汪 韦,郑梦启,陈国炜,等.氮杂环污染物对微藻氮代谢的双重效应研究进展 [J]. 中国环境科学, 2025,45(10):5732-5741.
Wang W, Zheng M Q, Chen G W, et al. Research progress on the dual effects of nitrogen-containing heterocyclic compounds on nitrogen metabolism in microalgae [J]. China Environmental Science, 2025,45(10):5732-5741.

氮杂环污染物对微藻氮代谢的双重效应研究进展

汪 韦[1],郑梦启[1,2*],陈国炜[1],胡真虎[1],谢冰涵[2],刘亚琪[1] (1.合肥工业大学土木与水利工程学院,安徽省农村水环境治理与水资源利用工程实验室,安徽 合肥 230009；2.哈尔滨工业大学,城市水资源与水环境国家重点实验室,黑龙江 哈尔滨 150090)

摘要：战略新兴产业快速发展引发氮杂环有机污染物(NHCs)在水环境中的迁移与富集效应日益加剧,其通过干扰水环境氮素循环稳态,对生态功能形成严重威胁,因此本文系统阐释了 NHCs 对微藻氮代谢呈现的双重效应:一方面,NHCs 可作为潜在氮源,其生物可利用性依赖于细菌的跨膜转运、开环释氮,以及藻类对释放氮的最终同化;另一方面,NHCs 通过阻断光合电子传递链、调控光合色素以及诱导氧化应激等途径诱发胁迫,干扰微藻氮代谢.在此基础上,本文进一步深入分析了NHCs的结构特征以及光照等环境因子影响NHCs干扰微藻氮代谢的作用规律.针对现有研究缺口,未来研究需要聚焦于氮杂环-无机氮复合胁迫体系下的代谢网络调控模型、菌藻共生的分子互作与定向调控,以及纳米材料介导的电子传递增强技术,这些方向将为水环境氮代谢通路精准调控和氮污染物高效降解提供关键突破口.

关键词：氮杂环有机物；微藻；氮代谢；光合电子传递链；双重效应
中图分类号：X52 **文献标识码**：A **文章编号**：1000-6923(2025)10-5732-10

Research progress on the dual effects of nitrogen-containing heterocyclic compounds on nitrogen metabolism in microalgae.

WANG Wei[1], ZHENG Meng-qi[1,2*], CHEN Guo-wei[1], HU Zhen-hu[1], XIE Bing-han[2], LIU Ya-qi[1] (1.Anhui Provincial Engineering Laboratory for Rural Water Environment and Resources, College of Civil Engineering, Hefei University of Technology, Hefei 230009, China；2.State Key Laboratory of Urban Water Resource and Environment, Harbin Institute of Technology, Harbin 150090, China). *China Environmental Science*, 2025,45(10)：5732~5741

Abstract：The rapid development of strategic emerging industries has intensified the migration and enrichment of nitrogen-containing heterocyclic compounds (NHCs) in aquatic environments, posing severe threats to ecological functions by disrupting nitrogen cycle homeostasis. This study systematically elucidates the dual effects of NHCs on microalgal nitrogen metabolism. On one hand, NHCs may function as alternative nitrogen sources, with their bioavailability contingent upon bacterial transmembrane transport, ring-opening reactions that liberate nitrogen, and subsequent assimilation processes within algal cells. On the other hand, NHCs act as stressors that perturb nitrogen metabolism by disrupting the photosynthetic electron transport chain, altering the synthesis and stability of photosynthetic pigments, and inducing oxidative stress responses. Building upon these findings, the review further delves into the influence of NHC molecular structures and environmental parameters-particularly light availability-on the mechanisms by which NHCs interfere with algal nitrogen metabolic pathways. In light of existing knowledge gaps, future research should prioritize the development of integrative regulatory models addressing nitrogen metabolism under combined NHC and inorganic nitrogen stress, molecular interactions and targeted regulation in algae-bacteria symbiotic systems, and the exploration of nanomaterial-mediated strategies to enhance electron transport efficiency. Advancements in these areas hold the potential to enable precise manipulation of nitrogen metabolic pathways in aquatic systems and to facilitate the efficient degradation of nitrogenous contaminants.

Key words: nitrogen-containing heterocyclic compounds; microalgae; nitrogen metabolism; photosynthetic electron transport chain; dual effects

水环境中稳定的氮代谢是水生态环境健康的重要环节,在维持水体生态平衡、保障水质稳定以及支持水生生物生存繁衍等方面都起着至关重要的作用,是微生物和化学过程介导的生物地球化学循环[1].氮素作为水生植物光合作用和生长的必需养分,其浓度和形态会直接影响浮游植物的生长状态,

收稿日期：2025-03-12
基金项目：国家自然科学基金资助项目(52300043);哈尔滨工业大学城市水资源与水环境国家重点实验室开放基金资助项目(QA202443);中央高校基本科研业务费专项(JZ2022HGTA0337)
* 责任作者, 讲师, mqz@hfut.edu.cn

过高或过低的氮浓度将引发水体富营养化或营养限制等问题,进而影响水质和生态功能[2].氮代谢是氮元素在不同形态间转化与循环的过程,主要包括同化、氨化、硝化、反硝化、厌氧氨氧化和固氮作用[3].这些过程通过微生物的酶系统和生物化学途径实现氮形态转化,从而推动氮元素在生态系统的流通与再生[4].微藻氮代谢在水体氮代谢中占据核心地位.它能够高效地同化无机氮和某些有机氮,将其转化为自身所需的氨基酸、蛋白质等生物大分子.藻类的氮代谢是耗能过程,离不开光合作用的协同调控,通过光合作用产生能量(ATP)和还原力(NADPH)驱动.微藻能够根据环境中光照、氮源等条件的变化,调节光合作用和氮代谢,光照充足且氮源丰富时生长迅速.氮源匮乏时,叶绿素合成受阻,光合能力下降,生长缓慢.氮杂环有机物(NHCs)可作为潜在氮源,影响藻细胞的氮同化过程.同时,NHCs 也是环境胁迫因子,通过干扰光合作用等生理功能影响其氮代谢效率.然而,当前研究多聚焦于无机氮的代谢,而对 NHCs 的双重效应缺乏系统解析.

近年来,随着半导体、储能介质以及光电传感器等的发展,NHCs 进入水环境的含量显著增加[5],对水体氮代谢的影响日益突出.NHCs 中的喹啉、吡啶结构因 π−电子离域效应呈现高化学稳定性[6],在水环境中持久存在,对水生生态系统氮循环稳态构成严重的威胁.微藻通过吸附作用将外源含氮有机物富集于细胞表面,并可能将这些外源物质作为碳源或氮源等营养成分纳入自身的代谢过程,最终完成碳氮转化.随着水环境中有机氮污染问题日益严峻,NHCs 作用下微藻氮代谢的响应机制及其在水生态系统中的生理行为亟待深入研究,这对于战略新兴产业可持续发展与水生态环境健康均具有重要意义.

为揭示 NHCs 对微藻氮代谢的双重效应,本文系统阐述了 NHCs 与微藻间的复杂相互作用.通过解析微藻利用 NHCs 的代谢途径,并探究了 NHCs 引发的光合系统胁迫等关键生理响应.此外,本研究还评估了 NHCs 分子结构、光照等关键参数对调控 NHCs 生物利用与微藻胁迫响应的作用.全文围绕“利用机制→胁迫效应→调控因素”的结构框架展开,旨在阐明 NHCs 胁迫下微藻氮代谢的复杂调控网络,为优化基于微藻的生物修复技术提供理论基础.

1　微藻对 NHCs 的氮代谢途径与利用机制

微藻氮代谢作为水体氮循环的核心枢纽,通过光能驱动下的同化路径与碳氮协同网络,维系生态系统的氮素平衡与再生能力.如图 1 所示,藻类在不同氮源存在形式下的氮代谢是一个复杂的过程,涉及摄取、同化和大分子合成等多个环节.在水生生态系统中,环境中的氮源分为无机氮和有机氮两大类.其中,无机氮主要包括 NH_4^+−N、NO_3^-−N、NO_2^-−N,有机氮则包括尿素、蛋白质、氨基酸和其他含氮有机物等.NHCs 因其抗氧化性、生物毒性而在水环境中备受关注,含有的氮原子也使其具备成为微生物潜在氮源的可能性.微藻在生态系统氮循环中扮演关键角色,但其难以直接降解利用结构复杂的 NHCs.近年来研究表明,微藻常与细菌等微生物形成协同体系,共同完成对 NHCs 的降解转化与氮素利用.这一过程中的关键途径,包括污染物的跨膜转运、杂环结构的开环裂解、氮元素的释放形式以及最终氮同化的途径,对于评估微藻对 NHCs 的生物利用机制至关重要.

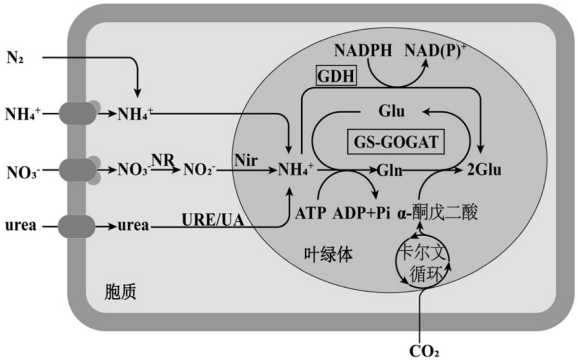


图 1　微藻氮代谢通路

Fig.1　Microalgal nitrogen metabolic pathway map

1.1　NHCs 的生物可利用性与代谢启动

NHCs 的化学稳定性使其具有较强的生物抗性.单一微藻培养体系的研究表明,藻类直接降解 NHCs 的效率通常可以忽略.例如,小球藻在 108h 内仅使吡啶浓度降低 7mg/L[7],说明微藻单独降解 NHCs 的能力极为有限.Shi 等[8]对比了小球藻与菌藻混合系统对 NHCs 的生物降解性能,当污染物浓度为 100mg/L 时,小球藻系统出现氧化应激,表现为

藻膜变色甚至系统崩溃,而菌藻混合系统则保持稳定降解能力,NHCs 的降解率接近 100%.微藻独立代谢生物抗性强的 NHCs 的能力有限,这主要归因于其可能缺少完整的降解酶系.Baylous 等[9]研究进一步支持这一观点,微囊藻因缺乏完整的 iac 基因盒,无法独立降解吲哚-3-乙酸(IAA),其代谢过程需要借助共生微生物的功能.因此,对微藻而言,NHCs 中生物有效性往往依赖细菌的协同作用.菌藻共生体系的协同增效源于代谢功能的互补,在物质循环和能量交换方面表现显著,这种共生关系内部的相互作用网络极其复杂且处于动态平衡(图 2).细菌通过表面疏水性调节、趋化性迁移以及生物被膜固定化等机制,实现对有机污染物的富集捕获,随后经特异性转运蛋白介导的跨膜运输,完成污染物的初级转化(如氮杂环开环)[10].这一由细菌完成的关键代谢启动步骤,为后续藻类氮代谢提供生物可直接利用的氮源前体.

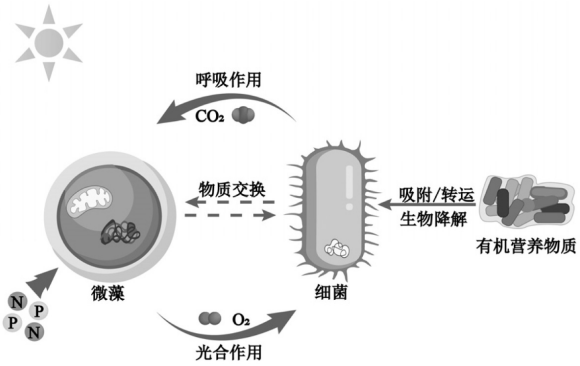


图 2 菌藻共生相互作用网络

Fig.2 Algae-bacteria symbiosis interaction network

1.2 菌藻协同的开环释氮与同化机制

氮杂环的“伪氮源”属性使其在微藻代谢中呈现双面性:开环释氮可驱动微藻同化,而结构抗性则引发代谢瓶颈,二者的动态博弈决定了生物利用-胁迫效应的主导反馈.在菌藻共生系统中,NHCs 经细菌酶促反应开环分解,释放的氮素通过 NH_4^+介导的级联传递,最终被藻类整合至氨基酸、蛋白质等氮代谢终端产物中.例如,在副球菌的作用下,吡啶首先经历羟基化反应,随后在小球藻-副球菌系统中继续降解,最终生成氨基甲酸和草酸等产物,其氮元素以 NH_4^+的形式高效释放(图 3(a)),在包含活性污泥的复合体系中,降解路径进一步复杂化,检测到更多中间产物,但其代谢终产物仍以 NH_4^+为主,可供微藻通过特异性转运系统进行同化利用[7,11].类似的开环释氮途径也见于稠环 NHCs(如喹啉、吲哚等)的分解过程(图 3(b), 3(c))[12-13].

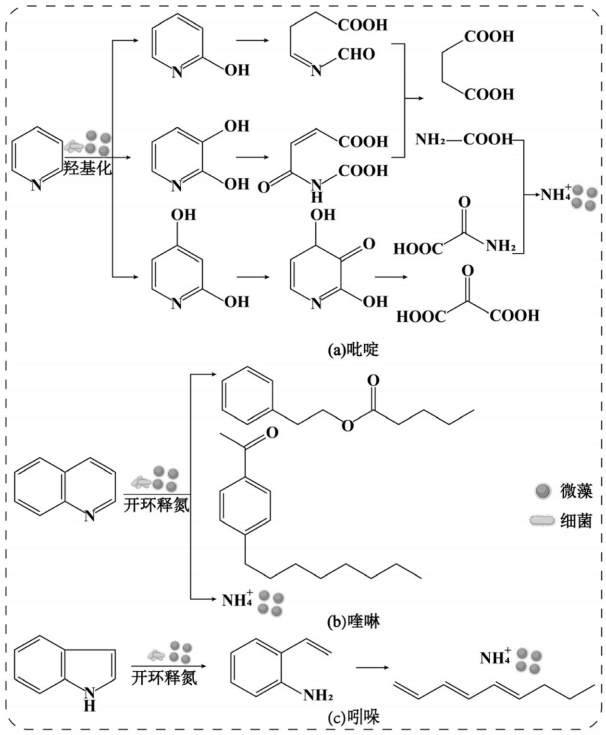


图 3 典型 NHCs 在菌藻共生体系中的代谢途径

Fig.3 Metabolic pathways of typical NHCs in the algae-bacteria symbiosis system

Zhang 等[11]通过转录组分析进一步从分子层面揭示了这种跨物种(菌-藻)代谢协同的深度整合(图 4),对比小球藻-副球菌体系(PBR-0)与引入活性污泥的复合菌藻体系(PBR-1)的基因表达水平,吡啶降解相关基因(*pyrB*、*pyrE*)、氮同化相关基因簇(谷氨酰胺/谷氨酸合酶的 *gdhA*、*glnA*、*GDH2*)及光合系统 II 蛋白编码基因(*psbA*、*psbD*)在 PBR-1 中呈现协同上调特征.这种跨功能(光合作用-氮代谢)基因模块的共表达模式也证实了微生物多样性的提升有利于代谢网络重构,进而强化 NHCs 开环效率,为微藻提供了更多可利用的 NH_4^+,推动了其后续的氮代谢过程.

细菌酶促开环降解 NHCs,产生可供藻类利用的 NH_4^+.NH_4^+通过微藻细胞膜上的特异性铵盐转运蛋白被高效摄取[14].进入胞质后,NH_4^+的同化主要经由高亲和力的 GS-GOGAT 途径:在 ATP 驱动下,通过谷

氨酰胺合成酶(GS)的催化,胞内的 NH_4^+与谷氨酸(Glu)生成谷氨酰胺(Gln);随后生成的 Gln 在谷氨酸合成酶(GOGAT)的催化下,与 α-酮戊二酸产生 2 分子 Glu,其中 2-酮戊二酸为 NH_4^+同化提供碳骨架[15].

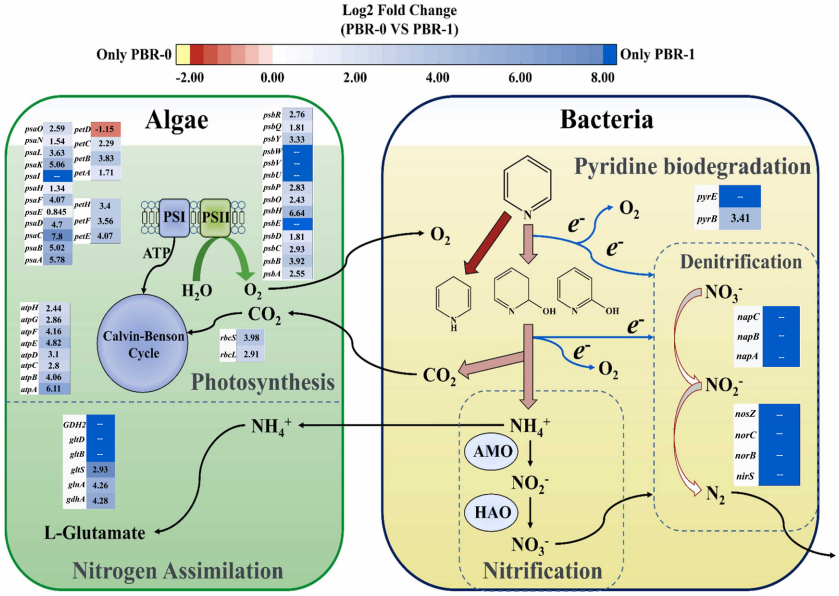


图 4　菌藻共生系统中吡啶降解与氮代谢、光合作用的协同分子网络及关键差异基因热图(PBR-0vs. PBR-1)[11]

Fig.4　The synergistic molecular network of pyridine degradation, nitrogen metabolism, and photosynthesis in the algal-bacterial symbiotic system, and a heatmap of key differentially expressed genes between PBR-0and PBR-1[11]

通过此核心途径,源自异养细菌降解 NHCs 所释放的氮素,被高效整合到微藻自身的氨基酸、蛋白质合成等氮代谢网络,支撑其生长与生物质积累.由此可见,在微生物共代谢机制下,藻类对 NHCs 的代谢呈现级联利用特征,细菌通过开环作用生成中间产物并释放 NH_4^+,藻类则通过特异性转运系统高效同化,该级联网络(细菌开环-藻类同化)的揭示,突破了单一生物降解效能的局限,为构建“污染物定向转化-氮素循环再生”的协同体系奠定理论基础.

2　NHCs 对微藻氮代谢的胁迫与干扰效应

光-氮代谢耦联是微藻能量代谢的“双引擎系统”:光合作用为氮同化提供还原力,而氮代谢为光合器官更新提供物质基础.在光合原初反应中,色素分子吸收光能后形成激发态,通过共振机制传递激发能,最终汇聚至反应中心以触发电荷分离与光化学反应.该过程为光合电子传递链(PETC)提供了初始驱动力,推动电子从光系统 II(PSII)经质体醌(PQ)向光系统 I(PSI)定向转移.值得注意的是,PSI 被认为是活性氧(ROS)生成的主要位点,这与类囊体膜基质侧的电子转移过程密切相关.当激发能传递至 PSII 反应中心或光系统间电子传递受限时,PSII 也会导致 ROS 生成[16].然而,藻类通过多层级抗氧化防御体系动态调控 ROS 稳态,在维持光能转化效率的同时有效缓解氧化损伤.这种能量代谢与氧化稳态的耦联机制不仅保障了藻类的能量代谢稳态,还构成了其适应环境胁迫的重要分子基础.从光合作用的核心模块来看,光能捕获、电子传递和氧化应激的协同调控体现了光合生物在长期进化中形成的适应性机制.然而,NHCs 可通过阻断电子传递链、调控光合色素以及诱导氧化应激等途径干扰微藻的光-氮代谢耦联.

2.1　光合电子传递链

光合作用由类囊体内的 PSII 和 PSI 协同作用驱动.PS Ⅱ通过光驱动水氧化生成 O_2,同时 PQ 还原为质体醌氢化物(PQH_2),释放电子经细胞色素 b_6f 复合物(Cyt b_6f)及可扩散质体蓝蛋白(PC)传递至 PSI 的还原侧,最终实现铁氧还蛋白(Fd)和 $NADP^+$的还原反应[17-18].

NHCs 通过干扰 PETC 过程中的关键位点,间接地影响藻类氮代谢(图 5).研究显示,吡啶暴露会抑制 PSII 中电子从 D_2 蛋白的 Q_A 向 D_1 蛋白的 Q_B 传递,

阻碍 PETC 的正常运行,从而减少 ATP 和 NADPH 的生成,进而抑制依赖这些能量和还原力的氮代谢活动.例如,Hou 等[19]发现随吡啶浓度升高,小球藻的光化学淬灭系数 *q*P 和实际光能转化效率 *Y*(Ⅱ)显著下降,表明 PSⅡ原初电子受体 Q_A 的还原程度增加,反映 PSⅡ中心产生的电子堆积在 Q_A 阶段.

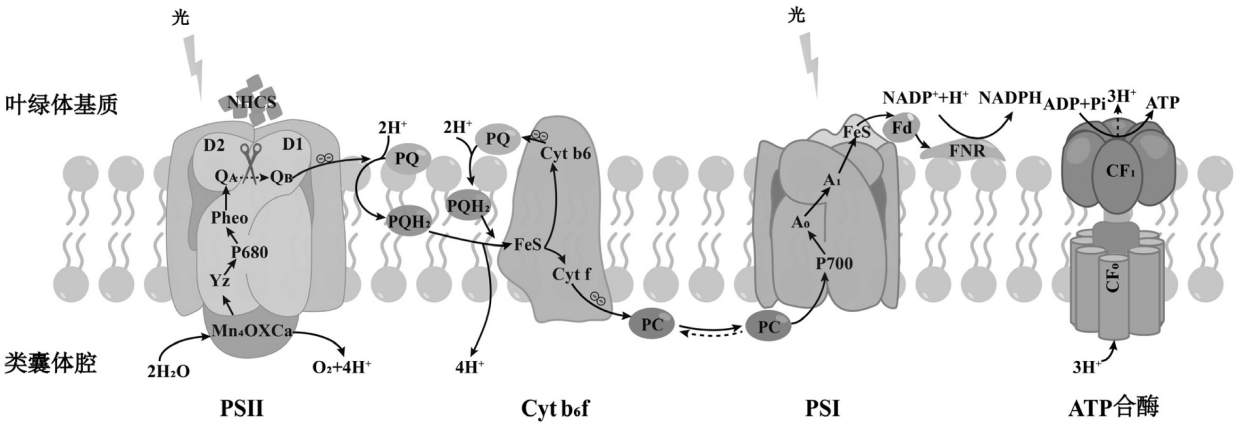


图 5 NHCs 抑制光合作用电子传递过程

Fig.5 NHCs inhibition of the photosynthetic electron transport chain

Wu 等[20]基于叶绿素荧光瞬变(OJIP)测试分析铜绿微囊藻在 tryptoline(1,2,3,4-四氢-9h-吡啶基[3,4-b]吲哚)胁迫下的特定参数的动力学指标,其中经 0.1h 的 tryptoline 处理后,V_j(叶绿素荧光瞬变的 J 相的相对可变荧光)显著升高,同时 ETo/RC(反应中心的电子传递效率)明显下降,该现象表征 PSII 原初电子受体 Q_A 再氧化过程被破坏,造成反应中心电子堆积,电子传递受阻.类似地,三嗪类除草剂通过竞争 D_1 蛋白的 Q_B 结合位点,抑制 Q_A 到 Q_B 的电子传递,导致 PQ 氧化还原循环停滞[21].Wang 等[22]通过研究还发现,三嗪类除草剂处理导致 *Phaeodactylum tricornutum* 中编码 PSII 中心蛋白 D_2 的基因 *PsbD* 和编码铁氧还蛋白的基因 *PetF* 表达均下调,进一步验证了 Q_A 到 Q_B 电子传递的抑制作用.

综上,NHCs 对 PETC 的靶向抑制,不仅截断了光能转化的能量流,更会通过 ATP/NADPH 短缺引发氮代谢网络的级联崩溃,凸显光-氮耦联机制在胁迫响应中的核心地位.尽管现有研究中 NHCs 通常抑制 PETC,但某些特定条件下也可能呈现促进作用.例如,Huang 等[23]报道中利用吡啶氮掺杂碳点(lev-CDs),使 lev-CDs 的能级与 PETC 中氧化还原蛋白的能级高度匹配,所以光诱导产生的电子可以被 $P680^+$和 Q_A^-有效接受,导致电子-空穴对的复合效率降低,而显著提高了 *Chlorella pyrenoidosa* 光系统中的电子转移速率,同时在 25mg/L 的 lev-CDs 处理下 *C. pyrenoidosa* 可达最大生物质浓度.因此,NHCs 在纳米材料功能化修饰中具有潜在应用价值,为进一步研究其促进藻类氮代谢的机制提供了新思路.

2.2 光合色素

光合色素通过调控光能捕获与氮代谢的协同作用,驱动微藻的环境适应性.叶绿素的合成依赖氮原子的参与,类胡萝卜素通过抗氧化作用维持氮代谢所需的稳态环境,而藻胆素则通过扩展光谱吸收范围优化深水环境下的光-氮协调效率.实验表明,高浓度吡啶胁迫下小球藻的叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)含量显著降低.例如,在 147mg/L 的吡啶浓度下,Chl a 的浓度抑制高达 46.31%,Chl b 含量由对照组的(3.00±0.12) ng/10^4cells 下降至(1.26±0.04) ng/10^4cells.然而,类胡萝卜素作为抗氧剂,含量呈现补偿性上调,保护小球藻免受自由基攻击,缓解吡啶诱导的氧化损伤[19].

同时,研究还发现某些 NHCs 的影响呈现出剂量依赖性.低浓度(0.001mg/L)的 1-癸基吡啶溴化物([DPy]Br)暴露不仅未抑制 *S. obliquus*,反而显著促进了其 Chl a 和 Chl b 的积累,并刺激了藻体生长.然而,随着[DPy]Br 浓度升高,这种促进效应消失,Chl a 和 Chl b 含量均呈现显著的下降趋势.高浓度[DPy]Br 的毒性机制与其增强细胞膜渗透性、促进自身跨膜转运有关,这继而导致叶绿体类囊体结构损伤,抑制叶绿素合成通路[24],最终阻断微藻氮代谢.

van Vlaardingen 等[25]采用尖细栅藻 *Scenedesmus acuminatus* 对吲哚、异喹啉、咔唑、吖啶和苯并[f]喹啉等进行了毒性效应研究,结果表明,这些化合物对 *S. acuminatus* 的 Chl a 含量的半效应浓度(EC_{50})显著低于其生长率的 EC_{50} 值,证实 Chl a 是一个更为敏感的毒性响应指标.此外,杂环化合物还可能通过抑制氨基乙酰丙酸脱水酶和原叶绿素还原酶活性或去除叶绿素卟啉环中心镁离子,干扰叶绿素合成过程[26].尽管存在这些毒性效应,微藻仍能通过优化光合色素比例、增加抗氧化物质合成等策略应对外界胁迫,以在短期内维持代谢平衡.但需要注意,长期暴露可能最终对微藻的生长与代谢产生更为显著和持久的抑制作用.

2.3　氧化应激

当微藻暴露于不利环境时,典型应激反应为 ROS 的积累.ROS 包括过氧化氢(H_2O_2)、单线氧($^1O_2$)、超氧化物自由基($O_2•^-$)、羟基自由基($OH•^-$)、以及过氧化物自由基(RCOO•).ROS 的过度蓄积会导致氧化还原稳态失衡,引发细胞膜、蛋白质和脂质的氧化损伤,进而引发细胞程序性死亡(PCD)、发育异常和激素信号紊乱[24].为应对氧化损伤,藻类细胞构建了非酶抗氧化分子和抗氧化酶作为基础的抗氧化防御系统.

研究表明,NHCs 如二氯异氰尿酸钠和异噻唑啉酮通过氧化应激干扰藻类的氮代谢.这些化合物上调 4-胍基丁酸和胍丁胺的水平,破坏 L-精氨酸介导的氮储存与运输系统,导致藻蓝蛋白的肽键断裂[27].在胁迫条件下,蓝藻因 ROS 的积累干扰嘌呤代谢相关的氮循环过程,致使黄嘌呤水平升高,同时多不饱和脂肪酸(PUFA)的积累将有助于维持细胞膜完整性,反馈氧化应激的防御机制.Fan 等[28]经 H_2DCF-DA 荧光探针检测发现,咪唑类离子液体处理的 *S. obliquus* 细胞内 ROS 水平显著高于吡啶类处理组.然而,低浓度(0.50 和 1.00mg/L)的咪唑类和吡啶类处理组中,藻细胞在长期暴露后出现生长恢复现象,推测可能是通过激活损伤修复因子介导的补偿机制,协同其他信号通路增强抗胁迫能力,从而缓解离子液体的胁迫效应.ROS 的浓度依赖性效应表现为:低浓度时作为信号分子调控细胞生理过程,高浓度时则引发氧化应激,导致生物大分子(如蛋白质、脂质和 DNA)损伤,引起氨基酸氧化、蛋白质电荷变化、肽链断裂及交联,最终增加蛋白质对蛋白酶水解的敏感性[16].

此外,IAA 对微囊藻的氮代谢通路具有特异性调控作用.代谢组学分析表明,IAA 通过增强尿素分解途径增加胞内 NH_4^+浓度,同时降低对无机氮源的依赖.IAA 诱导的抗氧化响应还可抵御 ROS 的氧化损伤,同时上调光合作用相关基因(*psbA*、*psaA*、*psaB*)的表达[9].这一代谢调控模式表明微囊藻在 IAA 作用下优先利用特定氮源(如尿素),并通过优化代谢资源分配支持其抗氧化响应和快速生长.剂量依赖性研究表明,低浓度 IAA 可促进绿藻(*Chlorella vulgaris*、*Scenedesmus quadricauda*)的生长,而高浓度 IAA 则显著抑制生长,该效应可能是通过调控氮代谢限制细胞分裂和扩增实现的[29].

综上所述,NHCs 通过诱导氧化应激反应,多维度调控微藻的氮代谢过程,影响其生存和生长.NHCs 的双重效应机制揭示了污染物对微藻代谢的复杂性,为后续探索调控策略提供理论支点.

3　影响因素

微藻在水环境中的氮代谢展现出复杂的适应性调节机制.微藻对 NHCs 的响应模式及其受影响程度并非由单一因素决定,而是内外因素共同作用的结果.这些影响因素既包括 NHCs 的结构特征(如毒性、亲疏水性等),也涉及外部环境条件的变化,如光照条件、溶解氧浓度、水体 pH 值和温度等.因此,深入剖析这些因素如何影响微藻的氮代谢网络,对于全面理解 NHCs 的环境行为、准确评估其生态风险以及探索微藻在环境治理中的应用潜力具有重要的理论指导意义和实践价值.

3.1　氮杂环结构

NHCs 的结构特征(如氮原子的取代位点、环系尺寸、取代基的空间构型、不饱和度及环的数量)影响其水相存在形态、化学稳定性和生物有效性,进而干扰微藻的氮代谢过程.研究表明,咪唑类离子液体作用下的 *S. obliquus* 氧化应激高于吡啶类.定量结构性质关系(QSPR)模型研究发现,含双氮原子的咪唑阳离子毒性显著强于单氮结构的吡啶阳离子,这表明阳离子中芳香族氮原子数量的增加可能在一定程度上增强毒性.此外,咪唑类离子液体的亲脂性更强,使其更容易破坏藻类细胞壁,从而表现出

更高的毒性[28].Zheng 等[30]研究发现疏水性(用辛醇/水分配系数 log *K*ow 表示)高的化合物在生物膜中的积累会干扰细胞膜的正常功能,相较于单环化合物(如吡啶和吡咯),稠环氮杂环化合物(如喹啉和吲哚)通常具有更高的 log *K*ow 值,展现出更强的毒性效应.具体而言,吡啶和吡咯对小球藻的 EC_{50} 均高于 500mg/L,表现出较低毒性;而喹啉和吲哚的 EC_{50} 值显著低于前者,分别为 158.76 和 38.93mg/L,显示出更强的毒性作用.

Thuy 等[31]报道离子液体所含氮杂环阳离子的头部基团差异对藻类的生长速率及光合作用活性具有影响.Xia 等[32]通过 PAM 荧光仪检测进一步发现,吡啶鎓基与咪唑鎓基离子液体暴露均显著提升 *S. obliquus* 的 PSII 基础荧光参数 F ,表明这两种离子液体均可能引发 PSII 反应中心不可逆失活或藻类类囊体膜结构损伤.深入研究发现,这一现象与电子传递链中从 Q_A 到 Q_B 阶段的阻滞密切相关,而咪唑鎓基对 F_0 的诱导效应显著强于吡啶鎓基,进一步验证了氮杂环结构对微藻代谢过程的显著影响.

综上所述,NHCs 的结构特征从多个层面影响着微藻的代谢与生长.这些研究不仅揭示 NHCs 对微藻氮代谢的影响机制,也为相关环境毒理学和生物降解研究提供了重要理论依据.

3.2 光照条件

光照作为调控微藻生理的关键环境因子,其直接驱动光合作用并影响水环境中 NHCs 的代谢,从而对微藻氮代谢发挥重要作用.例如,Zhang 等[33]研究表明,紫外光解耦合生物降解(P&B)工艺对吡啶的去除效率较单一生物处理(B)提高了 15%~43%,这一协同效应归因于光照下吡啶受到自由基或光子的攻击,生成含氧中间产物并引发开环,最终形成简单的羧酸(如琥珀酸),这些羧酸的进一步氧化为微藻提供了足够的电子当量,促进了初始的单氧合反应.

光照强度通过调节电子传递、光能转换和光系统激发,直接影响光合电子传递效率、光合作用和氮代谢.同时,光照强度对微藻的生长和代谢还具有双重影响.Yan 等[13]通过正交实验发现,在 4000lx、8000lx 和 12000lx 三个光照梯度下,8000lx 光照强度下藻类体系发挥最高的喹啉去除率,同时总无机氮去除率最高可达 83.99%.过强的光照会引起光胁迫,损坏 PSII 反应中心蛋白,并导致 ROS 的过度积累,进而抑制光合作用和氮代谢.相反,在弱光条件下,光子捕获效率受限,光合碳同化和氮代谢过程均受到抑制[34].同样地,光周期也是影响微藻氮转化性能的重要因素,适当的光周期可增强 GS-GOGAT 的酶活性.Yan 的实验还表明 8L:4D(光照:黑暗)为最佳运行参数,此时氮转化功能基因 *narB* 和 *nirA* 的表达显著增强,微藻的氮代谢能力进一步提升.

此外,光质也是影响微藻代谢的重要因素.Kwon 等[35]研究发现,在红光和白光条件下,菌藻体系的氮去除效率和细胞浓度均显著提高,且微藻的生物量达到较高水平.Wang 等[36]报道的菌藻共生颗粒系统中,红光系统同化作用对氮去除的贡献最大,占总氮去除的 80.4%,明显高于其他光颜色系统(如白光系统 74.1%、绿光系统 54.9%).其中,细菌的同化作用在不同光颜色系统中表现相对一致,而藻类的同化作用则表现出显著差异.具体而言,红光系统中藻类的同化效率可达白光系统的 2.09 倍,表明红光对藻类的氮代谢具有显著的促进作用.这些结果进一步强调了光质在调控藻类氮代谢中的重要作用.然而,目前尚无关于最佳光质选择的广泛共识,推测其有效性可能与藻种特性密切相关.例如,红光能够为 Chl a 和 Chl b 提供有效的激发能量,刺激光捕获天线复合体的电子传递通量,而蓝光则能增强微藻 PSII 的光化学活性和重要代谢调节机制[37].杜氏盐藻 *Dunaliella salin*a 在蓝光下表现出 ROS 清除酶相关基因表达的上调,从而通过增强抗氧化防御系统来保护细胞免受光胁迫损伤[38].

综上所述,光照作为关键的环境因子,通过调节光照强度、光周期和光质等多种因素,对微藻的氮代谢过程产生显著影响.未来的研究需要进一步探索光质和光照条件对微藻氮代谢的调控机制,以优化光合生物的代谢工程和环境应用.

3.3 其他因素

除了上述因素,还有其他水环境因素可能影响微藻氮代谢.溶解氧(DO)能够反映水生生态系统中新陈代谢状况[39],但 DO 也能在微藻 PSII 附近与电子流发生反应,导致 ROS 的产生加速.过量的 ROS 会导致细胞器功能紊乱、细胞结构破坏以及蛋白质和膜损伤.López 等[40]利用光强-氧气-温度模型(LOT 模型)发现随着 DO 浓度升高,微藻的净生长速率明显下降,其氮代谢过程也受到抑制.此外,光合作

用的关键酶 Rubisco(核酮糖−1,5−二磷酸羧化酶/加氧酶)本身催化效率不高,并且易受氧气的竞争性抑制.高氧浓度会增强 Rubisco 加氧酶活性,导致微藻光呼吸加剧,产生的 2−磷酸乙醇酸可作为中间产物激活碳浓缩机制以提升碳固定,同时氮代谢关键调控因子 NtcA 和三聚体蛋白被诱导下调氮同化,从而协调碳氮平衡[41].

pH 值对微藻生理活性具有显著调控作用.Zánchez 等[42]利用 Cardinal 模型分析表明,微藻在中性至偏碱性条件(pH 7.0~9.0)下通常具有更高的光合活性.这种 pH 值效应不仅体现在光合效率上,也与微藻氮代谢能力密切相关[43].Zhao 等[44]研究揭示了栅藻 *Scenedesmus quadricauda* 在 pH 值为 5~9 的范围内,对 NH_4^+−N 的吸收与同化效率会随着 pH 值的升高而逐步增强.然而,当环境 pH 值偏向酸性时,微藻将经历胁迫状态并触发系列应激响应机制:一方面,细胞内的超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性明显提升,以清除多余的 ROS 并抵御氧化损伤;另一方面,氮同化过程中的关键酶活性受到显著抑制,从而导致对氮素的吸收效率大幅下降.这一系列生理变化表明,pH 值不仅是微藻生长的重要环境因子,还通过影响其代谢过程深刻地调节其生理状态和生态适应性.

温度作为重要的调控因子,对微藻的氮代谢呈现双重作用机制.首先,环境温度的变化会显著影响硝酸盐还原酶 NR 与亚硝酸盐还原酶 Nir 的催化活性,直接控制氮素转化效率;此外,当温度超出藻类的最适生长范围时,会抑制其能量代谢,从而削弱固碳、产氧和氮同化等关键生理代谢过程.例如,衣藻 *Chlamydomonas* 的最适生长温度为 35°C,但其温度耐受性有限,通常在超过 42°C 时可能会引发细胞周期停滞现象[45].

4　结论与展望

4.1　结论

4.1.1　NHCs 可作为潜在氮源被利用,通常依赖于微生物(主要是细菌)的协同作用,通过跨膜吸收与关键的开环释氮步骤,为微藻提供可同化的氮素前体.

4.1.2　NHCs 作为环境胁迫外源物质,可通过抑制 $Q_A \rightarrow Q_B$ 光合电子传递链、影响光合色素含量及诱导 ROS 积累等途径干扰微藻的氮代谢活动.随后,本文从 NHCs 结构、光照、水环境因子角度分析了影响氮代谢的相关因素.

4.2　展望

4.2.1　未来研究可将 NHCs 与 NH_4^+−N/NO_3^-−N 视为“双底物联合体系”,深入解析菌藻协同作用下的 NHCs 与 NH_4^+−N/NO_3^-−N 两者共存时的代谢优先级、级联反应路径与相互调控规律.构建并解析该复合体系的代谢网络,将为复杂含氮废水的生物处理效能优化提供关键理论依据.

4.2.2　目前,对菌藻体系协同降解氮杂环污染物的“黑箱”过程认知尚浅.未来应综合运用代谢组学与分子生态学等方法,精准识别体系内驱动协同作用的关键代谢物交换与信号分子网络.在此基础上,可进一步探索菌藻共生系统构建技术,采取高效菌属−光强−光质−DO 耦合调控策略,应用基因编辑技术定向优化代谢通路,实现水环境的精准治理.

4.2.3　基于 NHCs 干涉 PETC 的原理,氮掺杂纳米材料的光电特性在微藻代谢过程中可通过改变系统内的电子传输,推动微藻氮代谢.因此,亟需深入探索氮杂环类有机化合物促进藻类电子传递的机制与性能,为新型功能材料设计与环境治理提供研究思路.

参考文献:

[1] 刘　倩,陈　晓,李彦澄,等.湖泊沉积物的氮代谢微生物、功能基因及代谢途径分析:以贵州省红枫湖为例 [J]. 环境科学, 2024,45(10):6086−6095.
Liu Q, Chen X, Li Y C, et al. Functional genes and metabolic pathways of nitrogen metabolism microorganisms in lake sediments: A case study of Hongfeng Lake, Guizhou Province [J]. Environmental Science, 2024,45(10):6086−6095.

[2] 孙亚乔,蒋　婕,段　磊,等.浮游生物对渭河水环境的响应机理及生态效应 [J]. 水利水电技术(中英文), 2024,55(4):121−136.
Sun Y Q, Jang J, Duan L, et al. Response mechanism and ecological efects of plankton on the water environment of the Weihe River [J]. Water Resources and Hydropower Engineering, 2024,55(4):121−136.

[3] Kuypers M M M, Marchant H K, Kartal B. The microbial nitrogen−cycling network [J]. Nature Reviews Microbiology, 2018,16(5):263−276.

[4] 项鸿志.氮循环过程功能基因的研究进展 [J]. 环境保护前沿, 2024,14(6):1348−1357.
Xiang H Z. Research progress of functional genes in nitrogen cycle process [J]. Advances in Environmental Protection, 2024,14(6):1348−1357.

[5] Ghosh P, Mukherji S. Fate, detection technologies and toxicity of heterocyclic PAHs in the aquatic and soil environments [J]. Science of

The Total Environment, 2023,892:164499.

[6] Valadbeigi Y. Comparison of effects of charge delocalization and π-electron delocalization on the stability of monocyclic compounds [J]. Journal of Molecular Graphics and Modelling, 2018,80:104-112.

[7] Zhang X, Hou X, Jiang X, et al. Development of a microalgal (chlorella)-bacterial (paracoccus) symbiotic system for pyridine biodegradation under photosynthetic oxygenation [J]. Environmental Science & Technology Water, 2021,1(2):356-365.

[8] Shi J, Zheng M, Zhang Z, et al. Enhanced biodegradation of quinoline and indole with a novel symbiotic system of polyurethane-chlorella-bacteria [J]. Journal of Water Process Engineering, 2020,37:101525.

[9] Baylous H R, Gladfelter M F, Gardner M I, et al. Indole-3-acetic acid promotes growth in bloom-forming microcystis via an antioxidant response [J]. Harmful Algae, 2024,133:102575.

[10] 许殷铭,任慧平,田 凯,等.细菌吸附及转运芳香族化合物的研究进展 [J]. 生物工程学报, 2023,39(3):961-977.
Xu Y M, Ren H P, Tian K, et al. Advances in bacterial adsorption and transport of aromatic compounds [J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2023,39(3):961-977.

[11] Zhang X, Chen D, Hou X, et al. Nitrification-denitrification co-metabolism in an algal-bacterial aggregates system for simultaneous pyridine and nitrogen removal [J]. Journal of Hazardous Materials, 2023,460:132390.

[12] 鄢子鹏,郑梦启,王成业,等.混合营养脱氮在低 C/N 工业废水处理中的研究进展 [J]. 化工进展, 2023,42(12):6567-6575.
Yan Z P, Zheng M Q, Wang C Y, et al. Research progress of mixotrophic system in industrial wastewater of low C/N ratio [J]. Chemical Industry and Engineering Progress, 2023,42(12):6567-6575.

[13] Yan Z P, Zheng M Q, Wang C Y, et al. Enhanced removal of quinoline and nitrate in synthetic photovoltaic wastewater by non-aerating algae-bacteria symbiosis system: Microbial environmental response and nitrogen metabolism [J]. Journal of Water Process Engineering, 2024,67:106177.

[14] Søgaard R, Alsterfjord M, MacAulay N, et al. Ammonium ion transport by the AMT/rh homolog TaAMT1; 1is stimulated by acidic pH [J]. Pflügers Archiv - European Journal of Physiology, 2009,458 (4):733-743.

[15] Muro-Pastor M I, Florencio F J. Regulation of ammonium assimilation in cyanobacteria [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2003,41(6):595-603.

[16] Rezayian M, Niknam V, Ebrahimzadeh H. Oxidative damage and antioxidative system in algae [J]. Toxicology Reports, 2019,6:1309-1313.

[17] Burlacot A. Quantifying the roles of algal photosynthetic electron pathways: A milestone towards photosynthetic robustness [J]. New Phytologist, 2023,240(6):2197-2203.

[18] Govindjee, Kern J F, Messinger J, et al. Photosystem II [EB/OL]. // Encyclopedia of Life Sciences. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2010:1-3.[2025-03-10]. https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0000669.pub2.

[19] Hou X, Li Y, Zhang X, et al. Unraveling the intracellular and extracellular self-defense of chlorella sorokiniana toward highly toxic pyridine stress [J]. Bioresource Technology, 2023,385:129366.

[20] Wu D, Yang C, Zhang X, et al. Algicidal effect of tryptoline against microcystis aeruginosa: Excess reactive oxygen species production mediated by photosynthesis [J]. Science of The Total Environment, 2022,806:150719.

[21] Battaglino B, Grinzato A, Pagliano C. Binding properties of photosynthetic herbicides with the QB site of the D1protein in plant photosystem II: A combined functional and molecular docking study [J]. Plants, 2021,10(8):1501.

[22] Wang Z, Sun X, Ru S, et al. Effects of co-exposure of the triazine herbicides atrazine, prometryn and terbutryn on Phaeodactylum tricornutum photosynthesis and nutritional value [J]. Science of The Total Environment, 2022,807:150609.

[23] Huang X, Lin J, Liang J, et al. Pyridinic nitrogen doped carbon dots supply electrons to improve photosynthesis and extracellular electron transfer of chlorella pyrenoidosa [J]. Small, 2023,19(31):2206222.

[24] Liu D, Liu H, Wang S, et al. The toxicity of ionic liquid 1-decylpyridinium bromide to the algae scenedesmus obliquus: Growth inhibition, phototoxicity, and oxidative stress [J]. Science of The Total Environment, 2018,622-623:1572-1580.

[25] van Vlaardingen P L A, Steinhoff W J, Admiraal W A, et al. Property-toxicity relationships of azaarenes to the green alga scenedesmus acuminatus [J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 1996, 15(11):2035-2042.

[26] Chu L, Hou X, Song X, et al. Toxicological effects of different ionic liquids on growth, photosynthetic pigments, oxidative stress, and ultrastructure of nostoc punctiforme and the combined toxicity with heavy metals [J]. Chemosphere, 2022,298:134273.

[27] Huang H, Huang K, Chen Y, et al. Individual and combined effects of sodium dichloroisocyanurate and isothiazolinone on the cyanobacteria-vallisneria natans-microbe aquatic ecosystem [J]. Journal of Hazardous Materials, 2024,480:136229.

[28] Fan H, Liu H, Dong Y, et al. Growth inhibition and oxidative stress caused by four ionic liquids in scenedesmus obliquus: Role of cations and anions [J]. Science of The Total Environment, 2019,651:570-579.

[29] De Marco M A, Curatti L, Martínez-Noël G M A. High auxin disrupts expression of cell-cycle genes, arrests cell division and promotes accumulation of starch in chlamydomonas reinhardtii [J]. Algal Research, 2024,78:103419.

[30] Zheng M, Han Y, Xu C, et al. Discrimination of typical cyclic compounds and selection of toxicity evaluation bioassays for coal gasification wastewater (CGW) based on toxicity mechanism of actions (MOAs) [J]. Science of The Total Environment, 2018,644: 324-334.

[31] Thuy Pham T P, Cho C W, Yun Y S. Environmental fate and toxicity of ionic liquids: A review [J]. Water Research, 2010,44(2):352-372.

[32] Xia Y, Liu D, Dong Y, et al. Effect of ionic liquids with different cations and anions on photosystem and cell structure of scenedesmus obliquus [J]. Chemosphere, 2018,195:437-447.

[33] Zhang Y, Chang L, Yan N, et al. UV photolysis for accelerating pyridine biodegradation [J]. Environmental Science & Technology, 2014,48(1):649-655.

[34] Chu G, Gao C, Wang Q, et al. Effect of light intensity on nitrogen removal, enzymatic activity and metabolic pathway of algal-bacterial

symbiosis in rotating biological contactor treating mariculture wastewater [J]. Bioresource Technology, 2025,417:131872.

[35] Kwon G, Le L T, Jeon J, et al. Effects of light and mass ratio of microalgae and nitrifiers on the rates of ammonia oxidation and nitrate production [J]. Biochemical Engineering Journal, 2020,161:107656.

[36] Wang S, Jin Z, Chen Z, et al. Effect of light wavelengths on algal−bacterial symbiotic particles (ABSP): Nitrogen removal, physicochemical properties, community structure [J]. Journal of Cleaner Production, 2023,429:139465.

[37] 孙建瑞,姚琳琳,李菁岚,等.Led 光质影响微藻生长和代谢产物积累的研究进展 [J]. 食品与发酵工业, 2024,50(2):321−328.
Sun J R, Yao L L, Li Q L, et al. Effects of LED light quality on growth and metabolite accumulation in microalgae:A review [J]. Food and Fermentation Industries, 2024,50(2):321−328.

[38] Li Y, Cai X, Gu W, et al. Transcriptome analysis of carotenoid biosynthesis in dunaliella salina under red and blue light [J]. Journal of Oceanology and Limnology, 2020,38(1):177−185.

[39] 王鑫鑫,杜　辉,陈　璇,等.大黄堡湿地缓冲区池塘浮游植物多样性及水质生态评价 [J]. 水利水电技术(中英文), 2023,54(12):1−11.
Wang X X, Du H, Chen X, et al. Assessment of plankton biodiversity and aquatic ecology of ponds in the buffer zone of Dahuangpu Wetland [J]. Water Resources and Hydropower Engineering, 2023,54(12):1−11.

[40] López Muñoz I, Bernard O. Modeling the influence of temperature, light intensity and oxygen concentration on microalgal growth rate [J]. Processes, 2021,9(3):496.

[41] Jiang Y L, Wang X P, Sun H, et al. Coordinating carbon and nitrogen metabolic signaling through the cyanobacterial global repressor NdhR [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018,115(2):403−408.

[42] Sánchez Zurano A, Gómez Serrano C, Acién−Fernández F G, et al. Modeling of photosynthesis and respiration rate for microalgae–bacteria consortia [J]. Biotechnology and Bioengineering, 2021,118(2):952−962.

[43] Zheng H, Wu X, Zou G, et al. Cultivation of chlorella vulgaris in manure−free piggery wastewater with high−strength ammonium for nutrients removal and biomass production: Effect of ammonium concentration, carbon/nitrogen ratio and pH [J]. Bioresource Technology, 2019,273:203−211.

[44] Zhao P, Lou X, Cui Y, et al. Nitrogen uptake by scenedesmus quadricauda and its responses over environmental factors [J]. Marine Pollution Bulletin, 2024,209:117200.

[45] Wei L, Li H, Lu J. Algae−induced photodegradation of antibiotics: A review [J]. Environmental Pollution, 2021,272:115589.

作者简介：汪　韦(2001−),女,安徽六安人,合肥工业大学硕士研究生,主要从事微藻代谢机理研究.wvii@mail.hfut.edu.cn.