

湖泊蓝藻多聚磷酸盐代谢机制及功能*

王梦梦, 龚正文, 陈成, 樊梓豪, 何堤, 杨柳燕**

(南京大学环境学院, 污染控制与资源化研究国家重点实验室, 南京 210023)

摘要: 大规模蓝藻水华暴发对湖泊水生态系统健康和饮用水安全产生巨大危害, 而湖泊水体磷是影响蓝藻水华暴发程度的重要生源要素。应对水体不同磷酸盐浓度, 蓝藻高效运行磷酸盐转运系统和磷酸盐特殊转运系统, 并合成多聚磷酸盐(聚磷)。蓝藻胞内存在颗粒态、胶体态和可溶态 3 种形态的聚磷, 且不同形态的聚磷分布位置不同。不同蓝藻合成聚磷颗粒的大小、数量和合成期均有所差异。多聚磷酸盐激酶、多聚磷酸盐外切酶、多聚磷酸盐内切酶和 P-AMP-磷酸转移酶分别催化聚磷的合成与分解。多聚磷酸盐是二价阳离子的螯合剂, 也是磷酸盐及高能磷酸键的储藏库, 为细胞生存提供阳离子、磷酸盐和能量, 满足蓝藻生命活动过程中生理生化活动所需, 具有抵御高温、高 pH、紫外线和营养盐缺乏等环境胁迫的生理功能, 提升其在不利环境中的生存能力。同时, 在蓝藻水华持续暴发、湖泊藻型生境稳态和磷生物地球化学循环过程中聚磷发挥重要的生态功能。因此, 蓝藻合成聚磷的分子生物学机制及生态功能研究能够阐明聚磷的存在如何改变湖泊水体—沉积物磷分配、食物网中磷传递等。而开展调控聚磷合成的技术研究, 通过控制蓝藻合成聚磷来减轻蓝藻水华暴发规模, 将为湖泊水体良性生态系统的重构提供新方法。

关键词: 蓝藻; 磷; 多聚磷酸盐; 环境胁迫; 藻型稳态; 磷循环

Metabolic mechanism and function of cyanobacterial polyphosphate in lakes*

Wang Mengmeng, Gong Zhengwen, Chen Cheng, Fan Zihao, He Di & Yang Liuyan**

(State Key Laboratory of Pollution Control and Resource Reuse, School of the Environment, Nanjing University, Nanjing 210023, P.R.China)

Abstract: Cyanobacterial blooms pose a huge harm to lake aquatic ecosystems health and drinking water safety, and the high phosphorus concentration of lake water bodies is an important inducement for the frequent outbreak of cyanobacterial blooms in lakes. The efficient operation of cyanobacterial intracellular inorganic phosphate transport system and the phosphate special transport system and polyphosphate (polyP) synthesis in cyanobacteria ensures the absorption of phosphate and its survival in phosphorus fluctuating environment. Three forms of polyP including granular, colloidal and soluble polyP, appear in cyanobacterial cells. The subcellular locations of different polyP forms are varied. The size, quantity and the growth period of polyP synthesized are different in different cyanobacterial species. The synthesis and decomposition of polyP are catalyzed by polyphosphate kinase, polyphosphate exonuclease, polyphosphate endonuclease and P-AMP-phosphate transferase, respectively. PolyP is also a chelating agent of divalent cations and a reservoir of phosphate and high-energy phosphate bonds, providing cations, phosphate and energy for cell survival. Cyanobacterial synthesizing polyP is a response to environmental stresses such as high temperature, peroxidation, and nutrient salt deficiency, which improves the viability of cyanobacteria. Therefore, the synthesis of polyP is required for physiological and biochemical activities in the life activities of cyanobacteria. In addition, the synthesis of polyP plays an important ecological function in the continuous outbreak of cyanobacterial blooms and the maintenance of the homeostasis of algal eco-environments. Therefore, it should strengthen the research on the molecular biological mechanism and the ecological function of cyanobacterial polyP synthesis. How the presence of polyphosphorus changes the phosphorus distribution in lake water-sediment and phosphorus transfer in food webs should also be elucidated. The techniques to control large-scale outbreaks of cyanobacterial blooms by controlling the synthesis of polyP in cyanobacteria may provide new methods to reconstruct benign ecosystems in lake waters.

* 2022-06-26 收稿; 2022-07-27 收修改稿。

国家自然科学基金项目(41871082)和江苏省生态环境厅科研课题(2020019)联合资助。

** 通信作者; E-mail: yangly@nju.edu.cn。

Keywords: Cyanobacteria; phosphorus; polyphosphate; environmental stresses; cyanobacteria-stable state; phosphorus recycle

蓝藻是一类具有产氧光合作用的单细胞原核生物,在湖泊、水库、河流、海洋、温泉、雪、土壤和沙漠等生态环境中广泛分布,并常常在湖泊水库中暴发性增殖而形成蓝藻水华^[1]。蓝藻水华暴发在我国太湖、巢湖和滇池等湖泊最为严重,对饮用水安全和生态健康产生巨大危害^[2]。蓝藻水华暴发由湖泊水文、气象、地理、水生态系统结构和营养盐浓度等因素决定^[3],近年来,湖泊大面积蓝藻水华频繁暴发也与全球气候变化、局部气象条件改变和氮磷持续高强度输入有关^[4-5]。

磷(P)是一种重要的生源要素,是蓝藻细胞内许多功能性分子如核酸、磷酸脂质和蛋白的关键组成元素^[6],并在细胞内具有储存、交换能量和调控细胞生理活性的作用^[7]。湖泊中可直接被蓝藻利用的磷浓度较低,因此,低磷浓度常常是湖泊蓝藻生长的限制性因子^[5]。研究发现水华蓝藻密度与湖体总磷^[8]、颗粒态磷^[9]和溶解态磷浓度^[10]均呈现出显著正相关,表明水华蓝藻与水体各种形态磷浓度存在相互作用。蓝藻水华暴发导致水体 pH 值升高以及氧化还原电位降低,进而促进沉积物中磷酸盐(Pi)向上覆水体释放^[11];当湖泊水体中生物可利用性磷浓度较低时,蓝藻会分泌碱性磷酸酶(APase),将水体中有机磷转化为无机磷,提升溶解态无机磷浓度^[12]。此外,蓝藻大量衰亡后,其细胞内的大量磷元素会释放到水体和沉积物中,从而维持水体一定的磷浓度^[11]。因此,在富营养化湖泊中,水体磷浓度与蓝藻水华暴发程度之间形成互为因果的关系。

在蓝藻栖息的湖泊生境中,磷的生物可利用性常常较小或磷浓度不断波动,蓝藻进化出应对水环境中磷短缺或磷浓度波动的适应机制^[13-15]。在低磷条件下蓝藻不仅能够分泌碱性磷酸酶提高水体生物可利用性磷的数量,而且能提高自身磷转移膜蛋白转运磷的能力^[13]。当外源性和内源性磷均无法满足蓝藻细胞生长所需时,细胞将通过降低代谢水平以节约磷元素的消耗。例如,在无机磷缺乏的环境中,普通念珠藻(*Nostoc commune* Vauch)基因组中编码质体蓝素的基因(*petE*)和PSII氧化增强蛋白相关基因(*psbP*)转录显著下调,导致其光系统电子传递中链电子传递受阻,光合效率降低,从而减缓细胞生长速率^[14]。此外,细胞还可用不含磷的组分代替细胞中原先某些含磷组分,以减少对磷的消耗。研究发现,在缺磷环境下生长的聚球藻(*Synechococcus*)可利用硫代异鼠李糖甘油二酯(SQDG)代替细胞膜中磷脂,从而降低 16%±8%的磷需求量^[15]。近年来,越来越多的研究表明蓝藻细胞内多聚磷酸盐(聚磷, polyphosphates, polyP)在其适应环境变化以及暴发性生长中也发挥重要作用^[16-17]。目前为止,蓝藻胞内聚磷的合成、代谢过程以及蓝藻合成多聚磷酸盐的生理生化功能相关研究较多^[18-20],而蓝藻合成聚磷的生态功能研究鲜有涉及,尤其是蓝藻聚磷的存在如何改变湖泊水体—沉积物磷分配、聚磷在食物网中磷传递以及蓝藻聚磷的合成在湖泊蓝藻水华频繁暴发中所起的关键作用缺乏研究。

1 蓝藻细胞磷酸盐吸收转运机制

蓝藻首先需要把细胞外磷酸盐转运到细胞内,才能合成聚磷。当水体中磷酸盐数量充足时,蓝藻会大量吸收超过其生长代谢需求磷的数量,形成“奢侈吸磷”(luxury phosphorus absorption)现象,蓝藻奢侈吸收的Pi其中部分以polyP的形式储存在细胞中^[21]。当从缺Pi环境转到Pi充足水环境后,蓝藻会快速吸收Pi,并在足够的能量(ATP)支持下转化为polyP,发生“过度补偿”(overcompensation)^[22]。Baxter等研究也发现,在缺Pi条件下生长的铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)细胞转接到富Pi水体时,蓝藻利用ATP消耗能量将Pi主动运输进入细胞内,并将Pi转化为polyP,在细胞内积累大量磷^[23]。在研究非固氮型丝状蓝藻念珠藻(*Nostoc* sp. PCC 7118)奢侈吸磷的过程中,Solovchenko等^[22]发现添加Pi后Pi饥饿的*Nostoc* sp. PCC 7118细胞会短暂积累polyP,似乎是由于细胞内Pi的激增导致polyP生物合成的“紧急”上调,当细胞恢复快速分裂时,这些合成的polyP随之分解,而当培养基中Pi仍然充足时,细胞分裂变缓慢后,polyP又开始积累。总之水环境中缺Pi的胁迫导致蓝藻(i)加速Pi的摄取、(ii)充分利用外部P资源和(iii)细胞内P累积,奢侈吸磷是蓝藻适应自然界中低浓度磷或磷波动的机制之一。

原核细菌吸收Pi的基因簇由称为Pho调节子的双组分信号转导系统PhoB/PhoR调节^[24],在Pi限制时双组分调节系统调节磷酸盐代谢相关基因的表达。PhoR(MW 49.6 kDa)作为组氨酸传感器激酶,由431个

氨基酸组成,感受低磷酸盐水平,然后激活 PhoB。PhoB (MW 36.3 kDa) 由 229 个氨基酸组成,PhoR 磷酸化 PhoB 中的 Asp53 后,PhoB 与 Pho 结合,PhoB 碳末端的 Glu177 与 RNA 聚合酶相互作用,由 Pho 调节子调控一系列基因表达。应对环境中不同的 Pi 浓度,蓝藻进化出不同的磷酸盐转运系统。集胞藻的磷酸盐特殊转运系统(Pst)由组氨酸激酶 SphR 与同源应答调节因子 SphS 组成^[25]。SphS 能够检测细胞中 Pi 浓度,SphR 调控与磷酸盐同化相关的基因^[26]。在 Pi 浓度限制条件下,磷酸化后的反应调节因子 SphR 结合到基因上游侧翼区域参与有机磷化合物(磷酸酯)的运输和代谢。Su 等^[27]对 19 个已测序的蓝藻基因组进行分析,发现所有的基因组都有一个 Pst 系统,Pst 系统的 ABC 转运蛋白也存在于蓝藻中。在部分蓝藻的 Pst 系统中含有磷酸盐结合周质蛋白 PstS,而另一些蓝藻如长孢藻(*Dolichospermum* sp. PCC 7120)、聚球藻(*Synechococcus* sp. PCC 6803)和长聚球藻(*Synechococcus elongatus* PCC 6310)则含有另一种磷酸盐结合蛋白 SphX。因此,蓝藻磷转运系统具有多样性。

2 蓝藻合成多聚磷酸盐的形式和种类

蓝藻生长繁殖过程中,除了增加对外源性磷的吸收外,细胞可通过释放体内磷库所储存的磷来补充所需要的磷元素,越来越多的研究证明,在多种胁迫条件下蓝藻因合成聚磷而导致奢侈吸磷,来维持蓝藻细胞正常的生理生化活性^[17]。如果胁迫条件解除,蓝藻会通过稳定上调多聚磷酸激酶基因(*ppk*)和多聚磷酸水解酶基因(*ppx*)的表达,催化聚磷水解,从而为蓝藻细胞提供充足的磷而生长^[28]。

2.1 蓝藻多聚磷酸盐结构和含量差异

多聚磷酸盐在自然环境中无处不在,被看作是生命起源的生物分子,存在于生命之树的所有枝节的生物中,是由 3 个到上百个磷酸基团由磷酸酐键(同 ATP 的高能磷酸键)连接组成的大分子无机化合物,荷负电。根据聚磷化学结构的不同,可分为直链状、环状和支链状 3 类^[29](图 1)。尽管 polyP 水溶性极佳,但 polyP 在细胞内通常通过静电吸引力与多种蛋白质、阳离子和 ATP 等组装成显微镜可辨的微米级聚磷颗粒^[30],即电子致密的酸性钙体(Acidocalcisomes)^[18],并以细胞器的形式在细胞代谢中发挥重要功能^[31]。

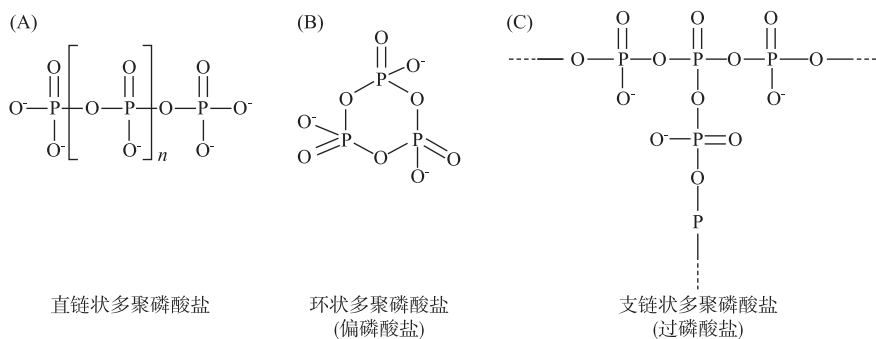


图 1 3 种不同形态的多聚磷酸盐分子式:(A)直链状多聚磷酸盐;(B)环状多聚磷酸盐(偏磷酸盐);(C)支链状多聚磷酸盐(过磷酸盐)^[29]

Fig.1 Three forms of polyphosphate molecular formula; (A) linear polyphosphate; (B) cyclic tripolyphosphate (metaphosphate); (C) branched polyphosphate (ultraphosphate)^[29]

蓝藻细胞中存在大量 polyP,且常常以颗粒态、胶体态和可溶态 3 种形式存在。颗粒态的 polyP 又被称为酸钙体或异染颗粒,存在于细胞质中;而可溶态多聚磷酸盐存在于细胞拟核区、细胞质和细胞膜中,可以与核酸、蛋白质结合,提高核酸、蛋白质的稳定性和生物活性;在细胞中聚磷与金属离子螯合形成胶体态多聚磷酸盐,存在于细胞质和细胞膜中^[20]。我们的研究表明,对数增长期蓝藻主要以颗粒态聚磷为主,而稳定期蓝藻积累的主要是可溶态聚磷^[32]。此外,不同蓝藻中 polyP 细胞内分布位置不同,在太湖蓝藻中 polyP 分布在含有核糖体的细胞区域、与 DNA 密切相关的区域,并可以在类囊体空间中累积^[18,29,33],这暗示 polyP 可能在相关区域发挥重要的生理功能。在聚球藻 *Synechococcus* PCC 8806 和 *Synechococcus* PCC 6803 中,聚磷

颗粒分布在整個细胞质中,而在聚球藻 *Synechococcus* PCC6312 中,聚磷颗粒主要聚集在细胞两极,少数分布在细胞中间。

蓝藻中 polyP 含量变化较大,取决于磷酸盐含量和蓝藻生长阶段。生长迟缓期蓝藻奢侈吸磷导致 polyP 的快速积累,随后在指数生长期,奢侈摄取的 Pi 以及合成的 polyP 被利用来支持细胞的快速分裂,从而降低了单位蓝藻细胞内 polyP 含量^[34]。在不同磷浓度的培养基中培养蓝藻水华优势种微囊藻,结果表明微囊藻中可溶性磷含量在生长稳定期的初期达到最高值,polyP 含量在对数期末明显增加,随后下降^[32]。与丝状蓝藻 *Nostoc linckia*、*Anabaena variabilis* 和 *Anabaena fertilissima* 中成熟的营养细胞相比,发育孢子含有的聚磷颗粒较少,且在孢子成熟的过程中聚磷颗粒逐渐消失,完全成熟的孢子中不含有聚磷颗粒^[35]。在水华丝状蓝藻 *Nodularia spumigena* 营养细胞与异型胞(由营养细胞分化而来,是一种缺乏光合结构、通常比普通营养细胞大的厚壁特化细胞,为蓝藻固氮的场所)中 polyP 含量不同,当 Pi 被重新加入到 Pi 耗尽的培养液中时,Pi 被 *Nodularia spumigena* 快速吸收利用,polyP 优先在营养细胞中积累,异型胞中 Pi 浓度仍然很低。因此,丝状蓝藻营养细胞与异型胞之间除了固定分子氮的能力存在差异外,polyP 累积量也不同^[36]。

2.2 合成多聚磷酸盐的蓝藻种类

目前为止,已发现能合成多聚磷酸盐的蓝藻种类较多。在高 Pi 条件下培养,常见水华蓝藻代表种铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 在其对数期末胞内 polyP 含量明显增加^[32]。唐佳^[37] 研究结果表明铜绿微囊藻能够转化利用胞内多聚磷酸体。闫彬^[38] 研究发现水华束丝藻 (*Aphanizomenon flos-aquae*) 细胞内颗粒态 polyP 含量随其生长速率的升高呈缓慢增高现象。Feng 等^[39] 通过 DAPI 荧光、透射电镜、X-射线能谱及凝胶电泳试验结果发现,聚球藻 (*Synechococcus* sp. PCC7002) 细胞中含有大量的多聚磷酸盐纳米微粒。刘志礼等^[40] 研究发现在富磷环境中盐泽螺旋藻 (*Spirulina medium*) 从环境中快速吸收磷,并主要以 polyP 的形式贮存于细胞中。因此,蓝藻聚磷是其天然生物学特性之一。念珠藻 (*Nostoc* sp.) 能奢侈吸磷累积 polyP^[22]。Ou 等^[41] 对海绵共生蓝藻进行高通量测序和 *ppk* 基因序列分析,结果表明在低磷酸盐环境中,海绵共生蓝藻胞内具有较高 polyP 含量,且磷的富集率高。Gomez-Garcia 等^[42] 发现蓝藻聚球藻 (*Synechococcus* sp.) 合成 polyP 以适应不利环境。Jensen 等^[43] 通过透射电镜 (TEM) 分析发现在美国纽约州康沃尔附近的 3 个小寡营养湖泊水体中生长的两种微微蓝藻中均含有 polyP。Reddy^[35] 研究表明 *Nostoc linckia*、*Anabaena variabilis* 和 *Anabaena variabilis* 营养细胞中含有 polyP。Li 和 Dittrich^[34] 分析了各种不同磷营养条件下(例如磷源充足、磷源耗尽、磷浓度上升、磷浓度下降)同种蓝藻不同株系 (*Synechococcus* sp. PCC 8806、*Synechococcus* sp. PCC 6312 以及 *Synechococcus* sp. PCC 6803) 培养物中 polyP 的动态积累过程,发现不同生长阶段蓝藻 polyP 积累和对磷可利用性的响应是不同的。本课题组研究发现在常温蓝藻螺旋藻 (*Spirulina* sp.)、泽丝藻 (*Limnothrix* sp.)、长孢藻 (*Dolichospermum flos-aquae*) 以及颤藻 (*Oscillatoria* sp.) 中均存在 polyP 颗粒(图 2),由此可见,在湖泊蓝藻细胞内普遍存在 polyP。



图 2 透射电镜下不同蓝藻中的 polyP 颗粒

Fig.2 TEM of polyP particles in different species of cyanobacteria

3 蓝藻多聚磷酸盐代谢及影响因素

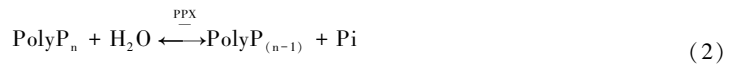
3.1 蓝藻多聚磷酸盐代谢和调控机制

多聚磷酸盐激酶 (polyphosphate kinase, PPK) 是生物体内 polyP 代谢相关的关键酶之一,它催化 ATP 末

端的磷酸基团连接到长链 polyP 上,形成链长可达 1000 甚至更长的正磷酸盐线状或环状多聚物^[25]。根据细胞中蛋白质核苷酸序列的差异和动力学特征不同,PPK 被分为 PPK1 和 PPK2 两类。通常,蓝藻细胞内合成 polyP 通过多聚磷酸盐激酶 1 (polyphosphate kinase 1, PPK1) 催化 ATP 上高能 γ -磷酸根来实现,该反应也是可逆反应,如式(1):



除 PPK1 外,PPK2 也能参与 polyP 的催化反应,并且利用 polyP 合成核苷酸^[44]。为了维持 polyP 的动态平衡,外切多聚磷酸盐水解酶 (exopolyphosphatase, PPX) 和内切多聚磷酸盐水解酶 (endopolyphosphatase, PPN) 的水解作用也同时存在于细胞中,PPX 催化 polyP 末端持续释放 Pi 使其不断水解至焦磷酸盐^[44],同时释放能量,PPX 还具有核苷三磷酸酶 NTPase 的活性。PPN 则可裂解长链 polyP 为短链^[45]。



PPK 与 PPX 构成上下游调控的关系,PPX 优先酶切长链 polyP,对短链 polyP 没有作用。随着研究的深入,发现 PPX2 催化 polyP 的分解反应比合成反应能力强,因此,把 PPX2 归到 polyP 水解酶类^[46]。PPX 活性被鸟苷酸五磷酸 (pppGpp) 抑制,在富磷环境中蓝藻细胞产生 pppGpp,而在磷匮乏环境中,pppGpp 水解成 ppGpp,不再抑制 PPX 的活性,polyP 分解为蓝藻细胞生长提供能量和磷源。pppGpp 是一种严格的第二响应信使,可能参与暗环境中聚球菌中 polyP 的积累^[47]。然而,目前对于 polyP 在生物体内代谢通路的认知仍然有限,Pho 调节子可控制生物细胞内大多数磷代谢过程^[48],研究认为编码 polyP 代谢酶系 (PPK、PPX、PPN) 的基因受 PhoU 蛋白的调控^[6]。

此外,空泡转运蛋白 (VTC) 复合物虽然在进化上与 PPK 没有同源关系,但其 VTC4 蛋白也具有催化 polyP 聚合的活性^[49],该过程在真核生物体内被广泛观测到,而在原核藻类中尚未有直接研究,但编码 VTC4 蛋白的基因广泛存在于原核藻类细胞中,且 VTC4 蛋白具有 SPX、polyP 聚合酶和 VTC 结构域^[50],所有与 VTC4 功能相关的关键残基都是保守的,因此可以认为藻类细胞中 polyP 的合成仍需要 VTC 复合物的参与^[6,49]。

本课题组不仅把细菌中 PPK1 编码基因转入大肠杆菌 (*Escherichia coli*) 和假单胞菌中,得到了高效合成多聚磷酸盐的菌株,而且从铜绿微囊藻中克隆了 PPK1 编码基因,并转入水稻中,将微囊藻的多聚磷酸盐激酶基因在水稻中进行异源表达,测试该基因的效用,研究发现该基因在水稻中表达并合成聚磷,触发了水稻细胞内磷酸盐匮乏信号,导致水稻磷饥饿相关的正向调控的转录因子表达上调、反向调控的转录因子表达下调以及负责正磷酸盐转运的 PT1/2/3 家族转运蛋白编码基因表达的上调,使得水稻地上部总磷含量高达 15 mg/g (dw),促进水稻生长,这一研究结果表明微囊藻中多聚磷酸盐激酶基因表达有利于其从水体中超量吸收磷^[51]。

蓝藻参与 polyP 合成和降解的基因已经通过突变体而得到鉴定^[42],但是,目前对蓝藻调节 polyP 代谢的机制仍知之甚少。鉴于蓝藻作为湖泊水体初级生产者的生态重要性,Hiyoshi 等^[52]通过使用一种干扰剂来研究蓝藻聚球藻 *Synechococcus* PCC 6803 的多聚磷酸酶基因 (*ppx*) 表达及其多聚磷酸酶在细胞适应磷饥饿中作用。突变体 Δppx 中聚磷含量与野生型聚球藻相似,在富磷条件下细胞生长没有缺陷。然而,在缺磷条件下,突变体 Δppx 细胞 polyP 的合成量减少,从而对其生存和光系统复合体的稳定性产生不利影响。此外研究还发现,低磷胁迫下聚球藻细胞中 *ppx* 的表达是通过 SphS 和 SphR 两种组分系统在磷酸盐调控中而诱导的^[42]。因此,polyP 在蓝藻细胞适应缺磷条件发挥关键作用。

3.2 影响蓝藻合成多聚磷酸盐的因素

影响蓝藻累积 polyP 的因素较多^[22]。黑暗与低氧化还原电位环境促进了铜绿微囊藻胞内 polyP 的积累,polyP 的合成延缓了细胞内正磷酸盐的减少,致使在黑暗中氧化还原电位较低时,铜绿微囊藻的死亡率较低。因此,在黑暗和低氧化还原电位条件下铜绿微囊藻积累 polyP 对其在不利条件下维持胞内磷浓度、能量储存和其他生理功能具有重要意义,在黑暗和低氧化还原电位时积聚 polyP 的能力使微囊藻在低光、有机物丰富和低氧化还原的环境中具有竞争优势^[53]。在缺氮或缺硫的环境中,也会促进蓝藻细胞内多聚磷酸盐

的累积^[18,54,55]。在高温环境时(热应激下)有些蓝藻也会合成聚磷,从而提高其生存能力^[56],同时高温环境刺激嗜热蓝藻合成聚磷^[57-58]。本课题组研究发现,紫外辐射的增加会促进湖泊蓝藻合成并在胞内累积聚磷,并形成“紫外辐射增加—聚磷累积—胁迫解除—蓝藻生长”不断放大的正循环^[17]。陈成等研究发现低硝态氮环境促使水华蓝藻超量吸收磷酸盐,并在藻体内形成大量聚磷颗粒^[59]。Voronkov 和 Sinetova^[60]研究表明,在磷酸盐过量的情况下,80%的聚球藻细胞能够在添加 K_2HPO_4 3 min 内以 polyP 的形式积累磷。1 h 后,含有 polyP 的聚球藻细胞数量开始减少,24 h 后,只有 30%的聚球藻细胞检测到 polyP 颗粒,和其他光合生物一样,在黑暗中聚球藻合成的 polyP 比在光照下要少。在低温和高温胁迫条件下,polyP 的积累没有受到抑制,甚至有些细胞在大约 0℃ 温度下能够合成 polyP。Solovchenko 等^[22]以蓝藻念珠藻(*Nostoc* sp. PCC 7118)作为研究对象进行合成聚磷条件研究,结果发现蓝藻并非在磷充足条件下奢侈吸磷,而是在由缺磷转到富磷的环境中时才会奢侈吸磷,并积累聚磷,该过程发生在转到富磷 1~2 h 之内,且不受光强和温度的影响。由此可见,环境胁迫或环境条件改变是蓝藻合成聚磷的重要驱动力。

4 蓝藻合成多聚磷酸盐的功能

到目前为止,这种含有高能磷酸键的化合物的确切生理功能还未被完全认识清楚,但可以肯定的是它与多种生物功能密切相关,这些功能包括:(1)储存能量;(2)与核糖体蛋白相互作用促进翻译过程,并可能与错译的纠正有关;(3)促进严谨反应(Stringent response)等;(4)二价阳离子的螯合剂;(5)磷酸盐及高能磷酸键的储藏库^[18]。蓝藻细胞内聚磷的合成大大提高了其适应各种环境胁迫的能力,从而保证自身的存活生长,从而在湖泊水体成为优势类群,并暴发式生长而形成蓝藻水华,维持藻型稳态生境,并对湖泊磷生物地球化学循环产生持久的影响。

4.1 蓝藻聚磷的生理生化功能

4.1.1 聚磷提高蓝藻对不利环境的适应性 水体中一部分离子态的重金属元素对生物生长是必需的,而另一部分则对生物产生毒性,多项研究结果表明 polyP 可与 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 结合并储存在酸性钙体中^[18,61-62],此外 polyP 还可以同 Zn^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Al^{3+} 和 K^+ 结合,对 Cd^{2+} 和 Pb^{2+} 等重金属离子起到解毒作用^[63-64]。PolyP 可通过两种方式参与重金属离子的解毒作用,首先是 polyP(胞内或胞外)与重金属离子结合,从而转化为无毒的复合物;其次,重金属离子可能诱导 polyP 的水解,从而产生金属-磷酸复合物,再通过 Pit 系统将其转运到细胞外^[65-66]。研究发现,胞内 polyP 含量与细胞耐受重金属离子毒害的作用呈显著正相关,暴露于高浓度 Mn^{2+} 环境中,挪氏微囊藻(*Microcystis novacekii*)和沼泽念珠藻(*Nostoc paludosum*)细胞内 polyP 大量累积^[63];在铜绿微囊藻中,胞内 Pi 浓度的升高促进了其对 Cd^{2+} 和 Zn^{2+} 的吸收,当细胞 Pi 浓度从 66 $\mu\text{mol/g}$ (dw) 升高到 118 $\mu\text{mol/g}$ (dw)时, Cd^{2+} 和 Zn^{2+} 的短期吸收速率分别提高了 40 和 16 倍^[67]。Chen 的研究结果表明,长聚球藻(*Synechococcus elongatus* PCC7942)合成聚磷能显著降低重金属镉离子对光合系统的损害^[68]。因此,蓝藻细胞内 polyP 与金属离子的螯合提高了其在重金属污染水体的适应性。

同时,聚磷还具有维持细胞内渗透压稳定的功能,有研究指出,大量钙离子与聚磷形成的复合物聚集在生物膜中,可以增强生物膜的延展性和刚性,从而使其双向通透性变好^[55]。渗透压胁迫影响藻胞内 polyP 的聚合长度,高渗透压胁迫促进了长链 polyP 的合成,而暴露于低渗环境中,细胞内 polyP 更多以短链形式存在^[69]。此外,polyP 可维持细胞 pH 稳态,当蓝藻暴露于高浓度 NH_4^+ 环境时,其细胞内 pH 显著升高,ATP 合成被抑制,此时细胞内 polyP 发生水解,一方面促进 ATP 的合成以维持在正常水平,另一方面 polyP 水解释放的 H^+ 可中和细胞质的碱性环境,提升蓝藻对碱性环境的耐受性,而 polyP 含量较少的细胞需要更长的时间才能从碱性环境中恢复,这一点还在许多拥有酸性钙体的生物中得到证实,因为该类蓝藻多聚磷酸盐细胞器膜上的两种液泡型质子泵($V-H^+-ATPase$ 和 $V-H^+-PPase$)消耗 ATP 或者焦磷酸(PPi)转运 H^+ ,使颗粒状聚磷细胞器所在细胞区域呈酸性^[70]。

早在 1974 年,Jensen 等就观察到蓝藻细胞中聚磷与核糖体、类囊体等细胞结构结合,其原因可能与蛋白质的合成有关^[71]。当蓝藻细胞暴露于胁迫环境中,如紫外线辐射,会触发蓝藻一系列生理生化反应。紫外线辐射促进了活性氧的生成,导致两种不同的结果。首先,活性氧(ROS)作为细胞信号,允许细胞武装自己来对抗这些应激源;其次,当 ROS 水平超过细胞的防御机制时,可能发生大量细胞损伤和凋亡^[6]。而蓝藻暴

露于胁迫环境中,氧化应激可作为一种刺激因素诱导细胞大量合成 polyP, polyP 与某些金属阳离子结合,起到了类似超氧化物歧化酶(SOD)的作用。在 SOD 缺乏的原核生物突变体中, polyP 的积累与 H_2O_2 的增加有关。在氧化胁迫下,蛋白质的构象发生变化,导致蛋白质的展开和聚集, polyP 可以作为一种“化学伴侣”,促进蛋白质稳定和变性蛋白及其聚集体蛋白质的水解^[54]。而 polyP 保护细胞免受氧化损伤的机制是, polyP 可与受损的蛋白质结合,形成 polyP-蛋白质复合体,并通过 DnaK、DnaJ、GrpE 伴侣机制将受损蛋白再折叠,以恢复其活性^[72]。与传统蛋白伴侣相比, polyP 具有以下几个优点,首先 polyP 的响应速度更快, ROS 可直接抑制 PPX 活性以降低 polyP 的降解;其次, polyP 不需要与 ROS 发生反应,而是直接作用于受损蛋白质;此外,当外界刺激源消失时, polyP 可通过 PPK2 转化为 ATP,为蛋白质的再折叠提供能量^[73]。

DNA 是生物遗传信息的集合,对物种的延续至关重要,而生物体中聚磷及其复合物普遍有着保护和修复 DNA 的功能。在不利环境中, DNA 突变将会对细胞带来严重的危害, polyP 可以调节 DNA 保护机制。 polyP 可以通过调控 DNA 损伤的大肠杆菌(*E. coli*) Y 家族聚合酶和 RecA (DNA 保护蛋白),激活细胞的旁路途径,即当大肠杆菌的 DNA 链受损时, Rec A 蛋白促进 Lex A 阻遏酶的水解,从而激活 SOS 通路,快速对缺失的核苷酸进行修复,并快速收集碱基对其损伤部位进行互补配对,修复受损的 DNA 片段^[74]。 PolyP 同时也具备很强的 DNA 修复功能,三磷酸核苷酸(NTPs)是 DNA、RNA 合成中的主要原料,而 polyP 除了在给 NTP 合成时提供能量以外,磷酸基团也是合成 NTPs 的底物^[75]。因此,蓝藻通过合成聚磷参与氧化应激与 DNA 修复,提高 DNA 和蛋白质的稳定性,是蓝藻适应各种环境胁迫的重要方式。

4.1.2 聚磷作为蓝藻细胞 DNA 合成的磷源 尽管 polyP 主要存储在蓝藻的酸性钙体中,但它也在蓝藻细胞壁、细胞质膜中发现,这可能反映了其不同的生理功能。例如, polyP 可以作为参与 DNA 和 RNA 合成的 Pi 库。一些报道指出,在蓝藻细胞的拟核区纤维结构与 polyP 相关^[76]。细胞内 polyP 的动态变化与细胞 DNA 昼夜循环之间似乎也存在联系,蓝藻的 DNA 合成在光照下进行,并依赖于光合电子传递^[77],大多数细胞在光照期结束时发生细胞伸长和分裂^[47]。在光-暗周期同步培养单细胞蓝藻聚球藻(*Synechococcus*)的过程中,荧光显微镜观察发现 DNA 在暗期出现扩散,在光期结束时表现出短暂的聚集^[78]。对 *Synechococcus elongatus* PCC 7942 细胞进行透射电镜观察显示,新合成的 BrdU (5-溴-2'-脱氧尿苷)标记的 DNA 与 polyP 非常接近^[79],这表明在光照下 polyP 为聚球藻 DNA 复制提供 Pi,并可能参与 DNA 合成的调控^[80]。

对丝状蓝藻厚壁孢子的研究表明, polyP 和 DNA 合成存在潜在联系^[81]。厚壁孢子 DNA 含量比营养细胞高出几倍,例如,丝状蓝藻束丝藻(*Aphanizomenon ovalisporum*)的营养细胞为多倍体,每个细胞的基因组拷贝数平均为 119;有些藻的亚基因组拷贝数超过 400^[82]。相对于营养细胞,圆柱鱼腥藻的厚壁孢子也含有较高的 DNA^[83]。在厚壁孢子中没有观察到 polyP 的存在,但在营养细胞中却 polyP 很丰富,这表明厚壁孢子中 polyP 被用来细胞生长和分裂有关的基因组 DNA 复制,以及最终形成大量的营养细胞^[82]。 Seki 等^[47]研究表明储存 Pi 以产生核苷酸可能是 polyP 在细胞生存中的重要作用之一。在黑暗期,长聚球藻(*Synechococcus elongatus* PCC 7942)细胞内聚磷颗粒的平均体积逐渐增大,其数量和分布没有显著变化。然而,在光照期,长聚球藻细胞内聚磷颗粒的数量增加,而单个聚磷颗粒的体积变小,细胞伸长,直到光照期结束,大多数细胞进行分裂。聚磷颗粒含量与细胞长度之比在暗期逐渐增大,在光照期逐渐减小。然而,经过 Hoechst 33342 染色的 DNA 在黑暗时期呈弥散状,但在光照时期变得致密,并最终在细胞分裂前形成波浪状和绳状结构。细胞分裂周期中聚磷颗粒与 DNA 形状呈现有规律的协调变化,以及它们之间的密切相互作用,暗示着聚磷颗粒为 DNA 合成提供磷酸盐^[47]。

4.1.3 聚磷应对营养盐匮乏并作为能量来源 在聚磷众多的生理功能中,其营养代谢作用,尤其是 polyP 对水环境中可用性 PO_4^{3-} 的复杂动态响应机制一直备受关注^[84,85]。研究表明,当环境中 Pi 的可供应性受到限制时, polyP 将作为一个动态 Pi 库发挥作用,释放出 Pi 以适应低磷环境,使其在 Pi 低可用性时保持增长和生存能力^[86]。此外, polyP 还可作为反应底物,提供磷酸根,用于合成其他生命物质。例如,在 polyP-葡萄糖激酶(polyphosphate-glucose phosphotransferase, PPKG)作用下,蓝藻细胞利用葡萄糖和 polyP 为底物生成 6-磷酸-葡萄糖^[87]。 Li 和 Dittrich^[34]的研究表明,蓝藻中 polyP 积累是一个动态过程,取决于水体中磷酸盐浓度和蓝藻的自身生长状态。单细胞蓝藻在生长迟缓期对磷的过量摄取导致 polyP 的快速积累,随后在指数生长期,由于蓝藻过量摄取的磷以及合成的 polyP 用于支持细胞快速生长和分裂,导致细胞内 polyP 比例降低。

蓝藻能够快速优先合成 polyP 对缺磷环境作出响应。然而,在过度低浓度 Pi 胁迫环境中,polyP 会被优先利用,这表明 polyP 作为磷储备库起着支持细胞生存的关键作用。此外,在不同蓝藻种类中,我们观察到它们积累 polyP 时水体中磷酸盐浓度变化范围很大,并在 polyP 发生降解的磷浓度阈值之上,这表明单细胞蓝藻可能更适应磷胁迫或磷波动的条件。磷胁迫环境下蓝藻奢侈吸磷增加了酸性钙体中 polyP 累积,可以作为磷源和能量的储存^[21,88]。例如,随着细胞内 Pi 含量的下降,聚球藻胞内 polyP 相对于总颗粒磷的比例增加,这表明在低浓度 Pi 条件下,细胞中更大比例的磷以 polyP 的形式存在^[89]。当培养在营养盐丰富的环境中,集胞藻(*Synechocystis* PCC6803)在 3 min 内快速摄取 Pi 并积累 polyP^[60]。因此,在蓝藻过量摄取磷过程中,polyP 的积累被认为是其未来免受磷限制的一种保护机制^[90]。

Wan 等研究表明水体中 Pi 浓度与含 polyP 的微囊藻细胞百分比呈倒“U”型关系^[86]。蓝藻 polyP 的积累可能是对自然环境中 Pi 波动的一种适应,在自然环境中,polyP 的水平可以在短时间内发生显著变化,这种响应在 Pi 可用性低的时期将有助于蓝藻维持增长和生存^[90]。

4.2 蓝藻合成聚磷的生态功能

4.2.1 聚磷助力蓝藻成为湖泊优势类群 在对太湖和巢湖浮游植物进行研究时发现,与固氮型蓝藻(鱼腥藻)相比,非固氮型的蓝藻微囊藻在低磷环境中表现出竞争优势,可快速吸收和储存无机磷,同时也增加了共生浮游植物的缺磷量^[86]。此外,水华蓝藻铜绿微囊藻在外部 Pi 浓度较低条件下也能吸收 Pi 和以 polyP 的形式储存磷,这将使其能够在磷浓度受限条件下与其他浮游植物竞争时处于优势地位^[86]。蓝藻可在全球范围内湖泊中频繁大面积暴发。由于蓝藻中含有伪空泡的类群能漂浮在水面,从而比其他藻类接受到更强的太阳紫外线(UV)照射,因此,紫外线辐射一直被认为是蓝藻生长和扩张的影响因素^[91]。高强度的紫外线辐射可能会在分子和细胞水平上增加蓝藻损伤风险^[92],然而,蓝藻大量繁殖往往发生在 UV 辐射较强烈的夏季,且 UV 辐射强度较高的中低纬度和赤道地区的湖泊中蓝藻水华发生频率更高^[93],蓝藻为此进化出多种策略来适应紫外线辐射,主要包括通过垂直迁移避免高 UV 辐射^[92],合成吸收紫外线的化合物(如类菌孢素氨基酸),形成 UV 损伤的高效修复系统,以及合成多糖提高其抗 UV 能力^[94]。长期以来,人们关注高强度紫外线辐射对蓝藻的损害,但忽略了蓝藻在水体垂直迁移引起的以及经纬度、地理位置、云量和臭氧含量造成的低强度紫外线辐射对蓝藻生长的影响^[95],这可能导致 UV 对蓝藻的损伤效应被过度夸大。因此,蓝藻作为最古老的细菌能够从地球早期存活至今,并在高紫外线强度下形成藻华,一定有未明的机制来揭示紫外辐射对湖泊蓝藻水华形成的影响。本课题组通过原位研究和实验室研究表明,太阳紫外光是蓝藻细胞中总磷、可溶性无机磷和聚磷酸盐积累的关键触发因子。随着紫外剂量增加,蓝藻细胞内聚磷积累量增加,从而导致水华蓝藻过量吸磷,为蓝藻在适宜环境下生长提供了充足的磷。同时,太阳紫外线还可以促进藻蓝蛋白、别藻蓝蛋白和藻红蛋白的合成,通过光合作用产生足够的 ATP 在蓝藻细胞中产生 polyP 供其在湖泊生态系统中生长。此外,紫外线照射强度的频繁变化更有利于蓝藻细胞内聚磷的积累,并促使其通过从悬浮固体或沉积物中过度吸收磷而快速生长^[17]。因此,在磷含量丰富的湖泊水体中紫外辐射与蓝藻水华会产生正反馈,即紫外光促进水华蓝藻细胞中 polyP 的积累,从而促进蓝藻生长,然后更多的表面水华蓝藻暴露在紫外光下,吸收充足的磷。因此,太阳紫外光引发的蓝藻 polyP 积累为水华蓝藻持续增殖机制提供了新的解释,并为世界范围内天然富营养化湖泊水体中蓝藻水华暴发提供了新视角。

2013 年以来太湖水体总磷浓度高位波动而总氮浓度持续下降^[96],且自 2014 年起太湖水体总氮浓度已低于 2 mg/L^[97],尤其在夏季,由于水华蓝藻介导的反硝化作用的存在,水体硝态氮被还原成氮气溢出湖体,总氮浓度最高下降了 40.02%^[98]。以往研究表明,低氮浓度限制蓝藻生长^[99],但太湖蓝藻水华仍呈现大面积暴发的趋势^[10]。室内研究发现在 30 h 内,在低硝态氮浓度条件下培养的微囊藻与高硝态氮条件下培养的微囊藻的生物量没有显著差异,且微囊藻的干重基本保持稳定,而在低硝态氮条件下,蓝藻中总磷、磷酸盐及聚磷含量均比高硝态氮条件下显著增加^[59]。此外,在环境低磷胁迫或磷酸盐浓度大波动状态下,蓝藻迅速吸收磷并合成大量 polyP^[100],因此,蓝藻合成并累积聚磷有利于其在营养盐胁迫或波动条件下保持其生物量。

蓝藻水华的暴发过程会导致水体呈碱性,尤其在夏季,白天强光照射下表层蓝藻光合作用消耗 CO₂,导致表层水 pH 上升。本课题组研究表明,碱性条件下铜绿微囊藻细胞均处于胁迫状态,随着水体 pH 值升高,

铜绿微囊藻细胞内总磷和聚磷含量增加。受到胁迫后的 3~4 h 是藻内合成累积聚磷的峰值时期,与未受碱性胁迫的铜绿微囊藻相比,受到碱性胁迫 4 h 后胁迫解除的铜绿微囊藻藻密度和叶绿素 *a* 浓度增长更快。主要因蓝藻在受到碱性胁迫时吸收磷并合成足够的聚磷,在恢复到正常 pH 条件时, polyP 的分解为蓝藻生长快速提供所需的磷酸盐,促使其快速生长(未发表数据)。因此,在湖泊生态系统中,藻华暴发导致的水体碱性环境会促进蓝藻合成聚磷,为新一轮的蓝藻水华暴发提供足够的磷酸盐,从而形成不断放大的正循环,这可能是蓝藻成为湖泊竞争优势类群的重要原因及蓝藻水华暴发的自我强化机制。

聚磷在蓝藻抗高温胁迫中发挥重要作用,在夏季高温胁迫下,蓝藻合成大量聚磷,一方面有利于提高蓝藻对高温的耐受性,另一方面,聚磷的累积,为蓝藻提供生长所需的 PO_4^{3-} ,从而提高蓝藻在湖泊中的竞争优势。总而言之,蓝藻合成聚磷一方面提高了其环境胁迫环境的适应能力,另一方面作为能量来源和底物促进蓝藻生长,因此,蓝藻累积聚磷是其适应波动的环境,并在其中成为物种竞争优势的重要原因。

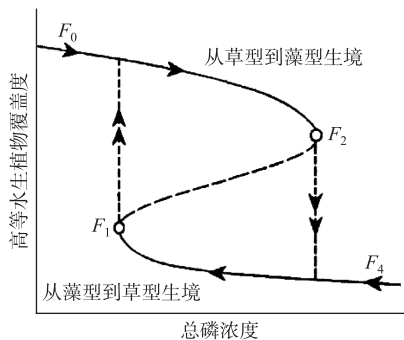


图3 湖泊草型生境与藻型生境转换实现的途径^[102]

Fig.3 The realization of transformation between grass ecosystem and algal ecosystem in lakes^[102]

4.2.2 蓝藻合成聚磷有利于湖泊藻型稳态维持 近年来,随着浅水湖泊的富营养化程度日益加重,沉水植物严重退化,生物多样性迅速衰退,湖泊从草型稳态转换成藻型稳态。以漏湖为例,漏湖处于草型稳态 TP 浓度为 30~94 $\mu\text{g/L}$,处于草藻中间状态 TP 浓度为 99~201 $\mu\text{g/L}$,从草藻中间状态向藻型稳态转换 TP 浓度的下限值约为 201 $\mu\text{g/L}$,因此,营养盐浓度升高是浅水湖泊由草型湖泊转化为藻型湖泊的重要原因。要恢复漏湖沉水植物并使其再度成优势,实现系统从藻型稳态向草型稳态转换,首先必须要使营养物浓度降低到更低的水平,漏湖湖体 TP 浓度要降低到 94 $\mu\text{g/L}$ 以下^[101]。然而,要将一个藻型生态系统(F_4)转换为草型生态系统(F_1),即生态系统实现从 F_4 状态到 F_1 状态的转变,需要克服藻型生态系统所具有的反弹和延迟特性,磷浓度需要降低至 F_1 状态,远远低于草型生态系统转换为藻型生态系统所需的 F_2 状态的磷浓度(图 3)^[102]。在湖泊藻型生境中,水华蓝藻在磷充足时吸收了磷并合成聚磷,供缺磷条件下生长所需,即使将该生境中水体总磷浓度降低到草藻中间状态 TP 浓度

的下限值,蓝藻仍然能够通过累积聚磷,实现蓝藻不断增殖。水体中总磷浓度只有低于蓝藻合成聚磷而不能形成自放大的阈值,藻型生境才能向草型生境发生稳态转换。因此,在湖泊生态系统演替过程中,蓝藻合成聚磷是富营养化湖泊藻型生境难以转换为草型生境的重要原因之一。

4.2.3 蓝藻合成聚磷强化了湖泊磷的“四重循环” 湖泊氮磷营养盐的“四重循环”,即营养盐在蓝藻与蓝藻之间、蓝藻与附生菌之间、蓝藻与沉积物之间、湖区与湖区之间的循环,是蓝藻水华持续暴发的基本原因^[3]。在湖泊水体中,蓝藻往往以群体形式存在,蓝藻细胞在营养盐充足或营养盐胁迫以及营养盐波动状态下通过合成聚磷实现磷酸盐的累积^[100,103],以供群体蓝藻繁殖生长,生长的蓝藻源源不断地从湖体中吸取磷酸盐,当群体中处于衰亡期的蓝藻胞内聚磷含量较低,并释放出大量磷营养盐时,这些磷酸盐被群体中其他处于生长的蓝藻所吸收,因此,水体中磷营养盐一旦进入蓝藻群体,在聚磷的放大作用下,将实现营养盐在蓝藻-蓝藻之间的正反馈循环,有利于蓝藻持续增殖及蓝藻水华的暴发。当湖泊水体可被蓝藻直接利用的磷酸盐浓度较低时,蓝藻一方面分泌碱性磷酸酶将水体中有机磷转化为可直接利用的无机磷酸盐^[104],另一方面从沉积物中泵取磷营养盐^[3],而营养盐的胁迫促使蓝藻累积聚磷,维持蓝藻生物量增长。

湖泊不同湖区之间存在水体交换,累积了大量聚磷颗粒的蓝藻在风及水动力驱动下在不同湖区迁移,在湖泊下风区堆积形成蓝藻水华。因此,蓝藻过度吸磷并累积聚磷的能力不但提高了蓝藻水华在不同湖区暴发潜力,而且提高了磷在下风向湖区的滞留量,聚磷使蓝藻一旦形成藻华,就不易被消除。

以往研究表明,蓝藻自身特性是蓝藻水华暴发的内因,藻型生态系统具有的自我强化特性是蓝藻水华难于控制的原因所在,而水体氮、磷营养盐的四重循环是大湖藻型生态系统的自我强化机制^[3],蓝藻合成聚磷是湖泊磷营养盐形成四重循环的内生物学机制,这只是太湖外源磷污染得到有效控制,但水华蓝藻仍

大面积频繁暴发的最重要的原因。

5 结论与展望

5.1 结论

蓝藻是一类具有产氧光合作用的蓝细菌,在淡水生态系统中爆发性增殖形成蓝藻水华。聚磷是通过高能磷酸酐键组成的直链、支链或环状分子,在蓝藻漫长的进化过程中,大多数蓝藻都形成了复杂的多聚磷酸盐代谢途径,具有合成聚磷的能力,来应对环境的变化,聚磷以颗粒态、胶体态和可溶态存在于蓝藻的细胞内。蓝藻合成聚磷,提升了其吸收磷的数量。在藻细胞内 polyP 的代谢主要受多聚磷酸盐激酶、多聚磷酸盐外切酶和多聚磷酸盐内切酶的催化调控。聚磷具有储存能量、促进蛋白翻译过程、调节细胞内渗透压等功能, polyP 也是二价阳离子的螯合剂和磷酸盐及高能磷酸键的储藏库,为细胞生存提供磷源和能量。蓝藻为了应对紫外线、氮缺乏、高温和 pH 上升等环境胁迫,诱发蓝藻细胞产生应激反应,合成聚磷保护蓝藻免受损伤。因此,蓝藻细胞在胁迫条件下为了合成聚磷而奢侈吸磷,维持蓝藻细胞的生理生化活性。胁迫条件一旦解除,蓝藻通过上调多聚磷酸水解酶基因的表达,促进聚磷水解,从而为蓝藻细胞提供充足的磷,有利于蓝藻生长。因此,蓝藻合成多聚磷酸盐一方面提高了其环境胁迫条件下的抗压能力,另一方面作为能量和磷来源提高了蓝藻适应能力。因此,蓝藻合成聚磷是蓝藻成为富营养化湖泊优势类群、藻型生境维持稳态的重要原因之一,也是湖泊磷的“四重循环”的内在生物学机制。

尽管蓝藻聚磷的合成与分解机制、蓝藻胞内聚磷的存在与作用得到广泛研究,但目前为止,关于蓝藻合成聚磷的研究主要集中在以室内模式生物为主的分子生物学方面的探究。鉴于蓝藻细胞内聚磷的合成与分解的动态变化,野外调查很难准确测定环境胁迫下蓝藻胞内 polyP 的含量及相关基因的表达情况,因此,蓝藻合成聚磷的生态学功能一直未得到重视。此外,尽管生物合成的 polyP 具有比化工合成的 polyP 具有更加多样化的存在形式和链长,为 polyP 的应用提供了更多可能,但目前为止仍没有较为高效的方式进行 polyP 的生物合成和提取,并将有害的水华蓝藻转化为高效的 polyP 生物合成“工厂”。

5.2 展望

大多数蓝藻都能合成聚磷,不仅是蓝藻应对胁迫环境的需求,而且是蓝藻生命活动过程中生理生化活动所需,蓝藻合成聚磷是生物进化的结果,在其生存繁殖中一定发挥重要的作用。蓝藻作为地球上最早的产氧原核生物,且 polyP 作为生命起源的生物分子,存在于生命之树的所有枝节的生物中, polyP 是否在地球原始高温强紫外辐射阶段,催化了蓝藻内其他生物大分子的合成,仍是重要的科学问题。因此,有必要探索聚磷在蛋白质和核酸合成过程中作用,分析聚磷在金属离子浓度调控和细胞膜电位形成过程中作用,有助于探明细胞形成和功能分化等过程。目前为止,关于蓝藻合成聚磷的分子生物学研究主要以聚球藻作为模式生物,鲜少涉及常见湖泊水华蓝藻物种,且湖泊蓝藻合成聚磷的生理功能研究较少,未来应加强对蓝藻合成聚磷的分子生物学机制研究,探索不同种类蓝藻合成聚磷的基因的多样性和磷代谢调控机制,分析聚磷在蓝藻细胞内赋存形态、位置及其相应的作用,加强蓝藻细胞内聚磷生理功能研究,探明聚磷对保持蓝藻正常生理功能的作用。蓝藻合成聚磷的检测方法不成熟直接限制了聚磷的野外生态功能研究,因此未来还应完善蓝藻聚磷检测方法,以加强蓝藻合成聚磷的生态功能的研究,进一步分析湖泊蓝藻合成聚磷在与其他浮游植物竞争中作用,探索蓝藻随着环境变化抵御不利环境胁迫中聚磷的功能。将来应进一步开展蓝藻合成聚磷在湖泊等水体磷生物地球化学循环中作用研究,阐明聚磷的存在如何改变湖泊水体—沉积物磷分配、食物网中磷传递等。在充分认识蓝藻合成聚磷的分子生物学机制基础上,需进一步开展调控聚磷合成的技术研究,通过控制蓝藻合成聚磷,控制蓝藻水华大规模暴发,为湖泊水体良性生态系统的重构提供新方法。

总之,探索湖泊水生态系统中蓝藻与环境互作的过程,揭示蓝藻过量摄磷合成聚磷并促进细胞增殖生长的分子生物学过程,明晰湖泊蓝藻水华暴发过程中蓝藻过量摄磷形成聚磷的原因,为蓝藻水华的防控提供理论依据,具有重要的科学理论意义和现实意义。

6 参考文献

- [1] Whitton BA. Ecology of cyanobacteria II: Their diversity in space and time. Dordrecht: Springer Netherlands, 2012. DOI: 10.1007/978-

- 94-007-3855-3.
- [2] Zhu GW, Shi K, Li W *et al.* Seasonal forecast method of cyanobacterial bloom intensity in eutrophic Lake Taihu, China. *J Lake Sci*, 2020, **32**(5): 1421-1431. DOI: 10.18307/2020.0504. [朱广伟, 施坤, 李未等. 太湖蓝藻水华的年度情势预测方法探讨. 湖泊科学, 2020, **32**(5): 1421-1431.]
- [3] Yang LY, Yang XY, Ren LM *et al.* Mechanism and control strategy of cyanobacterial bloom in Lake Taihu. *J Lake Sci*, 2019, **31**(1): 18-27. DOI: 10.18307/2019.0102. [杨柳燕, 杨欣妍, 任丽曼等. 太湖蓝藻水华暴发机制与控制对策. 湖泊科学, 2019, **31**(1): 18-27.]
- [4] Huisman J, Codd GA, Paerl HW *et al.* Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, **16**(8): 471-483. DOI: 10.1038/s41579-018-0040-1.
- [5] Qin BQ, Yang GJ, Ma JR *et al.* Dynamics of variability and mechanism of harmful cyanobacteria bloom in Lake Taihu, China. *Chinese Science Bulletin*, 2016, **61**(7): 759-770. DOI: 10.1360/N972015-00400. [秦伯强, 杨桂军, 马健荣等. 太湖蓝藻水华“暴发”的动态特征及其机制. 科学通报, 2016, **61**(7): 759-770.]
- [6] Sanz-Luque E, Bhaya D, Grossman AR. Polyphosphate: A multifunctional metabolite in cyanobacteria and algae. *Frontiers in Plant Science*, 2020, **11**: 938. DOI: 10.3389/fpls.2020.00938.
- [7] Rao NN, Gómez-García MR, Kornberg A. Inorganic polyphosphate: Essential for growth and survival. *Annual Review of Biochemistry*, 2009, **78**: 605-647. DOI: 10.1146/annurev.biochem.77.083007.093039.
- [8] Wu HY, Jia GH, Xu B *et al.* Analysis of variation and driving factors of total phosphorus in Lake Taihu, 1980–2020. *J Lake Sci*, 2021, **33**(4): 974-991. DOI: 10.18307/2021.0402. [吴浩云, 贾更华, 徐彬等. 1980年以来太湖总磷变化特征及其驱动因子分析. 湖泊科学, 2021, **33**(4): 974-991.]
- [9] Wang H, Chen HX, Xu ZA *et al.* Variation trend of total phosphorus and its controlling factors in Lake Taihu, 2010–2017. *J Lake Sci*, 2019, **31**(4): 919-929. DOI: 10.18307/2019.0421. [王华, 陈华鑫, 徐兆安等. 2010–2017年太湖总磷浓度变化趋势分析及成因探讨. 湖泊科学, 2019, **31**(4): 919-929.]
- [10] Zhu GW, Qin BQ, Zhang YL *et al.* Fluctuation of phosphorus concentration in Lake Taihu in the past 70 years and future control strategy. *J Lake Sci*, 2021, **33**(4): 957-973. DOI: 10.18307/2021.0401. [朱广伟, 秦伯强, 张运林等. 近70年来太湖水体磷浓度变化特征及未来控制策略. 湖泊科学, 2021, **33**(4): 957-973.]
- [11] Chen J, Xu H, Zhan X *et al.* Mechanisms and research methods of phosphorus migration and transformation across sediment-water interface. *J Lake Sci*, 2019, **31**(4): 907-918. DOI: 10.18307/2019.0416. [陈洁, 许海, 詹旭等. 湖泊沉积物-水界面磷的迁移转化机制与定量研究方法. 湖泊科学, 2019, **31**(4): 907-918.]
- [12] Gao G, Gao XY, Qin BQ *et al.* Experimental study on the PO_4^{3-} -P threshold of the alkaline phosphatase activity in Taihu Lake. *J Lake Sci*, 2000, **12**(4): 353-358. DOI: 10.18307/2000.0409. [高光, 高锡芸, 秦伯强等. 太湖水体中碱性磷酸酶的作用阈值. 湖泊科学, 2000, **12**(4): 353-358.]
- [13] Yuan RY, Li JH, Li Y *et al.* Formation mechanism of the *Microcystis aeruginosa* bloom in the water with low dissolved phosphorus. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, **148**: 194-201. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2019.07.074.
- [14] 董聪聪. 念珠藻在无磷和不同磷源条件下的响应及其竞争效应的研究[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2019.
- [15] Van Mooy BAS, Fredricks HF, Pedler BE *et al.* Phytoplankton in the ocean use non-phosphorus lipids in response to phosphorus scarcity. *Nature*, 2009, **458**(7234): 69-72. DOI: 10.1038/nature07659.
- [16] Saini N, Pal K, Sujata *et al.* Thermophilic algae: A new prospect towards environmental sustainability. *Journal of Cleaner Production*, 2021, **324**: 129277. DOI: 10.1016/j.jclepro.2021.129277.
- [17] Wang MM, Zhan YX, Chen C *et al.* Amplified cyanobacterial bloom is derived by polyphosphate accumulation triggered by ultraviolet light. *Water Research*, 2022, **222**: 118837. DOI: 10.1016/j.watres.2022.118837.
- [18] Goodenough U, Heiss AA, Roth R *et al.* Acidocalcisomes: Ultrastructure, biogenesis, and distribution in microbial eukaryotes. *Protist*, 2019, **170**(3): 287-313. DOI: 10.1016/j.protis.2019.05.001.
- [19] Seufferheld MJ, Alvarez HM, Farias ME. Role of polyphosphates in microbial adaptation to extreme environments. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, **74**(19): 5867-5874. DOI: 10.1128/AEM.00501-08.
- [20] Achbergerová L, Nahálka J. Polyphosphate—an ancient energy source and active metabolic regulator. *Microbial Cell Factories*, 2011, **10**: 63. DOI: 10.1186/1475-2859-10-63.
- [21] Falkner G, Falkner R. The complex regulation of the phosphate uptake system of cyanobacteria. *Bioenergetic processes of Cyanobacteria*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011: 109-130. DOI: 10.1007/978-94-007-0388-9_4.
- [22] Solovchenko A, Gorelova O, Karpova O *et al.* Phosphorus feast and famine in cyanobacteria: Is luxury uptake of the nutrient just a consequence of acclimation to its shortage?. *Cells*, 2020, **9**(9): 1933. DOI: 10.3390/cells9091933.
- [23] Baxter M, Jensen T. Uptake of magnesium, strontium, barium, and manganese by *Plectonema boryanum* (Cyanophyceae) with special reference to polyphosphate bodies. *Protoplasma*, 1980, **104**(1): 81-89. DOI: 10.1007/BF01279371.
- [24] Tiwari B, Singh S, Kaushik MS *et al.* Regulation of organophosphate metabolism in cyanobacteria. A review. *Microbiology*, 2015, **84**(3):

- 291-302. DOI: 10.1134/S0026261715030200.
- [25] Yuan LJ, Zhou GB, Nan YP. Review on microbial polyphosphate accumulation and its enzymological regulation. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2015, **35**(7): 1955-1962. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2015.0007. [袁林江, 周国标, 南亚萍. 微生物聚磷及其酶学调控. 环境科学学报, 2015, **35**(7): 1955-1962.]
- [26] Suzuki S, AliFerjani A, Suzuki L *et al.* The SphS-SphR two component system is the exclusive sensor for the induction of gene expression in response to phosphate limitation in *Synechocystis*. *Journal of Biological Chemistry*, 2004, **279**(13): 13234-13240. DOI: 10.1074/jbc.m313358200.
- [27] Su ZC, Olman V, Xu Y. Computational prediction of pho regulons in cyanobacteria. *BMC Genomics*, 2007, **8**(1): 156. DOI: 10.1186/1471-2164-8-156.
- [28] Ohtake M, Kurita R, Tsunogai M *et al.* Storage capacity for phosphorus during growth and maturation in a brown alga *Sargassum macrocarpum*. *Science of the Total Environment*, 2021, **750**: 141221. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.141221.
- [29] Shi TY, Wang YY, Dong XG. Polyphosphates: beyond the volutin. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2018, **34**(2): 153-161. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2015.0007. [石廷玉, 王园媛, 董兴高. 多聚磷酸盐:不仅是异染粒. 中国生物化学与分子生物学报, 2018, **34**(2): 153-161.]
- [30] Racki LR, Tocheva EI, Dieterle MG *et al.* Polyphosphate granule biogenesis is temporally and functionally tied to cell cycle exit during starvation in *Pseudomonas aeruginosa*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, **114**(12): E2440-E2449. DOI: 10.1073/pnas.1615575114.
- [31] Widra A. Metachromatic granules of microorganisms. *Journal of Bacteriology*, 1959, **78**(5): 664-670. DOI: 10.1128/jb.78.5.664-670.1959.
- [32] Yang LY, Wang Q, Shi XL *et al.* Phosphorus metabolism of *Microcystis aeruginosa* during its growth process. *Journal of Agro-Environment Science*, 2005, **24**(4): 686-689. DOI: 10.1007/s10971-005-6694-y. [杨柳燕, 王勤, 史小丽等. 铜绿微囊藻磷代谢过程研究. 农业环境科学学报, 2005, **24**(4): 686-689.]
- [33] Komine Y, Eggink LL, Park H *et al.* Vacuolar granules in *Chlamydomonas reinhardtii*: polyphosphate and a 70-kDa polypeptide as major components. *Planta*, 2000, **210**(6): 897-905. DOI: 10.1007/s004250050695.
- [34] Li JY, Dittrich M. Dynamic polyphosphate metabolism in cyanobacteria responding to phosphorus availability. *Environmental Microbiology*, 2019, **21**(2): 572-583. DOI: 10.1111/1462-2920.14488.
- [35] Reddy MP. Changes in polyphosphate bodies during sporulation and spore germination in cyanobacteria. *Biochemie Und Physiologie Der Pflanzen*, 1983, **178**(1): 77-79. DOI: 10.1016/S0015-3796(83)80072-9.
- [36] Braun PD, Schulz-Vogt HN, Vogts A *et al.* Differences in the accumulation of phosphorus between vegetative cells and heterocysts in the cyanobacterium *Nodularia spumigena*. *Scientific Reports*, 2018, **8**: 5651. DOI: 10.1038/s41598-018-23992-1.
- [37] 唐佳. 典型藻种磷利用特性比较研究[学位论文]. 重庆: 重庆大学, 2016.
- [38] Yan B. Phosphorus storage capacity of *Aphanizomenon flos-aquae* living at different growth rates. *Shanxi Architecture*, 2015, **41**(17): 194-195. [闫彬. 不同生长速率下水华束丝藻储磷能力研究. 山西建筑, 2015, **41**(17): 194-195.]
- [39] Feng GX, Feng YN, Guo TJ *et al.* Biogenic polyphosphate nanoparticles from *Synechococcus* sp. PCC 7002 exhibit intestinal protective potential in human intestinal epithelial cells *in vitro* and murine small intestine *ex vivo*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2018, **66**(30): 8026-8035. DOI: 10.1021/acs.jafe.8b03381.
- [40] Liu ZL, Liu XX, Wang YJ. Accumulation of phosphorus and mineralization significance of algal cells. *Journal of Integrative Plant Biology*, 1994, **36**(12): 957-962. [刘志礼, 刘雪娟, 王永军. 藻细胞的聚磷作用及其成矿意义. 植物学报, 1994, **36**(12): 957-962.]
- [41] Ou HL, Li MY, Wu SF *et al.* Characteristic microbiomes correlate with polyphosphate accumulation of marine sponges in South China Sea areas. *Microorganisms*, 2019, **8**(1): 63. DOI: 10.3390/microorganisms8010063.
- [42] Gomez-Garcia MR, Fazeli F, Grote A *et al.* Role of polyphosphate in thermophilic *Synechococcus* sp. from microbial mats. *Journal of Bacteriology*, 2013, **195**(15): 3309-3319. DOI: 10.1128/JB.00207-13.
- [43] Jensen TE, Corpe W. Picoplanktonic cyanophytes from three small lakes with special reference to polyphosphate bodies. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes*, 1995, **75**: 149-156. DOI: 10.1127/algol_stud/75/1995/149.
- [44] Shi TY, Wang WL, Xie JP. Progress in polyphosphate and related metabolizing enzymes. *Progress in physiological sciences*, 2011, **42**(3): 181-187. DOI: 10.1088/1674-1137/35/2/019. [石廷玉, 王怀林, 谢建平. 多聚磷酸盐及其代谢酶的研究进展. 生理科学进展, 2011, **42**(3): 181-187.]
- [45] Ma R, Su L, Song YH *et al.* Inorganic polyphosphate: The multifunctional regulator and the guardian of environmental stresses in bacteria. *Microbiology China*, 2017, **44**(7): 1736-1746. DOI: 10.13344/j.microbiol.china.160880. [马芮, 苏莉, 宋宇昊等. 多聚磷酸盐: 菌体内多功能调控子和环境压力守护者. 微生物学通报, 2017, **44**(7): 1736-1746.]
- [46] Ishige K, Zhang HY, Kornberg A. Polyphosphate kinase (PPK₂), a potent, polyphosphate-driven generator of GTP. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, **99**(26): 16684-16688. DOI: 10.1073/pnas.262655299.

- [47] Seki Y, Nitta K, Kaneko Y. Observation of polyphosphate bodies and DNA during the cell division cycle of *Synechococcus elongatus* PCC 7942. *Plant Biology: Stuttgart, Germany*, 2014, **16**(1): 258-263. DOI: 10.1111/plb.12008.
- [48] Pontes MH, Groisman EA. Protein synthesis controls phosphate homeostasis. *Genes & Development*, 2018, **32**(1): 79-92. DOI: 10.1101/gad.309245.117.
- [49] Aksoy M, Pootakham W, Grossman AR. Critical function of a *Chlamydomonas reinhardtii* putative polyphosphate polymerase subunit during nutrient deprivation. *The Plant Cell*, 2014, **26**(10): 4214-4229. DOI: 10.1105/tpc.114.129270.
- [50] Gerasimaite R, Pavlovic I, Capolicchio S *et al.* Inositol pyrophosphate specificity of the SPX-dependent polyphosphate polymerase VTC. *ACS Chemical Biology*, 2017, **12**(3): 648-653. DOI: 10.1021/acscchembio.7b00026.
- [51] Wei RP, Wang X, Zhang W *et al.* The improved phosphorus utilization and reduced phosphorus consumption of *ppk*-expressing transgenic rice. *Field Crops Research*, 2020, **248**: 107715. DOI: 10.1016/j.fcr.2020.107715.
- [52] Hiyoshi T, Oyanagi K, Niki T *et al.* Requirement of the exopolyphosphatase gene for cellular acclimation to phosphorus starvation in a Cyanobacterium, *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2021, **540**: 16-21. DOI: 10.1016/j.bbrc.2020.12.095.
- [53] Zhang M, Kong FX, Shi XL *et al.* Responses of *Microcystis aeruginosa* to reducing oxidation reduction potential under competition growth condition. *J Lake Sci*, 2007, **19**(2): 118-124. DOI: 10.18307/2007.0202. [张民, 孔繁翔, 史小丽等. 铜绿微囊藻在竞争生长条件下对氧化还原电位降低的响应. 湖泊科学, 2007, **19**(2): 118-124.]
- [54] Ota S, Yoshihara M, Yamazaki T *et al.* Deciphering the relationship among phosphate dynamics, electron-dense body and lipid accumulation in the green alga *Parachlorella kessleri*. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 25731. DOI: 10.1038/srep25731.
- [55] Bental M, Pick U, Avron M *et al.* Metabolic studies with NMR spectroscopy of the alga *Dunaliella salina* trapped within agarose beads. *European Journal of Biochemistry*, 1990, **188**(1): 111-116. DOI: 10.1111/j.1432-1033.1990.tb15377.x.
- [56] Barcytė D, Pilátová J, Mojžeš P *et al.* The arctic *Cylindrocystis* (Zygnematophyceae, Streptophyta) green algae are genetically and morphologically diverse and exhibit effective accumulation of polyphosphate. *Journal of Phycology*, 2020, **56**(1): 217-232. DOI: 10.1111/jpy.12931.
- [57] Allewalt JP, Bateson MM, Revsbech NP *et al.* Effect of temperature and light on growth of and photosynthesis by *Synechococcus* isolates typical of those predominating in the octopus spring microbial mat community of Yellowstone National Park. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, **72**(1): 544-550. DOI: 10.1128/AEM.72.1.544-550.2006.
- [58] Brown MRW, Kornberg A. The long and short of it - polyphosphate, PPK and bacterial survival. *Trends in Biochemical Sciences*, 2008, **33**(6): 284-290. DOI: 10.1016/j.tibs.2008.04.005.
- [59] Chen C, Zheng CQ, Wang MM *et al.* Low concentration nitrate-nitrogen improves polyphosphate accumulation in *Microcystis*. *J Lake Sci*, 2022, **34**(3): 766-776. DOI: 10.18307/2022.0306. [陈成, 郑超群, 王梦梦等. 低浓度硝态氮促进微囊藻累积多聚磷酸盐. 湖泊科学, 2022, **34**(3): 766-776.]
- [60] Voronkov A, Sinetova M. Polyphosphate accumulation dynamics in a population of *Synechocystis* sp. PCC 6803 cells under phosphate overplus. *Protoplasma*, 2019, **256**(4): 1153-1164. DOI: 10.1007/s00709-019-01374-2.
- [61] Misteli T, Warren G. Current opinion in cell biology. *Current Opinion in Cell Biology*, 1995, **7**(6): 117-136. DOI: 10.1017/CBO9780511493393.010.
- [62] Tsednee C, Salomé AP, Sharma L *et al.* Manganese co-localizes with calcium and phosphorus in *Chlamydomonas* acidocalcisomes and is mobilized in manganese-deficient conditions. *Journal of Biological Chemistry*, 2019, **294**(46): 17626-17641. DOI: 10.1074/jbc.RA119.009130.
- [63] Moura KAF, Lizieri C, Franco MW *et al.* Physiological and thylakoid ultrastructural changes in cyanobacteria in response to toxic manganese concentrations. *Ecotoxicology*, 2019, **28**(8): 1009-1021. DOI: 10.1007/s10646-019-02098-y.
- [64] Kulakovskaya T. Inorganic polyphosphates and heavy metal resistance in microorganisms. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2018, **34**(9): 139. DOI: 10.1007/s11274-018-2523-7.
- [65] Weiss-Magasic C, Lustigman B, Lee LH. Effect of mercury on the growth of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 1997, **59**(5): 828-833. DOI: 10.1007/s001289900556.
- [66] Mahshid S, David D. Cadmium accumulation and toxicity affect the extracytoplasmic polyphosphate level in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, **166**: 200-206. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2018.09.094.
- [67] Zeng J, Wang WX. The importance of cellular phosphorus in controlling the uptake and toxicity of cadmium and zinc in *Microcystis aeruginosa*, a freshwater cyanobacterium. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2009, **28**(8): 1618-1626. DOI: 10.1897/08-639.1.
- [68] Chen XL. Engineering heavy metal resistance in cyanobacteria *Synechococcus elongatus* PCC 7942 [Dissertation]. Urbana-Champaign: University of Illinois, 2013.
- [69] Leitão JM, Lorenz B, Bachinski N *et al.* Osmotic-stress-induced synthesis and degradation of inorganic polyphosphates in the alga *Phaeodactylum tricornutum*. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, **121**: 279-288. DOI: 10.3354/meps121279.

- [70] Pick U, Bental M, Chitlaru E *et al.* Polyphosphate-hydrolysis—a protective mechanism against alkaline stress?. *FEBS Letters*, 1990, **274** (1/2): 15-18. DOI: 10.1016/0014-5793(90)81318-i.
- [71] Jensen TE, Sicks LM. Phosphate metabolism in blue-green algae. I. Fine structure of the polyphosphate overplus phenomenon in *Plectonema boryanum*. *Canadian Journal of Microbiology*, 1974, **20**(9): 1235-1239. DOI: 10.1139/m74-190.
- [72] Gray MJ, Jakob U. Oxidative stress protection by polyphosphate—New roles for an old player. *Current Opinion in Microbiology*, 2015, **24**: 1-6. DOI: 10.1016/j.mib.2014.12.004.
- [73] Deborde M, Gunten UV. Reactions of chlorine with inorganic and organic compounds during water treatment—Kinetics and mechanisms: A critical review. *Water Research*, 2008, **42**(1/2): 13-51. DOI: 10.1016/j.watres.2007.07.025.
- [74] Foster PL. Stress-induced mutagenesis in bacteria. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 2007, **42**(5): 373-397. DOI: 10.1080/10409230701648494.
- [75] Bru S, Samper-Martín B, Quandt E *et al.* Polyphosphate is a key factor for cell survival after DNA damage in eukaryotic cells. *DNA Repair*, 2017, **57**: 171-178. DOI: 10.1016/j.dnarep.2017.08.001.
- [76] Lawry NH, Jensen TE. Deposition of condensed phosphate as an effect of varying sulfur deficiency in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. (*Anacystis nidulans*). *Archives of Microbiology*, 1979, **120**(1): 1-7. DOI: 10.1007/BF00413264.
- [77] Binder BJ, Chisholm SW. Relationship between DNA cycle and growth rate in *Synechococcus* sp. strain PCC 6301. *Journal of Bacteriology*, 1990, **172**(5): 2313-2319. DOI: 10.1128/jb.172.5.2313-2319.1990.
- [78] Smith RM, Williams SB. Circadian rhythms in gene transcription imparted by chromosome compaction in the cyanobacterium *Synechococcus elongatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, **103**(22): 8564-8569. DOI: 10.1073/pnas.0508696103.
- [79] Nitta K, Nagayama K, Danev R *et al.* Visualization of BrdU-labelled DNA in cyanobacterial cells by Hilbert differential contrast transmission electron microscopy. *Journal of Microscopy*, 2009, **234**(2): 118-123. DOI: 10.1111/j.1365-2818.2009.03162.x.
- [80] Murata K, Hagiwara S, Kimori Y *et al.* Ultrastructure of compacted DNA in cyanobacteria by high-voltage cryo-electron tomography. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 34934. DOI: 10.1038/srep34934.
- [81] Hori K, Okamoto J, Tanji Y *et al.* Formation, sedimentation and germination properties of *Anabaena* akinetes. *Biochemical Engineering Journal*, 2003, **14**(1): 67-73. DOI: 10.1016/s1369-703x(02)00136-5.
- [82] Sukenik A, Kaplan-Levy RN, Welch JM *et al.* Massive multiplication of genome and ribosomes in dormant cells (akinetes) of *Aphanizomenon ovalisporum* (Cyanobacteria). *The ISME Journal*, 2012, **6**(3): 670-679. DOI: 10.1038/ismej.2011.128.
- [83] Simon RD. Macromolecular composition of spores from the filamentous cyanobacterium *Anabaena cylindrica*. *Journal of Bacteriology*, 1977, **129**(2): 1154-1165. DOI: 10.1128/jb.129.2.1154-1155.1977.
- [84] Bai YG. Synthesis and degradation of polyphosphate: Scaling-up of molecular reactions to understand phosphorus removal in a wastewater treatment plant [Dissertation]. Delaware: University of Delaware, 2016.
- [85] Karl DM. Microbially mediated transformations of phosphorus in the sea: New views of an old cycle. *Annual Review of Marine Science*, 2014, **6**: 279-337. DOI: 10.1146/annurev-marine-010213-135046.
- [86] Wan LL, Chen XY, Deng QH *et al.* Phosphorus strategy in bloom-forming cyanobacteria (*Dolichospermum* and *Microcystis*) and its role in their succession. *Harmful Algae*, 2019, **84**: 46-55. DOI: 10.1016/j.hal.2019.02.007.
- [87] Albi T, Serrano A. Two strictly polyphosphate-dependent gluco (manno) kinases from diazotrophic cyanobacteria with potential to phosphorylate hexoses from polyphosphates. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, **99**(9): 3887-3900. DOI: 10.1007/s00253-014-6184-7.
- [88] Hupfer M, Gloess S, Grossart HP. Polyphosphate-accumulating microorganisms in aquatic sediments. *Aquatic Microbial Ecology*, 2007, **47**: 299-311. DOI: 10.3354/ame047299.
- [89] Björkman KM. Polyphosphate goes from pedestrian to prominent in the marine P-cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, **111**(22): 7890-7891. DOI: 10.1073/pnas.1407195111.
- [90] McMahón KD, Read EK. Microbial contributions to phosphorus cycling in eutrophic lakes and wastewater. *Annual Review of Microbiology*, 2013, **67**: 199-219. DOI: 10.1146/annurev-micro-092412-155713.
- [91] Mloszewska AM, Cole DB, Planavsky NJ *et al.* UV radiation limited the expansion of cyanobacteria in early marine photic environments. *Nature Communications*, 2018, **9**(1): 3088. DOI: 10.1038/s41467-018-05520-x.
- [92] Yang Z, Kong FX, Shi XL *et al.* Effects of UV-B radiation on microcystin production of a toxic strain of *Microcystis aeruginosa* and its competitiveness against a non-toxic strain. *Journal of Hazardous Materials*, 2015, **283**: 447-453. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2014.09.053.
- [93] Carey CC, Ibelings BW, Hoffmann EP *et al.* Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research*, 2012, **46**(5): 1394-1407. DOI: 10.1016/j.watres.2011.12.016.
- [94] Donkor VA, Häner D. Protective strategies of several cyanobacteria against solar radiation. *Journal of Plant Physiology*, 1995, **145**(5/6): 750-755. DOI: 10.1016/S0176-1617(11)81291-5.

- [95] Ehling-Schulz M, Scherer S. UV protection in cyanobacteria. *European Journal of Phycology*, 1999, **34**(4): 329-338. DOI: 10.1080/09670269910001736392.
- [96] Xin HR, Zhu GW, Wang XS *et al.* Variation and driving factors of black water event intensity in Lake Taihu during 2009 to 2018. *Environmental Science*, 2020, **41**(11): 4914-4923. DOI: 10.13227/j.hjks.202004172. [辛华荣, 朱广伟, 王雪松等. 2009~2018年太湖湖泛强度变化及其影响因素. 环境科学, 2020, **41**(11): 4914-4923.]
- [97] Dai XL, Qian PQ, Ye L *et al.* Changes in nitrogen and phosphorus concentrations in Lake Taihu, 1985-2015. *J Lake Sci*, 2016, **28**(5): 935-943. DOI: 10.18307/2016.0502. [戴秀丽, 钱佩琪, 叶凉等. 太湖水体氮、磷浓度演变趋势(1985—2015年). 湖泊科学, 2016, **28**(5): 935-943.]
- [98] Liu ZY, Xu H, Zhan X *et al.* Influence of cyanobacterial blooms on denitrification rate in shallow Lake Taihu, China. *Environmental Science*, 2019, **40**(3): 1261-1269. DOI: 10.13227/j.hjks.201808056. [刘志迎, 许海, 詹旭等. 蓝藻水华对太湖水柱反硝化作用的影响. 环境科学, 2019, **40**(3): 1261-1269.]
- [99] Xu H, Paerl HW, Qin B *et al.* Determining critical nutrient thresholds needed to control harmful cyanobacterial blooms in eutrophic Lake Taihu, China. *Environmental Science & Technology*, 2015, **49**(2): 1051-1059. DOI: 10.1021/es503744q.
- [100] Werner TP, Amrhein N, Freimoser FM. Novel method for the quantification of inorganic polyphosphate (iPoP) in *Saccharomyces cerevisiae* shows dependence of iPoP content on the growth phase. *Archives of Microbiology*, 2005, **184**(2): 129-136. DOI: 10.1007/s00203-005-0031-2.
- [101] 陶花. 磷对漏湖草-藻型稳态转换的影响研究[学位论文]. 苏州: 苏州科技学院, 2011.
- [102] Scheffer M, Carpenter S, Foley JA *et al.* Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2001, **413**(6856): 591-596. DOI: 10.1038/35098000.
- [103] Crocetti GR, Hugenholtz P, Bond PL *et al.* Identification of polyphosphate-accumulating organisms and design of 16S rRNA-directed probes for their detection and quantitation. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, **66**(3): 1175-1182. DOI: 10.1128/AEM.66.3.1175-1182.2000.
- [104] Zhou C, Song CL, Cao XY *et al.* Responses of extracellular alkaline phosphatase activity in different organic phosphorus mineralizing bacteria strains isolated from Lake Taihu to the cyanobacterium detritus. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, **36**(1): 119-125. DOI: 10.3724/SP.J.1035.2012.00119. [周纯, 宋春雷, 曹秀云等. 太湖不同解有机磷菌株胞外碱性磷酸酶活性对蓝藻碎屑的响应. 水生生物学报, 2012, **36**(1): 119-125.]