

DOI: 10.11830/ISSN.1000-5013.201905044



沼泽红假单胞菌 CQV97 对养殖水体 无机三态氮的去除机制

金春英, 朱笔通, 赵春贵

(华侨大学 化工学院, 福建 厦门 361021)

摘要: 针对不产氧光合细菌(APB)在养殖水体脱氮过程中是否积累氨氮和亚硝氮等有害产物的问题,以沼泽红假单胞菌 CQV97 为 APB 的代表菌株,系统地研究该菌株对无机三态氮的去除机制.结果表明:该菌株能以无机三态氮为唯一氮源生长,通过氨同化、氨氧化、反硝化、亚硝酸盐氧化和同化硝酸盐还原机制脱除无机三态氮;该菌株在氨氮去除过程中积累亚硝氮,在硝氮去除过程中积累氨氮和亚硝氮,在亚硝氮去除过程中积累硝氮.

关键词: 沼泽红假单胞菌 CQV97; 不产氧光合细菌; 无机氮; 脱氮机制

中图分类号: Q 811.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-5013(2019)06-0779-07

Removal Mechanism of Inorganic Tri-State Nitrogen From Aquaculture Water by *Rhodopseudomonas palustris* CQV97

JIN Chunying, ZHU Bitong, ZHAO Chungui

(College of Chemical Engineering, Huaqiao University, Xiamen 361021, China)

Abstract: In order to solve the problem whether ammonia, nitrite and other harmful products are accumulated in aquaculture water during the denitrification process of anoxygenic phototrophic bacteria (APB), this study investigated systematically the removal mechanism of inorganic nitrogen including ammonia, nitrite and nitrate by using *Rhodopseudomonas palustris* CQV97 as the model strain of APB. The results show that strain CQV97 is capable of growing with inorganic nitrogen as the sole nitrogen source and removes them by the mechanism of ammonium assimilation, ammonia oxidation, denitrification, nitrite oxidation and assimilation nitrate reduction. In addition, nitrite is accumulated during the process of ammonia removal, ammonia and nitrate are accumulated during the process of nitrate removal, and nitrite is accumulated in the process of nitrite removal.

Keywords: *Rhodopseudomonas palustris* CQV97; anoxygenic phototrophic bacteria; inorganic nitrogen; nitrogen removal mechanism

水产养殖业的集约化导致养殖水体无机氮化物普遍超标,不仅制约了水产养殖业的发展,也影响着生态环境与人类的健康^[1-2]. 微生物修复技术在去除养殖水体有害污染物、改善水质和控制疾病等方面发挥了重要的作用^[3-4]. 深入阐明微生物菌种(株)去除无机三态氮的特性、环境适应性规律、无机氮的去除和转化机制,是实现微生物高效修复养殖水体的关键环节. 不产氧光合细菌(APB)是自然界水体自净过程中的主要功能类群,在水产养殖领域具有广泛的应用^[4-9]. APB 菌株在适宜菌体生长的光、氧、盐度

收稿日期: 2019-05-24

通信作者: 赵春贵(1964-),男,教授,博士,主要从事资源与环境微生物的研究. E-mail: chungui@hqu.edu.cn.

基金项目: 国家海洋公益性行业科研专项(201505026); 福建省自然科学基金资助项目(2018J01049)

和有机碳等条件下,具有良好的脱氮能力,其脱氮的主要机制是氨同化和反硝化作用,但不同菌株的环境适应性、脱除氨氮或亚硝氮的能力有很大的差异. 沼泽红假单胞菌是 APB 的代表种,也是我国早期允许使用的饲料级微生物之一^[9-11]. 沼泽红假单胞菌具有固氮、氨化、氨同化和反硝化等氮代谢机制,但是是否具有其他的氮代谢机制目前尚不清楚^[7]. 课题组的前期研究表明,沼泽红假单胞菌 CQV97(简称 CQV97)具有非降解、无机三态氮和硫化氢等去除能力,并能在唯一亚硝氮体系中生长,高效地去除亚硝氮,但其去除无机三态氮和高耐受亚硝氮生长的机制,以及脱氮过程中是否积累有害氮化物等问题尚不清楚^[9,11]. 基于此,本文选择 CQV97 为 APB 的代表菌株,研究其对养殖水体无机三态氮的去除机制.

1 材料与方法

1.1 菌种

沼泽红假单胞菌 CQV97,GenBank 登录号为 EU882154. 实验室分离鉴定,并保存于海洋微生物菌种保藏管理中心(MCCC 1I00117).

1.2 培养基和菌剂的制备

1) 无机三态氮溶液. 精确称量,用无氨水定容,分别配制氯化铵、硝酸钠和亚硝酸钠溶液,其浓度均为 $2.25\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$,分别用 $0.22\text{ }\mu\text{m}$ 滤膜过滤除菌备用.

2) 改良 Ormerod 培养基^[12]. 用 2.46 g 乙酸钠取代 Ormerod 培养基中的苹果酸钠. 接种量为 5% (体积浓度),于 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$, $3\text{ }000\text{ lx}$ 光照下厌氧培养 4 d ,离心收集菌体细胞,用无氨水洗涤 2 次,配成光密度 D_{660} (波长 660 nm 处)为 1.5 的菌悬液,即得 CQV97 制剂.

3) 无氮培养基. 去除培养基中原有的氮源.

1.3 测定体系

在灭菌的无氮培养基中,添加氯化铵、硝酸钠和亚硝酸钠溶液,分别配制不同质量浓度的氨氮、硝氮和亚硝氮测定体系. 无机三态氮的质量浓度以测定值为准,pH 值调整至 7.0 左右. 以 140 mL 蓝盖瓶为容器,接种量为 5% (体积浓度),分别以无机三态氮的培养基充满容器,旋紧瓶盖,以不加菌剂的空白为对照(CK),设置 2 个重复. 于 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$, $3\text{ }000\text{ lx}$ 光照厌氧培养,在培养过程中取样测定氨氮、硝氮和亚硝氮的质量浓度和菌体生物量.

1.4 无机三态氮和生物量的测定

分别采用 N-(1-萘基)-乙二胺分光光度法^[13]、次溴酸钠氧化法^[14]和紫外分光光度法^[15]测定水体中亚硝氮、氨氮和硝氮的质量浓度. 无机三态氮的质量浓度均以氮素的质量浓度计算. 采用比浊法,在光程为 1 cm 的比色杯中,通过 UV-3200 PCS 型紫外可见分光光度计(上海美谱达仪器有限公司)测定光密度,以 D_{660} 表示菌体生物量.

无机氮的去除率 $R=(1-\rho_t/\rho_0)\times 100\%$. 其中, ρ_0,ρ_t 分别为无机氮的初始质量浓度和测定时的质量浓度. 使用 SPSS 16.0 软件中的单因素方差分析对测定指标进行显著性分析,显著性水平设为 0.05 .

2 结果与分析

2.1 CQV97 对氨氮的去除和转化作用

CQV97 对氨氮的去除和转化作用,如图 1 所示. 由图 1 可知:随着时间的增加,体系中氨氮的去除率和菌体生物量逐渐升高,并趋于最大去除率和最大菌体生物量;亚硝氮逐渐积累至最大,又逐渐被去除;硝氮始终未见明显积累.

在选择的氨氮质量浓度范围内,随着氨氮质量浓度的升高,氨氮的去除速率和最大去除率逐渐降低,不同质量浓度的氨氮最大去除率范围为 $35\%\sim 96\%$ (图 1(a));菌体生长速率未见明显影响,但最终生物量升高,当氨氮质量浓度约为 $140\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,生物量达到最高(图 1(d));随着氨氮质量浓度的升高,亚硝氮的积累量也随之增加,积累的时间延长,当氨氮质量浓度为 $140\sim 171\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,亚硝氮积累量达到最高,约 $1.2\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$;当氨氮质量浓度较低时,亚硝氮积累的质量浓度较低,且被快速除去. 例如,氨氮质量浓度约为 $40\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,亚硝氮仅在 $3\sim 4\text{ d}$ 时积累量较高,但不高于 $0.20\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$;

在 5 d 时,基本被去除(图 1(c)). 此外,即使氨氮质量浓度约为 $171\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,也未见硝氮有明显积累(图 1(b));未经 CQV97 处理的对照组(CK),体系中的氨氮未被去除,也未见亚硝氮的积累.

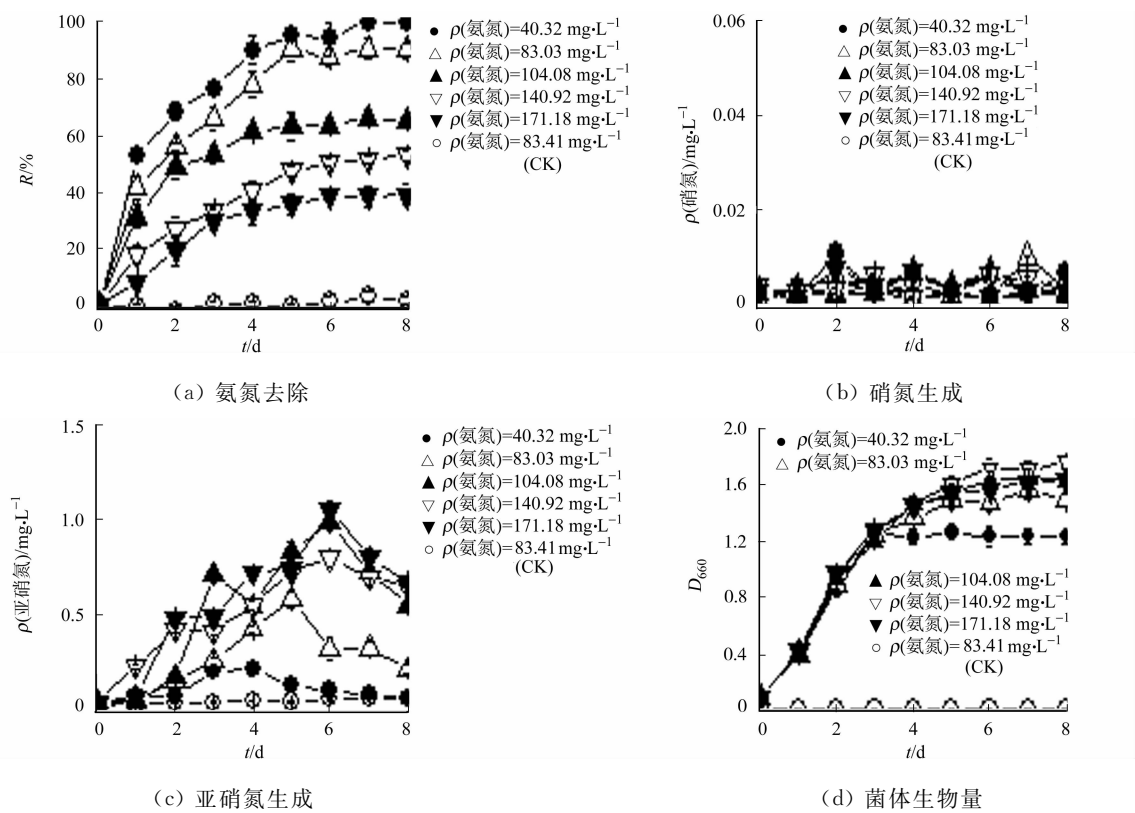


图 1 CQV97 对氨氮的去除和转化作用

Fig. 1 Removal and transformation of ammonia nitrogen by CQV97

由此可知,体系中氨氮的去除及其转化产物的积累是由 CQV97 驱动的,该菌株能够有效地去除氨氮,且生长良好,表明其具有氨同化机制;去除过程中亚硝氮明显积累,虽未见硝氮积累,但也表明该菌株具有氨氧化机制;亚硝氮积累到最大值后,其质量浓度又逐渐降低,开瓶检测时,可观察到有少量气泡(NO_x 或 N_2)排出,表明该菌株具有反硝化作用. 因此,CQV97 主要通过氨同化机制同化氨氮生长,并去除氨氮;通过氨氧化机制和反硝化机制将氨转化为亚硝氮,而后又被反硝化作用去除.

不产氧光合细菌普遍拥有固氮、氨异化、氨同化、反硝化等氮代谢机制,不同菌株的氮代谢途径有所差异,极少数菌株还具有同化硝酸盐还原和厌氧亚硝酸盐氧化等机制,但其氨氧化机制尚未见报道^[7]. 文中从代谢产物积累的角度进行研究,可知 CQV97 具有氨氧化作用. 在已报道的沼泽红假单胞菌基因组中并未检索到氨氧化酶关键基因的同源序列^[7],且与现有酶的同源序列相比,其同源性太低,表明该菌株具有一种未注释的新型氨氧化酶,有待进一步挖掘.

在养殖水体中,氨氮质量浓度要求控制在 $0.20\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 以下. 当氨氮质量浓度高于 $1.50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,会对水生动物产生明显毒性;当氨氮的质量浓度高于 $2.79\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,将导致水生动物的急性毒性. 在实际养殖水体中,氨氮的质量浓度常常超标,尤其是在泥水界面和沉积物间隙水中的氨氮质量浓度可高达 $20\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$. 在养殖水体中,亚硝酸盐的质量浓度要求小于 $0.10\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,但有些水体中的亚硝酸盐却超标 6 倍以上. 硝氮对水生动物无危害作用,但当其质量浓度较高($\geq 50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)时,微生物可能会将其还原为氨氮和亚硝氮,从而危害水生动物^[9]. 因此,及时去除水体中的无机三态氮是维持水产养殖业健康发展的重要策略.

目前,关于 APB 无机三态氮去除特性的研究基本仅阐明菌株的脱氮性能与环境因子的关系和规律,却忽略了在去除氨氮的过程中,是否将其转化为对水生生物有害的亚硝氮. 文献[9, 11]在单一无机三态氮体系和无机三态氮共存体系中的研究表明,CQV97 具有良好的无机三态氮去除能力. 由图 1 可知:当氨氮质量浓度较高时,CQV97 能将其转化为亚硝氮,积累量甚至高达 $1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,远高于危害水生生物的剂量;当氨氮质量浓度较低($\leq 40\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)时,亚硝氮仅在体系中短时间积累,很快又被去

除,最高积累量约为 $0.2\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$. 养殖水体中氨氮的质量浓度远低于实验中的用量,故该菌株不会超量积累亚硝氮.

2.2 CQV97 对硝氮的去除和转化作用

CQV97 对硝氮的去除和转化作用,如图 2 所示. 由图 2 可知:随着时间的增加,硝氮的去除率升高,且 3 d 内几乎被完全去除,菌体生物量升高并趋于最大生物量;氨氮和亚硝氮逐渐呈现暂时性积累,积累至最大值时,又被快速、完全地去除,氨氮主要在 1~3 d 内积累,亚硝氮主要在 2 d 内积累.

在选择硝氮质量浓度范围内,随着硝氮质量浓度的升高,其去除速率降低,即使质量浓度达到约 $185\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,硝氮在 3 d 内也被完全去除(图 2(a));菌体生长速率和最大生物量逐渐降低,不同质量浓度硝氮的最终生物量范围为 $0.60\sim1.05$ (图 2(d));随着硝氮质量浓度的升高,氨氮和亚硝氮的积累量也随之升高,呈暂时性积累,氨氮的最高质量浓度范围为 $2.68\sim6.98\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,亚硝氮的最高质量浓度范围为 $0.61\sim30.42\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$;当硝氮质量浓度约为 $40\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,氨氮和亚硝氮的最大积累量分别为 $2.68,0.61\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,仅积累 1~2 d,又很快被去除(图 2(b),(c)). 开瓶检测时,有大量气泡产生,气泡量随硝氮质量浓度的升高而增加,表明硝氮通过反硝化作用生成气体氮化物. 在未经 CQV97 处理的对照组中,硝氮几乎未被去除,也未见氨氮和亚硝氮的积累.

由此可知,硝氮的去除、氨氮和亚硝氮的积累是由 CQV97 驱动的. CQV97 能以硝氮为唯一氮源生长,并能通过反硝化和硝酸盐还原到氨的机制有效去除硝氮;反硝化发挥主要的作用,并积累中间产物亚硝氮,亚硝氮可转化为氨,并通过菌体生长(氨同化)将氨氮去除. 当硝氮的质量浓度约为 $40\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,CQV97 可去除硝氮,虽然氨氮和少量亚硝氮暂时性地积累,但很快又被去除. 在养殖水体中,当硝氮的质量浓度较高($\geq 40\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)时,需谨慎使用,随时监控,以免亚硝氮和氨氮积累量超标.

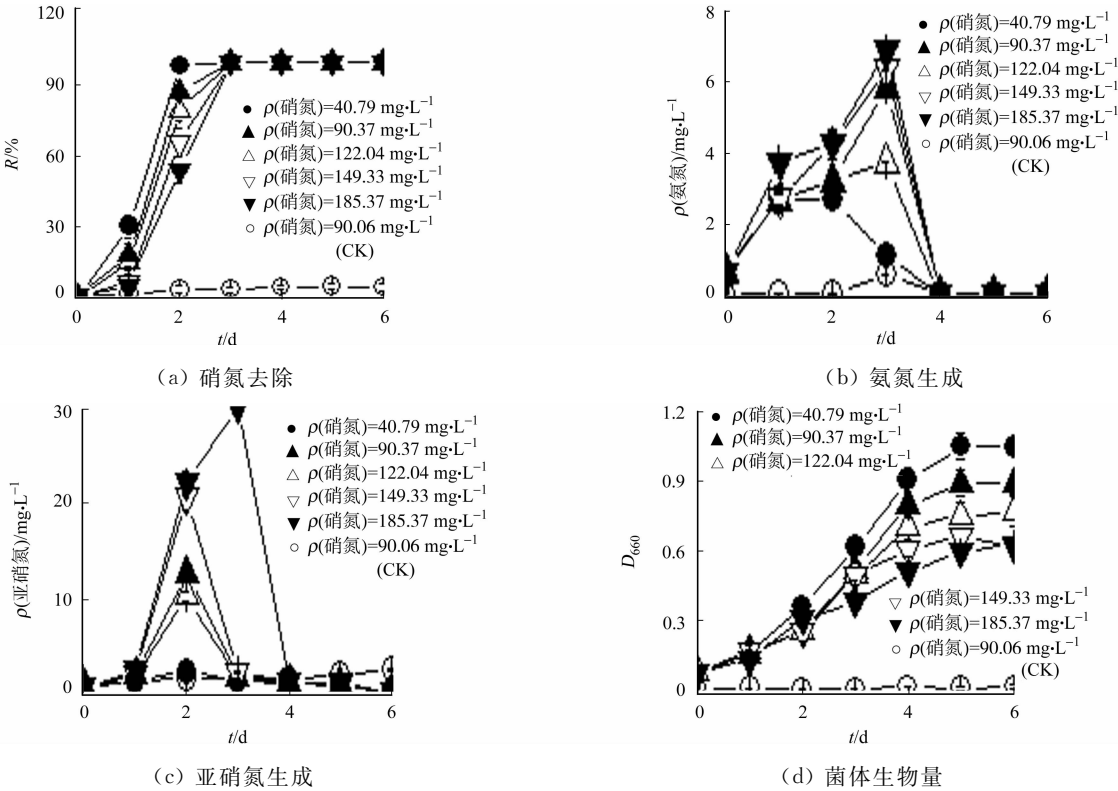


图 2 CQV97 对硝氮的去除和转化作用

Fig. 2 Removal and transformation of nitrate nitrogen by CQV97

不同菌株对硝氮和亚硝氮的去除能力差异较大,甚至同一物种不同菌株的脱氮能力和机制也各不相同. APB 大部分菌株都具有反硝化作用,在以铵盐为氮源的培养基中,它们能消耗培养体系中的硝酸盐和亚硝酸盐,如 *Rhodopseudomonas sphaeroides* DSM158 (ATCC 17023)^[16], *Rhodopseudomonas capsulata* AD2, BK5^[17], *Rhodopseudomonas. sp.* Wps^[18];而一些菌株则不能进行反硝化作用,如 *Rhodopseudomonas palustris* PS1 不能以硝酸盐为唯一氮源生长^[4,7]. 目前也有少数菌株,如 *Rhodopseudo-*

monas capsulatus E1F1, *Rhodopseudomonas palustris* HaA2, BisA53 能以硝氮为氮源生长^[4]; 在 APB 类群中, 目前仅有 *Rhodopseudomonas capsulatus* E1F1 被证实具有同化硝酸盐还原作用^[19,20]. 在已报道的 APB 基因组数据中, 仅检索到 3 个 APB 菌株具有这一过程关键酶基因的同源序列, 说明具有该途径的 APB 菌株还较为稀少^[7]. 文中研究发现, CQV97 在以硝氮为唯一氮源的体系中生长良好, 尤其是检测到氨氮积累, 表明其也具有硝酸盐还原到氨的途径. 由此可知, 同一物种的不同菌株具有不同的氮代谢途径.

2.3 CQV97 对亚硝氮的去除和转化作用

CQV97 对亚硝氮的去除和转化作用, 如图 3 所示. 由图 3 可知: 经过 1 d, 亚硝氮被快速降解, 随着时间的增加, 亚硝氮的去除率升高, 菌体生物量升高并趋于最大生物量; 硝氮呈暂时性(主要在 2 d 时)积累, 积累的大量硝氮又被快速去除至较低水平, 到 5 d 时才被完全去除, 但未检测到氨氮的积累.

在选择的亚硝氮质量浓度范围内, 随着亚硝氮质量浓度的升高, 亚硝氮的去除速率和最大去除率逐渐降低, 不同质量浓度的亚硝氮最大去除率范围为 46.850%~99.998%, 当亚硝氮质量浓度超过 76.77 mg·L⁻¹ 时, 亚硝氮将大量残留(图 3(a)); 随着亚硝氮质量浓度的升高, 硝氮的积累量随之升高, 积累的硝氮最高质量浓度范围为 6.8~32.2 mg·L⁻¹(图 3(c)), 但未检测到氨氮的积累(图 3(b)); 菌体生长速率和最大生物量逐渐降低, 最终生物量的范围为 0.15~0.62(图 3(d)). 开瓶检测时, 有大量气泡产生, 这是因为亚硝氮通过反硝化作用生成氮化物气体, 且硝氮质量浓度较高, 产气量大. 在未经 CQV97 处理的对照组中, 有少量亚硝氮被去除, 说明亚硝氮不稳定, 具有自降解作用, 同时, 未见氨氮和亚硝氮的积累, 用 CQV97 处理时, 亚硝氮的降解量大幅度升高.

由此可见, 亚硝氮的去除和硝氮暂时性的积累是由 CQV97 驱动的. CQV97 有 3 条代谢途径去除亚硝氮, 分别是反硝化作用、亚硝氮氧化成硝氮和硝酸盐还原到氨. 其中, 反硝化作用最强, 硝酸盐还原到氨的作用最弱, 因为在 2 d 时, 大量亚硝氮被降解, 积累了相对少量的硝氮, 菌体尚未大量生长.

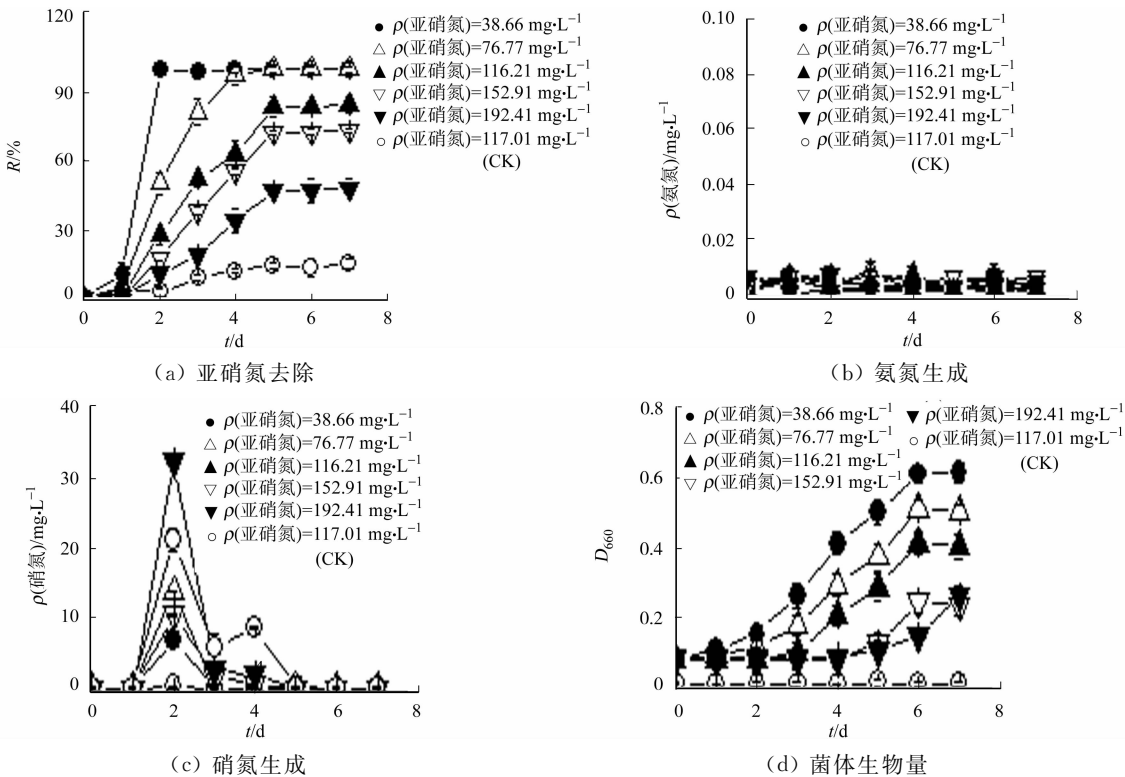


图 3 CQV97 对亚硝氮的去除和转化作用

Fig. 3 Removal and transformation of nitrite nitrogen by CQV97

从代谢途径分析, 亚硝氮不但是硝化过程和反硝化过程的中间产物, 也是硝酸盐还原到氨的中间产物, 能以硝氮为唯一氮源生长的菌株原则上也能以亚硝氮为唯一氮源生长. 由于亚硝氮具有细胞毒性, 以亚硝氮为唯一氮源生长且高耐受亚硝氮的 APB 的报道很少^[4,9]. CQV97 高耐受亚硝氮和以亚硝氮为

唯一氮源生长的机制使其具有高活性的反硝化作用,还可将亚硝氮转化为无生物毒性的硝氮.这 2 条途径的共同作用可快速地降解、转化亚硝氮,降低亚硝氮对细胞的毒性,进一步将积累的硝氮转化为氨,为菌体生长提供氮源.

2007 年,一株紫色硫细菌(*Thiocapsa roseopersicina*)首次被报道,当氨氮存在时,多次低剂量添加亚硝酸,可检测到硝氮的积累,并证明该过程是反硝化过程催化硝氮还原为亚硝氮酶的逆向催化完成的^[21].由此发现,APB 具有将亚硝酸盐厌氧氧化成硝酸盐的作用,这与硝化细菌(NO_B)类群的功能一致.硝化细菌为好氧菌,当厌氧或 pH 值较高(pH>8.5)时,硝化细菌比亚硝化细菌(AOB)更易受抑,导致亚硝氮的积累.由图 3 可知:在厌氧环境中,CQV97 不但能通过反硝化作用高效地去除亚硝氮,而且能积累高剂量的硝氮,故 CQV97 具有亚硝酸盐厌氧氧化的作用机制.相较于 *Thiocapsa roseopersicina*^[21],CQV97 对亚硝氮具有高耐受性及高效的亚硝酸盐厌氧氧化能力.

2.4 氮气和亚硝氮对 CQV97 生长的影响

将培养容器置于光合生物培养罐中,采用冲氮气或抽真空的方式,以不含亚硝氮的体系作为对照,观察氮气和亚硝氮对 CQV97 生长的影响,结果如图 4 所示.

由图 4 可知:在不含亚硝氮的对照体系中,未充氮气时,菌体不能生长,充氮气时,菌体可进行固氮生长;与对照体系相比,在亚硝氮体系中,菌体的生长速率显著升高,充氮气时,生长速率进一步升高.这是因为在反硝化过程中产生化学能,可为生物固氮提供能量.由此可知,CQV97 能以硝氮和亚硝氮为唯一氮源生长,也能进行固氮生长,但硝氮和亚硝氮还原为氨的作用是主要的.

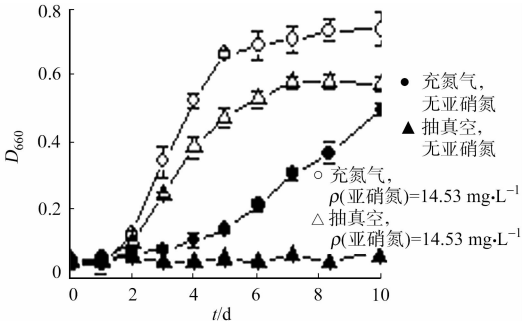


图 4 氮气和亚硝氮对 CQV97 生长的影响
Fig. 4 Effects of nitrogen and nitrite nitrogen on growth of CQV97

3 结论

- 1) 在养殖水体中,通过固氮、氨同化、氨氧化、反硝化、亚硝酸盐氧化、同化硝酸盐还原等氮代谢机制,沼泽红假单胞菌 CQV97 可实现无机三态氮的循环和去除.首次发现沼泽红假单胞菌具有氨氧化的作用机制,但需要进一步进行分子生物学验证.
- 2) 阐明 CQV97 能以亚硝氮为唯一氮源生长和耐受亚硝氮的机制.CQV97 通过反硝化和亚硝酸盐氧化 2 种机制的共同作用,快速地将亚硝氮还原为氮化物气体排出,氧化为无生物毒性的硝氮,降低亚硝氮的毒性;通过同化硝酸盐作用机制,将体系中积累的硝氮转化为氨,供菌体生长.
- 3) 阐明 CQV97 对无机三态氮去除和氮代谢中间产物积累的关系和规律.CQV97 具有高效的氨同化、反硝化和亚硝酸盐厌氧氧化的能力.在去除氨氮过程中,暂时性、低剂量地积累亚硝氮,不积累硝氮.在去除硝氮过程中,暂时性积累氨氮和少量亚硝氮,但当硝氮的质量浓度超过养殖水体水质标准时,需谨慎使用,随时监控,以免亚硝氮和氨氮积累超标.在去除亚硝氮过程中,暂时性积累对水生生物无危害的高质量浓度的硝氮,但不积累危害水生生物的氨氮.

参考文献:

[1] JUNIOR D P L, MAGALHÃES A L B, PELICICE F M, et al. Aquaculture expansion in Brazilian freshwaters against the Aichi biodiversity targets[J]. AMBIO, 2018, 47(4): 427-440. DOI: 10. 1007/s13280-017-1001-z.

[2] EVANS A E V, MATEO-SAGASTA J, QADIR M, et al. Agricultural water pollution: Key knowledge gaps and research needs[J]. Current Opinion in Environmental Sustainability, 2019, 36: 20-27. DOI: 10. 1016/j. cosust. 2018. 10. 003.

[3] WANG anran, RAN Chao, WANG Yanbo, et al. Use of probiotics in aquaculture of China: A review of the past decade[J]. Fish and Shellfish Immunology, 2018, 86: 734-755. DOI: 10. 1016/j. fsi. 2018. 12. 026.

[4] 蒋鹏, 赵春贵, 贾雅琼, 等. 以亚硝氮为唯一氮源生长的海洋紫色硫细菌去除无机三态氮[J]. 微生物学通报, 2014,

- 41(5):824-831. DOI:10.13344/j.microbiol.china.130438.
- [5] 张晓波,朱笔通,产竹华,等.有机碳对海洋着色菌 YL28 去除无机三态氮的影响[J].微生物学报,2017,44(5):1017-1027. DOI:10.13344/j.microbiol.china.160474.
- [6] IDI A, NOR M H M, ABDUL-WAHAB M F A, *et al.* Photosynthetic bacteria: An eco-friendly and cheap tool for bioremediation[J]. Reviews in Environmental Science and Bio/Technology, 2015, 14(2): 271-285. DOI: 10.1007/s11157-014-9355-1.
- [7] ZHU Bitong, ZHANG Xiaobo, ZHAO Chungui, *et al.* Comparative genome analysis of marine purple sulfur bacterium *Marichromatium gracile* YL28 reveals the diverse nitrogen cycle mechanisms and habitat-specific traits[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 17803(1-11). DOI: 10.1038/s41598-018-36160-2.
- [8] 蒋鹏,赵春贵,杨素萍.小分子有机碳、氮源对海洋着色菌(*Marichromatium gracile*)生长和去除高浓度无机三态氮的影响[J].海洋与湖沼,2014,45(6):1218-1224. DOI:10.11693/hyhz20131200211.
- [9] 赵玥,赵春贵,陈夔,等.沼泽红假单胞菌 CQV97 菌株对污染水体三氮去除特性研究[J].山西大学学报(自然科学版),2012,35(3):557-562. DOI:10.13451/j.cnki.shanxi.univ(nat.sci.).2012.03.015.
- [10] LIU Xiaolu, YAN Hai, XU Qianqian, *et al.* Growth performance and meat quality of broiler chickens supplemented with *Rhodopseudomonas palustris* in drinking water[J]. British Poultry Science, 2014, 55(3): 360-366. DOI: 10.1080/00071668.2014.903326.
- [11] 张晓波,朱笔通,熊慧,等.沼泽红假单胞菌(*Rhodopseudomonas palustris*)CQV97 对无机三态氮共存水体中氮素的去除效率及其影响因素[J].氨基酸和生物资源,2015,37(4):38-45. DOI:10.14188/j.ajsh.2015.04.008.
- [12] 岳慧英,赵春贵,李凯,等.体外组装类胡萝卜素对外周捕光复合体(LH2)能量传递活性的影响[J].微生物学通报,2015,42(9):1689-1697. DOI:10.13344/j.microbiol.china.150307.
- [13] 国家环境保护局.大气降水中亚硝酸盐测定 N-(1-萘基)-乙二胺光度法:GB/T 13580.7-1992[S].北京:中国标准出版社,1992.
- [14] 国家海洋局.海洋调查规范 海水化学要素观测:GB/T 12763.4-1991[S].北京:中国标准出版社,1991.
- [15] 国家环境保护局.水质 硝酸盐氮的测定 紫外分光光度法:HJ/T 346-2007[S].北京:中国环境科学出版社,2007.
- [16] KERBER N L, CARDENAS J. Nitrate reductase from *Rhodopseudomonas sphaeroides*[J]. Journal of Bacteriology, 1982, 150(3): 1091-1097.
- [17] HONG Xuan, CHEN Zhongwei, ZHAO Chungui, *et al.* Nitrogen transformation under different dissolved oxygen levels by the anoxygenic phototrophic bacterium *Marichromatium gracile*[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2017, 33(6): 113. DOI: 10.1007/s11274-017-2280-z.
- [18] CHEN Hui, ZHANG Demin, WANG Longgang, *et al.* Biological characteristics and phylogenetic analysis of a denitrifying photosynthetic bacterium[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2011, 51(2): 249-255. DOI: 10.3724/SP.J.1011.2011.00462.
- [19] PINO C, OLMO-MIRA F, CABELLO P, *et al.* The assimilatory nitrate reduction system of the phototrophic bacterium *Rhodobacter capsulatus* E1F1[J]. Biochemical Society Transactions, 2006, 34(1): 127-129. DOI: 10.1042/BST0340127.
- [20] SHAPLEIGH J P. Dissimilatory and assimilatory nitrate reduction in the purple photosynthetic bacteria[M]. Netherlands: Springer, 2009. DOI: 10.1007/978-1-4020-8815-5.
- [21] GRIFFIN B M, SCHOTT J, SCHINK B. Nitrite, an electron donor for anoxygenic photosynthesis[J]. Science, 2007, 316(5833): 1870. DOI: 10.1126/science.1139478.

(责任编辑:钱筠 英文审校:刘源岗)