第二章　沉积物界面微环境生物特征及活动行为

湖泊生态系统具有特定的结构与功能。作为系统的独特而重要的组成部分，沉积物与水界面的生产者、消费者和分解者不仅在密度和组成上各具特征而且能相互作用，如颤蚓和摇蚊幼虫的扰动可通过向底层输入溶解氧的方式改变大型水生植物的生长状态，而动物与植物分泌和遗留的大量有机质又将成为微生物的碳源。此外，结构独特且形态各异的有机质为界面复杂多样的微生物群落的构成提供了丰富的营养，其中不同的功能菌又将行使分别适应于不同环境的分解功能并据此驱动整个湖泊生态系统的营养循环与能量代谢。

第一节　沉积物中微型消费者群落分布特征及其活性

一、氮循环细菌

微生物是生物地球化学循环的“引擎”。在微生物驱动的诸多过程中，氮循环对于生态系统尤为重要。氮是组成生命的重要元素，少数微生物可以直接固定大气中的氮气，将之转化为活性氮，成为其他生物可利用的形式。近 100 多年来，随着人工固氮超过自然固氮量、化石燃料和化肥的大量使用，全球氮循环过程受到严重影响，环境贮存库中活性氮大量积累，直接或间接导致了全球气候变化、水体富营养化等一系列重大环境问题。为了应对这些环境问题，了解生态系统功能，需要对微生物驱动的氮循环有更为深入的认识。

氮循环由固氮、氨化、硝化、反硝化等基本过程组成（图 2-1）。其中，作为氮循环的中心环节之一（Gruber 和 Galloway，2008），硝化是微生物以氧为电子受体将 NH_4^+依次氧化为 NO_2^-和 NO_3^-的过程，这一过程分为两步：

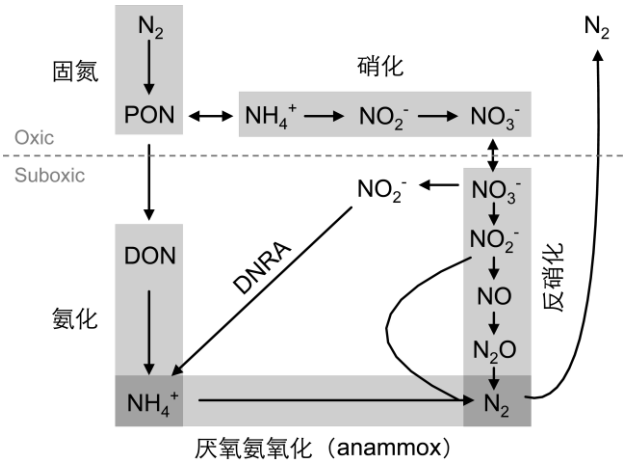

图 2-1 修改后的氮循环示意图（Francis 等 2007）*

*PON：颗粒态有机氮；DON：溶解态有机氮

$$NH_3 + 1.5\ O_2 \rightarrow HNO_2 + H_2O\ (\Delta G_0' = -235\ KJ\ mol^{-1}) \quad (1)$$

$NO_2^- + 0.5\ O_2 \rightarrow NO_2^-$ ($\Delta G_0' = -54$ KJ mol^{-1}) (2)

由于自然环境中极少发生高浓度的 NO_2^-积累，因此一般认为第一步（氨氧化）是硝化的限速步骤。同其他氮循环过程一样，氨氧化主要由微生物催化完成。早在 1890 年左右，俄国微生物学家维诺格拉茨基就已发现了氨氧化细菌。近 15 年来，厌氧氨氧化细菌和氨氧化古菌的发现大大拓展了对氨氧化原核生物的认识（Francis 等 2007），被认为是近来氮循环研究的重要进展之一(Horner-Devine 和 Martiny, 2008)。

（一）氨氧化细菌

在氨氧化古菌被发现之前，一般认为，化能自养的氨氧化细菌（**ammonia-oxidizing bacteria, AOB**）是唯一可以催化好氧氨氧化的原核生物（Kowalchuk 和 Stephen，2001）。AOB 可分为两个类群，分别属于 β－变形杆菌亚纲（β-*Proteobacteria*）和 γ－变形杆菌亚纲（γ-*Proteobacteria*），即 β-AOB 和 γ-AOB。β-AOB 分为 *Nitrosomonas*（包括 *Nitrosococcus mobilis*）和 *Nitrosospira* 两个属；γ-AOB 有 *Nitrosococcus oceani* 和 *N. halophilus* 等成员（Kowalchuk 和 Stephen，2001）。Purkhold 等（2003）基于对 16S rRNA 基因和氨单加氧酶（ammonia monooxygenase, *amo*）基因的系统发育分析，将 β-AOB 细分为多个类群（图 4-2）。*amo* 基因是 AOB 除 16S rRNA 之外的重要特征基因，根据两者分别建立的系统发育树有很好的重合性。由于 AOB 16S rRNA 引物的特异性问题（Mahmood 等，2006），*amo* 基因正逐渐成为检测环境中 AOB 的首选分子标记。

AOB 在自然界的分布具有一定的规律性。如 γ-AOB 主要分布于海洋及高盐的陆地生境中，而 β-AOB 则分布广泛，遍及淡水、沉积物、土壤、人工生境等。许多证据表明，AOB 存在生态位分离（niche differentiation）现象。

Laanbroek（2008）发现在受潮汐影响的淡水沼泽沉积物中，沉积物深度和淹没梯度决定了 AOB 的物种分布。在沼泽高位和较深层沉积物中，*Nitrosospira* 较为常见；在低处的深层沉积物中，*Nitrosomonas* lineage 5 占据优势；*Nitrosomonas oligotropha* 分布很广，在浅层沉积物中更多。Coci 等（2008）研究了淡水湖泊沉水植物表面附生植物上的 AOB 群落，发现主要成分为 *Nitrosospira* cluster 3 和 *Nitrosomonas oligotropha*，与底栖及敞水带中的组成明显不同。在塞纳河（Seine river）受巴黎污水处理厂废水影响的河段，*Nitrosomonas* cluster 6a（以 *N. oligotropha* 和 *N. ureae* 为代表，见图 2-2）是主要的 AOB 物种（Cébron 等，2008）。

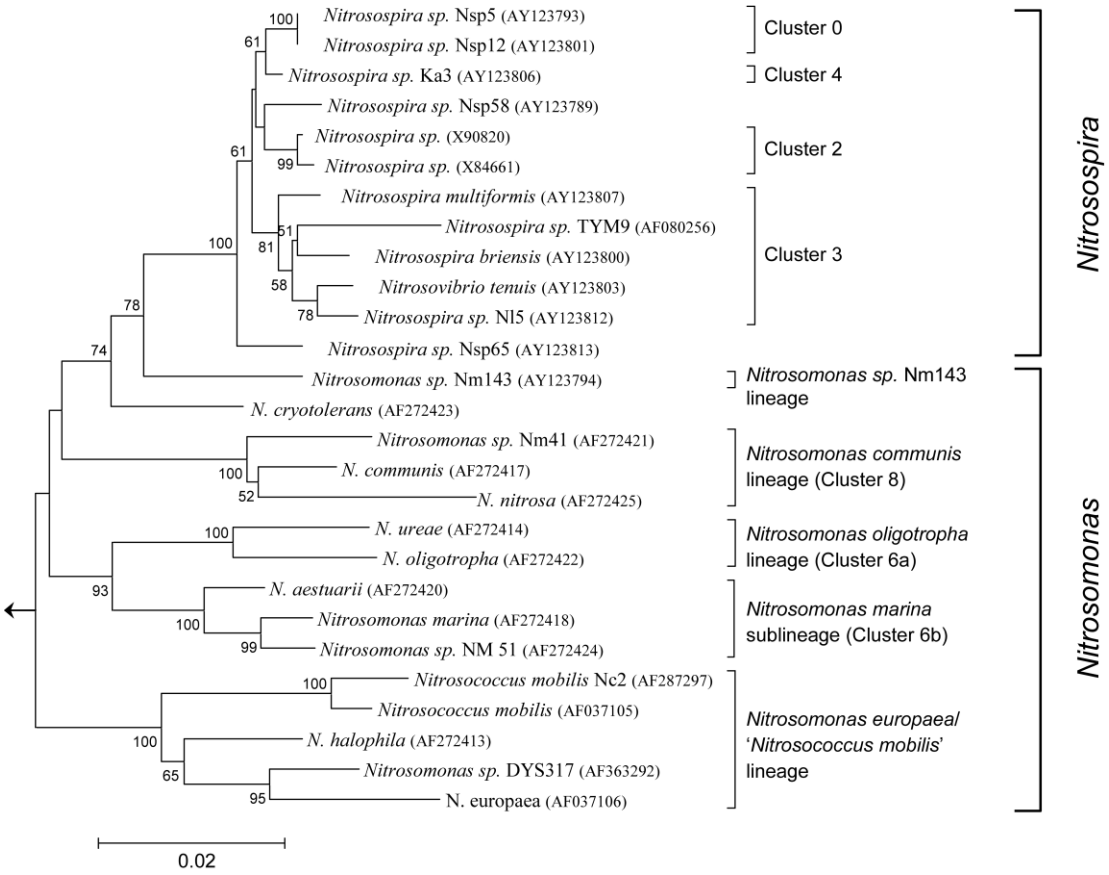

图 2-2 基于培养菌株 16S rRNA 基因全长的 β-AOB 系统发育树*

*系统发育树中所有序列均来自培养 AOB；采用 N-J 方法重建系统发育树，以 *Nitrosococcus halophilus*（AF287298）置根，并以 bootstrap 方法检验（500 次随机抽样）；图中 AOB 类群划分参照文献（Purkhold 等，2000），其中 Cluster 5 因没有代表性菌株而未包括在内

对于湖泊而言，影响 AOB 群落的环境因素主要包括湖泊自然环境中的铵浓度、盐度、pH 以及影响这些指标和生物的因素。

作为 AOB 的主要底物，铵可以直接刺激 AOB 的增殖。Okano 等（2004）发现直接添加$(NH_4)_2SO_4$可以使实验土壤微域中 AOB 数量增加。富营养化湖泊沉积物中，铵浓度与 AOB 丰度间也可存在正相关关系（Chen et al.，2009）。此外，Burrell 等（2001）从不同铵浓度废水中富集获得不同的 AOB，而长期施肥的土壤相比未施肥土壤具有不同的 AOB 优势种（Chu et al.，2008），这些结果表明铵也可影响 AOB 的群落结构。不同的 AOB 对铵浓度具有不同的生理反应，比如在氨浓度为 10 μM 时，*Nitrosomonas europaea* 已停止生长，而 *Nitrosomonas sp*. G5-7 仍然可以增殖（Bollmann et al., 2002），这可能是 AOB 受铵影响的生理基础之一。氧是 AOB 氨氧化的电子受体，氧的供应可以影响 AOB 的群落组成、丰度和活性。在生物膜中，有氧区及有氧－无氧界面的优势 AOB 物种不同(Schramm 等，2000)。在沉积物中，氧一般只能渗透至几毫米的深度。虽然沉积物 0－5 cm 范围内各层 AOB 的数量变化不大，但氨氧化活性仅局限在表层数毫米深度。

沉积物中常常存在大量底栖生物。底栖微藻和 AOB 竞争铵和氧，降低 AOB 的丰度（Risgaard-Petersen et al.，2004）；底栖动物的穴居行为刺激氧气在沉积物中的传输，从而改变沉积物中 AOB 的丰度和群落结构（Satoh et al.，2007）；水生植物根系能促进硝化细菌的数量和活性（Bodelier, et al.1996）；光合微生物可以促进 AOB 的活性。除了上述环境因子，

氮输入的增加、温度升高、降雨的增加等也可能影响AOB的群落结构和数量（Horz等，2004）。一项针对北美大陆的研究表明，温度是影响土壤 AOB 群落结构的主要因素（Fierer 等 2009）。这就提示，目前的全球变化趋势有可能影响氨氧化微生物，从而影响生态系统的氮循环，进而进一步增强全球变化的过程及其效应。

（二）氨氧化古菌（ammonia-oxidizing archaea, AOA）

古菌是不同于真核生物和细菌的生命形式，曾被认为主要生活在极端环境如热泉、高盐水体之中。随着分子方法的广泛应用，越来越多的研究表明，古菌不仅分布非常广泛，而且具有高度的多样性。在丰度方面，古菌占海洋微型浮游生物数量的 30％（Karner et al.，2001），在陆地环境包括土壤、淡水湖泊中也有一定的数量。基于这些现象，人们推测古菌可能在全球元素与能量循环中具有一定作用。环境基因组学研究的进展最终导致了氨氧化古菌（ammonia-oxidizing archaea, AOA）的发现。

Sargasso Sea 环境基因组和土壤 fosmid 文库 54d9 中的古菌 *amo* 序列，为环境中 AOA 的分子检测提供了最初的材料。Francis 等（2005）据此设计了古菌 *amoA* 特异性引物 Arch-amoAF 和 Arch-amoAR，并从分布于全球的多个海水和海洋沉积物样品中扩增得到古菌 *amoA* 基因片段。这对引物也被广泛应用于各种环境，结果显示 AOA 普遍存在于土壤（He et al.，2007）、海洋(Beman et al.，2006)、湖泊(Herrmann et al.，2008)、热泉(Zhang 等， 2008)、废水生物反应器（Park et al.，2006）[60]等多种生境，且具有高度的多样性。

AOA 不是氨氧化古菌系统分类的名词。由于目前分离的 AOA 纯培养物很少，AOA 的系统发育地位主要根据核糖体 RNA 和功能基因的序列特征确定。古菌 *amo* 和 16S rRNA 基因的比较研究表明，这两个分子标记具有很好的对应性（Offre et al.，2009）。迄今的研究表明，AOA 属于古菌域中的泉古菌门，分布在 CG 1.1b、CG 1.1a、pSL 12 相关联的类群、MG 1（Mincer et al.，2007）和 ThAOA/HWCG III 等中温或嗜热分支之中（Prosser et al.，2008）。泉古菌中的 CG 1.1b 常见于土壤，CG 1.1a 常见于海洋，相应地，分属其中的 AOA 常被称为“Soil lineage”或“Marine lineage”。尽管也存在交叉，这种分布无疑说明 AOA 存在生态分化现象。同时，AOA 高度的系统发育多样性提示它们也可能具有高度的生理多样性。可以推测，在环境因子作用下，AOA 可能体现出生态位分离现象。就目前所知，影响 AOA 结构、分布及其功能的主要因素包括有铵、pH、植物根系活动等。Wuchter 等发现海水中添加 150 μM 的铵可以导致泉古菌数量的增加，但是高浓度的铵（3.8 mM）却抑制 AOA 培养物的活性。在自然生境中，氨浓度（～5 μM）与 AOA 的丰度也存在关联。Nicol 等（2008）发现在一系列 pH 梯度（4.9－7.5）的土壤中，AOA 优势种有很大变化，古菌 *amoA* cDNA 丰度随 pH 升高而降低；另一个研究发现，不同木本植物对土壤 AOA 的群落结构具有影响（Boyle-Yarwood et al.，2008）。水稻、水生植物 *Littorella uniflora* 根际古菌与细菌 *amoA* 拷贝数的比值要远高于非根际，提示植物根系氧的输送和有机分泌物可能促进 AOA 的增殖（Chen et al.， 2008）。

（三）厌氧氨氧化细菌

反硝化即微生物作用下氮氧化物还原成 N_2 的过程，长期以来被认为是生态系统脱氮的唯一途径。上世纪 60 年代，海洋学家通过 Redfield 比值的研究，认为海洋中可能存在厌氧条件下的氨氧化，但当时并未得到相关实验证据支持。1995 年，Mulder 等（1995）首先在废水反应器厌氧环境中观察到氨的氧化，随后分离并鉴定了相关的微生物（Strous et al.1999），证实了厌氧氨氧化（Anaerobic ammonium oxidation, anammox）的存在。现已明确，厌氧氨氧化的实质是细菌在无氧或低浓度氧的条件下，以亚硝酸盐为电子受体、将氨氧

化为氮气的过程（图 2-1），其反应式为：$NH_4^+ + NO_2^- \rightarrow N_2 + 2H_2O$。2002 年以来的各种研究表明，厌氧氨氧化可能是生态系统氮素输出的另一个主要途径，正受到广泛的关注。

进行厌氧氨氧化的是一类高度分化的化能自养浮霉菌门（*Planctomycetes*）细菌（Strous 等 1999），它们主要凭借体内特殊细胞器厌氧氨氧化体（anammoxosome）内的联氨（N_2H_4）代谢酶系（包括水解酶、氧化酶和脱氢酶等），以联氨为中间产物而实现厌氧条件下的氨氧化（Strous et al.，2006）。目前已发现的厌氧氨氧化细菌可分为 5 个属，即 *Candidatus* Brocadia，*C.* Kuenenia，*C.* Scalindula，*C.* Anammoxoglobus 和 *C.* Jettenia（图 2-3）。

厌氧氨氧化过程可能是具有全球意义的氮“汇”（sink），对海洋生态系统的氮素输出有重要贡献。在某些缺氧水体中，厌氧氨氧化是 N_2 的唯一来源。在海洋沉积物中，厌氧氨氧化对 N_2 释放的贡献也不容忽视。而且随着对相关细菌生理及环境调控规律认识的深入，厌氧氨氧化的重要性还在不断显现。这些发现，改变了对海洋系统氮素输出途径的认识，对海洋氮素收支理论造成了深远的影响。

在湖泊生态系统中，Schubert 等（2006）采用同位素配对技术（Isotope Pairing Technology，IPT），发现非洲坦噶尼喀湖湖水中 13％的 N_2 释放来自厌氧氨氧化；在 Cape Fear River 河口沉积物（接近淡水）中，这一比例为 3.8－16.5％（Dale 等，2009）。最近，徐徽等（2009）发现太湖沉积物中也存在厌氧氨氧化过程，其脱氮比例为 12－14％。

由于研究的缺乏，目前很难评价土壤（包括沉积物）生态系统中厌氧氨氧化过程的普遍性和重要性。一些资料表明，土壤（沉积物）中也可能存在多样的厌氧氨氧化细菌，但丰度较低，活性较弱，其脱氮比例在 1％内。值得注意的是，厌氧氨氧化细菌具有代谢多样性，其 DNRA 活性可以将 NO_3^- 依次还原为 NO_2^- 和 NH_4^+，导致实际测定中可能将一部分厌氧氨氧化产生的 N_2 归因于反硝化，从而导致对厌氧氨氧化活性的低估（Kartal 等，2007）。鉴于土壤、沉积物中常见的高氨、低氧条件，以及厌氧氨氧化细菌的广泛分布，厌氧氨氧化在这些环境中的作用值得进行深入探讨。

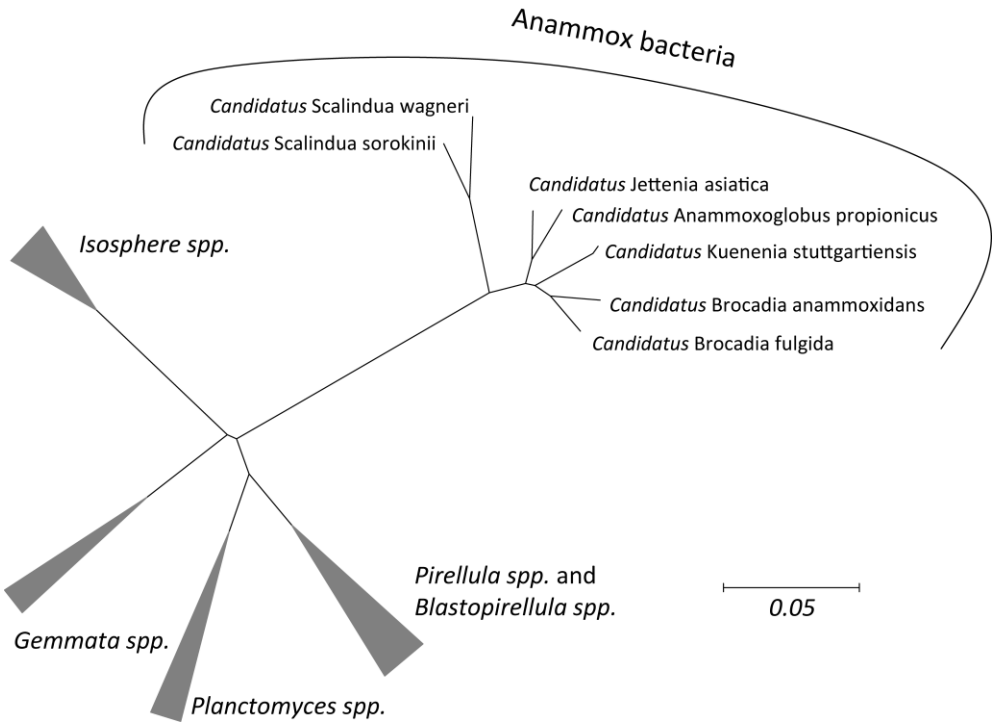

图 2-3 厌氧氨氧化细菌 16S rRNA 基因的系统发育树*

*图示 *Planctomycetaceae* 科中的系统进化关系，涉及 *Isosphere*、*Gemmata*、*Planctomyces*、*Pirellula* 和 *Blastopirellula* 属的 16S rRNA 基因序列来自 Ribosomal Database Project (RDP)中的纯培养菌种数据；图中包括了已知 5 个属厌氧氨氧化细菌的代表；采用 N－J 方法重建系统发育树

厌氧氨氧化细菌生长极为缓慢，代时约为 11－20 天，难以进行一般的实验室纯培养。因此，目前对自然生境中厌氧氨氧化细菌的调查主要依靠分子方法进行（Schmid 等，2005）。厌氧氨氧化细菌作为相对独立的分支（图 4-3），理论上可以通过特异的 16S rRNA 基因探针或引物得到区分，现实中许多厌氧氨氧化细菌生态学研究，都是基于 16S rRNA 基因进行的。但是，某些所谓的特异性引物也常常扩增获得非厌氧氨氧化细菌序列（Amano et al.，2007），将特殊功能基因作为生物标志物可以避免这个问题。随着最近对厌氧氨氧化关键酶——联氨氧化还原酶（hydrazine oxidoreductase，*hzo*）——分子进化关系的研究进展（Klotz 等，2008），已有 *hzo* 引物被成功用于环境样品的检测（Schmid et al.，2008）。此外，独特的膜脂成分也是特异的厌氧氨氧化细菌分子标志物，可用于环境检测（Kuypers 等，2003）。

采用以上提到的分子方法，人们对不同环境中的厌氧氨氧化细菌进行了检测。黑海是世界上最大的缺氧海盆，在深水部分存在高浓度的氨（可达 100 μM），这些化学特征提示可能存在厌氧氨氧化过程。Kuypers 等（2003）综合采用 16S rRNA 基因克隆、荧光原位杂交（FISH）、氮同位素分析、营养分布分析等方法，首先证实黑海中厌氧氨氧化细菌的存在与氮循环贡献。后续研究发现，厌氧氨氧化细菌广泛存在于上升流系统及低氧区等各种海洋生境之中（Kuypers 等，2005）。Penton 等应用特异性引物，检测到淡水环境中存在 *C.* Scalindua 类似序列；其他研究中，坦噶尼喀湖中的序列与 *C.* Scalindua brodae 接近（Schubert et al.，2006），新沂河沉积物中检测到 *C.* Brocadia anammoxidans 和 *C.* Scalindua 类似序列（Zhang et al.，2007）。这些结果表明，厌氧氨氧化细菌广泛分布于各种生境中。

同一生境中极少发现不同的厌氧氨氧化细菌，提示不同厌氧氨氧化细菌存在特殊的生境要求。例如，当同一污泥样品分别添加乙酸盐或丙酸盐进行富集培养，获得的优势物种分别为 *Brocadia fulgida* 和 *Anammoxoglobus propionicus*（Kartal et al.，2008），证明在不同碳源的选择下，两种厌氧氨氧化细菌发生了生态位分离。

沉积物是湖泊中湖底所有生物的主要生境，沉积物中的氮素浓度与形态、有机碳源、pH、氧化还原电位等条件均会对参与氮循环的微生物的种类、数量、活性以及生态位的分化等产生重要影响，因此，选择湖泊沉积物研究参与氮循环微生物的结构组成及其与环境之间的关系，不仅可以深入了解湖泊沉积物的氮循环过程和机制，也可以进一步了解影响氮循环微生物的环境因素、影响机制及其生态学。

二、解磷细菌

（一）解磷细菌的种类与功能

解磷细菌广泛存在于自然界，它们是一类溶解磷酸化合物能力较强的细菌的总称。解磷细菌可使土壤中不能被植物利用的磷化物转变成可被利用的可溶性磷化物。故又称溶磷细菌。其主要种类有二：一类称为解有机磷细菌，主要作用是分解有机磷化合物如核酸、磷脂等；另一类称为解无机磷细菌，主要作用是分解无机磷化合物，如磷酸钙、磷灰石等。磷细菌主要通过产生各种酶类或酸类而发挥作用。

细菌中解磷能力比较强的主要为芽孢杆菌 (*Bacillus*) (Tilak et al., 2005) 和假单胞菌 (*Pseudomonas*) (Peix et al., 2003)。已经报道的芽孢杆菌包括蜡状芽孢杆菌 (*Bacillus cereus*)、环状芽孢杆菌 (*Bacillus circulans*)、坚强芽孢杆菌 (*Bacillus firmus*)、地衣芽孢杆菌(*Bacillus*

1icheniformis)、巨大芽孢杆菌 (*Bacillus megaterium*)、*Bacillus mesentricus*、蕈状芽孢杆菌 (*Bacillus mycoides*)、短小芽孢杆菌 (*Bacillus pumilis*)、枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*)、栗褐芽孢杆菌 (*Bacillus badius*)等；假单胞菌包括沟槽假单胞菌 (*Pseudomonas striata*)、青紫葛假单胞菌 (*Pseudomonas cissicola*)、荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*) 、*Pseudomonas pinophillum*、恶臭假单胞菌 (*Pseudomonas putida*)、丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae*)、施氏假单胞菌(*Pseudomonas stutzeri*)、产碱假单胞菌 (*Pseudomonas alcaligenes*)、铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)等。解磷细菌在自然界中分布广泛，除芽孢杆菌和假单胞菌外，还包括变形菌属 (*Proteus*)、沙雷氏菌属 (*Serratia*)、固氮菌属 (*Azotobacter*)、欧文氏菌属 (*Erwinia*)、黄单孢菌属 (*Xanthomonas*)、产碱菌属 (*Alcaligenes*)、棒杆菌属 (*Corynebacterium*)、微球菌属 (*Micrococcus*)、微杆菌属 (*Microbacterium*)、节杆菌属 (*Arthrobacter*)、沙门氏菌属 (*Salmonella*)、葡萄球菌属 (*Staphylococcus*)、黄杆菌属 (*Flavobacterium*)、埃希氏菌属 (*Escherichia*)、变形菌属 (*Proteus*)、色杆菌属 (*Chromobacterium*)、硫杆菌属 (*Thiobacillus*)、无色杆菌属 (*Achromobacter*)、肠杆菌属 (*Enterobacter*)、泛生菌属 (*Pantoea*)、短芽孢杆菌属(*Brevibacillus*)、希瓦氏菌属 (*Shewanella*)、类芽孢杆菌属 (*Paenibacillus*)中的一些种类。既能分解无机磷又能分解有机磷的微生物包括节杆菌属的一些种 (*Arthrobacter* sp.)、链霉菌属的一些种 (*Streptomyces* sp.)、曲霉属的一些种 (*Aspergillus* sp.)等。

解磷细菌可促进植物对磷的吸收。很多土壤都是缺磷的，解磷细菌可以为农作物提供更多的磷元素。对大麦的研究表明解磷细菌与固氮菌单一接种或混合接种都能够提高大麦产量，二者交互作用可以为作物提供比较平衡的营养并改善作物根系对 N，P 的吸收 (Belimov et al., 1995)。将解磷细菌用在荞麦、苋菜和玉米等作物上均能促进作物对磷的吸收、提高作物产量和品质。玉米和莴苣接种具有解磷能力的根瘤菌 (*Rhizibium leguminosarum* var．*phaseoli*)，可以使2种作物磷吸收量分别增加8%和6%，其解磷作用是中、低肥力土壤作物增产的重要原因 (Chabot et al., 1996)。将解磷细菌包裹在聚乙酸内酯中的缓释微生物肥料，可以有效解决接种后菌株解磷能力退化等问题 (Wu et al., 2007)。

解磷细菌能分泌植物激素和抑制植物病原菌生长。在植物根系中分离出的解磷细菌有的还能够分泌植物激素如吲哚乙酸、赤霉素、细胞分裂素等，刺激植物生长。从植物根系中分离出了20株解磷细菌，发现它们有分泌吲哚乙酸、赤霉素和细胞分裂素的能力 (Barea et al., 1976)。 Ponmurugan 和 Gopi (2006) 在研究细菌解磷能力的过程中发现它们具有分泌吲哚乙酸和赤霉素的能力。从小麦根系中分离出的解磷细菌具有分泌吲哚乙酸的能力，将此菌株进行诱变，诱变后的菌株也能分泌吲哚乙酸 (Kumar and Narula, 1999)。吲哚乙酸可以影响病原菌与植物之间的相互作用，从而具有抑制植物病原菌生长的作用。吲哚乙酸的作用机制主要是与谷胱甘肽转移酶联合作用；抑制病原菌的孢子和菌丝的生长 (Vassilev et al., 2006)。另外，作为玉米种子包衣的枯草芽孢杆菌能够抑制红粉镰刀菌引起玉米疾病 (Chang and Kommedah, 1968)。

（二）解无机磷细菌

分解无机磷的微生物主要包括假单胞菌属的一些种 (*Pseudomonas* sp.)，如草生假单胞菌 (*Pseudomonas herbicola*)等；无色杆菌属的一些种 (*Achromobacter* sp.)；黄杆菌属的一些种 (*F lavobacterium*)；氧化硫硫杆菌 (*Thiobacillusthiooxid ans*)等。

解无机磷细菌对无机磷酸盐的溶解作用主要包括微生物通过呼吸作用放出二氧化碳，周围的 pH 值被降低，引起磷酸盐的溶解；微生物在代谢过程中分泌有机酸（如乳酸、羟基乙酸、草酸、延胡索酸、琥珀酸、2-葡萄糖酮酸和柠檬酸等），草酸和柠檬酸的活化能力更强，而活化的机理是通过质子酸化、络合溶解等作用促进磷释放；某些微生物能释放硫化氢，而硫化氢可以与磷酸铁作用产生磷酸亚铁和正磷酸盐离子；解磷

细菌能吸收钙离子，使磷酸根离子游离出来；水生植物和浮游植物的残体能产生一些酸类，与磷酸盐中的钙、铁、铝螯合，使磷酸根释放出来，自身与铁、铝形成更稳定的物质供植物吸收利用；解磷细菌通过 NH_4^+ 的同化作用放出质子，降低 pH 值，从而引起磷酸盐的溶解。国外研究发现一些解磷菌只有在介质中有 NH_4^+ 存在时，才具有溶解无机磷酸盐的能力 (Asea et al., 1988)；当某些异养型解磷细菌的生存环境氧化状况发生改变时，它们能够将不溶态磷酸盐转化为可溶态的亚磷酸盐和次磷酸盐，如丁酸梭状芽孢杆菌（*Clos-tridiumbutyricum*）在极其潮湿厌氧状态的土壤中，能将磷酸盐转化为亚磷酸盐和次磷酸盐，从而被植物吸收利用。有研究证明解磷量虽然与培养液中的 pH 值存在一定的相关性，但培养介质中的 pH值的下降不是微生物解磷的必要条件 (Cheng, 2004)。

在高磷铁矿分离鉴定出了四株解无机磷细菌：*Leifsonia xyli* FeGl 02, *Burkholderia cenocepacia* FeSu 01, *Burkholderia caribensis* FeGl 03 和 *Burkholderia ferrariae* FeGl 01，并研究了他们的代谢磷酸三钙、磷铝矿 ($AlPO_4$)、绿松石 ($CuAl_6(PO_4)_4(OH)_x$)、羟磷灰石 ($Ca_5(PO_4)_3OH$) 的代谢过程，发现在培养基中没有检测到柠檬酸，检测到了一些有机二元酸和醋酸，其中*B. caribensis* FeG1 03 and *B. ferrariae* FeGl 01的有机二元酸的浓度变化差别很大 (Delvasto et al., 2008)。Selvaraj 等 (2008) 在分离鉴定了中国卷心菜根系附近的解磷细菌，其中有一株属于*Rhizobium radiobacter*，其他的均属于假单胞菌属 (*Pseudomonas poae, Pseudomonas trivalis*) 并发现了一株解磷酸三钙能力很强的菌株 *Pseudomonas poae*，它们在代谢过程中可以产生吲哚三乙酸，1-氨基环丙烷-1-羟酸酯脱氨基酶和含铁细胞。Chung 等 (2005) 从植物根系中分离鉴定了解磷细菌，它们主要属于*Enterobacter, Pantoea* 和 *Klebsiella*三个属。在委内瑞拉东南部的一个褐铁矿中分离鉴定的解磷细菌，这些菌株均可以分解利用磷酸三钙，但是都无法利用磷酸铁和磷酸铝，通过16S rRNA 基因序列分析，这些菌株主要属于*Burkholderia, Serratia, Ralstonia* 和 *Pantoea*这几个属，在代谢中都产生了有机酸 (Perez et al., 2007)。

目前农业中，从土壤中分离的解无机磷细菌主要用于促使植物的生长(Poonguzhali et al., 2008)。然而，在水环境中，解磷细菌的应用报道较少。由于生存环境的驯化作用，解磷细菌具有很强的耐受力。从 Daqiao 海岸分离出一种解磷细菌（*Kushneria* sp）.该菌既可以解有机磷也可以解无机磷，但对无机磷的溶解能力更强，它可在<20%(w/v)的氯化钠环境下存活（Qu et al., 2011）。解无机磷细菌与解有机磷细菌不仅能够促使水库中磷的释放，而且将磷以有机磷和无机磷的形式储存在细胞体内。较高温度及溶氧浓度均能促使解磷细菌在体内储存磷（Shen and Wang, 2011）。

解无机磷细菌可以通过分泌低分子量有机酸将不溶性的无机磷转化为可供生物利用的溶解态无机磷，该有机酸的分泌是解无机磷细菌利用葡萄糖氧化途径所得（Anthony，2004）. 解无机磷细菌的常见种类包括肠杆菌、 芽孢杆菌、泛生菌与假单胞菌等，其分布与生境密切相关。根际土壤中，存在伯克氏菌属（*Burkholderia*）（Kim et al, 2005），池塘沉积物具有泛生菌属（*Pantoea*）（Hu et al., 2010），；而从磷矿中则可分离得到灵杆菌属(*Serratia*)（Ben et al., 2009），。受铅污染的沉积物中，肠杆菌属（*Enterobacter sp.*）和泛生菌属均有发生（Park et al., 2011），。富营养化水生态系统沉积物解无机磷细菌的种类具有明显的多样性，其主要种类包括金杆菌属，微小杆菌属、成团泛生菌、不动杆菌属、假单胞菌属、肠杆菌属与产气单胞杆菌等 11 种菌（Genfu et al., 2005）。

（三）解有机磷细菌

分解有机磷的微生物主要包括芽孢杆菌的一些属，如巨大芽孢杆菌（Bacillus magaterium）、蜡状芽孢杆菌 (Bacillus cereus)等；变形菌属的一些种 (Proteus sp.)；沙雷氏菌属的一些种 (*Serra tia* sp.)；根霉属的一些种 (*Rhizopus* sp.)等。

解有机磷细菌对有机磷的矿化作用主要是在微生物其的代谢过程中产生胞外一些酶，（例如磷酸酶），并通过酶的作用使核酸和磷脂这样等典型的有机磷的 P-S，、P-N，和P-O 键断裂，从而矿化出可溶性的正磷酸盐从而产生可溶性的正磷酸盐，给浮游植物利用供浮游植物利用。有些解有机磷细菌甚至可以断裂 某些解有机磷细菌甚至可以断裂 C-P 键 (Nigel, 1998)，Zboinska 等 (1992) 发现 *Penicillium citrinum* 可以断裂 C-P 键。但在有效磷浓度低于一定值致使使得微生物经历感受低磷胁迫时，胞内碱性磷酸酶会被诱导合成并不断积累，其酶量可达到胞内总蛋白的6％ (Baker et al., 1995)。关于细菌如何利用有机磷的研究表明，细菌具有-G-3-P即sn-3-磷酸甘油的结合蛋白依赖性 UgpBAEC 转运系统，负责转运有机磷酸酯。UgpB 是周质空间结合蛋白，UgpA 和 UgpE 是膜内嵌蛋白，而 UgpC 为渗透酶。因此解磷细菌还有可能先将有机磷酸酯转运至胞内再进行酶解从而降解有机磷。另外，人们还发现细菌可以利用磷酸酯 (Pn)，由14个基因组成的 phn 操纵子来完成，它包括一个 Pn 转运系统和一个 Pn 降解系统 (Karl, 1980)。对于产生胞外磷酸酶的生物也存在异议。一般认为生物降解有机磷或矿物磷等非可溶性磷源的能力决定于胞内磷水平并受胞外有效磷浓度的影响，微生物对磷酸酶的分泌与胞内正磷酸盐的缺乏强度正相关。但在对磷脂酶 PC-PLC 的研究中，发现绿脓杆菌和枯草杆菌磷酸酶的分泌是受外源低磷水平诱导并在转录水平上进行调控的。另外，在实验室条件下对磷脂酶 PLC 的研究还发现某些磷脂酶 PLC 的基因是不受外源磷水平调控的。也有研究者分离到一株解磷能力不受胞内磷水平影响的菌株 (叶国平，2007)。

Mudryk (2004) 研究了在南波罗的海岸分离的解磷细菌，发现大多数都能水解 DNA 和植酸钙镁，小部分菌株可以分解甘油磷酸，对金属盐的水解研究发现碳酸氢钙>三铁磷酸盐>磷酸镁>磷酸钙>磷酸铝。不同的海滩上分离到的解磷细菌菌株代谢有机磷聚合体和水解无机磷的能力不同，但是在垂直分层上没有这样的差别，碱性磷酸酶的活性比酸性磷酸酶的高。Li 等 (2005) 研究了水库沉积物中的解磷细菌的垂直分布，结果表明解磷细菌的数目和每层沉积物中的磷的含量有直接的正相关关系，解磷细菌会在细胞内聚磷，特别是在低温条件下，随着温度的升高，他们的解磷活性会增强。根据16S rRNA基因序列的鉴定结果，他们属于*Bacillus* spp., *Bacterium* sp., *Microbacterium* sp., *Paenibacillus* sp. 和 *Pseudomonas* sp.。在西湖沉积物中分离出的6株解有机磷细菌：*Azospirillum* sp.，*Enterobacter aerogenes*，*Blastobacter aggregatus*，*Staphylococcus epidermidis*，*Acinetobacter haemolyticus*，*Cryptococcus albidus*（真菌）；还有3株解无机磷细菌：*Bacillus megaterium*，*Terrabacter tumescens*，*Janthinobacterium lividum* (Gen and Xue, 2005)。

（四）富营养化湖泊沉积物中解磷细菌分布特征

1、空间分布与季节变动

太湖北部自上世纪80年代末起就进入富营养化状态，2008年全湖处于富营养化中后期。2008年5月、7月、10月和12月对该湖6种营养状态的湖区（表2-1）沉积物解有机磷细菌和解无机磷细菌数量的分析结果表明，太湖解有机磷细菌 (Organic phosphorus mineralizing bacteria，OPB) 的平均数量为3.88×10^{7} cells g^{-1}，明显高于解无机磷细菌 (Inorganic phosphate-solubilizing bacteria，IPB) 的数量（7.0×10^{6} cells g^{-1}），且前者表现出明显的空间异质性（图2-5）。受污染相对较最严重的采样点年平均数达到5.1×10^{6} cells g^{-1}（干重），湖心区的年平均数为4.9×10^{5} cells g^{-1}（干重），有草区则为6.8×10^{5} cells g^{-1}（干重），明显低于污染较严重点的相应值。

表 2-1　采样点的营养参数

Sampling Sites	T1	T3	T4	T5	T6
TN (mg L^{-1}) *	7.5	4.5	2.25	2.45	1.2
TP (mg L^{-1}) *	0.25	0.15	0.085	0.08	0.055
Org-C (%) **	1.06-3.83	0.82	0.81		

*(陈永根 等, 2007) ** (Qu et al., 2007)

季节上，太湖沉积物 OPB 在冬季（12月、2月和3月）数量最少，春季（4月和5月）、夏季（7月）数量较多。

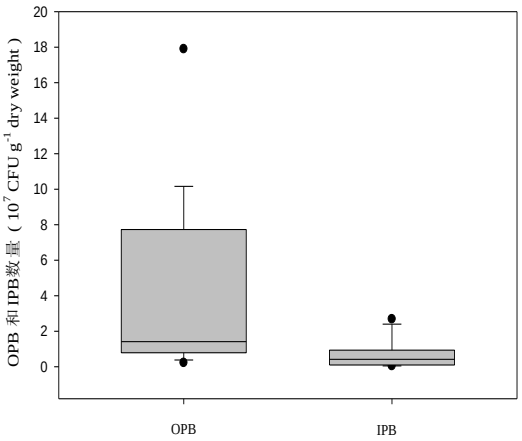

图2-4　太湖沉积物OPB 与 IPB 数量对比

杭州西湖沉积物IPB 和 OPB 的比较结果表明，IPB 菌株每天可以释放水溶解性无机磷 50 mg mL^{-1}，而 OPB 菌株仅可以释放水溶解性无机磷 2 mg mL^{-1} (Gen and Xue, 2005)。而在中国官厅水库沉积物中的研究结果显示，IPB的数量为 6×10^2-8×10^4 cells g^{-1}（干重），OPB的数量为 1.9×10^3-6.3×10^4 cells g^{-1}（干重）(Li et al., 2005)，两者数量无显著差异。在太湖的沉积物中铁结态磷是磷的主要存在形态，其次为钙结合态磷 (Song et al., 2009a; Zhou et al., 2007; Zhou et al., 2008)。在太湖3个研究点中，4月叶绿素 a 浓度的升高与沉积物中铁结合态磷的变化趋势相同。到了6月，沉积物中 IPB 和 OPB 的数量都达到了最高，特别是 OPB 的数量，叶绿素 a 浓度也达到了峰值。虽然 IPB 的数量从2月到6月都很高，但是它不是沉积物磷释放的主要来源，因其数量与叶绿素 a和溶解态反应性磷浓度均没有相关关系。在太湖湖湾沉积物中，钙结合态磷为磷的主要存在形态，沉积物中的 IPB 数量极少(Song et al., 2009a)。如图2-5所示，OPB 数量较高，因此，太湖沉积物中 OPB 在磷的释放过程中具有更为重要的作用。

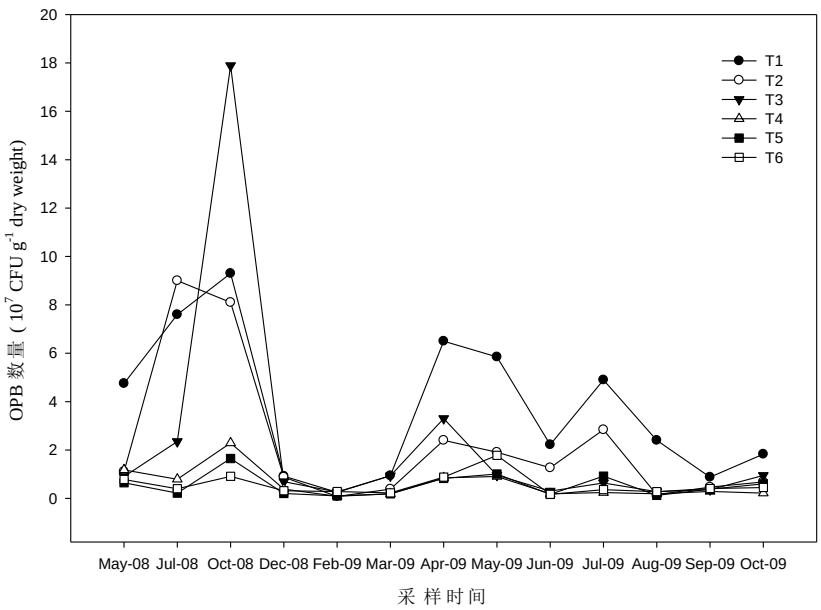

图2-5　太湖沉积物 OPB 的空间分布和季节变动

从水平方向上看，太湖北部的OPB 数量也最多（图2-4），这可能与该区域污染程度较重有关，因为该点沉积物有机质含量相对较高（表2-1）。在太湖北部的13个采样点中，位于该采样点附近的区域显示出最高的脂肪族碳水化合物浓度，这种脂肪族碳水化合物是复杂污染物的主要成分，主要来源于附近城市人类生活垃圾和工业生产垃圾 (Qu et al., 2007)。该区是整个太湖污染最严重的区域，磷含量也最高，在所有的磷形态中铁结合态磷占优势（Fe(OOH)*P，平均数百分比为47%），有机磷亦为重要组成部分（acid-soluble + hot NaOH-extractable organic P = 25%），此外，在6个采样点中，该点沉积物有机磷含量最高 (Zhou et al., 2008)。在官厅水库沉积物垂直分布中 IPB 和 OPB 的数量与磷浓度均正相关 (Li et al., 2005)。所以，解有机磷细菌的数量与沉积物中的有机质和有机磷这两种营养形式存在密切的关系。

从季节变化方面分析，太湖沉积物 OPB 的数量变化很大， 2008年和2009年均在在春季（4月或5月）达到峰值（图2-5），其原因可能在于藻类亦于同期，因此其沉积量最大。从一月到四月，太湖的3个研究点中，上覆水和间隙水中的溶解态反应性浓度与浮游植物密度增加的趋势相同 (Cao et al., 2007)，另外，太湖2个研究点中叶绿素 *a* 浓度也是在四月达到最高 (Song et al., 2009a)。太湖着生藻（periphytic algae）的种类和生物量在四月最高，在冬季最低 (袁信芳等，2006)，与 OPB 数量的变化趋势是一致的。因此，太湖浮游植物和着生藻可能都是沉积物有机质的来源，且为 OPB 生长的碳源。

2、解有机磷细菌的形态与生化特征

解磷细菌是功能菌的群体，与解磷作用有关的酶是磷酸酶，其特异性的保守基因可能是磷酸酶基因，但是磷为构成核酸的主要元素，生物体中很多都有编码此酶的相关基因，例如所有的浮游生物，包括细菌、藻类、真菌、浮游动物均可以分泌磷酸酶，目前还没有发现细菌的磷酸酶有什么特殊性。故只能借助16S rRNA 基因来进行鉴定。因此，解磷细菌主要采用 Broderick 等 (2004) 的方法，即为传统的通过富集、纯化培养，借助显微镜观察,根据其形态构造和细胞的生理生化特点，并结合16S rRNA 基因的序列来进行鉴定。

从太湖沉积物中筛选六种常见的有机磷细菌菌株，对其进行形态观察（表2-2）与生理生化监测（表2-3）和分子鉴定（表2-4）。6 株菌的登录号分别为：GQ381280、GQ381281、GQ381282、GQ381283、GQ381284、GQ381285。

表 2-2　解有机磷细菌的形态观察结果

菌株	菌落颜色	形状	革兰氏染色	菌落形态
TA	白色	杆状	G^+	圆形，光滑，不透明
TB	红色	杆状	G^-	圆形，光滑，不透明
TC	橘红色	杆状	G^-	圆形，光滑，不透明
TD	浅红色	杆状	G^+	圆形，光滑，不透明
TE	紫色	杆状	G^-	圆形，光滑，不透明
TF	灰色	杆状	G^-	圆形，光滑，不透明

G^+为革兰氏染色阳性 G^-为革兰氏染色阴性

表2-3　解有机磷细菌的生化鉴定结果

菌株	TA	TB	TC	TD	TE	TF
细胞特征						
葡萄糖	+	+*	+*	+	+*	-
果糖	+	+	+	+	+	+
蔗糖	+	-	-	+	-	-
甘露醇	+	-	-	+	-	-
乳糖	-	+*	+*	-	+*	-
麦芽糖	+	+	+	+	+	-
甘油	+	-	-	+	-	-
淀粉	-	-	-	-	-	-
油脂	+	+	+	+	+	+
明胶	+	+	+	+	+	+
甲基红	+	-	-	+	-	-
硝酸盐	+	+	+	+	-	-
柠檬酸	-	+	+	-	+	+
氧化酶	-	-	-	-	-	+
过氧化氢酶	+	-	-	+	+	+

+：阳性；−：阴性；*：弱

解有机磷细菌的系统发育树（图2-6）分别用MP和NJ (under the GTRtItG model of evolution, -ln L= 9534.8672) 2种方法建得，节点上面的数字是MP法的支持率，节点下面的数字是NJ法的支持率。当支持率大于50时才有效。结果显示，TA 和 TD 比较接近，他们都比较接近于 *Bacillus cereus*。菌株 TB 和 TE 也比较接近， TB 能与硝酸盐呈阳性反应而 TE 呈阴性。 根据伯杰氏细菌手册第九版 TB 与 *Stenotrophomonas maltophilia* 接近而 TE 与 *Xanthomonas* sp.接近。 TC 和 TF 分别与 *Stenotrophomonas* sp. 和 *Pseudomonas* sp.接近。 它们在GenBank数据库中的登录号分别为TA, TB, TC, TD, TE, TF：GQ381280-GQ381285。从系统发育树上可以看出，太湖沉积物解有机磷细菌的多样性低，主要属于γ-proteobacteria 和 low (G+C) % Gram positive bacterium两个类群。

表2-4　解有机磷细菌的分子鉴定结果

菌株	最适菌种及其登录号	相似性	查询覆盖	登录号
TA	*Bacillus cereus* (AB355699)	99%	0%	GQ381280

TB	*Stenotrophomonas maltophilia* (EF491967)	99%	0%	GQ381281
TC	*Stenotrophomonas* sp. (AB255384)	99%	0%	GQ381282
TD	*Bacillus cereus* (AB247137)	99%	0%	GQ381283
TE	*Xanthomonas* sp. (FJ600362)	99%	0%	GQ381284
TF	*Pseudomonas* sp. (DQ453820)	99%	0%	GQ381285

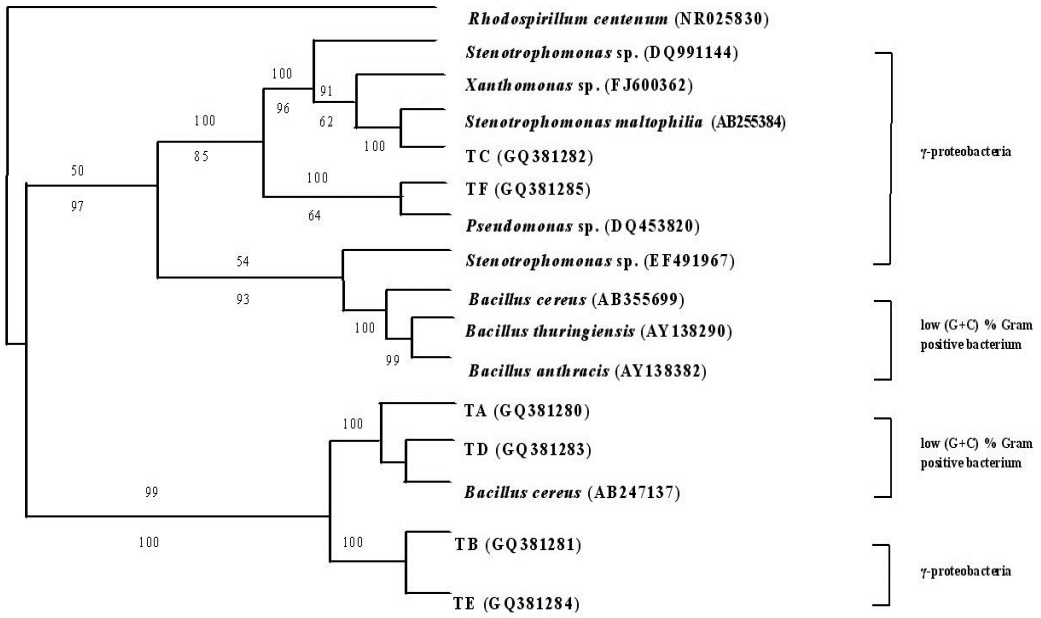

图2-6 太湖沉积物中有机磷细菌的16S rRNA 基因系统发育树

(注：分别用了MP和NJ2种方法建树，节点上面的数字是MP法的支持率，节点下面的数字是NJ法的支持率。当支持率大于50时才有效)

根据形态学、细胞生理生化性质和 16S rRNA基因序列分析，从太湖沉积物中分离出的6株解有机磷细菌属于*Bacillus cereus*, *Stenotrophomonas maltophilia* , *Stenotrophomonas* sp., *Bacillus cereus*, *Xanthomonas* sp., *Pseudomonas* sp., 与在西湖沉积物中分离出的 6 株解有机磷细菌有所不同，因湖泊沉积物 OPB 种类丰富，且具有明显的区域差异性。此外，从太湖水中得到的解有机磷细菌包括 *Bacillus thurigiensis*, *Bacillus pumilus*, *Bacillus* sp., *Bacterium* sp., *Microbacterium oxydans*, *Bacillus cereus* 和 *Bacillus simple* (冯胜等 2008)，其中 *Bacillus* 属的也见诸沉积物，故这种菌可能自沉积物迁移至水柱之中。

3、解有机磷细菌解磷能力的比较

沉积物磷的释放将促进水体富营养化过程，近年来的研究结果表明，微生物亦为控制和影响沉积物磷释放的重要因素，可直接参与磷循环 (Clavero et al., 1999; Goedkoop and Pettersson, 2000; Tornblom and Rydin, 1998)，微生物将沉积物中的有机磷分解为无机磷，并将不溶性磷化合物转化成可溶性磷。在好氧条件下微生物固定大量的磷，并在厌氧条件下将

其释放。沉积物中的微生物聚合的磷是植物有效磷的重要来源，在微生物组织中的含量为1.4％-4.7％ (Hedley and Stewart, 1982)。微生物死亡后，体内聚集的无机态磷大量释放出来，进入水中对富营养化产生影响 (Clavero et al., 1999; Hupfer and Gachter, 1995)。与真菌和放线菌相比，细菌在降解磷的过程中发挥的作用更大 (Kucey, 1983; Patil et al., 2002)。解有机磷细菌被视为土壤中磷酸盐的主要来源 (Tao et al., 2008)。因此，研究解有机磷细菌的解磷能力具有重要的生态学意义。

解磷能力可通过液体培养法和固体培养法加以量度，前者的评判指标为液体培养基中的溶解反应性磷浓度，后者的评判指标为固体培养基中解磷圈的大小。在从太湖沉积物分离的6株解有机磷菌株中，SRP 浓度最大的和透明圈直径最大的均为TB 菌株（图2-7、图2-8）。这6株OPB 菌株有着不同的解磷能力，这可能于它们作用的底物和解磷机制有关。在南波罗地海岸 Sopot 附近的一个海滩上分离出了解有机磷细菌，其解磷能力的研究结果表明，大多数菌株均可以水解 DNA，只有一小部分可以降解甘油磷酸 (Mudryk, 2004)。在被农药methamidopho（MAP）污染的地区分离出了14株解磷细菌，并研究它们降解 MAP 的过程。结果表明，不同菌株产生的中间代谢物不同，根据其代谢产物类型，10株菌被分为A、B、C三组，A组中的菌株通过断裂 P-N、P-O和 P-S 键将 MAP 降解为含磷的酸类；而B组和C组的菌株只能降解部分的P-N 和 P-S 键 (Lu et al., 2007)。另外，一些菌株同时具有降解有机磷和溶解无机磷的能力 (Tao et al., 2008)。

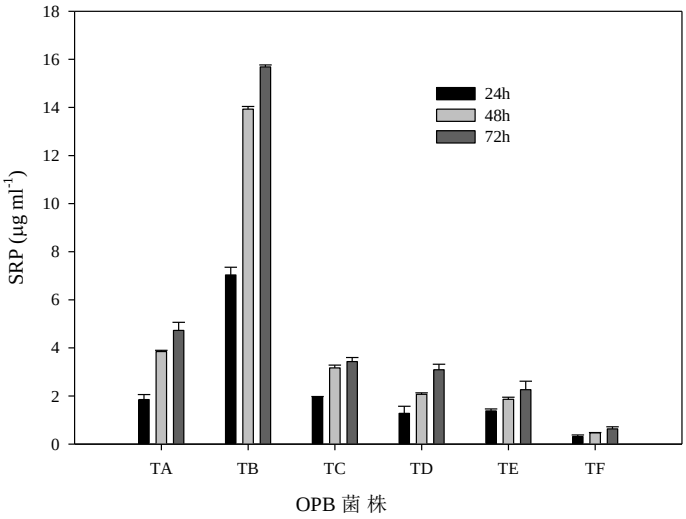

图2-7　6 株 OPB菌株的液体培养的解磷能力比较

4、解有机磷细菌数量与碱性磷酸酶活性的关系

胞外碱性磷酸酶在水生态系统有机质的转化过程中具有关键作用。它们通过水解机制将大分子转化为寡聚或单分子物质，催化有机磷分解为正磷酸盐，这是生物可利用性磷的重要补充途径 (Hernandez et al.，2000)，后者再度被细菌同化，在食物网中上述步骤是至关重要的。故胞外碱性磷酸酶活性的大小与水体富营养化程度密切相关，英国16个湖泊的研究结果表明，湖泊碱性磷酸酶活性与富营养化程度正相关 (Taga and Kobori, 1978)；美国水库的研究结果表明，沉积物中碱性磷酸酶活性与细菌总量正相关 (Sayler et al., 1979)。太湖沉积物中 OPB 的数量与 APA正相关（r=0.706, P<0.05, n=24）（图2-9），而这两者均正比于沉积物有机磷含量(Song et al., 2009a; Zhou et al., 2008)，太湖沉积物垂直分层的研究结果表明，APA 与解磷细菌的数量相关，相关系数为0.50-0.85 (宋炜 等 2007)。在淡水鱼塘中，解磷细菌，*Bacillus* spp. 是磷酸盐的最主要的来源 (Barik et al., 2001)，在海洋沉积物中，解磷细

菌的数量和 APA 有直接的相关关系 (Ayyakkan.K and Chandram.D, 1971)。简言之，上述结果为解磷细菌的酶学机制提供了更多的证据。

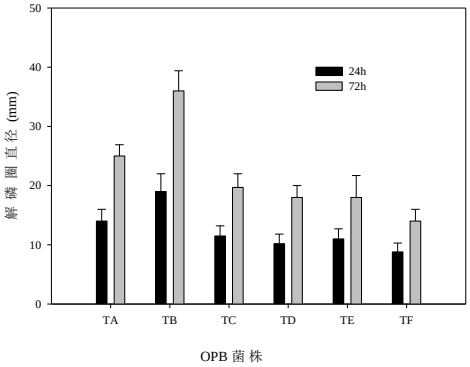

图2-8　6 株 OPB 菌株的固体培养的解磷能力比较

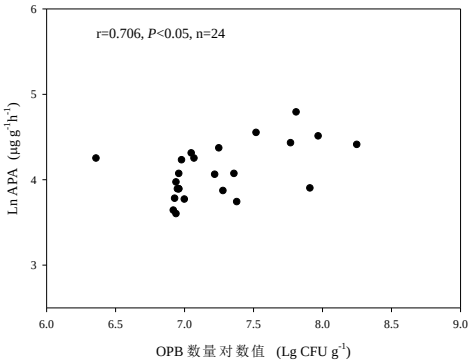

图2-9　太湖沉积物 OPB 数量与 APA 的关系

第二节　底部边界层大型消费者及其生活习性与方式

根据生活习性，底栖动物可分为固着生物、周丛生物、钻蚀生物、底埋生物、水底匍匐动物和水底游泳动物。固着生物包括固定在基质上营固着生活的动物，终生不再移动，固着动物包括几乎全部海绵动物、苔藓动物和大部分的腔肠动物及其他门类的一些动物。由于相对静止的生活方式，固着动物采用被动的摄食方式，主要依靠水流带来的食物提供营养。附着动物：附着生长后仍可移动。例如贻贝、扇贝、珠母贝等，常以发达的足丝附着在基底上，这些贝类可分泌新的足丝附着在新的环境上。临时固着的种类较多，方式也不同。如蛭类用吸盘固定，某些摇蚊和石蛾幼虫则固定于底质上得巢、管等。匍匐动物：指栖居于水底表面稍能移动。它们包括大部分腹足类软体动物、海星类、海胆类、和一些双壳类软体动物，这类动物一般都具有宽大的基部和扁平的体型，以便保持平衡状态。攀爬动物泛指爬行于底质表面和水底突出物（例如水草）上得动物，在底质表面爬行的类群个体都较大，常有较厚的贝壳或被甲。如腹足类的环棱螺、圆田螺及甲壳类的各种蟹类和螯虾等，昆虫中的红娘华等在突出物上攀援的种类大多数体型较小，贝壳也相对较薄，例如寡毛类的仙女虫科，该类动物中有不少种类营负管或者负囊的生活习性负管由砂粒构成并随虫体而移动。由厚重的负管的种类多只在泥表爬行，而负管轻巧的种类则常见于水生植物上。管栖动物主要包括一些能分泌管子埋栖于沙泥中得种类。如有的沙蚕生活在 U 型革质管内，管外壁粘附砂粒和壳片，绝大多部分埋入泥沙中，管得两端由开口，虫体终生栖居管中，身体中断疣足的腹肢变为腹吸盘吸住管壁，背肢变为扇状体，可以鼓动管内的水流动，这些变异是对管栖生活适应的结果。底埋动物是指栖息于泥沙中的一类动物，也包括挖洞穴局的动物，例如有一些环节动物、软体动物和甲壳动物。钻饰动物，有些动物具有特殊的技能，可以通过机械的或者化学的方式钻蚀坚硬的岩石或者木材等物体，他们生活在自己所钻蚀的管道中，所以成为钻蚀动物。穴居动物常有部分身体暴露出底质外，例如颤蚓类常将尾部暴露出啦并不断的摇摆，造成水流以获取容氧，有些种类如尾鳃蚓则在尾部各节有成对的指状鳃，以提高溶氧的流通，河蚬则有很长的进出水管便于从水中吸收氧气和滤食悬浮食物颗粒，另外蚌类还具有肌肉发达的斧足也是底质穴居开凿穴道的一种适应（Geraldine, 2006；刘建康, 2000）。

一、寡毛类

寡毛类（Oligochaeta）系环节动物门中的一纲，为蚯蚓类，是富营养化浅水湖泊最为常见的底栖动物类群。寡毛类体较长，横切面呈圆形，少数种类背腹扁平。身体具体节，内外均很明显，体腔被隔膜间隔，无疣足。刚毛远比多毛类少，构造简单，按一定的排列形式，直接着生于各体节的体壁上。寡毛类无触手、触须和鳃（尾鳃蚓和蛭形蚓等例外）。肛门位于身体后端，少数具吸盘，雌雄同体。目前发现的寡毛类环节动物大约有 6700 多种。

寡毛类底栖动物多分布在 0-10cm 层沉积物中，寡毛类底栖动物对表层沉积物的在改造作用非常明显，寡毛类通过物理性的扰动作用产生大量的通道，增强了沉积物的扩散系数和通透性，加大了上覆水-沉积物界面之间交换通量。穴居动物常有部分身体暴露出底质外，例如颤蚓类常将尾部暴露出啦并不断的摇摆，造成水流以获取容氧，有些种类如尾鳃蚓则在尾部各节有成对的指状鳃，以提高溶氧的流通（Geraldine, 2006）。

二、摇蚊幼虫

摇蚊科幼虫是底栖动物群落的重要组成部分，有关摇蚊幼虫的生物学特性的研究已经有不少的报道，富营养化淡水湖泊中最为常见的摇蚊幼虫分别为中国长足摇蚊（*Tanpus chinensis*）、大红德永摇蚊(*Tokunagayusurika akamusi*)、羽摇蚊(*Chironomus plumosus*) 。不同种类的摇蚊幼虫生物学特性也尽相同，中国长足摇蚊营自由生活，不筑巢，但是也能深入淤泥几厘米深处，以食碎屑为主，兼食藻类，羽化期在8月-9月；大红德永摇蚊垂直向下筑巢，以食碎屑为主，兼食藻类，该物种在5-10月份会进行垂直迁移深入到更深的沉积物下，影响该物种垂直迁移的因素主要是温度，该物种是一种冷水性的种类，可作为一种热敏感的指示生物，羽化期在11月-来年1月份（郭先武，1995；Baker，1979）；而羽摇蚊营筑“U”型巢生活，以食碎屑为主，羽化期在5月、8月份 (Walshe，1974; Florian Mermillod-Blondin，2004; Geraldine Nogaro，2006)。摇蚊幼虫穴居在U型管中利用富含氧气的上覆水在管道流动而使管道空气流通。不仅为其呼吸提供氧气，而且使周围环境产生了氧化带，提高了有机物的质量不稳定性和降解性。

三、软体动物

软体动物是浅水湖泊底栖动物的重要组成部分之一，双壳类软体动物主要营滤食和食悬浮生活，因而双壳类软体动物可以通过滤食沉积物-水界面的碎屑、细菌、浮游植物和悬浮的颗粒态有机质等将沉积物-水界面耦合在一起，同时他们代谢的排泄物沉积在沉积物表面，从而改变沉积物-水界面的生物地球化学循环（Newell, 2005；Vaughn, 2001） 。

河蚬生活在底质为砂、砂泥或泥砂的江河湖泊、池沼、沟渠中,以通海江河的咸淡水交汇处分布密度较大;营穴居生活,穴居深度2～5 cm。水温低于5 ℃时,停止摄食;高于32 ℃时,可能死亡;适宜生长水温为9～32 ℃。河蚬为杂食性动物,摄食底栖藻类、浮游生物和有机碎屑等,以鳃过滤的方式取食。河蚬3 月龄(壳长1. 1～1. 2 cm) 达性成熟,雄雌异体(偶有雄雌同体) ,分批成熟、分批产卵类型,体外受精。在福建的生殖期为1～12 月,以7～8 月为盛期;在江苏以6月上旬至9 月下旬为盛期。在适宜孵化的条件下,受精卵的胚体在担轮幼体期之后脱膜,此时体长200 μm;脱膜后进入面盘幼体期,期间营浮游生活;结束浮游生活后沉入水底,再经15～30 d 的发育,变态为针尖状的幼蚬,开始埋栖生活,这时把壳体埋在泥砂中,只露出水管进行呼吸和摄食、排泄. 软体动物的生长、分布与水生植被、食物等关系密切。如,保安湖中由于缺乏碎屑、细菌和浮游植物等食物资源,河蚬的密度较低 (刘月英，1979)。20 世纪60～80 年代,由于洪泽湖存在有利于河蚬生长与繁殖的环境(如适宜的流速、底质和食物资源等) ,河蚬逐渐成为优势种 （刘敏，2008）。短期实验初河蚬投放于沉积物表面时,能在几分钟内用斧状足挖掘沉积物进而将全部躯体钻入栖息,对沉积物表面造成了强烈的破坏和扰动,这瞬间破坏了沉积物表面的氧化层,使沉积物中氨态氮得以迅速突破氧化屏障进入上覆水中. 河

蚬属半运动食悬浮颗粒物的底栖动物,借助虹吸和过滤上覆水俘获悬浮有机颗粒,将其消化分解后与自身新陈代谢的产物一同排入上覆水中，河蚬是一种半运动食悬浮物的软体动物，它穴居于水底生活，以硅藻、绿藻或轮虫等浮游生物为食，携带食物和氧气的水就从进水管进入外套膜，最后又从出水管排出体外（陈振楼，2005；Nakamura，2000）

菲律宾蛤仔属大型底栖滤食性双壳贝类,倒立埋栖于泥沙中。蛤仔在穴中随潮水降落做上下升降运动,伸出水管索食,从而使颗粒物质发生转移,进而改变沉积物的理化性质。蛤仔的最大分布深度可达 11cm ,这与潮间带采样的时测的深度基本一致;表层示踪砂的最大迁移深度 5cm ,8cm 深处向上迁移所达最小深度为 4cm ,可能与放置的示踪砂数量有关。Gontier 等人在泥质沉积物中作了类似的实验,在距沉积物表层 6. 3cm 处加入示踪颗粒,14 天后,示踪颗粒无明显迁移现象,整个实验所测的最大迁移深度不超过 11cm ,一般在 7～8cm 之间,原因是泥质沉积物中大型底栖动物的垂直分布较浅;于子山等分别做了紫彩血蛤(*Nuttallia olivacea*) 和心形海胆(*Echinocardium cordatum)* 的类似扰动实验,紫彩血蛤是砂质潮间带滤食性种类,测得了 12cm 的最大分布深度,心形海胆的活动范围主要在表层,测得的最大分布深度是 6～7.5cm。滤食性双壳贝类对沉积物具有一定的生物扰动作用。按照传统概念,生物扰动是指底栖动物,特别是沉积性大型动物的活动对沉积物初级结构造成的改变。然而,菲律宾蛤仔通过自身的活动分别使 28. 2 %的示踪砂悬浮进入水体和 36. 1 %的示踪砂垂直下移,生物扰动导致其活动范围内的沉积物颗粒上下混合,并促使颗粒态和溶解态的物质释放进入水体再悬浮,由此证明菲律宾蛤仔不仅通过摄食(生物沉降) 控制水生态系统,且通过生物扰动影响沉积物 / 海水界面生源要素的交换通量（杜永芬，2004）

贝类通过生物过滤作用对水体中浮游生物及颗粒有机物质有着巨大的影响；以贻贝为倒．贻贝*(Mytilus edulis*)的滤水率可达5 L / g • h。贻贝能够利用上覆水中，乃至整个水域的浮游植物及颗粒有机物质，在均匀混合的海区，如Oosterschelde湾和Western Wadden海，贻贝能4～7 d中过滤整个水体， 牡蛎滤水率也达到了8 L/g • h。在饵料密度较低时，过滤的饵料可以被贝类有效地摄食，但饵料密度超过一目值时，一部分饵料以及不适口或营养价值低的颗粒将以假粪形式排出．这就是贝类对食物颗粒进行选择性摄食；Shumway等1985年的研究结果表明，滤食性贝类对饵料的选择可以分为三步：一是鳃的优先清除；二是唇瓣的吞咽前选择(Preingestive selection)；三是消化道的吞咽后选择(post—ingestive selection)。在高密度饵料水体中，贝类会产生大量的假粪，分珏更多的粘液，从而导致贝类的氯、碳损失。Essink等也认为，鳃的结构对浮游物的浓度有一种适应功能 (杨红生， 1998)。

覃雪波 2010 年利用微宇宙示踪技术,定量研究了天津北塘河口地区的天津厚蟹、沙蚕、泥螺和青蛤 4 种底栖动物对沉积物的扰动作用.结果表明：生物扰动对沉积物的分布具有明显影响.不同底栖动物扰动能力不同,对表层沉积物的扰动强度（扩散系数,10^-3cm^2 • d^-1）大小依次为：沙蚕（2.95）＞天津厚蟹（1.00）＞青蛤（0.78）＞泥螺（0.35）＞对照（0.05）;对深层沉积物则是天津厚蟹（3.10）＞沙蚕（2.33）＞青蛤（0.28）＞泥螺（0.15）＞对照（0.05）.这种差异主要与不同底栖动物所属的功能群不同有关.底栖动物体积与表层沉积物扩散系数显著相关（P＜0.05）,可采用底栖动物体积预测其对沉积物的扰动强度 。

四、甲壳动物

甲壳纲动物是一类节肢动物，有坚硬的外壳包裹着身体，常见的如螃蟹和虾等。由于此类动物主要生活在沉积物表层等水底部，因此对沉积物表层有破坏性影响。

蟹类在取食、掘穴、栖息和滩面运动过程中将对潮滩沉积物表面结构进行主动的改造和破坏，待高潮海水淹没时，滩面这些蟹类的活动痕迹进而影响到沉积物一水界面的颗粒及溶解质的交换。蟹类动物在潮滩上活动范围广，运动形式多样，行为和功能复杂，如步行、奔跑、埋伏、游泳、穴居等 （戴爱云，1986）。大量研究显示，蟹类对其栖息地环境状况具有

显著的改造作用，如影响沉积物颗粒粒度及有机质的空间分配，改变沉积物的化学性质，发达的洞穴结构使得沉积物中氧的可利用性增大，提供了更多沉积物早期成岩过程所需的电子受体，改善表层下沉积物的微生物活动，促进了沉积物有机氮的矿化释氨控制沉积物中的微生物活动及影响其他底栖动物的丰度等（Warren,1986; Morrisey,1999）。高潮滩蟹类底栖动物活动对潮滩滩面地貌施加了显著的改造作用，蟹类活动较集中的地段，蟹洞覆盖率达到2～3%，滩面掘出沉积物高达1～1.5 kg / m。潮水淹没情况下，小范围内高密度的蟹类活动能通过机体排泄、加强沉积物再悬浮及促进沉积物一水界面溶质交换等方式致使沉积物出现三态无机氮的巨大释放。蟹类活动造成的洞穴结构及对沉积物的翻动混合能增加沉积物中的氧气含量，促进沉积物中有机氮的矿化和铵态氮的释放，造成无机氮在沉积物中的剖面分布特征发生较大变化 （刘杰，2008）。在河口淤泥质底质掘穴生活的种类挖掘沉积物，当其掘穴活动时，向外排出颗粒。它们的身体呈流线型，使得挖掘更加容易。各种各样的沙蚕是典型的掘穴生活动物，它们将挖掘出来的颗粒物堆积在河口潮滩上，形成一个一个的小沙堆。蟹类洞穴有时深达一米多，而且洞穴之间彼此交汇。不仅如此，蟹类的警觉性也非常高，稍有动静，便立即爬入洞穴之中。在沙质底质空隙中生活的种类居住在沙粒间的空隙内，它们能够快速地移动。一般来说，空隙中生活的群落比掘穴群落更加多样化。沙滩的高渗透性和高的波能促使水快速交换、有机质更新以及把氧抽入沉积物表层以下。于是，在这些区域，小型底栖动物能够深深地钻入沉积物中，有时可深达1m（袁兴中，1999，2002）。

螯虾的食性很杂，各种鲜嫩的水草、水体中的底栖动物、软体动物、大型浮游动物，及各种鱼、虾的尸体及同类尸体都是螯虾的喜食饵料，对人工投喂的饲料也很喜食。在生长旺季，池塘下风处浮游植物很多的水表面，能够观察到螯虾将口器置于水平面处用两只大螯不停划动水将水面藻类送人口中的现象，表明螯虾甚至能够利用水中藻类。螯虾掘洞的深度是决定其危害程度的关键因素。根据对 35 例克氏螯虾洞穴的实地测量，大多数洞穴的深度在 50～80 厘米，约占测量洞穴的 70％左右，部分洞穴的深度超过 1 米，最长的一处洞穴达 2. 1 米。通常，横向平面走向的螯虾洞穴才有超过 1 米以上深度的可能，而垂直纵深向下的洞穴一般都比较浅。螯虾的掘洞速度很快，尤其在放人一个新的生活环境中尤为明显。在大丰螯虾试验地中，放人螯虾经一夜后观察，在砂质土壤条件下，大部分螯虾所掘的新洞深度超过 30 厘米螯虾掘洞的洞口位置通常选择在水平面处较多，但这种选择常因水位的变化而使洞口高出或低于水平面，故而一般在水面上下 20 厘米处螯虾洞口最多。但螯虾掘洞的位置选择并不很严格，在水上池埂，水中斜坡，及浅水区的池底部都有螯虾洞穴（郑生顺，1999）。

谭氏泥蟹主要通过生物扰动如掘穴活动，增加沉积物一水气三相界面之间的接触面积，促进沉积物界面附近氮营养盐物质交换过程，蟹类动物具有较强的生物扰动作用，通过掘穴活动改变了沉积物物理结构，增加了单位表面积下沉积物与大气之间的接触面积，使沉积物氧含量大为增加，因此促进了潮滩沉积物中氮的生物地球化学循环过程速率（刘敏，2005）。黄河口潮滩松软沉积物上生活着大量的螃蟹,在平坦裸露的潮滩上挖掘出漏斗状的洞穴,洞穴入口的最大直径可达到10 cm ,深度达35 cm。漏斗状的洞穴在涨落潮过程中保持开口,以捕获沉积物,螃蟹的活动又使深层和表层的沉积物相互混合,导致沉积物再悬浮或运移,这个过程对表层沉积物物理力学性质的改变产生重要影响（Bortolus，1999）。Iribarne et al. 在巴西和阿根廷之间河口地区的研究表明: 螃蟹每天掘出物可达到5kg/ m^2 (湿重) 。这些螃蟹的排泄物和掘出物在洞穴口形成小土墩或球状颗粒散落在潮滩表面,经历了若干个潮周期后,成为表层沉积物的一部分，故表层沉积物在往复潮流作用下所发生的运移受颗粒大小、水动力条件、生物活动的影响。黄河口刁口潮滩螃蟹扰动区与无螃蟹扰动区的沉积物物理力学性质比较,表现为高含水率、高渗透性、表层沉积物细化,下层粗化,表层强度降低,下层强度增强的对比特征。同时,这些沉积物的物理力学性质之间存在相关性。螃蟹扰动土体的含水率在20 cm 深度以上,明显大于无螃蟹扰动的土体,这和研究区大多数的穴居螃蟹的活动深度在20 cm 左右

相一致。沉积物含水率的增加,可能是由于螃蟹的掘穴活动使沉积物结构变得疏松,孔隙率增加,在涨落潮过程中,沉积物的含水率增加。而含水率的增加,导致沉积物强度的降低。螃蟹扰动区上部土体的强度降低,下部土体强度增大的特点,这是因为: 生物活动增加了上部土体的含水率; 生物活动把下部细粒物质带到表层,下部沉积物粗化,粗粒物质有利于排水固结和强度增加（陈友媛，2007； Rhodes，1974）

五、游泳动物

游泳动物（nekton）是指在水层中能克服水流阻力自由游动的水生动物生态类群。淡水中游泳动物主要包括脊椎动物的鱼类、头足类和甲壳类的一些种类，以及爬行类和鸟类的少数种类组成，其中主要是鱼类。绝大多数游泳动物是水域生产力中的终级生产品，产量占世界水产品总量的 90％左右。游泳动物是一类经常在水底游动的动物，它们具有发达的运动器官（如附肢），具有一定的游泳能力。游泳动物能主动活动，其活动主要靠发达的运动器官。这类器官不仅可克服海流与波浪的阻力，进行持久运动，还可迅速起动，以利捕捉食物、逃避敌害等。水底游泳动物由各种各样的运动方法，鱼类为了适应水中运动，往往具备典型的流线体型；甲壳类动物游泳时利用胸肢（蟹类）或者腹肢（虾类），双壳类软体动物中的扇贝利用反射原理活动，它们把水从经常活动的壳瓣下射出而移动（刘健康，2000）。对于那些习惯在水底活动的游泳动物，游泳时所产生的水流甚至直接摩擦底部将对湖底的沉积物形成物理性扰动。

六．多毛类

底栖的沙蚕主要生活于沉积物间隙中，穴中或管中，还会在沉积物上自由爬动．持续地爬行将小颗粒整合集结成团块，通过生物引灌(bioirrigation)把水泵进、泵出，从而改变沉积物的初级结构。它们还能通过摄食、循环、呼吸、排泄等行为改变沉积物的生物和物理化学性质（Aller, 1980）。Christensen等报道了在有杂色刺沙蚕*(Nereis diversicolor*)的生境中，沉积物表面变得粗糙、不规则。出现了0.5-1.0 cm高的类似烟囱状结构，在有双齿围沙蚕(*Nereis virens*)的生境中．沉积物表面比较平滑。但摄食活动使沉积物更加不规则。没有类似烟囱状结构：它们沉积物表面都出现了褐色的氧化带。Michaud等在研究波罗的海白樱蛤(*Macoma balthica*)和双齿围沙蚕(*Nereis virens*)对沉积物营养盐通量影响时发现．双齿围沙蚕*(Nereis virens*)用黏液对沉积物进行包装，在沉积物上有规律地伸展它们的虹吸管，试验结束时，沉积物出现了5 cm的褐色氧化带 (孙思志，2010)。

第三节　界面微环境底栖藻类的生长与生活习性

营养物质在水/沉积物界面的生物地球化学行为对湖泊，尤其是浅水湖泊的水环境与生态系统具有极为重要的影响(Lee and Micheal，2003；Lijklema,1977；Lijklema，1993。固着藻在营养物质的生物地球化学循环过程中具有重要作用。如 Luijn 等(1993)研究了低栖固着藻类对水/沉积物界面营养物质迁移转化的影响，明确了其对界面生物化学过程的作用。事实上，底栖藻类不仅是许多浅水湖泊的重要初级生产者，而且为其他水生生物提供了重要的微生境(Winter and Duthic,2000)；它们对环境因子的变化十分敏感，被广泛用于环境污染和水质监测的生物指示种(Kinross and Read,2000)。2004 年 6 月至 2005 年 4 月对太湖草型、藻型及过渡型区域以及两条出湖和两条入湖河道的调查表明，在水，沉积物界面的固

着藻类中，硅藻门(53.85%)和绿藻门(34.62%)的种类最多，其次是蓝藻门(7.69%)，而裸藻门(3.84%)相对较少，各采样点的优势种主要集中在硅藻门；在季节分布上，夏季和秋季种类和数量较多，冬季最少；在空间分布上，草型湖泊在全年(6 月份除外)的藻种类和密度居多，过渡型湖泊次之，藻型湖泊最低(11、12 月份除外)。另外，在藻型湖泊(站点 3)中发现了越冬的微囊藻（袁信芳和赵新燕，2007）。

在我国，湖泊中最常见的水华蓝藻种类为微囊藻。微囊藻常为富营养化水体中的优势藻类种群，这与其种群繁殖方式密切相关。在有典型水体分层现象的湖泊中，当水温降低到一定阈值时，微囊藻营养体（多为单细胞或几个细胞聚合成的小群体）下沉至湖泊底部，并继续保持营养体方式度过冬季。次年，当营养体获得“适宜”的环境条件，细胞复苏，开始源源不断地由底泥表面上升至真光带，从而为种群的大量暴发提供了必须的“种源”（宋立荣，2007）。这一过程十分复杂，即使在同一种类中，也没有一定的模式（图 2-10）。

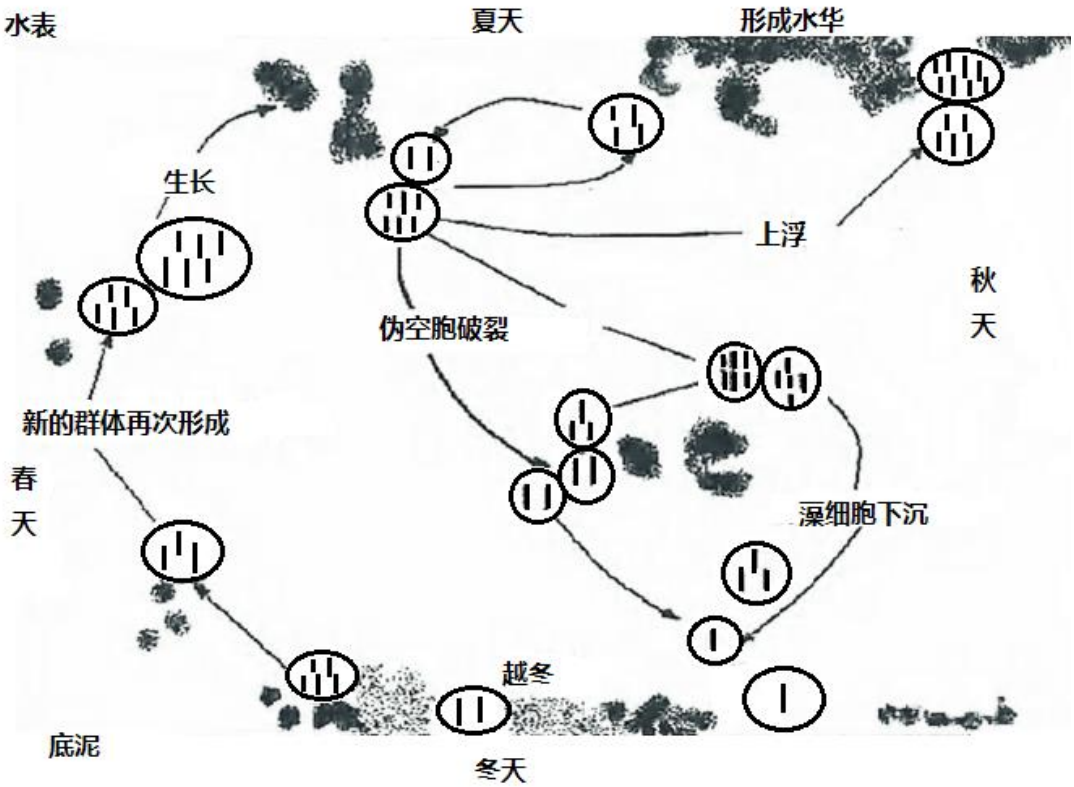

图 2-10 微囊藻细胞越冬、复苏示意图

（宋立荣，2007）

武汉东湖是一个富营养型亚热带浅水湖泊，其沿岸带底栖藻类群落的季节分布特征明显，夏季的优势种群是一些体积很小的硅藻类曲壳藻(*Achnanthes* spp．)，其他大部分季节是绿藻门的团集刚毛藻(*Cladophora glomerata*)和硅藻门的变异直链藻(*Melosira varians*)。不同样点间的底栖藻类现存量差异不显著，但优势种类不同，以团集刚毛藻为优势的绿藻在处于中富营养区域的磨山样点比例最高，以变异直链藻为优势种的硅藻在严重富营养化的水果湖样点中比例最高。底栖藻类月平均现存量(以叶绿素 *a* 计)的时间变化格局为夏季最低(41.5 ug/cm^2),逐渐增加到秋、冬季节的最高峰值(55．3ug/cm)。造成东湖夏季底栖藻类现存量低的原因是雨季水体环境的不稳定性和水位升高造成的低光照。不同样点间的 chl *b*、chl *c* 及 chl b/a、chl c/a 值具有显著差异，分析这种差异显示：在东湖的富营养化条件下，过渡的富营养化能增加底栖藻类群落中硅藻的比例，却降低了绿藻的比例；不同环境条件下的底栖藻类群落结构具有特异性，分析底栖藻类群落结构可以用来评价水环境健康状况。东湖底栖藻

类现存量的季节变化规律与浮游藻类不同，它和水温显著的负相关，但温度和浮游藻类并不是影响东湖沿岸带底栖藻类生物量变化的直接因子。团集刚毛藻等底栖丝状藻类给各种底栖动物提供了食物和栖息环境，在东湖生态系统中具有重要的作用和功能(裴国凤和刘国祥，2007)。

参考文献

陈永根，刘伟龙．2007．太湖水体叶绿素a 含量与氮磷浓度的关系．生态学杂志，26: 2062-2068

陈友媛，刘道彬，贾永刚等. 2007. 生物活动对黄河口潮滩表层沉积物扰动作用的研究. 中国海洋大学学报, 37 (5): 829-833

陈振楼，刘杰，许世远等. 2005. 大型底栖动物对长江口潮滩沉积物-水界面无机氮交换的影响. 环境科学, 26

戴爱云，杨思谅，宋玉之等. 1986. 中国海洋蟹类[M]. 北京: 海洋出版社, 488

杜永芬，张志南. 2004. 菲律宾蛤仔的生物扰动对沉积物颗粒垂直分布的影响. 中国海洋大学学报(自然科学版)(06).

冯胜，秦伯强，高光. 2008. 太湖磷转化细菌与水体磷形态关系. 湖泊科学, 20: 428-436 13

郭先武. 1995. 武汉南湖三种摇蚊幼虫生物学特性及其种群变动的研究. 湖泊科学，7 (3): 249-255

刘建康. 2000. 高级水生生物学. 北京: 科学出版社

刘杰，陈振楼，许世远等. 2008. 蟹类底栖动物对河口潮滩无机氮界面交换的影响. 海洋科学, 32 (2): 10-16

刘敏，侯立军，许世远等. 2005. 长江口潮滩生态系统氮微循环过程中大型底栖动物效应实验模拟. 生态学报, 25 (50): 1132-1137

刘敏，熊邦喜. 2008. 河蚬的生态习性及其对重金属的富集作用. 安徽农业科学, 2008, 36 (1): 221-224

刘月英，张文珍，王跃先. 1979. 中国经济动物志———淡水软体动物[M]. 北京:科学出版社, 119-123

裴国凤,刘国祥,胡征宇.东湖沿岸带底栖藻类群落的时空变化[J]. 水生生物学报,2007,31(6):836-842

宋立荣,张婷,郑凌凌. 水华蓝藻何以肆虐? [J].生命世界，2007，8:36 – 41

宋炜，袁丽娜. 2007. 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. 环境科学, 28: 2355-2360

孙思志，郑忠明. 2010. 大型底栖动物的生物干扰对沉积环境影响的研究进展. 浙江农业学报, 22(2): 263-268

覃雪波，孙红文，吴济舟等. 2010. 大型底栖动物对河口沉积物的扰动作用. 应用生态学报, 2: 458-463

徐徽,张路,商景阁,代静玉,范成新.太湖梅梁湾水土界面反硝化和厌氧氨氧化[J].湖泊科学,2009,21(6):775-781

杨红生，周毅. 1998. 滤食性贝类对养殖海区环境影响的研究进展. 海洋科学, 2: 42-44 18

叶国平，梁锦锋. 2007. 解磷细菌(PSB)解磷机理及应用研究进展. 安徽农学通报，13(9): 53-54

于子山，王诗红，张志南等. 1999. 紫彩血蛤的生物扰动对沉积物颗粒垂直分布的影响[J]. 青岛海洋大学学报, 29 (2) : 279-2282
于子山，张志南，韩洁等. 2000. 心形海胆的生物扰动对沉积物颗粒垂直分布的影响[J] . 中国学术期刊文摘, 6 : 95-97
袁信芳，施华宏，张晓蓉. 2006. 太湖着生藻类的时空分布特征. 农业环境科学学报，25: 1035-1040
袁信芳,赵新燕,施华宏,金相灿，王晓蓉.太湖水/沉积物界面固着藻类的时空分布特征[J]. 农业环境科学学报,2007,26(6)：2287—229
袁兴中，何文珊. 1999. 海洋沉积物中的动物多样性及其生态功能. 地球科学进展，15 (5): 458-463
袁兴中，陆健健，刘红. 2002. 长江口底栖动物功能群分布格局及其变化. 生态学报, 22 (12): 2054-2062
郑生顺. 1999. 克氏螯虾生活习性观察. 水产养殖, 4 : 9-10
Aller RC. 1980. Diagenetic processes neat the sediment—water interface of Long Island Sound．II．Fe and Mn [J]. Advances in Geophysics, 22: 351-415
Amano, T., I. Yoshinaga, et al. 2007. Detection of Anammox Activity and Diversity of Anammox Bacteria-Related 16S rRNA Genes in Coastal Marine Sediment in Japan. Microbes and Environments 22(3): 232-242.
Anthony, C. 2004. The quinoprotein dehydrogenases for methanol and glucose. Arch. Biochem. Biophys, 428: 2-9
Asea, P. E. A., R. M. N. Kucey, et al. 1988. Inorganic-Phosphate Solubilization by 2 Penicillium Species in Solution Culture and Soil. Soil Biology & Biochemistry, 20(4): 459-464
Ayyakkan.K, and Chandram.D. 1971. Occurrence and distribution of phosphate solubilizing bacteria and phosphatase in marine sediments at Porto Novo. Marine Biology, 11: 201-205
Baker, A.S., Ciocci, M.J., Metcalf, W.W., Jiang, W., Wanner, B.L., Martin, B.M., and Dunawaymariano, D. 1995. Investigation of the Salmonella-Typhimurium Phosphono-acetaldehyde hydrolase - evidence for a schiff-base mechanism. Faseb Journal, 9: A1433-A1433
Barea, J. M., E. Navarro et al. 1976. Production of Plant-Growth Regulators by Rhizosphere Phosphate-Solubilizing Bacteria. Journal of Applied Bacteriology, 40(2): 129-134
Barik, S.K., Prurshothaman, C.S., and Mohanty, A.N. 2001. Phosphatase activity with reference to bacteria and phosphorus in tropical freshwater aquaculture pond systems. Aquaculture Research, 32: 819-832
Belimov, A. A., A. P. Kojemiakov et al. 1995. Interaction between Barley and Mixed Cultures of Nitrogen-Fixing and Phosphate-Solubilizing Bacteria. Plant and Soil, 173(1): 29-37
Beman, J. M. and C. A. Francis 2006. Diversity of Ammonia-Oxidizing Archaea and Bacteria in the Sediments of a Hypernutrified Subtropical Estuary: Bahía del Tóbari, Mexico. Applied and Environmental Microbiology 72(12): 7767-7777.
Ben Farhat, M., A. Farhat et al. 2009. Characterization of the mineral phosphate solubilizing activity of Serratia marcescens CTM 50650 isolated from the phosphate mine of Gafsa. Archives of Microbiology, 191(11): 815-824
Bodelier, P., J. A. Libochant, et al. 1996. Dynamics of nitrification and denitrification in root-oxygenated sediments and adaptation of ammonia-oxidizing bacteria to low-oxygen or anoxic habitats. Applied and Environmental Microbiology 62(11): 4100-4107.

Bollmann, A., M.-J. Bär-Gilissen, et al. 2002. Growth at Low Ammonium Concentrations and Starvation Response as Potential Factors Involved in Niche Differentiation among Ammonia-Oxidizing Bacteria. Applied and Environmental Microbiology 68(10): 4751-4757.

Bortolus A , Iribarne O. 1999. Effect of the SW Atlantic burrowing crab Chasmagnathus granulate on a Spartina saltmarsh. Marine Ecology Progress Series, 178 : 79-88

Boyle-Yarwood, S. A., P. J. Bottomley, et al. 2008. Community composition of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in soils under stands of red alder and Douglas fir in Oregon. Environmental Microbiology 10(11): 2956-2965.

Broderick, N.A., Raffa, K.F., Goodman, R.M., and Handelsman, J. 2004. Census of the bacterial community of the gypsy moth larval midgut by using culturing and culture-independent methods. Applied and Environmental Microbiology, 70: 293-300

Burrell, P. C., C. M. Phalen, et al. 2001. Identification of Bacteria Responsible for Ammonia Oxidation in Freshwater Aquaria. Applied and Environmental Microbiology 67(12): 5791-5800.

Cao, X.Y., Song, C.L., Li, Q.M., and Zhou, Y.Y. 2007. Dredging effects on P status and phytoplankton density and composition during winter and spring in Lake Taihu, China. Hydrobiologia, 581: 287-295

Carman, G. M. and W. I. Wu. 2007. Lipid phosphate phosphatases from Saccharomyces cerevisiae. Lipidomics and Bioactive Lipids, 434: 305-315

Cébron, A., M.-P. Norini, et al. 2008. Real-Time PCR quantification of PAH-ring hydroxylating dioxygenase (PAH-RHDα) genes from Gram positive and Gram negative bacteria in soil and sediment samples. Journal of Microbiological Methods 73(2): 148-159.

Chabot, R., H. Antoun, et al. 1996. Growth promotion of maize and lettuce by phosphate-solubilizing Rhizobium leguminosarum biovar phaseoli. Plant and Soil, 184(2): 311-321

Chang, I. P. and Kommedah.T. 1968. Biological Control of Seedling Blight of Corn by Coating Kernels with Antagonistic Microorganisms. Phytopathology, 58(10): 1395

Chen, H., S. Liu, et al. 2009. The development of simultaneous partial nitrification, ANAMMOX and denitrification (SNAD) process in a single reactor for nitrogen removal. Bioresource Technology 100(4): 1548-1554.

Christensen B，Vedel A，Kristensen E. 2000. Carbon and nitrogen fluxes in sediment inhabited by suspension-feeding (Nereis diversicolor) and non-suspension-feeding (virens) polychaetes[J]. Marine Ecology Progress Series, 192: 203-217

Chu, H., T. Fujii, et al. 2008. Population size and specific nitrification potential of soil ammonia-oxidizing bacteria under long-term fertilizer management. Soil Biology and Biochemistry 40(7): 1960-1963.

Chung, et al. 2005. Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacteria from the rhizosphere of crop plants of Korea. Soil Biology & Biochemistry, 37(10): 1970-1974

Clavero, V., Izquierdo, J.J., Fernandez, J.A., and Niell, F.X. 1999. Influence of bacterial density on the exchange of phosphate between sediment and overlying water. Hydrobiologia, 392: 55-63

Coci, M., P. L. E. Bodelier, et al. 2008. Epiphyton as a Niche for Ammonia-Oxidizing Bacteria:

Detailed Comparison with Benthic and Pelagic Compartments in Shallow Freshwater Lakes. Applied and Environmental Microbiology 74(7): 1963-1971.

Dale, O. R., C. R. Tobias, et al. 2009. Biogeographical distribution of diverse anaerobic ammonium oxidizing (anammox) bacteria in Cape Fear River Estuary. Environmental Microbiology 11(5): 1194-1207.

Fierer, N., K. Carney, et al. 2009. The Biogeography of Ammonia-Oxidizing Bacterial Communities in Soil. Microbial Ecology 58(2): 435-445.

Florian Mermillod-Blondin et al. 2004. Influence of nontrophic interactions between benthic invertebrates on river sediment processes: a microcosm study. Canadian Journal of Fishery Aquatic Science, 61: 1817-1831

Francis, C. A., J. M. Beman, et al. 2007. New processes and players in the nitrogen cycle: the microbial ecology of anaerobic and archaeal ammonia oxidation. ISME J 1(1): 19-27.

Francis, C. A., K. J. Roberts, et al. 2005. Ubiquity and diversity of ammonia-oxidizing archaea in water columns and sediments of the ocean. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102(41): 14683-14688.

Garcia-Balboa, C., P. Delvasto et al. 2008. Diversity and activity of phosphate bioleaching bacteria from a high-phosphorus iron ore." Hydrometallurgy, 92(3-4): 124-129

Gen-Fu, W., and Xue-Ping, Z. 2005. Characterization of phosphorus-releasing bacteria in a small eutrophic shallow lake, Eastern China. Water Research 39, 4623-4632

Geraldine Nogaro et al. 2006. Invertebrate bioturbation can reduce the clogging of sediment: an experimental study using infiltration sediment columns. Freshwater biology, 51: 1458-1473

Goedkoop, W., and Pettersson, K. 2000. Seasonal changes in sediment phosphorus forms in relation to sedimentation and benthic bacterial biomass in Lake Erken. Hydrobiologia, 431: 41-50

Gontier G, M Gerino, Gstora et al . 1991. A new tracer technique for in-situ experimental study of bioturbation process [A] . Kershaw P J , Woodham D S Eds. Radionuclides in the Study of Marine Processes[M] . Elsevier : Applied Science , 187-196

Gruber, N. and J. N. Galloway 2008. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. Nature 451(7176): 293-296.

He, J.-z., J.-p. Shen, et al. 2007. Quantitative analyses of the abundance and composition of ammonia-oxidizing bacteria and ammonia-oxidizing archaea of a Chinese upland red soil under long-term fertilization practices. Environmental Microbiology 9(9): 2364-2374.

Hedley, M.J., and Stewart, J.W.B. 1982. Method to measure microbial phosphate in soils. Soil Biology & Biochemistry, 14: 377-385 Kucey, R.M.N. 1983. Phosphate-solubilizing bacteria and fungi in various cultivated and Virgin alberta soils. Canadian Journal of Soil Science, 63: 671-678

Hernandez, I., Perez-Pastor, A., Llorens, J. L. P. 2000. Ecological significance of phosphomonoesters and phosphomonoesterase activity in a small Mediterranean river and its estuary. Aquatic Ecology, 34: 107-117

Herrmann, M., A. M. Saunders, et al. 2008. Archaea Dominate the Ammonia-Oxidizing Community in the Rhizosphere of the Freshwater Macrophyte Littorella uniflora. Applied and Environmental Microbiology 74(10): 3279-3283.

Horner-Devine, M. C. and A. C. Martiny 2008. News About Nitrogen. Science 320(5877): 757-758.

Horz, H.-P., A. Barbrook, et al. 2004. Ammonia-oxidizing bacteria respond to multifactorial global change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101(42): 15136-15141.

Hu, X. J., Z. J. Li et al. 2010. Isolation and identification of a phosphate-solubilizing bacterium Pantoea stewartii subsp. stewartii g6, and effects of temperature, salinity, and pH on its growth under indoor culture conditions. Aquaculture International, 18(6): 1079-1091

Hupfer, M., R. Gächter, et al. 1995. Transformation of phosphorus species in settling seston and during early sediment diagenesis. Aquatic Sciences - Research Across Boundaries 57(4): 305-324.

Iribarne O , Bortolus A , Botto F. 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab Chasmagnathus granulata . Marine Ecology Progress Series, 155 : 137-145

Karl, D.M. 1980. Cellular nucleotide measurements and applications in microbial ecology. Microbiological Reviews, 44: 739-796

Karner, M. B., E. F. DeLong, et al. 2001. Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean. Nature 409(6819): 507-510.

Kartal, B., L. Van Niftrik, et al. 2008. Candidatus ‘Brocadia fulgida’: an autofluorescent anaerobic ammonium oxidizing bacterium. FEMS Microbiology Ecology 63(1): 46-55.

Kartal, B., M. M. M. Kuypers, et al. 2007. Anammox bacteria disguised as denitrifiers: nitrate reduction to dinitrogen gas via nitrite and ammonium. Environmental Microbiology 9(3): 635-642.

Kim, Y. H., B. Bae et al. 2005. Optimization of biological phosphorus removal from contaminated sediments with phosphate-solubilizing microorganisms. Journal of Bioscience and Bioengineering, 99(1): 23-29

Kinross J. and Read P.A. The influence of pH and aluminium on the growth of filamentous algae in artificial streams[J]. Archiv fuer Hydrobiologie.2000, 149, 1, :67-86

Klotz, M. G., M. C. Schmid, et al. 2008. Evolution of an octahaem cytochrome c protein family that is key to aerobic and anaerobic ammonia oxidation by bacteria. Environmental Microbiology 10(11): 3150-3163.

Kowalchuk, G. A. and J. R. Stephen 2001. AMMONIA-OXIDIZING BACTERIA: A Model for Molecular Microbial Ecology."Annual Review of Microbiology 55(1): 485-529.

Kumar, V. and N. Narula. 1999. Solubilization of inorganic phosphates and growth emergence of wheat as affected by Azotobacter chroococcum mutants. Biology and Fertility of Soils, 28(3): 301-305

Kuypers, M. M. M., A. O. Sliekers, et al. 2003. Anaerobic ammonium oxidation by anammox bacteria in the Black Sea. Nature 422(6932): 608-611.

Kuypers, M. M. M., G. Lavik, et al. 2005. Massive nitrogen loss from the Benguela upwelling system through anaerobic ammonium oxidation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102(18): 6478-6483.

Laanbroek, H. J. and A. G. C. L. Speksnijder 2008. Niche separation of ammonia-oxidizing bacteria across a tidal freshwater marsh. Environmental Microbiology 10(11): 3017-3025.

Lee—Hyung K Euiso C，Michael K，et a1．Sediments characteristics, phosphorus types and phosphorus release rates between river and lake sediments [J]．Chemosphere.2003，50：53—61

Li, C., Yuan, H.L., and Huang, H.Z. 2005. Vertical distribution of phosphorus and P-dissolving/decomposing bacteria in the sediment of Guanting reservoir. Science in China Series D-Earth Sciences, 48: 285-294

Lijklema L，Koelmans A A，Portielje R．Water quality impacts of sediment pollution and the role of early diagenesis[J]． Water Sci Technol，1993，28:1—12

Lijklema L．The role of iron in the exchange of phosphorus between water and sediments In H.L．Golterman (ed) Interactions between sediments and freshwater．Dr W．Junk B．V．PublThe Hague，1977：313—317

Lu, Y., Sun, X., Ji, S.Y., Wang, J.F., Huang, Y.J., Zhao, Y.F., and Xu, P.X. 2007. Application of (P-31) NMR in analyzing the degradation efficiency of organic phosphorus degrading-bacteria. Environmental Monitoring and Assessment, 130: 281-287

Luijn F V，Boers P C M，Lijklema L et al．Nitrogen fluxes and processes in sandy and muddy sediments from a shallow Eutrophic Lake．Wat Res，1993，33(1)：33—42

Manno, C. S., V. R. Arruda, et al. 2006. Successful transduction of liver in hemophilia by AAV-Factor IX and limitations imposed by the host immune response. Nat Med 12(3): 342-347.

Mincer, T. J., M. J. Church, et al. 2007. Quantitative distribution of presumptive archaeal and bacterial nitrifiers in Monterey Bay and the North Pacific Subtropical Gyre. Environmental Microbiology 9(5): 1162-1175.

Morrisey D J, Dewitt T H, Roper D S et a1. 1999. Variation in the depth and morphology of burrows of the mud crab H elice crassa among different types of intertidal sediments in New Zealand . Marine Ecology Progress Serries, 182: 231-242

Mudryk, Z.J. 2004. Decomposition of organic and solubilisation of inorganic phosphorus compounds by bacteria isolated from a marine sandy beach. Marine Biology, 145: 1227-1234

Mulder, A., A. A. van de Graaf, et al. 1995. Anaerobic ammonium oxidation discovered in a denitrifying fluidized bed reactor. FEMS Microbiology Ecology 16(3): 177-184.

Nakamura Y, Kerciku F. 2000. Effects of filter-feeding bivalves on the distribution of water quality and nutrient cycling in a eutrophic coastal lagoon [J] . Journal of Marine Systems, (15) : 209-221

Newell RIE, Fisher TR, Holyoke RR et al. 2005. Influence of eastern oysters on nitrogen and phosphorus regeneration in Chesapeake Bay, USA. Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems, 47 : 93-120

Nicol, G. W., S. Leininger, et al. 2008. The influence of soil pH on the diversity, abundance and transcriptional activity of ammonia oxidizing archaea and bacteria. Environmental Microbiology 10(11): 2966-2978.

Okano, Y., K. R. Hristova, et al. 2004. Application of Real-Time PCR To Study Effects of Ammonium on Population Size of Ammonia-Oxidizing Bacteria in Soil. Applied and Environmental Microbiology 70(2): 1008-1016.

P.Ponmurugan. and C.Gopi.2006. In vitro production of growth regulators and phosphatase activity by phosphate solubilizing bacteria. African Journal of Biotechnology , 5 (4): 348-350

Park, H.-D., G. F. Wells, et al. 2006. Occurrence of Ammonia-Oxidizing Archaea in Wastewater Treatment Plant Bioreactors. Applied and Environmental Microbiology 72(8): 5643-5647.

Park, J. H., N. Bolan et al. 2011. Concomitant rock phosphate dissolution and lead immobilization by phosphate solubilizing bacteria (Enterobacter sp.). Journal of Environmental Management,

92(4): 1115-1120

Patil, M.G., Sayyed, R.Z., Chaudhari, A.B., and Chincholkar, S.B. 2002. Phosphate solubilizing microbes: a potential bioinoculant for efficient use of phosphate fertilizers. Bioinoculants for Sustainable Agriculture and Forestry, Proceedings, 221: 107-118

Peix, et al. 2003. Pseudomonas rhizosphaerae sp nov., a novel species that actively solubilizes phosphate in vitro. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 53: 2067-2072

Perez, P. F., J. Minnaard, et al. 2007. Virulence of Bacillus cereus: A multivariate analysis. International Journal of Food Microbiology, 116(2): 197-206

Poonguzhali S, Madhaiyan M, et al. 2008. Isolation and identification of phosphate solubilizing bacteria from chinese cabbage and their effect on growth and phosphorus utilization of plants. J Microbiol Biotechnol, 18:773－777

Prosser, J. I. and G. W. Nicol 2008. Relative contributions of archaea and bacteria to aerobic ammonia oxidation in the environment. Environmental Microbiology 10(11): 2931-2941.

Purkhold, U., A. Pommerening-Röser, et al. 2000. Phylogeny of All Recognized Species of Ammonia Oxidizers Based on Comparative 16S rRNA and amoA Sequence Analysis: Implications for Molecular Diversity Surveys. Applied and Environmental Microbiology 66(12): 5368-5382.

Purkhold, U., M. Wagner, et al. 2003. 16S rRNA and amoA-based phylogeny of 12 novel betaproteobacterial ammonia-oxidizing isolates: extension of the dataset and proposal of a new lineage within the nitrosomonads. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 53(5): 1485-1494.

Qu, L. Y., F. L. Zhu et al. 2011. Isolation and Characterization of a Phosphate-Solubilizing Halophilic Bacterium Kushneria sp YCWA18 from Daqiao Saltern on the Coast of Yellow Sea of China. Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine, 1-6

Qu, W.C., Xue, B., Su, C.W., and Wang, S.M. 2007. Evaluation of biogenic and anthropogenic inputs of aliphatic hydrocarbons to Lake Taihu sediments using biomarkers. Hydrobiologia 581, 89-95.

Qu, W.C., Xue, B., Su, C.W., and Wang, S.M. 2007. Evaluation of biogenic and anthropogenic inputs of aliphatic hydrocarbons to Lake Taihu sediments using biomarkers. Hydrobiologia, 581: 89-95

Rhodes D. 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. Marine Biology Annual Review, 12 : 263-300

Risgaard-Petersen, N., R. L. Meyer, et al. 2004. Anaerobic ammonium oxidation in an estuarine sediment. Aquatic Microbial Ecology 36(3): 293-304.

Satoh, H., Y. Nakamura, et al. 2007. Influences of Infaunal Burrows on the Community Structure and Activity of Ammonia-Oxidizing Bacteria in Intertidal Sediments. Applied and Environmental Microbiology 73(4): 1341-1348.

Sayler, G.S., Puziss, M., and Silver, M. 1979. Alkaline-phosphatase assay for freshwater sediments - application to perturbed sediment systems. Applied and Environmental Microbiology, 38: 922-927

Schmid, M. C., A. B. Hooper, et al. 2008. Environmental detection of octahaem cytochrome c hydroxylamine/hydrazine oxidoreductase genes of aerobic and anaerobic ammonium-oxidizing bacteria. Environmental Microbiology 10(11): 3140-3149.

Schmid, M., T. S. Davison, et al. 2005. A gene expression map of Arabidopsis thaliana development. Nat Genet 37(5): 501-506.

Schramm, A., D. De Beer, et al. 2000. Microenvironments and distribution of nitrifying bacteria in a membrane-bound biofilm. Environmental Microbiology 2(6): 680-686.

Schubert, C. J., E. Durisch-Kaiser, et al. 2006. Anaerobic ammonium oxidation in a tropical freshwater system (Lake Tanganyika). Environmental Microbiology 8(10): 1857-1863.

Selvaraj, et al. 2008. Isolation and identification of phosphate solubilizing bacteria from Chinese cabbage and their effect on growth and phosphorus utilization of plants. Journal of Microbiology and Biotechnology, 18(4): 773-777

Shen, Z. Y., Y. W. Wang, Y. 2011. Release of phosphorus in sediments from a tributary of the Three Gorges Reservoir (China) with phosphate-solubilising bacteria. International Journal of Environment and Pollution, 45(1-3): 145-156

Song, C.L., Cao, X.Y., Liu, Y.B., and Zhou, Y.Y. 2009a. Seasonal Variations in chlorophyll a concentrations in relation to potentials of sediment phosphate release by different mechanisms in a large Chinese shallow eutrophic lake (Lake Taihu). Geomicrobiology Journal, 26: 508-515

Strous, M., E. Pelletier, et al. 2006. Deciphering the evolution and metabolism of an anammox bacterium from a community genome. Nature 440(7085): 790-794.

Strous, M., J. G. Kuenen, et al. 1999. Key Physiology of Anaerobic Ammonium Oxidation. Applied and Environmental Microbiology 65(7): 3248-3250.

Taga, N., and Kobori, H. 1978. Phosphatase-activity in eutrophic Tokyo bay. Marine Biology, 49: 223-229

Tao, G.C., Tian, S.J., Cai, M.Y., and Xie, G.H. 2008. Phosphate-solubilizing and -mineralizing abilities of bacteria isolated from soils. Pedosphere, 18: 515-523

Ternan, N. G., J. W. Mc Grath, et al. 1998. Review: Organophosphonates: occurrence, synthesis and biodegradation by microorganisms. World Journal of Microbiology and Biotechnology 14(5): 635-647.

Tilak, K. V. B. R., N. Ranganayaki, et al. 2005. Diversity of plant growth and soil health supporting bacteria. Current Science 89(1): 136-150

Tornblom, E., and Rydin, E. 1998. Bacterial and phosphorus dynamics in profundal Lake Erken sediments following the deposition of diatoms: a laboratory study. Hydrobiologia, 364: 55-63

Vassilev, N., Vassileva, M., and Nikolaeva, I. 2006. Simultaneous P-solubilizing and biocontrol activity of microorganisms: potentials and future trends. Applied Microbiology and Biotechnology, 71: 137-144

Vaughn C C, Hakenkamp C C. 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. Freshwater Biology, 46 (11) : 1431-1446

Walshe B M. 1947. Feeding mechanisms of Chiromus larvae. Nature, 160 (4066) : 474

Warren J H, Underwood A J. 1986. Effects of burrowing crabs on the topography of mangrove swamps in New South Wales[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 102: 223-235

Winter J G，Duthie H C．Epilithic diatoms as indicators of stream total N and P concentration．Journal of the North American Benthological Society，2000,19：32—49.

Wu, K.J., Wu, C.S., and Chang, J.S. 2007. Biodegradability and mechanical properties of polycaprolactone composites encapsulating phosphate-solubilizing bacterium Bacillus sp. PG01. Process Biochemistry 42, 669-675.

Zboinska, E., Maliszewska, I., Lejczak, B., and Kafarski, P. 1992. Degradation of organophosphonates by Penicillium-Citrinum. Letters in Applied Microbiology, 15: 269-272

Zhang, C. L., Q. Ye, et al. 2008. Global Occurrence of Archaeal amoA Genes in Terrestrial Hot Springs. Applied and Environmental Microbiology 74(20): 6417-6426.

Zhang, Y., X.-H. Ruan, et al. 2007. Diversity and abundance of aerobic and anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in freshwater sediments of the Xinyi River (China). Environmental Microbiology 9(9): 2375-2382.

Zhou, Y.Y., Song, C.L., Cao, X.Y., Li, J.Q., Chen, G.Y., Xia, Z.Y., and Jiang, P.H. 2008. Phosphorus fractions and alkaline phosphatase activity in sediments of a large eutrophic Chinese lake (Lake Taihu). Hydrobiologia, 599: 119-125