

水体磷酸酶:来源、特征及其生态学意义*

周易勇 付永清

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

提 要 酶在水生态系统的物质循环与能量转化过程中具有关键作用. 本文以湖泊磷酸酶为例讨论了水环境中酶的来源、特征及其生态学意义. 酶主要源于细菌、浮游植物和浮游动物, 且能以胞外的或溶解态的形式存在. 这部分酶对于 pH 值、温度以及其它理化条件表现出明显的适应性和稳定性. 磷酸酶能补充磷的营养、指示磷的丰缺、介导磷的循环. 水环境中酶效应的广泛以及作用的特殊性已足以使之成为“生态酶学(Ecological Enzymology)”的独立分支(水体酶).

关键词 湖泊磷酸酶 生态酶学 湖泊 磷循环

分类号 Q556 Q178.1

有机物的分解和矿化是水生态系统物质循环与能量转化的重要途径, 在这一过程中, 酶的作用至关重要. 湖泊中磷营养的动态变化或可成为一个典型的例说. 浮游植物所能直接利用的磷的形式是无机态的正磷酸盐, 其含量往往不足湖水总磷浓度的 5%^[1]. 因此, 其它形态的磷转化释放正磷酸盐的方式和速率是决定湖泊营养状态和水体生产力的重要因素. 浮游植物或细菌胞外的或水中溶解的磷酸酶能催化磷酸酯类化合物水解产生正磷酸盐. 本文拟对水体磷酸酶的来源(或存在形态)、特征及其生态学意义作一概要的评述.

1 来源(或存在形态)

目前已有文献描述的浮游生物均能产生磷酸酶. 利用孔径不同的滤膜对水样作逐级过滤可以大体区分不同大小的生物各自表现的酶活性. 一般认为, 大于 3.0 μm 的颗粒多为藻类, 介于 0.45 μm 至 3.0 μm 之间的则为细菌, 而小于 0.45 μm 的属溶解态酶. 根据沉降速率的差异借离心的方法亦可初步测算不同大小的生物对酶活性的相对贡献. 此外, 酶活性与某类生物量的相关性亦可为酶的来源提供间接的判断依据. 大量实验证明, 水体中的磷酸酶主要源于细菌、浮游植物和浮游动物. 兹予分述如下:

1.1 细菌

湖泊磷酸酶活性与细菌数量的相关关系显示出细菌磷酸酶存在的可能性^[2,3]. 许多从湖水中分离的细菌表现出明显的磷酸酶活性^[4-6]. 波兰 Glebokie 湖底层水样中细菌磷酸酶占有主导地位^[5]. 离心与同位素示踪相结合的实验结果证实, 即使在被认作藻类的大颗粒上或被视为仅含溶解态酶的过滤水样中, 细菌对酶的活性亦有贡献^[7].

1.2 浮游植物

培养藻类能够合成具有胞外催化功能的磷酸酶^[8]. 磷酸酶位于细胞表面^[9]或细胞膜

* 国家自然科学基金(39170165、39670145)资助项目.

收稿日期:1998-03-31;收到修改稿日期:1998-07-12. 周易勇, 男, 1956年生, 副研究员.

内^[10]. 关于藻类向培养介质释放胞外酶的现象亦有记载^[11]

瑞典 Erken 湖中细菌的生物量极低, 水体磷酸酶活性与叶绿素含量具有极其相似的季节与空间上的变化趋势^[3]. 磷酸酶活性的高峰与藻 (*Aphanizom fnon*) 的繁盛同时出现^[12], 韩国 Soyang 湖中碱性磷酸酶的活性与叶绿素含量之间具有极其显著的正相关关系^[13]. 酸性湖泊中占优势的藻类与磷酸酶活性之间亦有类似的内在联系^[14]. 酶(用活性表征)与藻或叶绿素并行为相同孔径的滤膜所截留, 根据上述事实可以推断, 浮游植物是磷酸酶的主要合成者

1.3 浮游动物

能分泌磷酸酶的浮游动物包括 *Daphnia magma*^[15], *Bosmina obtisurastris*, *Holopedium gibberum*, *Cyclops scutifer*^[16] 以及 *Mescyclops leuckarn*^[17] 等. 凝胶过滤^[16]、凝胶电泳^[17] 和离子交换层析^[18] 等多方面的实验结果证明, 水中部分溶解态磷酸酶确由浮游动物所分泌. 浮游动物产生的磷酸酶可能在总体酶中占有较高的比例, 如 Hymenjanre 湖中近半数的溶解态磷酸酶来自浮游动物. Boavida 等认为, East Twin 湖磷酸酶活性的昼夜变化或许与浮游动物的活动有关^[19].

1.4 溶解态磷酸酶

溶解态磷酸酶一般并无明显的独特性质^[20]. 就其来源而言, 除了浮游植物和浮游动物的主动释放之外, 酶亦可从行将死亡或解体的细胞中逸出^[2, 21]. 日本霞浦湖中溶解态碱性磷酸酶活性的高峰分别出现在夏季和冬季, 而冬季酶的分子量较大、等电点较低. 因此, 在不同的季节, 溶解态酶可能来自不同的占优势的生物类群^[22-24].

2 特征

2.1 pH 值

磷酸酶能在不同的 pH 条件下表现出不同的催化能力, 故有酸性和碱性磷酸酶之分. 前者的最适 pH 范围为 4-6, 后者的则在 9 至 10 之间. 然而, 这并不意味着酶在非最适的 pH 条件下会失活. 藻和细菌均能产生细胞内的或胞外的酸性或碱性磷酸酶^[25], 浮游动物对这两种类型的酶均有释放^[17].

酸性磷酸酶与碱性磷酸酶具有许多共同的特点^[26], 它们的作用对象仅限于磷酸单酯上的 P-O 键. 然而, 碱性磷酸酶活性的表现往往需要借助二价离子, 且为 EDTA 等螯合剂所抑制, 而酸性磷酸酶活性则易受氟化物的影响^[27]. 更重要的是, 两类酶在细胞定位与合成机制方面表现出明显的差异. 首先, 酸性磷酸酶一般位于胞内, 与外界无直接接触^[28, 29]. 其次, 酸性磷酸酶的合成不受正磷酸盐浓度的影响^[10, 29]. 因此, 酸性磷酸酶可能属组成酶, 它主要催化细胞内部的代谢反应, 而碱性磷酸酶多具外部功能, 其主要作用是从外界向细胞提供磷营养, 碱性磷酸酶的合成有赖于环境中磷的营养状态. 生长在碱性环境中的藻类和细菌通常更多地产生具有外部功能的碱性磷酸酶^[10]. Jansson 等在瑞典酸化湖 (Gardsjon 湖) 中发现四种分子量不同的由体积较小的浮游植物产生的酸性磷酸酶, 它们具有外部的催化功能并为正磷酸盐所抑制, 酶的动力学参数与大多数碱性磷酸酶的相应数值相似. 当处于酸性环境时, 酶的外在功能可能由酸性磷酸酶来完成, 这种现象体现了生物对外界的主动适应^[27].

2.2 稳定性

磷酸酶较为稳定. 在甲苯饱和的水中历 10d 之后, 酶的活性尚可保留 80% 以上^[21], Kobori

等的结果则是7d之后活性下降30%^[28]. Jansson等发现Gardsjon湖中溶解态酸性磷酸酶的活性可保持20d, 69d之后, 少量(10%)的活性犹存^[27]. 溶解态磷酸酶一经释放, 其活性4d不变^[6]. 在野外实验中, Olsson等观察到, 湖泊酸性磷酸酶的“半衰期”为40d^[29], Erken湖中的溶解态磷酸酶可存活数日^[30].

2.3 温度

磷酸酶作用的最佳温度值一般高于天然水可能达到的最高温度. Huber等对若干天然水体作了系统调查, 结果表明, 藻类磷酸酶的最适温度范围为25–50℃^[31]. 不同种类所产生的磷酸酶在温度适应性方面迥然相异, 但天然混合种群所表现出的总体磷酸酶活性与温度的关系则趋于一致, 如三个湖泊的磷酸酶的最适温度范围均为35–40℃^[32].

2.4 金属离子

Keusei等利用高压液相色谱等技术对日本霞浦湖中溶解态碱性磷酸酶作了系统研究. 螯合剂能抑制酶的活性, 而Zn的加入可以解除抑制. 这一现象说明, 酶分子是与Zn原子结合在一起的, 后者是酶借以表现活性的必需辅助因子. 实验证明, 酶与Zn原子出现在同一分离组分中. 据推测, 一个酶分子可能与四个Zn原子相结合^[22–24].

2.5 动力学

酶的两个动力学参数是最大反应速度(V_{\max})和米氏常数(K_m). K_m 值将随底物结构的不同而发生变化, 但湖泊磷酸酶 K_m 值变化的幅度较小, 它们对底物结构的变化或许不甚敏感.

值得注意的是, K_m 的变化亦与磷的营养状态有关. 瑞典Erken湖中磷酸酶的 K_m 值在一年间发生较大波动, 最低值恰与正磷酸盐的最低浓度相对应^[3]. 武汉东湖I、II、III站夏季(1991年6–9月)正磷酸盐的浓度均低, 而叶绿素的含量则较高. 此时, 湖水中碱性磷酸酶的 V_{\max} 值较大, K_m 值亦显著降低. K_m 值是酶对底物亲和能力的量度, 其值愈小, 则亲和能力愈强. 因此, 浮游植物可能从增加酶的反应速度和改善对底物的亲和能力(即减小 K_m 值)这两方面来提高利用有机态磷的效率^[33].

正磷酸盐的加入致使芬兰湖泊未过滤水中磷酸酶的 K_m 值增加, 从动力学方面分析, 这种抑制属竞争性的类型^[34]. 在北欧湖泊中腐殖质的含量较高. 在实际可能出现的浓度范围内, 较多的腐殖质能明显改变磷酸酶的动力学参数, 即减小 V_{\max} 并增大 K_m 值, 从而降低酶的催化效率. 因此, 腐殖质是湖泊磷酸酶动力学行为的一种有效的调节因素^[34].

3 生态学意义

3.1 补充磷营养

1961年, Rigler等提出, 磷酸酶催化的有机磷的矿化可能并非磷循环的重要途径, 其实验根据为, 在过滤湖水加入高活性的磷酸酶后未见正磷酸盐的释放^[15], 其它研究者亦给出类似的结果^[3, 35].

另一方面, 在斯里兰卡的Parakkrama Samudra湖^[36]、美国的Sangre Isle湖^[37]以及爱尔兰的Neagh湖^[12, 38]等湖泊中, 可酶解磷(Phosphatase Hydrolyzable Phosphorus, PHP)与碱性磷酸酶活性之间呈明显的负相关关系. Berman等发现在未过滤的或经灭菌处理的湖水加入磷酸酶并作适时保温之后, 大量正磷酸盐便得以释放^[12, 28, 35]. 凝胶过滤层析图谱显示, 分子量较小

的溶解态有机磷易为碱性磷酸酶所分解^[39]. Jansson 等将受³²P 标记的浮游物与磷酸酶混合保温,再用凝胶过滤的方法分离鉴定溶解态磷,结果表明,磷酸酶可从死亡的浮游有机物中分解释放正磷酸盐.由此可见,颗粒性和溶解态的物质均可作为磷酸酶的底物^[40]. Shuji 从日本 Barato 湖的藻(*Melosira* spp., *Anabaena* sp., *Escherichia coli*.)中分离出碱性磷酸酶,另自同一湖泊的浮游植物、水和沉积物中提取有机磷,实验证明,酶与有机物确能相互作用;其中,浮游植物有机磷的分解量最多(70%)^[41]. 酶解产物(正磷酸盐)能够满足以色列 Kinneret 湖中浮游植物生长的需要^[21]. 通过连续四年的逐月观察,Feuillade 等提出,法国 Nantua 湖中正磷酸盐浓度较低或 N/P 比率接近或超过最佳值时,碱性磷酸酶介导的有机磷的分解是浮游植物磷营养的重要来源^[42].

3.2 监测

影响酶合成的重要因素是底物和反应产物. 适量底物可诱导酶的合成,组成酶的产生则与底物无涉. 另一方面,酶促反应的产物能抑制酶的合成,当产物耗尽之后,合成再度启动.

就磷酸酶而言,底物诱导和产物抑制这两种机制的作用在水生生物中均有实证. Aaronson 等报道,在生长介质中加入底物(葡萄糖-1-磷酸和葡萄糖-6-磷酸)之后,藻类产生的磷酸酶量明显增加^[43]. 正磷酸盐与磷酸酶合成的抑制亦不乏其例,细胞内的磷库将有效地调节磷酸酶的合成^[3,29,30,44-46]. 因此,碱性磷酸酶的活性可以用作磷营养状态的指示参数.

1965 年, Kuenzler 等指出,多种处于缺磷状态的海藻能产生碱性磷酸酶. 而在磷营养充足时,酶的合成则受到抑制^[10]. Fitzgerald 等以淡水藻类为材料给出了类似的结果,即缺磷时碱性磷酸酶活性将提高 25 倍^[44]. 这两篇论文为利用碱性磷酸酶活性作为缺磷指标奠定了基础. Healey 进一步证实,天然藻类种群对于正磷酸盐浓度的消长亦有类似的应答方式^[11]. 实验证明,碱性磷酸酶活性与磷营养水平之间呈明显的负相关关系,具体体现在下述对应的变量间:(1)活性与正磷酸盐浓度^[2,3,5,16,30,37]; (2)活性与总磷浓度^[21,47]; (3)活性与细胞总磷浓度^[29,48,49]; (4)活性与细胞内富余的磷浓度^[3,30,44]; (5)活性与磷的摄取速率^[50]; (6)未过滤湖水中碱性磷酸酶活性与溶解态正磷酸盐浓度^[2,3,5,30,37]; (7)碱性磷酸酶活性与正磷酸盐浓度^[6]. 上述关系从诸多方面揭示了碱性磷酸酶所包含的对于磷营养水平的指示意义.

碱性磷酸酶的总体活性与其生产者的生物量有关,酶活性与生物量指标的比值被称作酶的特异性活性(Specific activity),或曰单位生物量所表现的活性,因其校正了由生物量的增加引起的总体活性增长,故能从实质上反映酶的内在催化效力,进而成为量度水体磷营养状态的适宜指标^[10,44]. 通常使用的生物量指标包括颗粒性有机质(POM)、颗粒性碳、ATP 和叶绿素 α 等^[13].

Gage 等认为 POM 是最为可靠的生物量参数^[49],而 Pettersson 提出生物量指标的选择不会影响一般的结果. 在估算活体生物时,ATP 似为更加准确的参数^[3,30]. Olsson 则将磷酸酶活性与特定藻类(*Chroococcaceae*)的生物量联系在一起,因其为接受调查的湖中磷酸酶的主要生产者^[14]. 临界于诱导和抑制作用之间的特异性磷酸酶活性的数值范围已有多处记载^[3,30,32,51]. 当细胞内磷的含量约为 $6-7\mu\text{gPmgC}^{-1}$ 时,培养藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)即开始合成碱性磷酸酶^[14]. Fitzgerald 等认为细胞内富余的磷浓度降至或低于 $0.8\mu\text{gPmgPOM}^{-1}$ 时,对酶合成的抑制作用即告解除^[44],这一结果被 Healey 进一步证实,所用的材料为 *Anabena variabilis*^[11]. Pettersson 研究了瑞典湖中浮游植物细胞内富余的磷对碱性磷酸酶的调节作用,并根

据多年累积的数据测算出调节酶合成抑制过程的磷浓度的阈值^[3,30]。

Cembella 等对用碱性磷酸酶作为浮游植物缺磷指标的可靠性提出质疑。他们认为,来自细菌、浮游动物以及破碎或死亡细胞的碱性磷酸酶对酶的活性具有相当的贡献^[27]。此外,外源输入的酶亦有严重干扰。溶解态磷酸酶的活性可维持数周,这意味着此时此地产生的酶可能在彼时彼地发挥效用。再者,组成酶的活性亦高,且种间差异明显,如不同淡水藻的组成(磷酸)酶的活性可能相差 10 倍^[44]。在某些情况下,磷酸酶的活性并未明显降低^[52]。这些因素无疑增加了用磷酸酶活性作为缺磷指标的不确定性。

3.3 磷循环的方式

Tae-Seok 等观察了韩国 Soyang 湖中以叶绿素为基准的特异性碱性磷酸酶活性的季节波动,他们注意到,当夏季温跃层出现时,酶的活性较高,据酶活性与正磷酸盐浓度的对应模式可以推测,此时水中缺磷。而至秋季温跃层消失之后,酶的活性急剧下降,其幅度逾百倍,与之相应的较为充足的磷营养多半来自底层或沉积物,因为此时垂直方向上的交换已无障碍^[13]。这一例证明说明,酶与磷的理论关系可为磷循环方位与流向的判定提供假设。

在分子量较大的湖泊溶解态磷中同加入碱性磷酸酶、核酸酶和磷酸二酯酶之后,正磷酸盐的释放量显著增加,而后两种酶均未能独自表现出催化能力^[19]。碱性磷酸酶不能单独作用于爱尔兰 Neagh 湖水中的有机磷,添加磷酸二酯酶后即有部分(14%)有机磷水解^[53]。因此,在有机磷的分解与矿化过程中,酶与酶之间具有协同作用。

Jansson 等为磷酸酶的生态学意义提供了重要的间接证据。瑞典酸化湖泊中酸性磷酸酶的活性极强,湖中溶解铝的浓度亦高。实验证明,铝能与磷酸酶底物中的磷酸根基团结合,从而降低酶与底物的亲和力,而提高酶的浓度可使反应朝酶与底物结合的方向逆转。具体地说,在竞争过程中,底物的取向有赖于酶和铝的相对浓度。湖水中高浓度的铝诱导出的高活性的酶,这种适应性的变化似可说明,酶的作用(或者说磷的酶促转化过程)不能轻易被阻抑,因而是不可替代的^[27]。

德国 Plußsee 湖春季藻类的繁盛行将结束时,细菌的生物量陡增,由细菌表现的碱性磷酸酶的活性显著上升^[54]。波兰的 Glebokie 湖亦有类似情况^[6]。自养与异养微生物生长高峰期的交错衔接以及与之相关的酶活性的变化可心说明,浮游植物合成的有机物质多由细菌分解。这一结论具有一般性的意义。湖泊中细菌的大小一般在 0.45(或 0.22)至 3.0 μm 之间,这一粒径范围所显示的磷酸酶活性通常相对较高^[55]。

紫外光(或太阳光)可以诱导湖水中对紫外光敏感的磷化合物(UVSP)释放正磷酸盐。另如上述,水体磷酸酶能催化磷酸酯类化合物水解产生正磷酸盐。Francko 和 Heath 发现铁与腐殖质对上述两种转化途径均有影响,在这一事实的基础上,他们提出“并存机制(Coexisting Mechanisms)”,即非生物的和生物的有机磷的转化方式同时存在于湖泊之中,不同方式的主次关系和相对效用因湖中铁和腐殖质等调节因素的变化而发生波动,其间经历的各种状态构成湖泊磷循环的“连续模型(Continuum Model)”^[56,57]。实验证明,武汉东湖碱性磷酸酶的 K_m 值与 UVSP 之间呈明显的正相关关系($P < 0.01$, $n = 12$, $r = 0.7510$),若取 K_m 值对 UVS 与 PHP 的比值作图,则相关系数更大($P < 0.01$, $n = 10$, $r = 0.8411$)。这种关系在酶动力学理论上的含义为,UVSP 是碱性磷酸酶的竞争性抑制剂。将主要包含 UVSP 的凝胶过滤分离组分加入碱性磷酸酶试剂(Sigma)之后,酶的 K_m 值明显提高。由此可见,在连续模型中,除了铁和

腐殖质等间接因素之外, 磷的非生物转化途径中的关键组分能够直接调节相应的生物(酶)转化过程, 其生态学意义是, 在 UVSP 存在的条件下, 当充分利用太阳能, 以节省酶解反应所需耗用的生物能量^[58]。

周易勇等于 1995 年 5 月在武汉东湖郭郑湖布设 20 个位点采样测试表层水中的溶解态磷酸酶, 并根据方差分析将活性无显著差异的位点连成等酶区域。郭郑湖西南部酶的活性较高, 这种状况可能与该区域相对密集的污水排放和较高浓度的沉积物内负荷有关。从整体上看, 等酶区域图描述的酶活性的非均一分布是不同来源且具不同动力学特征的酶循不同的反应机制共同作用的结果, 它勾勒了湖泊污染程度、营养水平以及有机物质转化效率的概貌。值得注意的是, 即使在浅水湖泊, 某种溶解态的生物化学参量亦可能表现出明显的空间异质性, 这是一个有待深入探讨的生态学现象^[60]。

4 结语

综上所述, 浮游动物、浮游植物和细菌等水生生物胞外的和溶解态磷酸酶能补充磷的营养, 介导磷的循环, 产生多方面的生态效应。关于酶的讨论将为湖沼学研究提供新的视角和理论框架, 同时揭示新的现象, 引出新的问题。需要着重指出的是, 胞外酶主要行使细胞外部的催化功能, 尤其是溶解态酶, 一经释放便完全脱离它所由产生的母体, 变为既非活体生物又有别于简单理化成分的一种相对稳定而活跃的生态因子, 其作用的广度与特殊性已足以使之成为“生态酶学(Ecological Enzymology)”^[59]的独立分支, 且称作“水体酶”, 其作用在有机物含量极高的富营养型湖泊中尤为重要。目前, 我国有关的研究工作极少见诸报道, 故应结合地域特色, 广泛而深入地探索水体酶的基本特征, 如分子量、最适温度、最适 pH 值、动力学行为及其稳定性等, 同时系统了解酶与腐殖质、碎屑、悬浮颗粒和金属离子之间相互作用的规律以及沉积物对酶的固定化作用, 并据此阐明湖泊富营养化过程的内在机制。随着生态学研究的不断深化, 水体酶学的理论与方法将在实践中不断地得到丰富和完善。

参 考 文 献

- 1 Wetzel R G. Limnology. 2nd Edition. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1983
- 2 Reichardt W, J Overbeck & L Steubing. Free dissolved enzymes in lake waters. *Nature*, 1967, **216**:1345 - 1347
- 3 Pettersson K. Alkaline phosphatase activity and algal surplus phosphorus as phosphorus-deficiency indicator in Lake Erken. *Arch Hydrobiol*, 1980, **89**:54 - 87
- 4 Jones J G. Studies on freshwater bacteria: Association with algae and alkaline phosphatase activity. *J Ecol*, 1972, **60**:59 - 75
- 5 Chrost R J, W Siuda & G Halemejko. Longterm studies on alkaline phosphatase activity (APA) in a lake with fish-aquaculture in relation and phosphorus cycle. *Arch Hydrobiol Suppl*, 1984, **70**:1 - 32
- 6 Halemejko G & R J Chrost. The role of phosphatases in phosphorus mineralization during decomposition of lake phytoplankton blooms. *Arch Hydrobiol*, 1984, **101**:489 - 502
- 7 Stewart A J & R G Wetzel. Phytoplankton contribution to alkaline phosphatase activity. *Arch Hydrobiol*, 1982, **93**:265 - 271
- 8 Kuenzler E J. Glucose-6-phosphate utilization by marine algae. *J Phycol*, 1965, **1**:156 - 164
- 9 Brandes D & R N Elston. An electron microscopical study of the histochemical localization of alkaline phosphatase in the cell wall of *Chlorella vulgaris*. *Nature*, 1956, **177**:274
- 10 Kuenzler E J & J P Perras. Phosphatase of marine algae. *Biol Bull WWoods Hole*, 1956, **128**:271 - 284
- 11 Healey F P. Characteristics of phosphorus deficiency in *Anabaena*. *J Phycol*, 1973, **9**:383 - 394

- 12 Heath R T & G D Cooke. The significance of alkaline phosphatase in a eutrophic lake. *Verh Int Ver Limnol*, 1975, **19**:959 - 965
- 13 Tae-Seok A, Seung-IK C & J Ki-Secong. Phosphatase activity in Lake Soyang, Korea. *Verh Internat Verein Limnol*, 1993, **25**:183 - 186
- 14 Olsson H. Origin and production of phosphatases in the acid lake Gardsjon. *Hydrobiologia*, 1983, **101**:49 - 58
- 15 Rigle F H. The uptake and release of inorganic phosphorus by *Daphnia magna* Straus. *Limnol Oceanogr*, 1961, **6**:165 - 174
- 16 Jansson M. Phosphatases in lake water. Characterization of enzymes from phytoplankton and zooplankton by gel filtration. *Science*, 1976, **194**:320 - 321
- 17 Wynne D & M Gophen. Phosphatase activity in freshwater zooplankton. *Oikos*, 1981, **37**:169 - 176
- 18 Boavida M J & R T Heath. Are the phosphatases released by *Daphnia magna* components of its food? *Limnol Oceanogr*, 1984, **29**:641 - 645
- 19 Boavida M J, J Spuij & D Markowitz, *et al.* Are soluble alkaline phosphatases secreted by zooplankton? *Ohio J Sci*, 1984, **84**:77
- 20 Glew R H & E C Heath. Studies on the extracellular alkaline phosphatase of *Micrococcus aodonensis* (1): isolation and characterization. *J Biol Chem*, 1971, **246**:1556 - 1565
- 21 Berman T. Alkaline phosphatases and phosphorus availability in Lake Kinneret. *Limnol Oceanogr*, 1970, **15**:663 - 674
- 22 Kенси K, Shinya H & I Koichi, *et al.* Studies on dissolved metalloenzymes in lake water: I. Identification of alkaline phosphatase. *Bull Chem Soc Jan*, 1982, **55**:3459 - 3463
- 23 Kенси K, Shinya H & I Koichi, *et al.* Studies on dissolved metalloenzymes in lake water: II. Seasonal variations in phosphatase activity in Lake Kasumigaura. *Bull Chem Soc Jan*, 1986, **59**:3067 - 3072
- 24 Kobayashi K, Matsui M & H Haraguchi, *et al.* Identification of alkaline phosphatase in sea water. *J Inorg Biochem*, 1983, **18**:41 - 47
- 25 Siuda W. Phosphatases and their role in organic phosphorus transformation in natural waters: A review. *Pol Arch Hydrobiol*, 1984, **31**:207 - 233
- 26 Feder J. The phosphatases. In: E J Griffith, A Beeton, J M Spencer & D T Mitchell, eds. Environmental phosphorus handbook. New York: J Wiley & Sons, 1973. 475 - 508
- 27 Cembella A D, N J Antia & G Harrison. The utilization of inorganic and organic phosphorus-compounds as nutrients by eukaryotic microalgae. - A multidisciplinary perspective. Part 1. *CRC Crit Rev Microbiol*, 1984, **10**:317 - 391
- 28 Moller M, S Myklestad & A Haug. Alkaline and acid phosphatase of the marine diatoms *Chaetoceras affinis* var. Willer (Gran) Hustedt and *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1975, **19**:217 - 226
- 29 Wynne D. Alternations in activity of phosphatases during the *Peridinium* bloom in Lake Kinneret. *Physiol Pl*, 1977, **40**:219 - 224
- 30 Pettersson K. The availability of phosphorus and the species composition of the spring phytoplankton in Lake Erken. *Int Revue ges Hydrobiol*, 1985, **70**:527 - 546
- 31 Huber A L & D K Kidby. An examination of the factors involved in determining phosphatase activities in estuarine water: 1. Analytical procedures. *Hydrobiologia*, 1984, **111**:3 - 11
- 32 Healey F P & L L Hendzel. Fluorometric measurement of alkaline phosphatase activity in algae. *Freshwat Biol*, 1979, **9**:429 - 439
- 33 Zhou Yiyong & Zhou Xinyu. Seasonal variation in kinetic parameters of alkaline phosphatase activity in a shallow Chinese freshwater lake (Donghu Lake). *Wat Res*, 1997, **31**:1232 - 1235
- 34 Munster U. Studies on phosphatase activities in humic lakes. *Environmental International*, 1994, **20**:49 - 59
- 35 Berman T & G Moses. Phosphorus availability and alkaline phosphatase activities in two Israeli fishponds. *Hydrobiologia*, 1972, **40**:487 - 498

- 36 Gunatilaka, A. Phosphorus and phosphatase dynamics in Parakrama Samudra based on diurnal observation. In: F Schlemmer ed. *Limnology of Parakrama Samudra Srilanka*. The Hague-Boston-London; Dr. W. Junk Publishers, 1983. 35 - 47
- 37 Francko D A. Relationship between phosphorus functional classes and alkaline phosphatase activity in reservoir lakes. *J Freshw Ecol*, 1984, **2**: 541 - 547
- 38 Stevens R J & M P Parr. The significance of alkaline phosphatase activity in Lough Neagh. *Freshwat Biol*, 1977, **7**: 351 - 355
- 39 Shiuji H. Characterization of orthophosphate release from dissolved organic phosphorus by gel filtration and several hydrolytic enzymes. *Hydrobiologia*, 1989, **174**: 47 - 55
- 40 Jansson M. Enzymatic release of phosphate in water from subarctic lakes in northern Sweden. *Hydrobiologia*, 1977, **56**: 175 - 180
- 41 Shiuji H. Fluctuation of algal alkaline phosphatase activity and the possible mechanisms of hydrolysis of dissolved organic phosphorus in Lake Barato. *Hydrobiologia*, 1988, **157**: 77 - 84
- 42 Feuillade J, Feuillade M & P Blanc. Alkaline phosphatase activity fluctuations and associated factors in a eutrophic lake dominated by *Oscillatoria rubeccens*. *Hydrobiologia*, 1990, **207**: 233 - 240
- 43 Aaronson S & N J Patni. The role of surface and extracellular phosphatases in the phosphorus requirement of *Ochromonas*. *Limnol Oceanogr*, 1976, **21**: 838 - 845
- 44 Fitzgerald G P & T C Nelson. Extractive and enzymatic analyses for limiting or surplus phosphorus in algae. *J Phycol*, 1966, **2**: 32 - 37
- 45 Lien T & G Knutsen. Synchronous cultures of *Chlamydomonas reinhardtii*: Properties and regulation of repressible phosphatases. *Physiol Pl*, 1973, **28**: 291 - 298
- 46 Elgavish A, M Halmann & T Berman. A comparative study of *Oeridinium cinctum*, *Pediastrum duplex* and *Cosmarium* sp., from Lake Kinneret (Israel). *Phycologia*, 1982, **21**: 47 - 54
- 47 Smith R I H & J Kalff. The effect of phosphorus limitation of algal growth rate: evidence from alkaline phosphatase. *Can J Fish Aquat Sci*, 1981, **38**: 1421 - 1427
- 48 Olah J & F O Toth. The function of alkaline phosphatase enzyme in the phosphorus cycle of fertilized fish ponds. *Aquaculture Hungarica*, 1978, **1**: 15 - 23
- 49 Gage M A. Alkaline phosphatase activity in several Minnesota lakes. Doctoral thesis. University of Minnesota, 1978. 52
- 50 Sproule J I & J K Kalff. Seasonal cycles in the phytoplankton phosphorus status of a north temperate zone lake (Lake Memphremagog, Que. Vt), plus a comparison of techniques. *Verh Int Ver Limnol*, 1978, **20**: 2681 - 2688
- 51 Gage M A & E Gorham. Alkaline phosphatase activity and cellular phosphorus as an index of phosphorus status of phytoplankton in Minnesota lakes. *Freshwat Biol*, 1985, **15**: 227 - 223
- 52 Pick F R. Interpretation of alkaline phosphatase activity in Lake Ontario. *Can J Fish Aquat Sci*, 1987, **44**: 2087 - 2094
- 53 Cooper J E, Early J & A J Holding. Mineralization of dissolved organic phosphorus from a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 1991, **209**: 89 - 94
- 54 Chrost R J & J Overbeck. Photosynthetic production and exoenzymatic degradation of organic matter in the eutrophic zone of a eutrophic lake. *J Plank Res*, 1989, **11**: 223 - 241
- 55 Rai H & R Jacobsen. Dissolved alkaline phosphatase activity (APA) and the contribution of APA by size fractionation in Lake Schöhsee. *Verh Internat Verein Limnol*, 1993, **25**: 164 - 169
- 56 Francko D A. Epilimnetic phosphorus cycling: Influence of humic materials and iron on coexisting major mechanisms. *Can J Fish Aquat Sci*, 1986, **43**: 302 - 310
- 57 Francko D A & R T Heath. Functionally distinct classes of complex phosphorus compounds in lake water. *Limnol Oceanogr*, 1979, **24**: 463 - 473
- 58 Zhou Yiyong. UV-sensitive P compounds: release mechanism, seasonal fluctuation and inhibitory effects on alkaline phosphatase in a shallow Chinese freshwater lake (Donghu Lake). *Hydrobiologia*, 1996, **335**: 55 - 62
- 59 Chrost R J. In: *Microbial Enzymes in Aquatic Environments*. New York: Springer-Verlag New York Inc, 1991. vii

60 周易勇, 李建秋, 陈旭东, 张玉敏. 东湖溶解态磷酸酶的活性, 动力学特征及其空间分布. 环境科学, 1997, 18(5)

Phosphatases in Natural Water: Origin, Characteristics and Ecological Significance

ZHOU Yiyong FU Yongqing

(*Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072*)

Abstract

In water ecosystems, enzymes play a key role in the processes of nutrient cycling and energy transformation. The origin, characteristics and ecological significance of the phosphatases in lakes, as an example, are reviewed in this paper. The enzymes, extracellular and dissolved, are mainly from bacteria, phytoplankton and zooplankton. They show stability and suitability towards the variations in pH value, temperature and other physical and chemical factors. Planktons seem to compensate for their phosphorus deficiency not only by an increase in enzyme production but also by an improved ability to use low substrate concentrations, which implies the potential significance of enzymes in environmental monitoring. Some ecological relationships might be explained from the points of view of enzymatic reactions. In short, the special and integrated functions of the enzyme in natural waters, in terms of nutrient supplying, nutrient status indicating and cycle mediating, have made it an essential part of the ecological enzymology.

Key Words Enzymes in natural water, ecological enzymology, lake, phosphatase, phosphorus cycling