在明显差异^[44]。Broman等^[45]对波罗的海研究也发现,硅藻与蓝藻水华降解对沉积物微生物群落组成的影响有所不同。

微生物群落结构的改变会影响沉积物中解磷菌的丰度及多样性。胡梅娟^[43]通过模拟研究发现,蓝藻降解使沉积物中出现了更多具有解磷作用的产碱杆菌属、固氮螺菌属和黄杆菌属(*Flavobacterium*)细菌。在三峡水库,藻型湖区沉积物中OPB的优势种与草型湖区明显不同,前者主要包括巨大芽孢杆菌(*Baillus megaterium*)、短小芽孢杆菌(*Baillus pumilus*)和嗜气芽孢杆菌(*Baillus aerophilus*)^[24]。此外,附着在水华藻体上的解磷菌群落组成与藻的种类关系密切,当优势藻种发生演替时其附着的解磷菌种类和数量也会发生明显变化^[46]。在藻华暴发水体,解磷菌群落组成的改变对沉积物磷的释放潜力可产生一定影响。在巢湖,重度水华区沉积物中OPB的种类与轻度水华区明显不同,且前者沉积物磷的释放潜力显著高于后者^[47]。Zhou等^[40]的研究也表明,在海洋夜光藻暴发期间藻际微生物群落存在时间异质性,与磷循环相关的基因表现为藻华开始时丰度增加,而在衰亡期逐渐减少。由上可见,藻华生消对沉积物细菌群落结构及释磷潜力具有较大影响;藻类降解过程中有机磷的释放以及解磷菌丰度的增加可为藻类增殖提供充足营养条件,从而可能导致水华的再次暴发。因此,探究微生物对藻华水体中磷生物地球化学循环的驱动机

表1 不同生境沉积物中解磷菌种类

Table 1 Phosphate-solubilizing bacteria in sediments from different habitats

水域 Water	研究区域 Study area	解磷菌优势种属 Dominant specie of phosphate-solubilizing bacteria	文献 Reference
西湖	湖心、长桥和西里,3个样点	IPB:巨大芽孢杆菌、大地杆菌、深蓝紫色杆菌;OPB:固氮螺菌、产气肠杆菌、表皮葡萄球菌、 <i>Blastobacter aggregatus</i> 、溶血不动杆菌、念珠菌	[12]
西湖、西溪湿地	全湖7个样点,湿地3个样点,深度:0、20、40 cm	IPB:肠杆菌属、 <i>Pantoea agglomerans</i> ;OPB:柠檬酸杆菌、贪铜菌属、假单胞菌、不动杆菌、伯克氏菌属	[17]
太湖	全湖6个样点,5、7、10、12月采样	OPB:蜡状芽孢杆菌、嗜麦芽寡养单胞菌、寡养单胞菌属、黄单胞菌属、假单胞菌属	[4]
太湖	北太湖,深度:0~1、14~15、28~30 cm	IPB:假单胞菌属、不动杆菌属	[18]
官厅水库	永定河入水库口,深度:5、35、69 cm	IPB:芽孢杆菌属、假单胞菌属、类芽孢杆菌属、无芽孢杆菌属;OPB:芽孢杆菌属、微杆菌属	[21]
三峡水库	木洞、忠县、巫山和秭归等不同库区,27个断面	IPB:小单胞菌属、链霉菌属、 <i>Starkeya</i> sp.、氨基杆菌属、节杆菌属;OPB:小单胞菌属、节杆菌属、氨基杆菌属、苏云金芽孢杆菌、醋酸杆菌	[22]
巢湖	全湖17个样点,冬季和春季采样	IPB:冬季为芽孢杆菌属、虚构芽孢杆菌属,春季为芽孢杆菌属、新鞘氨醇杆菌属、鞘氨醇单胞菌属、链霉菌属;OPB:冬季为假单胞菌属,春季为假单胞菌属和芽孢杆菌属	[23]
青菱湖	藻型湖区和草型湖区,9个样点	OPB优势种:草型湖区为同温层芽孢杆菌、短小芽孢杆菌、苏云金芽孢杆菌,藻型湖区为嗜气芽孢杆菌、蜡样芽孢杆菌、巨大芽孢杆菌、短小芽孢杆菌;IPB优势种:草型湖区为巨大芽孢杆菌、海洋芽孢杆菌、高地芽孢杆菌,藻型湖区为海水芽孢杆菌、高地芽孢杆菌	[24]
长江中下游湖泊	阳澄湖、鄱阳湖等7个湖泊	OPB:芽孢杆菌属、假单胞菌属、类芽孢杆菌属	[25]
瓦埠湖	全湖15个样点	OPB:新鞘氨醇杆菌属、短小芽孢杆菌、韩国假单胞菌;IPB:农杆菌属、红杆菌属	[26]
三岔湖	全湖9个样点,4个季节采样	OPB:39个菌株属于3个门、5个属、22个种,芽孢杆菌属数量最多,其次是假单胞菌属和气单胞菌属;IPB:43个菌株,属于3个门、9个属、22个种,芽孢杆菌属最多,类芽孢杆菌属次之	[27]
长江口	邻近海域	OPB:572个菌株属于19个属、80个种,2月优势属为嗜冷杆菌属,5月优势属为芽孢杆菌属,7月优势属为弧菌属	[19]
九龙江口	2个样点	OPB:芽孢杆菌属、弧菌属	[20]
荣成天鹅湖	西北部、湖中心	OPB:芽孢杆菌属数量最多,地芽孢杆菌属次之	[28]
养殖池塘	广东沿海	OPB:芽孢杆菌属、假单胞菌属、不动杆菌属	[29]

制就显得尤为重要。

2 解磷菌的解磷特性和机理

2.1 不同菌株解磷能力的差异

国内外学者已对沉积物解磷菌的解磷能力进行了大量研究^[15,12,25-28,48-49],结果表明从不同生境筛选出的解磷菌其解磷能力存在较大差异。例如在印度牛軋湖,沉积物中17株IPB对磷酸钙的解磷量范围为6.3~68.8 mg·L⁻¹^[5]。李勇^[27]对三岔湖IPB的研究表明,芽孢杆菌属菌株SWSH725的解磷能力最强,解磷量高达103.57 mg·L⁻¹。魏烈群^[28]对天鹅湖瀉湖OPB的解磷能力进行了研究,发现高地芽孢杆菌(*Bacillus altitudinis*)的解磷能力较强。除与菌株自身属性相关外,解磷能力的强弱受温度、环境氮磷含量等外界环境影响明显。在一定温度范围内,随着温度上升菌株的解磷量呈现增长的趋势,而超过其适宜温度时解磷能力随温度明显下降^[50-52]。对OPB而言,溶解有机磷

主要是通过分泌磷酸酶来进行,但磷酸酶活性极易受到环境条件的影响。温度升高可使微生物活性和解磷菌分泌的磷酸酶活性增强^[53-54]。此外,在可溶性磷含量充足的环境中OPB分泌碱性磷酸酶的过程会受到抑制,而含量较低情况下会释放大量碱性磷酸酶,从而促进有机磷的分解^[55-56]。

有些学者将芽孢杆菌、类芽孢杆菌、根瘤菌等属的解磷菌接种至沉积物进行模拟试验^[57-60],研究表明解磷菌可明显促进沉积物中磷的释放。例如王效昌等^[57]对IPB的研究发现,巨大芽孢杆菌对天鹅湖瀉湖沉积物具有较强的解磷能力。但接种菌量大的沉积物释磷量不一定高,具体解磷效果因菌株而异。Li等^[59]将根瘤菌属菌株XMT-5接种至太湖沉积物,发现少量解磷菌有利于沉积物磷的释放,而当菌株数量达到6.0×10⁶ CFU·g⁻¹时上覆水磷浓度降低,可能的原因是沉积物释放的一部分磷被接种的解磷菌或藻类所吸收转化。还有研究已证实,解磷菌作用下沉积物

中不同形态磷之间可发生一定程度转化。Li等^[61]将从三岔湖分离的4株不同属IPB接种至沉积物中进行研究,发现不同菌株对难溶性磷的解磷效果有所不同,但均显著促进了钙结合态磷的溶解释放,而铁铝结合态磷和可还原态磷则受影响较小。Maitra等^[5]对印度漫滩湿地解磷菌的研究也得到了类似结论。以上研究表明,解磷菌是影响沉积物内源磷释放的重要因子,其解磷效果与解磷菌种类、数量以及磷形态等有关,但目前解磷菌在沉积物磷形态转化过程中的作用机理还不清晰。

2.2 解磷菌的主要解磷机制

解磷菌种类繁多,其解磷过程也相当复杂,目前被广泛接受的主要有解无机磷的酸解机制和解有机磷的酶解机制^[16,62](图1)。酸解是指解磷菌通过直接氧化或氧化呼吸途径分泌柠檬酸、葡萄糖酸、草酸、乙酸、琥珀酸等小分子有机酸,从而对无机磷进行溶解的过程。有机酸的作用机制主要包括4个方面^[15-16],详见图1。有研究表明,IPB的解磷量与培养液pH呈显著负相关^[27]。不同种类解磷菌分泌有机酸的种类和数量存在较大差异,因而其溶磷能力也明显不同^[16,18,63-64]。一般来说,葡萄糖酸和2-酮葡萄糖酸是解磷菌分泌的主要有机酸种类。同一菌株在不同环境条件下分泌有机酸的种类和数量也有所不同。例如Chen等^[65]对从淇河沉积物中分离的假单胞菌进行研究,发现当环境可溶性磷含量较低时主要分泌葡萄糖酸,而磷充足时甲酸、丁酸和丙二酸是主要的有机酸,且前者介质中可溶有机酸总量明显高于后者。由

此可见,不同菌株的产酸解磷机制各有差异,且与环境条件密切相关。

酶解是指解磷菌通过分泌各种酶类来溶解难溶性磷酸盐,包括水解植酸的植酸酶、使磷脂去磷酸化或使磷脂键水解的磷酸酶以及使C-P键裂解的裂解酶(图1)^[16,66]。磷酸酶是解磷菌参与有机磷矿化的重要酶类,包括酸性磷酸酶和碱性磷酸酶,后者在水体磷的地球化学循环过程中具有重要作用^[6,66-67]。在浅水湖泊,沉积物中OPB数量与碱性磷酸酶活性(APA)呈正相关^[4,23,68],较高的APA和解磷菌丰度可加速界面磷的再生。碱性磷酸酶是一种诱导酶,其活性受环境中无机磷酸盐的抑制调控,而酸性磷酸酶表现出不被高水平磷酸盐抑制的特有酶活性调控模式^[47,69]。环境条件变化对磷酸酶活性影响明显。苏争光等^[70]对抚仙湖的研究发现,表层2 cm沉积物中APA最高,而10 cm之下较低。Chai等^[71]通过模拟试验发现,当静水压从0.1 MPa增加到1.0 MPa时,APA由210 mg·kg⁻¹·h⁻¹增至357 mg·kg⁻¹·h⁻¹,且OPB的最大解磷量与APA呈正相关。除酸解和酶解机制外,解磷菌还可通过NH₄⁺同化释放质子、分泌无机酸等方式来降低环境pH,从而促进难溶性磷酸盐的溶解。目前,水环境中解磷作用机制的研究还不够深入,需加强对不同解磷菌菌株的潜在解磷机制探讨。

3 解磷菌的分子生物学研究

近年来随着分子生物学技术的发展,从基因角度探讨解磷机制的研究也随之增多。目前关于解磷作

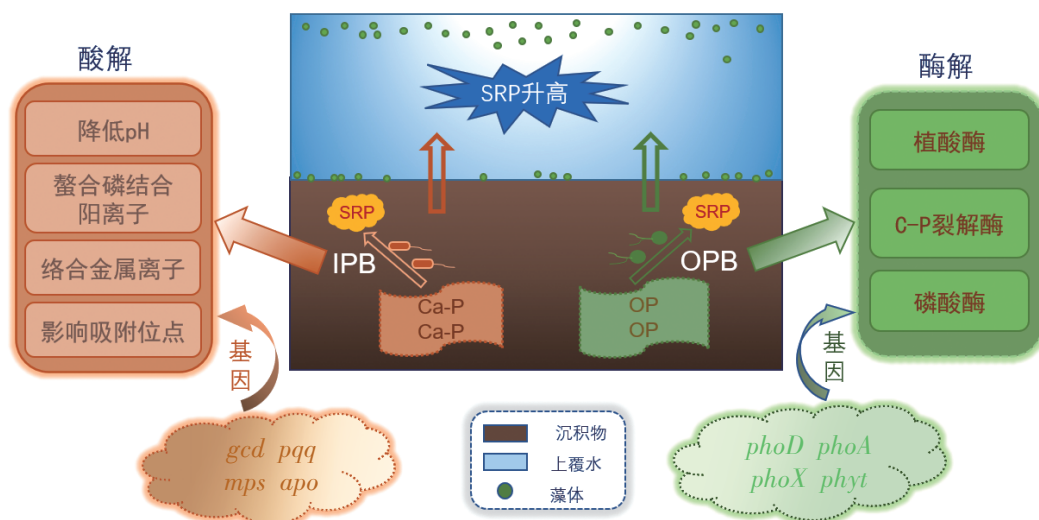


图1 水环境中解磷菌的解磷机制示意图

Figure 1 Schematic diagram of phosphate-solubilizing mechanisms of phosphate-solubilizing bacteria in water environment

用分子生物学机制的研究,主要集中在IPB产酸与OPB分泌酶的相关基因,但由于解磷菌在解磷过程中分泌的酸和酶种类较多,其编码基因也具有多样性,而人类认识到的功能基因还非常有限。

3.1 有机解磷菌的功能基因

目前,国内外有关OPB解磷基因的研究主要集中在碱性磷酸酶的编码基因。碱性磷酸酶是水环境中重要的有机磷水解酶,编码基因分为*phoA*、*phoD*、*phoX*三种类型,它们在亚细胞定位、底物特异性、金属辅因子等方面存在不同^[62,69]。*phoA*可水解磷酸单酯,而*phoD*和*phoX*可分解磷酸单酯和磷酸二酯。碱性磷酸酶编码基因在海洋环境的研究早于淡水生态系统,也相对较为深入。Sebastian等^[72]研究发现,海洋寡营养水体中*phoX*的多样性和丰度明显高于*phoA*,前者在寡营养环境所起作用较大。Luo等^[73]对全球海洋宏基因组数据库(GOS)的调查研究表明,海水透光带和深水层中*phoD*基因含量丰富,且多样性较高。Xu等^[74]对潮间带碱性磷酸酶分泌能力较强的菌株(*Erythrobacter seohaensis* SW-135T)进行全基因组测序,发现该菌株含有*phoD*和*phoX*两种基因。目前普遍认为,*phoD*和*phoX*在海洋生态系统中具有重要地位。还有学者对海洋希瓦氏菌(*Shewanella*)^[75]、贝特斯菌(*Cobetia*)^[76]等菌属的碱性磷酸酶基因进行了克隆和表达。很多研究表明,碱性磷酸酶基因的表达受*pho*调节控制,磷胁迫会上调基因表达。除碱性磷酸酶基因外,目前报道的编码酸性磷酸酶基因主要有*phoC*、*acpA*,植酸酶基因有*phyA*、*phyC*等。

近年来,越来越多学者投入到淡水生态系统磷酸酶基因的研究,包括基因丰度、解磷功能微生物的多样性及群落结构等方面^[7,37,77-78]。在太湖,Dai等^[37]以*phoX*为标记基因进行研究,发现水体中存在丰富的细菌碱性磷酸酶基因,还有研究表明水体悬浮颗粒物中*phoD*丰度较高,为*phoX*的6~42倍^[77]。在巢湖,大多数样点沉积物中*phoD*丰度远高于*phoX*,从而推测*phoD*在有机磷溶解过程中发挥关键作用^[11]。此外,国内学者对沉积物中解磷微生物的群落组成研究发现,三岔湖中*phoD*基因主要来源于变形菌门、放线菌门和疣微菌门(Planctomycetes),优势属为假单胞菌、链霉菌和褐杆菌(*Phaeobacter*)^[27];而巢湖沉积物中*phoD*和*phoX*基因主要来源于变形菌门和厚壁菌门^[11]。与碱性磷酸酶相比,水环境中酸性磷酸酶编码基因的研究较少。最近Campos等^[78]对智利2条河流的研究发现,沉积物磷酸酶活性高的区域其编码基因丰度也较

高,表现为*phoC*最高,*phoD*次之,而*phoX*较低。上述研究表明,在不同生境水体,沉积物中磷酸酶编码基因组成及解磷微生物的群落结构存在较大差异。

3.2 无机解磷菌的功能基因

IPB分子生物学的研究主要集中在与葡萄糖酸合成有关的基因。葡萄糖酸的合成需要由葡萄糖脱氢酶(GDH)介导,以吡咯喹啉醌(PQQ)作为辅因子来完成。GDH是磷酸盐溶解过程中的重要酶类,葡萄糖脱氢酶基因(*gcd*)是编码GDH的关键基因^[79-80]。PQQ的功能为与*gcd*共同作用参与葡萄糖酸的合成分泌。PQQ的合成需要一系列基因(*pqqA-F*)的参与,其中*pqqA*和*pqqF*基因编码的蛋白参与提供PQQ合成的前体物质;*pqqB*的作用是修饰已存在的转运体,参与PQQ的转运过程;*pqqC*编码的蛋白是催化PQQ合成反应中最后一步的酶;*pqqD*编码的蛋白是PQQ合成反应中必不可少的酶,但其具体功能尚未明确;*pqqE*是合成反应的辅助因子^[62,79]。也有研究报道,与葡萄糖酸产生有关的基因还有*mps*、*gabY*等。

目前有关沉积物中IPB解磷基因的报道不多,主要包括*gcd*和*pqqC*基因。Li等^[81]对三岔湖的研究表明,沉积物中*gcd*基因主要来源于变形菌门和酸杆菌门,且丰度表现为春季高于秋季。在金盆水库沉积物中,*gcd*基因的优势菌门与三岔湖相同^[33]。此外,Zhuo等^[34]通过qPCR技术研究了不同静水压条件下沉积物中解磷基因的表达情况,发现高压条件可通过调控*pqqC*基因的表达来促使铁铝结合态磷向钙结合态磷转化,加速沉积物磷的释放。

3.3 解磷基因与环境因子的关系

近年来,国内外针对水体生态系统解磷功能微生物的研究逐渐增多,表2列出了不同生境沉积物中解磷基因丰度、群落结构及其与环境因子间的关系。由表2可以看出,影响沉积物解磷基因表达的因素有很多,包括水体及沉积物中营养盐含量(总磷、总氮、有机碳)、DO、盐度、温度等,且季节变化对基因丰度也具有明显影响。例如在巢湖,沉积物中*phoD*和*phoX*丰度与营养盐水平呈显著正相关,且基因丰度受温度影响明显^[11]。在智利河流沉积物中,*phoC*和*phoD*丰度均表现为污染严重区域较高,且夏季显著高于冬季^[78]。虽然不同生境水体影响解磷基因表达的环境因子有所差异,但综合来看,环境中磷含量和温度是大多数沉积物中解磷基因表达的重要影响因素。

还有学者利用宏基因组测序^[10,38,83]、功能基因芯片^[40,84]等技术研究了水体中磷循环基因与环境因子

表2 不同生境沉积物中解磷功能基因与环境因子的关系

Table 2 The relationship between phosphate-solubilizing genes and environmental factors

水域 Water	功能基因 Functional gene	与环境因子的关系 Relationship with environmental factors	研究手段 Study mean	参考文献 Reference
巢湖	<i>phoD</i> 、 <i>phoX</i>	基因丰度与沉积物TN、TP、有机碳和NH ₄ -N等呈正相关,其中与TP的相关系数最高	特异性引物扩增	[11]
巢湖	<i>phoD</i>	在重度藻华区, <i>phoD</i> 解磷微生物的30个优势属丰度与沉积物碳、氮、磷含量呈正相关	特异性引物扩增	[7]
三岔湖	<i>phoD</i> 、 <i>gcd</i>	DO、pH、上覆水及沉积物中磷素是OPB和IPB细菌群落的关键影响因素;解磷微生物群落结构和基因拷贝数与水体SRP含量显著正相关	特异性引物扩增,qPCR技术	[27]
三岔湖	<i>gcd</i>	<i>gcd</i> 的生物多样性与上覆水DO、DTP和沉积物TP、HCl-P显著相关;基因的OTU组成和分布与DO、DTP显著相关	特异性引物扩增	[81]
青菱湖	<i>phoD</i>	不同湖区影响OPB群落组成的因子明显不同。在藻型湖区,磷形态(水体和沉积物)是主要影响因素;在由植物向藻类过渡后期的湖区,影响因素包括与C、N、O、Fe有关的参数	特异性引物扩增	[24]
太湖	<i>phoX</i> 、 <i>phoD</i>	水体DO、TN和TP是影响颗粒物 <i>phoX</i> 和 <i>phoD</i> 基因丰度的主要环境因子	特异性引物扩增,qPCR技术	[77,82]
长江口	<i>phoD</i>	大部分含 <i>phoD</i> 的微生物群落结构与磷浓度、温度、DO有显著相关性	特异性引物扩增	[35]
美国鲨鱼湾	无	高盐条件下,随着水体可利用磷含量的降低,磷循环基因的丰度、多样性和表达均有所增加	宏基因组测序	[38]

间的关系。例如,Lebrun等^[10]利用宏基因组技术对美国24条不同磷含量的河流进行研究,发现水体磷循环基因的组成与环境中正磷酸盐含量高度相关,而基因绝对丰度与环境磷的相关性不显著。此外,藻华生消过程对水体中磷循环相关基因的表达也具有明显影响,在藻华不同时期磷基因组成有所差异。Dai等^[41]通过太湖围隔试验研究发现,微囊藻降解过程中水体*phoX*丰度显著增加,基因丰度与溶解性有机碳和有机磷含量呈正相关。最近Kim等^[39]研究了东海表层海水微生物群落与原甲藻藻华之间的关系,发现春季藻华期间藻生长吸收导致磷的缺乏,*phoA*、*phoD*和*phoX*基因在两个海域水体均可被检出,但藻华严重的平潭海域*phoA*丰度显著高于厦门湾。关键功能基因表达的增加可诱导产生能够降解有机磷和改变营养循环速率的胞外酶,然而目前不同环境条件下解磷菌对解磷基因的具体表达情况,以及基因表达与解磷能力间关系的报道较少。

4 结语与展望

综上所述,解磷菌在水体磷循环和富营养化过程中发挥重要作用。然而,解磷菌的解磷机制非常复杂,涉及多个过程和酶的参与,其功能基因多样化,且不同种类、不同环境条件下解磷菌的解磷能力及机理也有所不同。目前沉积物解磷菌的研究主要包括可培养解磷菌的分离鉴定、生态分布、解磷能力及影响因素等方面,解磷的分子生物学机制研究还处于初级阶段。国内外学者对解磷基因的认识还不全面,现有

研究多集中于葡萄糖酸合成和碱性磷酸酶的编码基因,研究内容仅限于特定生境下单个或少数基因(*phoD*、*phoX*、*gcd*)的丰度和微生物多样性,基因功能分析较为薄弱。

藻华暴发和衰亡可对沉积物中微生物的多样性和群落结构产生明显影响,因而在全球水体HABs频繁暴发的大背景下,探究藻华生消过程与解磷微生物群落组成、沉积物内源磷释放间的关系对于深入揭示水体富营养化机制尤为重要。现有研究主要集中在蓝藻、甲藻等藻华不同时期细菌群落结构变化和磷酸酶编码基因丰度等方面,建议未来从以下几个方面加强研究:①针对蓝藻水华、赤潮、绿潮、金潮等不同类型藻华,探究不同阶段水体、藻类附着物及沉积物中解磷菌的群落结构变化及其对环境因子的响应;②针对不同种属解磷菌菌株的基因表达与沉积物酶活性、磷形态转化、磷释放量间的相关关系,从代谢产物和基因角度解析藻华水体微生物驱动沉积物磷释放的机制;③从解磷菌对沉积物-水界面磷循环与再生的贡献及其与藻华暴发的关系角度,阐明有害藻华频繁暴发的微生物作用机制。

从研究手段来看,早期解磷菌的研究主要采用传统的微生物培养方法,近年来微生物组学的发展使研究者脱离了对纯培养方法的依赖,目前分子生物学研究手段主要包括:①基于细菌16S rRNA基因的高通量测序结果,运用PICRUSt等软件进行潜在解磷功能预测;②以代表性解磷基因为分子标记,运用高通量测序分析基因的相对丰度、解磷功能微生物的多样性

和群落结构;③运用qPCR技术对解磷基因进行定量分析,研究不同环境条件下解磷基因的表达情况。近几年,宏基因组学方法的出现及功能基因参考数据库的完善为磷循环基因的研究提供了良好基础。此外,高通量qPCR芯片、GeoChip 5.0功能基因芯片等技术的问世,使得快速鉴别和精确检测多个目标基因成为可能。联合应用16S rRNA基因测序、宏基因组测序和功能基因芯片等分子生物学技术,可从基因层面全面揭示自然环境中解磷菌的群落结构和功能基因多样性。然而,高效解磷菌的获得、解磷能力评估等仍需要以传统的分离培养为基础,未来研究可将现代分子生物学技术和传统微生物学培养相结合,在分子基因、生理生化和群落水平上探索解磷微生物在不同生境水体磷循环中的作用机制及生态效应,以期从功能微生物角度为富营养化水体的修复以及有害藻华防治提供科学依据。

附表:本文缩略词语

Attached table: Abbreviation in the text

缩写 Abbreviation	英文全称 Full name in English	中文名称 Chinese name
APA	Alkaline Phosphatase Activity	碱性磷酸酶活性
CFU	Colony Forming Units	菌落形成单位
DO	Dissolved Oxygen	溶解氧
DTP	Dissolve Total Phosphorus	溶解性总磷
GDH	Glucose Dehydrogenase	葡萄糖脱氢酶
GOS	Global Ocean Sampling	全球海洋采样
HABs	Harmful Algal Blooms	有害藻华
IPB	Inorganic Phosphate-solubilizing Bacteria	无机解磷菌
OPB	Organic Phosphate-solubilizing Bacteria	有机解磷菌
OTU	Operational Taxonomic Units	可操作分类单元
PQQ	Pyrroloquinoline Quinone	吡咯喹啉醌
PSB	Phosphate-solubilizing Bacteria	解磷菌
SRP	Soluble Reactive Phosphorus	溶解反应性磷
TN	Total Nitrogen	总氮
TP	Total Phosphorus	总磷

参考文献:

[1] KOWALCZEWSKA-MADURA K, GOLDYN R, DONDAJEWSKA R. The bottom sediments of Lake Uzarzewskie: A phosphorus source or sink? [J]. *Beanological & Hydrobiological Studies*, 2010, 39(3): 81-91.

[2] YANG C H, 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 [J]. *Environmental Pollution*, 2020, 262: 114292.

[3] MAITRA N, MANNA S K, SAMANTA S, et al. Ecological significance

and phosphorus release potential of phosphate solubilizing bacteria in freshwater ecosystems [J]. *Hydrobiologia*, 2015, 745(1): 69-83.

[4] ZHOU C, SONG C L, HUANG D Z, et al. Isolation and characterization of organic phosphorus-mineralizing bacteria in sediment of a Chinese large shallow eutrophic lake (Lake Taihu) [J]. *Geomicrobiology Journal*, 2011, 28(8): 660-666.

[5] MAITRA N, BANDOPADHYAY C, SAMANTA S, et al. Isolation, identification and efficacy of inorganic phosphate-solubilizing bacteria from Oxbow Lakes of west Bengal, India [J]. *Geomicrobiology Journal*, 2015, 32(8): 751-758.

[6] SONG C L, CAO X Y, ZHOU Y Y, et al. Different pathways of nitrogen and phosphorus regeneration mediated by extracellular enzymes in temperate lakes under various trophic state [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(31): 31603-31615.

[7] LI H, SONG C L, YANG L, et al. Phosphorus supply pathways and mechanisms in shallow lakes with different regime [J]. *Water Research*, 2021, 193: 116886.

[8] HO J C, MICHALAK A M, PAHLEVAN N. Widespread global increase in intense lake phytoplankton blooms since the 1980s [J]. *Nature*, 2019, 574: 667-670.

[9] 黄力, 董海良, 全哲学, 等. 水圈微生物: 推动地球重要元素循环的隐形巨人 [J]. *微生物学报*, 2020, 60(9): i-ii. HUANG L, DONG H L, QUAN Z X, et al. Microbiology in hydrosphere: A hidden giant behind the cycling of important elements on earth [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2020, 60(9): i-ii.

[10] LEBRUN E S, KING R S, BACK J A, et al. A metagenome-based investigation of gene relationships for non-substrate-associated microbial phosphorus cycling in the water column of streams and rivers [J]. *Microbial Ecology*, 2018, 76: 856-865.

[11] FAN Y Y, LI B B, YANG Z C, et al. Mediation of functional gene and bacterial community profiles in the sediments of eutrophic Chaohu Lake by total nitrogen and season [J]. *Environmental Pollution*, 2019, 250: 233-240.

[12] WU G F, ZHOU X P. Characterization of phosphorus-releasing bacteria in a small eutrophic shallow lake, eastern China [J]. *Water Research*, 2005, 39: 4623-4632.

[13] 池景良, 郝敏, 王志学, 等. 解磷微生物研究及应用进展 [J]. *微生物学杂志*, 2021, 41(1): 1-7. CHI J L, HAO M, WANG Z X, et al. Advances in research and application of phosphorus-solubilizing microorganism [J]. *Journal of Microbiology*, 2021, 41(1): 1-7.

[14] KOUR D, RANA K L, KAUR T, et al. Biodiversity, current developments and potential biotechnological applications of phosphorus-solubilizing and-mobilizing microbes: A review [J]. *Pedosphere*, 2021, 31(1): 43-75.

[15] KISHORE N, PINDI P K, REDDY S R. Phosphate-solubilizing microorganisms: A critical review [J]. *Plant Biology and Biotechnology*, 2015, 1: 307-333.

[16] PRABHU N, BORKAR S, GARG S. Phosphate solubilization by microorganisms: Overview, mechanisms, applications and advances [M]// *Advances in biological science research*. New York: Academic Press, 2019: 161-176.

- [17] QIAN Y C, SHI J Y, CHEN Y X, et al. Characterization of phosphate solubilizing bacteria in sediments from a shallow eutrophic lake and a wetland: Isolation, molecular identification and phosphorus release ability determination[J]. *Molecules*, 2010, 15:8518–8533.
- [18] 龙宏燕. 太湖沉积物中磷素分布特征与解磷菌影响机制[D]. 南京: 南京大学, 2020:36–44. LONG H Y. Distribution characteristics of phosphorus in the sediments of Lake Taihu and the influence mechanism of phosphate solubilizing bacteria[D]. Nanjing: Nanjing University, 2020:36–44.
- [19] 鲁小曼, 尚琨, 刘欣, 等. 长江口表层沉积物中可培养有机解磷菌多样性特征[J]. 海洋科学进展, 2019, 37(3):145–157. LU X M, SHANG K, LIU X, et al. Diversity characteristics of organic phosphate-solubilizing bacteria in surface sediments of the Yangtze River estuary[J]. *Advances in Marine Science*, 2019, 37(3):145–157.
- [20] 王琛, 田欣欣, 曲凌云. 九龙江口解有机磷细菌的解磷特性[J]. 海洋环境科学, 2013, 32(5):736–740. WANG C, TIAN X X, QU L Y. The phosphate-dissolving characteristics of organic phosphorus bacterium isolated from Jiulong River[J]. *Marine Environmental Science*, 2013, 32(5):736–740.
- [21] 李翠, 袁红莉, 黄怀曾. 官厅水库沉积物中解磷细菌垂直分布特征[J]. 中国科学D辑:地球科学, 2005, 35(增刊I):241–248. LI C, YUAN H L, HUANG H C. The vertical distribution characteristics of the phosphate-solubilizing microorganisms in the sediment of Guanting Reservoir[J]. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2005, 35(SI):241–248.
- [22] LIU Y Q, CAO X Y, LI H, et al. Distribution of phosphorus-solubilizing bacteria in relation to fractionation and sorption behaviors of phosphorus in sediment of the Three Gorges Reservoir[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24:17679–17687.
- [23] 杨柳. 湖泊与池塘磷细菌的群落特征及其在营养循环过程中的作用[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2019:40–52. YANG L. Communities characteristics of phosphorus solubilizing bacteria and their role in the process of nutrient cyclings of lakes and ponds [D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2019:40–52.
- [24] 刘玉倩. 沉积物磷细菌在湖泊磷循环过程中的作用[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2014:48–59. LIU Y Q. Roles of sediment phosphorus bacteria in phosphorus cycling in lakes[D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2014:48–59.
- [25] 李莹杰. 长江中下游湖泊沉积物中磷的GIS分布特征及解磷菌的研究[D]. 武汉理工大学, 2016:45–50. LI Y J. Studies on characteristics of phosphorus GIS distribution and phosphorus-dissolving microorganism in sediments of lakes in the middle and lower reaches of the Yangtze River[D]. Wuhan: Wuhan University of Technology, 2016:45–50.
- [26] LI H, LIU Y Q, CAO X Y, et al. Functions of calcium-bound phosphorus in relation to characteristics of phosphorus releasing bacteria in sediment of a Chinese shallow lake(Lake Wabu)[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2016, 33(9):751–757.
- [27] 李勇. 三岔湖微生物群落结构及其在磷素迁移转化中的作用[D]. 重庆: 西南交通大学, 2020:111–166. LI Y. The microbial community structure in the Sancha Lake and its functions in phosphorus migration and transformation[D]. Chongqing: Southwest Jiaotong University, 2020:111–166.
- [28] 魏烈群. 荣成天鹅湖解磷菌的分离筛选及其对沉积物磷释放的影响[D]. 烟台: 烟台大学, 2021:15–26. WEI L Q. Isolation and screening of phosphate-solubilizing bacteria and the effect on phosphorus release from the sediments in Rongcheng Swan Lake[D]. Yantai: Yantai University, 2021:15–26.
- [29] 胡百文. 解磷菌的筛选及生态特性研究[D]. 大连: 大连海洋大学, 2016:11–15. HU B W. Research on screening of phosphate-solubilizing bacteria and their ecological characteristics[D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2016:11–15.
- [30] OGUN E. Determination of inorganic phosphate-solubilizing bacteria in sediment samples collected from Lake Van, Turkey[J]. *Fresenius Environmental Bulletin*, 2020, 29(5):3446–3457.
- [31] DASTAGER S G, DAMARE S. Marine *Actinobacteria* showing phosphate-solubilizing efficiency in Chorao Island, Goa, India[J]. *Current Microbiology*, 2013, 66(5):421–427.
- [32] SESHADRI S, IGNACIMUTHU S, LAKSHMINARSIMHAN C. Variations in heterotrophic and phosphate solubilizing bacteria from Chennai, southeast coast of India[J]. *Indian Journal of Marine Sciences*, 2002, 31(1):69–72.
- [33] 丁一. 静水压和溶解氧对水库沉积物磷循环转化功能基因影响及改性沸石修复研究[D]. 西安: 西安科技大学, 2020:31–39. DING Y. Effects of hydrostatic pressure and dissolved oxygen on phosphorus cycle transformation genes in reservoir sediments and modified zeolite remediation[D]. Xi'an: Xi'an University of Science and Technology, 2020:31–39.
- [34] ZHUO T Y, DING Y, WAN Q, et al. Effects of hydrostatic pressure on phosphorus transformation at the water-sediment interface of a deep reservoir: Novel insights into bacterial community and functional genes[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2021, 21:3367–3379.
- [35] 刘欣. 长江口低氧区表层沉积物中微生物群落及 *phoD* 碱性磷酸酶基因的时空变化[D]. 济南: 齐鲁工业大学, 2019:31–37. LIU X. Temporal and spatial changes of microbial community and *phoD* alkaline phosphatase gene in surface sediments of the Yangtze estuary [D]. Jinan: Qilu University of Technology, 2019:31–37.
- [36] 余晨兴, 林洪, 苏玉萍, 等. 闽江口-平潭海域有机解磷菌多样性及群落特征[J]. 应用生态学报, 2021, 32(5):1863–1872. SHE C X, LIN H, SU Y P, et al. Diversity and community characteristics of organic phosphate-mineralizing bacteria in the sea area between Minjiang estuary to Pingtan[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(5):1863–1872.
- [37] DAI J Y, CHEN D, GAO G, et al. Recovery of novel alkaline phosphatase-encoding genes (*phoX*) from eutrophic Lake Taihu[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 2014, 60:167–171.
- [38] FRASER M W, GLEESON D B, GRIERSON P F, et al. Metagenomic evidence of microbial community responsiveness to phosphorus and salinity gradients in seagrass sediments[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9:1703.

- [39] KIM D D, WANG L L, CAO X Y, et al. Metagenomic insights into co-proliferation of *Vibrio* spp. and dinoflagellates *Prorocentrum* during a spring algal bloom in the coastal East China Sea[J]. *Water Research*, 2021, 204: 117625.
- [40] ZHOU J, LAO Y M, SONG J T, et al. Temporal heterogeneity of microbial communities and metabolic activities during a natural algal bloom[J]. *Water Research*, 2020, 183: 116020.
- [41] DAI J Y, CHEN D, WU S Q, et al. Dynamics of phosphorus and bacterial *phoX* genes during the decomposition of *Microcystis* blooms in a mesocosm[J]. *PLoS ONE*, 2018, 13(5): e0195205.
- [42] GAO L, ZHANG L H, HOU J Z, et al. Decomposition of macroalgal blooms influences phosphorus release from the sediments and implications for coastal restoration in Swan Lake, Shandong, China[J]. *Ecological Engineering*, 2013, 60: 19–28.
- [43] 胡梅娟. 藻华衰亡过程中湖泊氮、磷迁移转化过程及机理研究[D]. 重庆: 重庆大学, 2018: 67–78. HU M J. The transport and transformation of nitrogen and phosphorus during the decomposition of algae bloom in lakes: The process and mechanism study[D]. Chongqing: Chongqing University, 2018: 67–78.
- [44] YANG Y Y, CHEN J F, CHEN X L, et al. Cyanobacterial bloom induces structural and functional succession of microbial communities in eutrophic lake sediments[J]. *Environmental Pollution*, 2021, 284: 117157.
- [45] BROMAN E, LI L N, FRIDLUND J, et al. Spring and late summer phytoplankton biomass impact on the coastal sediment microbial community structure[J]. *Microbial Ecology*, 2019, 77(2): 288–303.
- [46] YANG L, LIU Y Q, CAO X Y, et al. Community composition specificity and potential role of phosphorus solubilizing bacteria attached on the different bloom-forming *Cyanobacteria*[J]. *Microbiological Research*, 2017, 205: 59–65.
- [47] LI H, SONG C L, YANG L, et al. Nutrients regeneration pathway, release potential, transformation pattern and algal utilization strategies jointly drove cyanobacterial growth and their succession[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2021, 103: 255–267.
- [48] 李文红, 施积炎. 西湖沉积物中解磷菌的分离纯化及其解磷能力[J]. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2112–2116. LI W H, SHI J Y. Isolation, purification, and phosphate-solubilizing capability of phosphorous bacteria in West Lake sediment[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(11): 2112–2116.
- [49] DE T K, SARAR T K, DE M, et al. Abundance and occurrence of phosphate solubilizing bacteria and phosphatase in sediment of Hooghly estuary, north east coast of bay of Bengal, India[J]. *Journal of Coastal Development*, 2012, 15(1): 9–16.
- [50] 周婷. 富营养化湖泊底泥中解磷菌的筛选及解磷影响因素的研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2011: 24–30. ZHOU T. Studies on screening and solubilizing effects of phosphorus dissolving microorganism in sediments of eutrophicated lakes[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2011: 24–30.
- [51] 陈倩颖. 解有机磷细菌的分离鉴定及其解磷特性研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2009: 14–26. CHEN Q Y. Isolation and identification of organophosphate-degradation bacterium and research on its characteristics of phosphorus degradation[D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2009: 14–26.
- [52] ZHU F L, QU L Y, HONG X G, et al. Isolation and characterization of a phosphate-solubilizing halophilic bacterium *Kushneria* sp. YCWA18 from Daqiao saltern on the coast of Yellow Sea of China[J]. *Evidence-based Complementary and Alternative Medicine*, 2011, 2011: 615032.
- [53] LABRY C, DELMAS D, YOUENOU A, et al. High alkaline phosphatase activity in phosphate replete waters: The case of two macrotidal estuaries[J]. *Limnology and Oceanography*, 2016, 61(4): 1513–1529.
- [54] JIANG S, LU H, LIU J, et al. Influence of seasonal variation and anthropogenic activity on phosphorus cycling and retention in mangrove sediments: A case study in China[J]. *Estuarine Coastal & Shelf Science*, 2018, 202: 134–144.
- [55] CAO X Y, SONG C L, ZHOU Y Y. Limitations of using extracellular alkaline phosphatase activities as a general indicator for describing P deficiency of phytoplankton in Chinese shallow lakes[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2010, 22(1): 33–41.
- [56] KALINOWSKA K. Eutrophication processes in a shallow, macrophyte dominated lake: Alkaline-phosphatase activity in Lake Łuknajno (Poland)[J]. *Hydrobiologia*, 1997, 342/343: 395–399.
- [57] 王效昌, 马凯, 谢嘉慧, 等. 无机解磷菌对天鹅湖湾湖沉积物内源磷释放的影响[J]. 农业资源与环境学报, 2023, 40(1): 76–85. WANG X C, MA K, XIE J H, et al. Effects of inorganic phosphate-solubilizing bacteria on phosphorus release from sediments in Swan Lagoon[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2023, 40(1): 76–85.
- [58] QU J H, LI H F, CHEN N, et al. Biogeochemical function of phosphorus-solubilizing bacteria on cycling of phosphorus at the water-sediment interface under laboratory simulated conditions[J]. *International Journal of Environment and Pollution*, 2013, 52(1/2): 104–116.
- [59] LI H F, LI Z J, QU J H, et al. Combined effects of phosphate-solubilizing bacterium XMT-5 (*Rhizobium* sp.) and submerged macrophyte *Ceratophyllum demersum* on phosphorus release in eutrophic lake sediments[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(19): 18990–19000.
- [60] WANG Y, SHEN Z. Release of phosphorus in sediments from a tributary of the Three Gorges Reservoir (China) with phosphate-solubilizing bacteria[J]. *International Journal of Environment & Pollution*, 2011, 45(1/2/3): 145–156.
- [61] LI Y, ZHANG J J, ZHANG J Q, et al. Characteristics of inorganic phosphate-solubilizing bacteria from the sediments of a eutrophic lake[J]. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2019, 16(12): 2141.
- [62] RAWAT P, DAS S, SHANKHDHAR D, et al. Phosphate-solubilizing microorganisms: Mechanism and their role in phosphate solubilization and uptake[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2020, 21: 49–68.
- [63] BEHERA B C, YADAV H, SINGH S K, et al. Phosphate solubilization and acid phosphatase activity of *Serratia* sp. isolated from mangrove soil of Mahanadi River Delta, Odisha, India[J]. *Journal of Genetic Engineering, Biotechnology*, 2017, 15(1): 169–178.

- [64] 骆韵涵, 柯志滨, 钟超, 等. 红树林土壤解磷菌的分离鉴定及解磷特性[J]. 中国环境科学, 2020, 40(6): 2664–2673. LUO Y H, HE Z B, ZHONG C, et al. Isolation and identification of phosphate-solubilizing bacteria from mangrove and their phosphate-solubilizing characteristics[J]. *China Environmental Science*, 2020, 40(6): 2664–2673.
- [65] CHEN W M, YANG F, WANG J M. Organic acid secretion and phosphate solubilizing efficiency of *Pseudomonas* sp. PSB12: Effects of phosphorus forms and carbon sources[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2016, 33(10): 870–877.
- [66] MO Y, OU L J, LIN L Z, et al. Temporal and spatial variations of alkaline phosphatase activity related to phosphorus status of phytoplankton in the East China Sea[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 731: 139192.
- [67] 宋伟, 袁丽娜, 肖琳, 等. 太湖沉积物中解磷细菌分布及其与碱性磷酸酶活性的关系[J]. 环境科学, 2007, 28(10): 2355–2360. SONG W, YUAN L N, XIAO L, et al. ALPase activity and the distribution of phosphate solubilizing bacteria and the relationship between them in sediments of Lake Taihu[J]. *Environmental Science*, 2007, 28(10): 2355–2360.
- [68] 姜经梅, 赵慧, 沈铭能, 等. 长江口潮滩表层沉积物中碱性磷酸酶活性及其影响因素[J]. 环境科学学报, 2011, 31(10): 2233–2239. JIANG J M, ZHAO H, SHEN M N, et al. Distribution and impact factor of alkaline phosphatase activity in the intertidal surface sediments of the Yangtze Estuary[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2011, 31(10): 2233–2239.
- [69] 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[J]. 湖泊科学, 2016, 28(6): 1153–1166. DAI J Y, GAO G, WU S Q, et al. Bacterial alkaline phosphatases and affiliated encoding genes in natural waters: A review[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2016, 28(6): 1153–1166.
- [70] 苏争光, 冯慕华, 宋媛媛, 等. 抚仙湖不同污染源沉积物微生物解磷能力分析[J]. 湖泊科学, 2014, 26(1): 83–91. SU Z G, FENG M H, SONG Y Y, et al. Phosphate-solubilizing capability of microbes in the sediments from different pollution sources in Lake Fuxian[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2014, 26(1): 83–91.
- [71] CHAI B B, WANG S X, LI S M, et al. Roles of bacterial biomass, physiology and community in sediment phosphorus solubilizing at varying hydrostatic pressures[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2020, 282: 124531.
- [72] SEBASTIAN M, AMMERMAN J W. The alkaline phosphatase *PhoX* is more widely distributed in marine bacteria than the classical *PhoA* [J]. *The ISME Journal*, 2009, 3: 563–572.
- [73] LUO H W, ZHANG H M, LONG R A, et al. Depth distributions of alkaline phosphatase and phosphonate utilization genes in the North Pacific Subtropical Gyre[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2011, 62(1): 61–69.
- [74] XU L, WU Y H, CHENG H, et al. Complete genome sequence of *Erythrobacter seohaensis* SW-135 T sheds light on the ecological role of the genus *Erythrobacter* for phosphorus cycle in the marine environment[J]. *Marine Genomics*, 2018, 40: 21–24.
- [75] AIBA H, NISHIYA Y, OJIMA Y, et al. Over-expression, characterization, and modification of highly active alkaline phosphatase from a *Shewanella* genus bacterium[J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 2017, 81(10): 1994–2001.
- [76] GOLOTIN V, BALABANOVA L, LIKHATSKAYA G, et al. Recombinant production and characterization of a highly active alkaline phosphatase from marine bacterium *Cobetia marina*[J]. *Marine Biotechnology*, 2015, 17(2): 130–143.
- [77] ZHANG T X, QIN M Y, WEI C, et al. Suspended particles *phoD* alkaline phosphatase gene diversity in large shallow eutrophic Lake Taihu [J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 728(3): 138615.
- [78] CAMPOS M, RILLING J I, ACUA J J, et al. Spatiotemporal variations and relationships of phosphorus, phosphomonoesterases, and bacterial communities in sediments from two Chilean rivers[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 776: 145782.
- [79] JHA V, DAFALE N A, PUROHIT H J. Regulatory rewiring through global gene regulations by *PhoB* and alarmone (p)ppGpp under various stress conditions[J]. *Microbiological Research*, 2019, 227: 126309.
- [80] SASHIDHAR B, PODILE A R. Mineral phosphate solubilization by rhizosphere bacteria and scope for manipulation of the direct oxidation pathway involving glucose dehydrogenase[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2010, 109(1): 1–12.
- [81] LI Y, ZHANG J Q, GONG Z L, et al. *Gcd* gene diversity of quinoprotein glucose dehydrogenase in the sediment of Sancha Lake and its response to the environment[J]. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2019, 16: 1.
- [82] 章婷曦, 卢小然, 魏超. 太湖悬浮颗粒物细菌碱性磷酸酶编码基因的分布特征[J]. 湖泊科学, 2019, 31(5): 1368–1378. ZHANG T X, LU X R, WEI C. Spatial and temporal distribution of alkaline phosphatase encoding genes in suspended particulates in Lake Taihu[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2019, 31(5): 1368–1378.
- [83] ZHANG M Y, PAN L Q, HUANG F, et al. Metagenomic analysis of composition, function and cycling processes of microbial community in water, sediment and effluent of *Litopenaeus vannamei* farming environments under different culture modes[J]. *Aquaculture*, 2019, 506: 280–293.
- [84] WANG Y, RUI Z, HE Z, et al. Functional gene diversity and metabolic potential of the microbial community in an estuary-shelf environment[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1153.