

DOI: 10.13376/j.cbls/2021056

文章编号: 1004-0374(2021)05-0535-11

藻际环境微生物生态结构与功能的研究进展

吴科比^{1,2}, 周进², 蔡中华^{2*}

(1 清华大学生命科学学院, 北京 100084; 2 清华大学深圳国际研究生院海洋工程研究院, 深圳 518055)

摘要: 藻际环境是以藻类分泌物为骨架构成的微型生态结构, 包含多样的生物和非生物, 主要是微生物、胞外多糖、蛋白质和核酸等物质。藻际环境为复杂的藻菌互动提供平台, 也为藻际系统的物质代谢、能量流动和信息交流提供基础。藻际环境不仅可以形成特殊的生态位, 而且藻菌作用对多种生源要素循环起到了关键的作用; 同时, 藻际多糖的沉降为碳封存做出了重要贡献; 再者, 藻类在应激的时候, 可以通过藻际环境形成对种群的保护。基于藻际环境结构和功能多样化的特点, 解析其中的生态过程, 对未来阐释生态现象的发生(如藻华)和生态修复都具有重要意义。该文综述了藻际环境的特性、影响因素和功能, 旨在更好地认识藻际生态位, 为藻类系统生态学发展提供理论依据。

关键词: 藻; 藻际环境; 细菌; 循环; 保护

中图分类号: Q949.2 **文献标志码:** A

Review of algal phycosphere: structure and ecological function

WU Ke-Bi^{1,2}, ZHOU Jin², CAI Zhong-Hua^{2*}

(1 School of Life Science, Tsinghua University, Beijing 100084, China; 2 Ocean Engineering Research Institute, Tsinghua Shenzhen International Graduate School, Tsinghua University, Shenzhen 518055, China)

Abstract: The algal phycosphere is a microenvironment with a scaffolding made up of algal secretions, mainly composed of diverse biotic and abiotic matter, including symbiotic microorganisms, extracellular polysaccharide, proteins, nucleic acid, etc. While the algal phycosphere provides a niche for complex algal-bacteria interaction, it also contributes to material cycling, energy flow, and information exchange. In addition to its role in forming a unique ecological niche, the interactive relationship between algae and associated microorganisms underpins the biogenic element cycle, as well as the carbon cycle. For example, the precipitation of algal exocellular polysaccharides largely contributes to the carbon sink of the sediment. Furthermore, when under stress, the algal phycosphere can function as a protective barrier for cells. Due to the characteristics of the algal phycosphere, it is of great significance for research on ecological phenomena (such as algal bloom) and future ecological restoration practices. This review summarizes the algal phycospheres characteristics, influencing factors, and functions in order to offer a comprehensive understanding of its niche ecological position and a theoretical reference for advancement to be made in the study of algae-based ecology.

Key words: algae; algal phycosphere; bacteria; cycle; protection

藻类是地球上最重要的生产者, 为地球贡献了一半以上的初级生产力, 它们在维持生态系统稳定和促进生物地球化学循环方面起到重要的作用^[1-5]。藻细胞并不是单独存在的个体, 而是通过分泌胞外聚合物 (extracellular polymeric substance, EPS) 在藻的周围形成圈层微环境结构来增强它的适应力和生存能力, 这种微环境被称为藻际环境 (algal

phycosphere)^[6-12]。藻际环境以 EPS 为骨架, 主要成

收稿日期: 2020-11-10; 修回日期: 2021-01-12

基金项目: 国家自然科学基金项目(41976126); 深圳市科技创新委科技计划(JCYJ20200109142822787, JCYJ20200109142818589, RCJC20200714114433069); 深圳市战略新兴产业发展专项(20180124085935704)

*通信作者: E-mail: caizh@sz.tsinghua.edu.cn

分包括多糖、结构蛋白、核酸和脂质, 这个微环境也包含胞外水解酶、颗粒有机物和微生物等^[7,10,13-15] (图 1a)。藻际环境具有高黏附性的特点, 营养物质, 如维生素、微量元素在其中富集, 同时吸引微生物在藻周围生长, 在维持藻类生长、代谢、环境适应和光合作用等一系列生理活动中为藻细胞提供保障^[1,8,10,16-17]。

不同的藻, 如甲藻、绿藻、硅藻等的藻际环境特征不同^[6,16,18-22]。藻际环境不局限于个体藻细胞, 还具有群体特征, 藻类群体构建的藻际环境具有多样的赋存形态和功能。从形态特征上可总结为4类: (1) 以藻细胞分泌的藻源 EPS 为主而构成的藻际环境^[7,12]; (2) 由藻及其聚合的微生物共同分泌的 EPS 构成的藻际环境^[23-24]; (3) 多细胞藻的聚合体构成藻际环境, 如棕囊藻形成的囊体结构^[25-27]; (4) 藻分泌透明质胞外聚合物 (transparent exopolymer particles, TEP) 到水体环境中, 形成浮游植物和微生物附着的平台, 这也属于广义的藻际环境^[28-30]。

藻际环境在藻类的生理、生态、生物源物质要素循环以及应激保护等方面都发挥重要的作用。藻际环境为藻类生长提供各种生长要素, 也为碳氮磷等生源要素的循环提供了很大的便利条件和平台^[6-7,24,31]。此外, 藻分泌的 EPS 和 TEP 可以“海雪” (marine snow) 的形式沉降到深海, 不仅为深海底栖生物提供营养物质, 也能沉降到海底进行碳封存, 从而调节整个系统的碳循环。另一方面, 藻际环境具有增加藻类的环境适应性和种群保护的作用。例如, 棕囊藻通过形成多细胞聚合体的藻际环境, 可达到抵御敌害的目的^[22,27]; 自然界中的铜绿微囊藻也是形成多细胞聚合体的形式, 从而具备较强的环境适应性和抗应激能力^[32]。

鉴于藻际环境对藻类的保护作用, 人们开始探讨藻际环境组分在各个领域的应用。研究发现, 多种微藻分泌的藻际多糖具有抗氧化和抗炎作用, 有望与其他药物联合, 进行炎症、肿瘤、癌症以及新冠肺炎等疾病的辅助治疗^[17,33-35]。藻际多糖的黏附作用在工程生产方面也得到了应用。藻际环境具有聚集藻类, 促进成团的效应。微藻工业生产中通过刺激工程微藻产生藻际多糖, 从而加速微藻聚团沉降, 实现微藻的高效富集回收^[36-38]。藻际环境中具有复杂的藻菌共生关系, 藻际有益共生菌可提高微藻的生物量^[39-40]。在生态修复上, 由于藻际环境具有促进生态位形成和局部物质循环的特点, 这些特性常常被用于水体富营养化的治理, 以及重金属污染水体的水质改善^[41-44]。

本文将从藻际结构的角度出发, 从不同类型的藻际环境及其在生态等方面中的重要作用, 总结和梳理藻际环境影响因素和藻际环境生态功能等方面的研究进展, 旨在加深对藻际环境结构和功能的理解。

1 影响藻际环境的因素

1.1 非生物因素

1.1.1 光照和温度

多糖是藻际环境的主要骨架, 主要源自藻类光合作用。在自养微藻中, 糖的合成和光合作用密切相关, 强光会刺激微藻多糖的分泌 (图 1b)。自养微藻的生长对光照依赖性较强, 藻际多糖的产量与光强呈正相关^[45]。高光强条件下微藻的固碳活力增强, 溢出机制增强, 一方面强光促进了糖的合成积累^[46]; 另一方面, 过强的光照会刺激藻类分泌更多的多糖覆盖在细胞周围起到减少光刺激或光损伤的

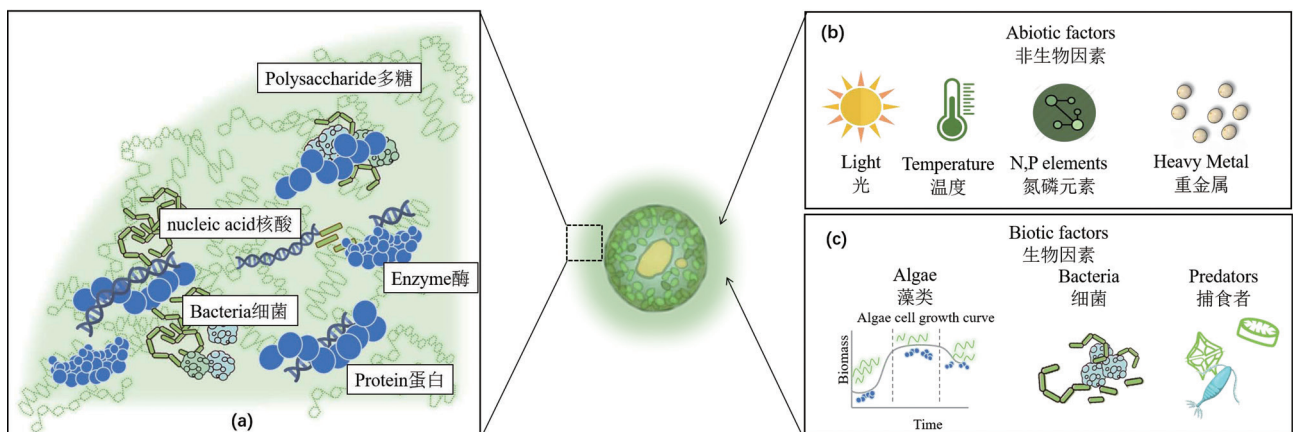


图1 藻际环境结构和影响因素

效果, 从而起到光保护作用^[47]。紫外光可刺激聚球藻 (*Synechococcus*) TEP 分泌: 一般条件下, 细胞产生的 TEP 在 12~238 ng C/cell, 而在给予紫外光照和双氧水处理后, 聚球藻 TEP 产量高达 400 ng C/cell^[48]。因此, 藻际环境的变化和周围光照情况息息相关。

温度变化对微藻的藻际环境也有显著影响。温度影响微藻细胞膜的流动性和稳定性, 藻际多糖和蛋白质的分泌则有助于维持细胞膜的稳定。如杜氏盐藻 (*Dunaliella salina*) 分泌的藻际多糖具有热稳定性, 有助于在温度变化下保持细胞膜的完整性^[49]。在对紫球藻 (*Porphyridium*) 的研究中也发现, 藻际多糖的分泌是它们应对温度升高的一种策略^[50]。而在低温环境下, 藻际多糖的分泌量也会增加, 这种分泌行为在冰寒地区和北极等极寒环境中更为常见^[11,51]。

1.1.2 氮磷营养

氮磷等营养盐是藻类生长不可或缺的元素。氮元素参与藻类生长所需的蛋白质的合成, 是藻类生长和繁殖最重要的生源要素之一。氮源的赋存状态和浓度改变都会对藻类生长以及藻际环境结构产生影响, 包括微环境的大小和藻际环境的组成成分等^[19,52-53]。氮磷营养源的供给变化, 可通过改变藻际 EPS 的分泌来改变藻际的整体结构。

氮源的形态和浓度都会对藻际结构产生影响。Lupi 等^[52]发现, 在连续照明下, 当使用硝酸盐代替尿素或铵盐作为氮源时, 葡萄藻 *Botryococcus braunii* UC 58 的藻际 EPS 密度增加 (藻际 EPS 生长 14 d 后达到 2.5 g/L)。而在绿藻 *Penium margaritaceum* 的培养过程中, 以 NH_4Cl 和 NH_4NO_3 代替 NaNO_3 作为氮源, 观察到虽然 *P. margaritaceum* 的细胞数量明显减少, 但藻际 EPS 分泌却增加, 藻际环境扩大^[54]。Ai 等^[19]发现, 硅藻 *Thalassiosira pseudonana* 在 $1/9 \text{ N-NO}_3^-$ 处理后藻际多糖的含量最高, 检测值为 $3.8 \mu\text{g}/10^6 \text{ cells}$, 该值几乎是对照组的 3 倍^[19]。氮浓度的改变也能刺激藻际环境的变化。一般情况下, 缺氮能够刺激藻类 EPS 的分泌, 从而增大藻际圈^[12]。Soanen 等^[50]在两种不同氮磷比的条件下对红藻 *Porphyridium marinum* 进行培养, 发现 N/P 为 3.97 时, 藻际 EPS 生产率为 $0.0622 \text{ mg}/10^6 \text{ cells}$, 显著大于 N/P 为 24.5 时的值 ($0.0503 \text{ mg}/10^6 \text{ cells}$)。

氮磷浓度和比例影响藻际胞外酶的组成和活性。Hernández 等^[55]研究发现, 高磷的培养环境会抑制碱性磷酸酶 (alkaline phosphatase, AP) 的活性, 而在对底栖甲藻的培养中发现磷酸盐的含量与 AP 活性表现为正相关。因此推测, 可能存在两类 AP

在不同条件下发挥作用。在氮磷含量较高的水域, 藻际环境中微生物源性的胞外酶增加; 在寡营养的水域, 由于氮磷的限制, 藻际环境中氮磷代谢有关的酶如亮氨酸氨基肽酶 (L-Leucine-p-nitroanilide, LAP)、AP 等含量较高, 这对藻际环境中氮磷的代谢起到关键作用^[56]。

不同的氮磷浓度和比例, 对藻际环境的大小、密度、多糖和蛋白质组成都有影响, 但是, 各组分的变化的具体调控机制尚不完全清楚。

1.1.3 重金属

藻际环境是藻和水体中金属颗粒和氧化物质接触的缓冲地带。若水体中重金属粒子或氧化物增加, 藻类会增加 EPS 的分泌 (图 1b)^[43,57]。例如, Chen 等^[58]的研究发现, 藻类分泌的带负电荷的藻际 EPS 可以有效地覆盖带正电荷的 TiO_2 粒子, 并使它们的表面电荷发生显著转移。用 CuO 粒子处理小球藻 *Chlorella pyrenoidosa*, 其藻际 EPS 厚度是未处理组的 4 倍。对三角褐指藻 (*Phaeodactylum tricoratum*) 的研究发现, 培养环境中 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的增加促进藻际蛋白的分泌, 藻际环境中的蛋白质对细菌的成膜和黏附性有影响, 相对较高的蛋白质含量能提高细菌的黏附性^[59]。藻际 EPS 的存在既可以通过对重金属的包裹减低重金属物质对藻类的毒害作用, 也可以通过藻际 EPS 阻挡化合物粒子在藻类表面的附着, 通过屏障保护的作用防止藻类与化合物粒子的直接接触, 从而减少金属颗粒带来的损伤^[60]。

1.2 生物因素

1.2.1 藻类种属特异性

不同藻类分泌的藻际 EPS 类型和数量存在差异, 且这些差异具有一定的物种特异性 (图 1c)。以杜氏盐藻 (*D. tertiolecta*) 为例, 磁共振 (nuclear magnetic resonance, NMR) 分析结果显示, 它的藻际 EPS 为由葡萄糖组成的同多糖, 结构与直链淀粉相似, 属于直链 (1-4)- α -D- 葡聚糖^[61]。而隐甲藻 *Cryptothecodinium cohnii* 分泌的藻际 EPS 中则有特殊的糖基—— α -D-(1-3)- 己基吡喃糖基残基 (α -D-(1-3)-hexopyranosyl residues), 这种特殊的糖在其他藻类藻际环境中较少发现^[62]。在颗石藻 *Pleurochrysis carterae* 分泌的藻际 EPS 中, 半乳糖醛酸 (galacturonic acids) 含量占总糖含量的 20%^[63]。除了种属差异, 同一藻种在不同生长阶段分泌的藻际 EPS 也有不同。对角毛藻 *Chaetoceros affinis* 而言, 分析其在生长过程中藻际环境的成分发现, 稳定期的藻际多糖多于对数期, 而蛋白质含量基本不变。而在铜绿微囊藻

Microcystis sp. 生长过程中, 稳定期的多糖含量少于对数期, 蛋白质成分多于对数期。然而, 蓝藻 *Crocosphaera* 在对数生长期分泌的藻际 EPS 和 TEP 数量高于稳定期^[28]。

不同的藻种和同一种藻种不同生长阶段的藻际环境都有差异, 这可能与它们的细胞代谢特征有关, 后续可从代谢水平进一步研究藻际环境的差异。

1.2.2 捕食者

藻际环境的大小受到微藻所在的食物链的影响, 当捕食压力增大时, 某些藻会发生聚团行为, 通过扩大藻际环境, 聚集更多的同伴形成微囊结构来保护自己, 从而躲避天敌捕食(图1c)。如棕囊藻(*Phaeocystis*)能感知天敌信息, 在摄食者海洋尖尾藻(*Oxyrrhis marina*)存在的情况下, 增加藻际多糖的分泌, 促进囊体形成并且直径显著增大, 由此来躲避敌害。这一做法一方面保护细胞单体, 另一方面在摄食压力环境下积累较高生物量^[25-26]。

1.2.3 细菌对藻际环境的影响

藻际环境是微藻与微生物重要的共生空间, 藻际环境中栖息了大量复杂的微生物, 它们一方面利用藻类的分泌物维系生存, 同时它们还为藻类提供维生素和生长素等物质, 促进藻类生长^[7-8,64]。共生微生物和藻际微环境的大小和构成有着密切的联系(图1a)。由于微生物本身也可以产生胞外 EPS, 它们与藻类分泌的多糖共同形成藻际环境。微生物的 EPS 主要通过信号分子, 如群体感应信号(quorum sensing, QS)调节, 进一步影响藻际环境^[65](图1c)。例如, 将从厌氧细菌提取的 QS 分子应用于生物反应器中小球藻 *Chlorella sorokiniana* 的培养, 能使生物量提高 2.25 倍, 藻际 EPS 也随之增加^[66]。硅藻共生菌亚硫酸盐杆菌(*Sulfitobacter*)通过分泌吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid)促进硅藻的分裂, 并且协助藻际环境的构建^[67]。QS 信号可以使得藻类分泌的 EPS 明显增多, 利于细菌定植和生物膜发生^[68-69]。此外, 有研究发现, 微生物的 QS 系统也能影响藻类的生理功能, 如细菌 QS 的主要信号高丝氨酸内酯类(N-acylhomoserine lactones, AHLs)能促进小球藻 *Chlorella vulgaris* 的藻际芳香族氨基酸分泌^[70]。对于底栖甲藻而言, Wang 等^[71]研究发现, 藻际菌 *Bacillus anthracischan* 产生的 QS 信号能促进冈比亚藻 *Gambierdiscus* spp. 生长和毒素产生。Rambo 等^[72]研究发现, 藻际菌 *Rhodobacteraceae* 和 *Flavobacteriaceae* 在甲藻 *Gambierdiscus carolinianus* 藻际碳转运和代谢以及维生素的合成中发挥积极作用。

2 藻际环境的功能(图2)

2.1 微生态位及其生态位的营造

藻际环境是由藻菌分泌的多糖构建的空间结构, 多糖的结构和黏附特性能富集营养物质, 多糖既可以作为生物的碳骨架也能作为能源为生物提供能量并促进系统的碳循环。物质代谢活性和效率与系统中酶含量和活性密切相关, 藻际环境是胞外酶的集中区域, 藻际微生物分泌的大量的胞外酶可分解多种有机物, 释放大量有机和无机的生物活性物质, 从而在藻际环境形成热点, 推动各类生源要素在藻际环境中循环。因此, 藻际环境是藻-菌-多糖及多种复合生物活性物质的聚集场所, 是生态系统特殊的微生态位。

在不同藻构建的微生态位中, 微生物群落组成和优势种差异性很大。从藻际菌的类型来看, 藻际中的黄杆菌(*Flavobacterium*)和玫瑰杆菌(*Roseobacter*)含量很高。球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)和圆海链藻(*Thalassiosira rotula*)周围玫瑰杆菌的数量多, 而丹麦细柱藻(*Leptocylindrus danicus*)周围玫瑰杆菌数量较少且生长缓慢^[14]。新鞘氨醇杆菌(*Novosphingobium*)和红小梨形菌(*Rhodopirellula*)是三角褐指藻(*P. tricornutum*)藻际的优势菌群, 而噬甲基菌(*Methylophaga*)和成对杆菌(*Dyadobacter*)是杜氏盐藻的优势菌群^[73]。在赤潮藻华中, 藻际微生物群落结构会随藻华的发生和发展动态变化, 如在硅藻藻华中拟杆菌的种群发生动态变化, 这可能是由于不同类型的拟杆菌携带的保守的多糖利用位点(poly-saccharide utilization loci, PULs)差异有关, 因此, 当藻际多糖随藻华过程发生变化时, 利用多糖能力不同的藻际微生物种群随藻际多糖含量变化, 藻际细菌会发生对应的演替和变化^[74]。

藻际环境微生态位影响藻类的聚集和丰度变化^[14,75]。以棕囊藻为例, 棕囊藻的囊体为共栖藻和微生物提供了栖息场所和丰富的营养来源, 有利于藻类的聚集和快速生长。其中, 共栖的硅藻可以直接利用棕囊藻内的营养物质, 伴生硅藻的丰度可随藻际环境变化而变化^[76]。藻华发生时, 高浓度的藻际环境裹挟了大量的藻类和营养物质, 为藻华的聚集、爆发和持续发展提供了便利条件^[77]。

2.2 藻菌互利加速物质循环

在藻际环境微生态位中, 藻菌之间搭建起物质的微循环, 加速物质利用。藻际中的胞外酶种类及其活性受到菌群和藻际环境中营养物质的影响, 它

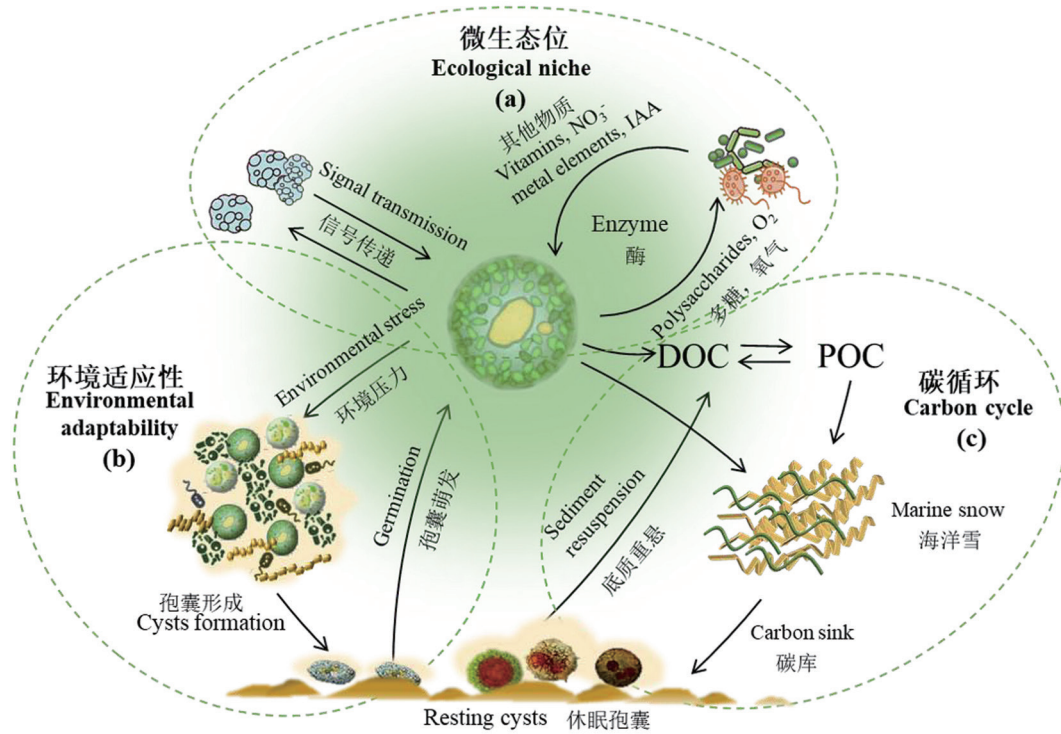


图2 藻际环境的功能

们能提高藻际环境中碳、氮、磷的代谢效率。藻际多糖不仅起到骨架作用, 还扮演者碳源供应者的角色^[78](图2a)。藻周围的细菌一般包括两类, 一种是具有水解酶能力的细菌, 可以通过水解藻际环境中的多糖获取碳源; 另一种是难以直接利用藻际多糖, 但是可以利用水解产生的单糖和寡聚糖的细菌^[79-80]。研究发现, 藻类分泌多糖的复杂程度影响藻际菌群对多糖的利用方式。当藻生长至中期和后期时, 分泌的胞外多糖结构变得复杂, 细菌群落和利用糖的模式也发生变化, 菌自我利用型分解速率下降, 非自我利用型多糖的水解速率增加 (external hydrolysis), 即供外界环境中其他微生物利用的相关分解活动增加, 产生的公用物质 (public goods) 增加^[81]。Kinsey 等^[82]测定了3种硅藻在指数生长和平稳生长期的菌群和藻际酶 (包括 α -葡萄糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶、亮氨酸氨基肽酶) 的变化, 发现对于硅藻 *Leptocylindrus* 和 *Phaeocystis* 来说, α -和 β -葡萄糖苷酶活性与多糖的组成和浓度相关, 藻际周围多糖的浓度增加时, 糖苷酶的酶活性增强。藻际环境中 α -葡萄糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶、亮氨酸氨基肽酶活跃参与到有机碳源和氮源的降解当中, 为藻类生长和共生菌繁殖提供物质来源。

藻际环境的结构下, 各种生物活性物质在藻际

环境中运行路径缩短、周转速度加快, 如维生素、生长激素等活性物质在藻际环境中具有较高的周转率, 藻际环境能确保有益的藻际菌合成物质通过特定代谢途径输送给藻类, 为藻生长所用 (图2a)。绿藻 *Chlamydomonas reinhardtii* 的藻际环境中存在维生素依赖性蛋氨酸合成酶, 该酶能协助周围异养细菌传递维生素 B12 维持藻的正常生长^[6]。研究表明, 藻际细菌能协助藻类转移特定生长激素。亚硫酸盐杆菌 (*Sulfitobacter*) 能将促进藻类生长的吲哚乙酸 (IAA) 转移至藻类细胞中, 从而换取有机硫化物用作自身所需^[67]。在藻际环境中, 部分藻际细菌将溶解性有机氮 (dissolved organic nitrogen, DON) 分解为铵盐, 藻际中的硝化细菌可以利用藻类产生的 O₂, 将铵盐转化为 NO₃⁻, 让不同成分的氮源紧密依附在藻际环境中, 各类的营养物质在藻际环境中富集并被及时传递。因此, 藻际环境作为物质交换的中介, 极大提高了物质在藻菌中的周转率^[6,47,83]。藻际环境中藻菌形成的良性物质微循环, 有助于维持水体物质链、生物链的稳定性, 从而为维持水环境的生态平衡做出贡献。

藻际环境循环率高的这种特性被用于工农业生产和生态修复中。近年在水产养殖领域发展出了生物絮团技术 (Bio-flocs technology), 通过人为添加

粗纤维与藻际多糖骨架相结合, 构建了藻菌聚合体生物絮团, 利用其高的代谢活性和物质循环能力, 提升养殖环境中残余饵料物质的转化能力, 扩大养殖容量, 该方法已应用在鱼虾养殖业中。该方法提高了饲料的营养转化成本, 有助于保持良好水质, 缓解养殖过程中氮磷过剩引发的环境污染问题^[83-84]。

2.3 增加藻细胞的环境适应性

藻际环境除了协助营造生态位、加速物质循环和促进藻类生长和聚集外, 还对藻类有较强的保护作用, 无论是作为单个细胞还是细胞群, 抑或是孢囊, 藻际环境能协助维持细胞膜稳定, 减少环境对细胞的冲击, 增加藻细胞的环境适应性。

部分藻际中含有芳香族氨基酸, 这些含有苯环的氨基酸具有疏水特性, 从而促进藻际环境保护屏障的形成^[70]。不同藻类产生藻际环境的能力存在差异, 通过藻际 EPS 的产量可以体现。小球藻 *Chlorella vulgaris*、斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*)、葡萄藻 *B. braunii*、小球藻 *Chlorella sp.* BWY-1 和雨生红球藻 (*Haematococcus pluvialis*) 产生藻际 EPS 的能力分别为 86.60%、27.65%、32.74%、67.89% 和 50.92%^[85]。藻际环境可以改变藻周围空间的黏度, 能够起到保湿功能, 增加细胞对环境的适应力 (environmental adaptability)^[86] (图 2b)。

在营养盐缺乏 (nutrient depletion)、高光照 (high light)、氧化物 (oxidants)、激流 (turbulent current) 等刺激下, 微藻通过扩大藻际圈、改变藻际环境的黏度和弹性等方式, 保护藻细胞^[7] (图 2b)。在缺氮条件下, 藻类的酶和蛋白质合成受到抑制, 细胞将停止生长和繁殖, 但由于光合作用还在进行, 糖和多糖的产生仍将继续, 这为藻际多糖的分泌提供了基础^[87]; 在缺氮条件下, 藻类细胞氮代谢受阻, 细胞难以利用过量的碳来进行生长, 碳循环和固定的比例超过了氮代谢的速率。为此, 细胞通过溢出机制产生 EPS 分泌到藻际环境中, 这是一种基于氮代谢速率受损的自我保护机制^[86-88]。

微藻细胞通过改变藻际环境的大小和黏附力协助藻抵御环境的刺激, 增加环境适应性。藻际环境是藻类应对环境物理变化重要的缓冲地带, 也受物理刺激的调节^[89]。Cordoba-Castro 等^[90] 进行的初步研究发现, 湍流和绿藻 *Scenedesmus* EPS 的分泌存在线性关系: 一定范围内, 随着湍流扰动程度增加, 藻细胞的 EPS 量逐渐提升; 微藻通过增加藻际 EPS 的浓度, 加强了细胞的黏附力, 并通过提高细胞黏度减小水流带来的冲击; 凝聚的细胞团在应对水流

摩擦时, 通过形变获得内聚力, 从而减小压力环境对自身的影响。

另外, EPS 的分泌有助于维持细胞周围含水率, 在极端环境中减少水分丧失, 保护细胞的完整性。Steele 等^[91] 利用硅藻进行实验, 通过在培养基中添加黄原胶 (xanthan gum) 模拟藻际环境, 再予以高盐度刺激, 测试藻际环境对藻类的保护作用。结果发现, 包裹在黄原胶中的藻细胞在高盐环境下依然维持较好的光合活性, 细胞受到的损伤小; 而未包裹黄原胶的藻细胞的光合活性则下降超过 50%。因此, 在高盐环境下, EPS 介质有助于细胞维持正常生理状态。同样地, 在低温环境下, 分泌藻际多糖也是一种环境适应能力的体现, 它将藻体包裹, 起到保湿和抗冻作用^[11,51]。

在群体水平上, 藻际环境的保护作用还体现在帮助个体小的藻聚合以增大体积应对环境胁迫。Sazhin 等^[76] 发现, 藻际 EPS 的分泌影响藻类在环境中的生存优势, 对于个体小的微藻, EPS 的分泌有利于微藻聚合形成球状结构, 从而通过体积的增大以增强竞争力, 躲避天敌。以棕囊藻为例, 棕囊藻虽然个体细胞的大小仅仅有 3~8 μm , 但它能向胞外分泌大量多糖基质, 形成大小超过 100 μm 的棕囊藻体。研究显示, 天敌的摄食行为能显著促进该藻的成团行为, 捕食压力能促进藻 EPS 的分泌, 形成囊体, 从而对个体细胞起到保护作用^[92]。在这样的藻际环境中, 棕囊藻能快速生长, 易积累较高的生物量^[76]。

藻类休眠孢子被认为是微藻适应环境的重要保护策略之一, 而藻际 EPS 的分泌可能与休眠体产生有关, 原因包括以下 3 方面: (1) 在进入休眠的过程中, 藻类细胞生长减缓, 原本被固定的用于生长的碳转变为 EPS 分泌到胞外^[29]; (2) 在赤潮后期, 细胞裂解直接释放大量的 EPS, 同时伴随着休眠孢子的产生^[93]; (3) 某些藻类休眠体周围存在黏性物质。例如, 塔玛亚历山大藻孢囊周围常覆盖有透明的胶状物质^[94], 起到保湿和保护的作用。在底泥中发现大量 EPS 包裹的硅藻孢囊, 因此, 推测藻际 EPS 的分泌和藻类休眠体形成有关^[95]。

藻际环境增加了休眠孢子的沉降和黏附特性 (图 2b)。在对两种硅藻 *Amphora* 和 *Enteromorpha* 的孢子进行研究时发现, 这两种细胞通过分泌不同性质的藻际 EPS 来调整对于沉积物表面的黏附力, 从而增加孢子对于沉积物表面的黏附度。黏附作用使 *Enteromorpha* 倾向于沉降在疏水沉积物表面, 但

是, 黏合程度较低, 孢子有一定活性。而 *Amphora* 较为紧密地黏合在沉积物表面, 孢子的活动受到一定程度的限制, 当底质受到扰动时, 孢子可能再萌发。这些黏附和沉降特点可能和孢子 EPS 的分泌有关, 由于 EPS 的包裹, 孢子黏着覆盖在沉积物的表面, 占据了海域的底质, 当条件适宜的时候再度萌发。因此, EPS 的保护有可能与不同海域微藻物种优势的形成有关^[96-97]。

2.4 对于水体碳循环的贡献

微藻是水体中重要的初级生产力, 自养藻类是碳汇的重要贡献者, 自养藻类通过光合作用固定水体中的无机碳, 除了供给自身生长利用, 同时分泌到外周水体当中, 为海洋碳循环提供载体。藻际环境是可溶性有机碳 (dissolved organic carbon, DOC) 和颗粒有机碳 (particulate organic carbon, POC) 的重要来源, 同时 DOC 和 POC 之间能相互转化驱动着碳循环: 藻际多糖能被微生物降解为 DOC, 通过扩散和矿化作用进一步转化为 POC, 如 TEP (transparent exopolymer particles) (图 2c)。大多数多糖能快速进入食物网被循环利用, 为海洋生态系统提供动力原料, 有的藻际多糖由于不易被分解, 倾向于纵向运输, 即向下输送作为沉积物碳库的重要组成部分^[98]。TEP 在水体中的分泌会引发物质聚集。由于风力引起的湍流和气泡增强, TEP 可能会向上富集在海洋表面积累凝絮, 呈斑块状分布^[29]。当蓄积到一定密度或与高密度物质结合时, TEP 发生沉降, 形成“海雪”^[99]。一方面, 海雪能进入食物网被大型浮游动物和海洋动物摄食, 为下层生物提供有机物, 使得有机物直接传递到高营养级, 加快了物质循环; 另一方面, 海雪沉降成为沉积物的一部分, 被封存起来构成海底碳库^[9,100]。在一些特定的生态事件中 (例如赤潮), 藻细胞密度急剧增加, 随着赤潮的消亡藻细胞衰老裂解释放出大量 EPS, 藻际环境迅速扩大, 同时伴随着孢囊的形成, 藻际多糖随之沉降海底, 这对有机碳的纵向传输具有重要贡献, 有利于碳的封存和碳汇的形成。当水流或者其他环境因素扰动时, 底质重悬, 这些有机物进入上层水体被循环再利用^[101]。因此, 藻际环境对于水中物质循环和海底的碳封存具有重要作用。

TEP 的产生与叶绿素和光照密切相关, 水体中 TEP 含量随着叶绿素的增加而增加, 公式如下: $TEP_{color} = \alpha (Chl \cdot a)^{\beta}$ (TEP_{color} 是以黄原胶作为标准品来表征 TEP, 浓度单位是 $\mu\text{g/L}$, 其中 Chl·a 代表叶绿素 a, 浓度单位是 $\mu\text{g/L}$)。对于自养藻类而言, 叶

绿素的含量和光照相关, 因此, 随着水深增加, 光照削弱, TEP 的含量相对下降。对南大洋 (Southern Ocean) 4 个位点的 TEP 进行原位调查发现, 表面深度为 4 m 的区域 TEP 浓度较高, 平均为 $(102.3 \pm 40.4) \mu\text{g XG eq/L}$, 并且 TEP 的含量通常随着深度的增加而减小^[29], 这表明 TEP 的含量减少与光照的削弱有关^[30,47]。TEP 不仅受藻类的影响, 也受水体环境因子, 如金属离子的影响。微藻和其他浮游植物分泌的有机小颗粒物和外源引入的有机原纤维聚合物能作为 TEP 的前体, 通过扩散和静电相互作用组装形成胶体纳米凝胶。这些纳米凝胶可通过原纤维和 Ca^{2+} 连接形成更大的微凝胶, 为浮游植物和微生物提供附着位点, 构成一种特殊的藻际环境结构^[102-103]。

目前, 对海洋碳循环的研究多集中在真光层, 更多关注自养藻类产生的 EPS 对海洋生态碳循环的贡献, 对于底栖藻以及具有混合营养和异养的藻类 EPS 的分泌在碳循环中的作用涉及较少。在富营养区, 混合营养是甲藻 *Dinophysis*、*Prorocentrum*、*Alexandrium* 等的主要营养利用方式, 对 DOC 的消耗做出了贡献^[104]。在底栖藻中, 底栖硅藻分泌大量的 DOC, 其通量和异养的过程相关^[105]。部分微藻可以在非常弱的光线下, 通过呼吸作用维持代谢, 可能导致特定 EPS 的产生^[106-107]。混合和异养藻类的 EPS 研究可能为碳汇提供新的解读途径。

3 展望

对于藻际环境的研究, 目前已经取得了多方面的进展, 包括其来源、类型、组成, 以及生态功能等, 这些信息的获得有助于理解藻类的生存适应机制和共生关系, 同时有利于理解藻际中的交互关系及其对物质循环的作用。然而, 基于海洋多糖在生态系统中的多样性和复杂性, 一些科学问题依然等待解释, 未来可着眼的研究方向包括以下 3 个方面: (1) 利用藻际环境构建微生态环境, 促进局部的物质循环, 维持水体藻菌生态平衡, 调节水体营养物质的利用, 开发新的生态修复技术; 同时, 将藻际环境的生态功能和其他生物之间建立网络关联, 解读复杂生境下的共生关系, 并实现受损环境下的生态改善。(2) 关注混合营养和异养藻类藻际环境的特点和功能。目前藻际环境的研究多关注自养藻类, 对于硅藻和绿藻的研究较多, 而对于其他藻类特别是混合营养和异养藻类, 例如特定的甲藻以及底栖藻类的藻际环境的研究较为缺乏。这些微藻对于解释

碳源汇特征和赤潮的发生可能有重要意义。(3) 更加深入地研究藻际环境和休眠体形成的联系。藻际环境对维持藻类的细胞膜稳定、保湿和应对不良环境起到保护作用,同时分泌增加的条件和休眠体形成的条件存在相似之处。了解二者之间的联系有助于丰富对碳沉积的解读,也可为赤潮的生消规律和防控提供思路。

[参 考 文 献]

- [1] Falkowski PG. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynth Res*, 1994, 39: 235-58
- [2] Cahoon LB. The role of benthic microalgae in neritic ecosystems. *Oceanogr Mar Biol*, 1999, 37: 47-86
- [3] Blake RE, Duffy JE. Changes in biodiversity and environmental stressors influence community structure of an experimental eelgrass *Zostera marina* system. *Mar Ecol Prog Ser*, 2012, 470: 41-54
- [4] Alberti J, Cebrian J, Alvarez F, et al. Nutrient and herbivore alterations cause uncoupled changes in producer diversity, biomass and ecosystem function, but not in overall multifunctionality. *Sci Rep*, 2017, 7: 2639
- [5] Heil CA, Chaston K, Jones A, et al. Benthic microalgae in coral reef sediments of the southern Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*, 2004, 23: 336-43
- [6] Ramanan R, Kang Z, Kim BH, et al. Phycosphere bacterial diversity in green algae reveals an apparent similarity across habitats. *Algal Res*, 2015, 8: 140-4
- [7] Seymour JR, Amin SA, Raina JB, et al. Zooming in on the phycosphere: the ecological interface for phytoplankton-bacteria relationships. *Nat Microbiol*, 2017, 2: 17065
- [8] Zhou J, Lao YM, Song JT, et al. Temporal heterogeneity of microbial communities and metabolic activities during a natural algal bloom. *Water Res*, 2020, 183: 116020
- [9] Liu L, Huang Q, Qin B. Characteristics and roles of microcystis extracellular polymeric substances (EPS) in cyanobacterial blooms: a short review. *J Freshwat Ecol*, 2018, 33: 183-93
- [10] Naoshige G, Tomohiko K, Osamu M, et al. Importance of extracellular organic carbon production in the total primary production by tidal-flat diatoms in comparison to phytoplankton. *Mar Ecol Prog Ser*, 1999, 190: 289-95
- [11] Pierre G, Delattre C, Dubessay P, et al. What is in store for EPS microalgae in the next decade? *Molecules*, 2019, 24: 4296
- [12] Xiao R, Zheng Y. Overview of microalgal extracellular polymeric substances (EPS) and their applications. *Biotechnol Adv*, 2016, 34: 1225-44
- [13] Flemming HC, Wingender J. The biofilm matrix. *Nat Rev Microbiol*, 2010, 8: 623-33
- [14] Mühlenbruch M, Grossart HP, Eigemann F, et al. Mini-review: phytoplankton-derived polysaccharides in the marine environment and their interactions with heterotrophic bacteria. *Environ Microbiol*, 2018, 20: 2671-85
- [15] Gaikwad M, Pawar Y, Dasgupta S, et al. Marine red alga *Porphyridium sp.* as a source of sulfated polysaccharides (SPs) for combating against COVID-19 [M]. Preprints, 2020, DOI: 10.13140/RG.2.2.35640.90883
- [16] Zhou J, Zhang BY, Yu K, et al. Functional profiles of phycospheric microorganisms during a marine dinoflagellate bloom. *Water Res*, 2020, 173: 115554
- [17] Singh R, Parihar P, Singh M, et al. Uncovering potential applications of *Cyanobacteria* and algal metabolites in biology, agriculture and medicine: current status and future prospects. *Front Microbiol*, 2017, 8: 515
- [18] Passow U, Alldredge AL. Aggregation of a diatom bloom in a mesocosm: the role of transparent exopolymer particles (TEP). *Deep Sea Res*, 1995, 42: 99-109
- [19] Ai XX, Liang JR, Gao YH, et al. MALDI-TOF MS analysis of the extracellular polysaccharides released by the diatom *Thalassiosira pseudonana* under various nutrient conditions. *J Appl Phycol*, 2015, 27: 673-84
- [20] Steele DJ, Franklin DJ, Underwood GJ. Protection of cells from salinity stress by extracellular polymeric substances in diatom biofilms. *Biofouling*, 2014, 30: 987-98
- [21] Mandal SK, Singh RP, Patel V. Isolation and characterization of exopolysaccharide secreted by a toxic dinoflagellate, *Amphidinium carterae* Hulburt 1957 and its probable role in harmful algal blooms (HABs). *Microb Ecol*, 2011, 62: 518-27
- [22] Zhang S, Jiang Y, Chen CS, et al. Aggregation, dissolution, and stability of quantum dots in marine environments: importance of extracellular polymeric substances. *Environ Sci Technol*, 2012, 46: 8764-72
- [23] Liu LZ, Huang Q, Qin BQ. Characteristics and roles of *Microcystis* extracellular polymeric substances (EPS) in cyanobacterial blooms: a short review. *J Freshwat Ecol*, 2018, 33: 183-93
- [24] Yang Y, Hu X, Zhang J, et al. Community level physiological study of algicidal bacteria in the phycospheres of *Skeletonema costatum* and *Scrippsiella trochoidea*. *Harmful Algae*, 2013, 28: 88-96
- [25] 王小冬. 棕囊藻囊体形成及对环境压力的响应[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010
- [26] 贺成, 宋书群, 李才文. 广西北部湾海域球形棕囊藻囊体时空分布及其影响因素. *海洋与湖沼*, 2019, 50: 630-43
- [27] Dutz J, Breteler WCMK, Kramer G. Inhibition of copepod feeding by exudates and transparent exopolymer particles (TEP) derived from a *Phaeocystis globosa* dominated phytoplankton community. *Harmful Algae*, 2005, 4: 929-40
- [28] Villacorte LO, Ekowati Y, Winters H, et al. Characterisation of transparent exopolymer particles (TEP) produced during algal bloom: a membrane treatment perspective. *Desalin Water Treat*, 2013, 51: 1021-33
- [29] Zamanillo M, Ortega-Retuerta E, Nunes S, et al. Distribution of transparent exopolymer particles (TEP) in distinct regions of the Southern Ocean. *Sci Total Environ*, 2019, 691: 736-48
- [30] Mari X, Rassoulzadegan F, Brussaard CP, et al. Dynamics of transparent exopolymeric particles (TEP) production by

- Phaeocystis globosa* under N^- or P^- limitation: a controlling factor of the retention/export balance. *Humful Algae*, 2005, 4: 895-914
- [31] Schreier JE. Dynamics of bacteria and phytoplankton in the surface ocean[M]//Cochran KJ, Bokuniewicz HJ, Yager PL. *Encyclopedia of Ocean Sciences* (3 ed). Oxford: Academic Press, 2019: 546-52
- [32] Jin H, Lao YM, Ying KZ, et al. Stringent response regulates stress resistance in cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Front Microbiol*, 2020, 11: 2803
- [33] Jain R. Polyunsaturated fatty acids and extracellular polymeric substances from *Thraustochytrid Protists*[D]. Panaji: Goa University, 2005
- [34] Chen X, Han W, Wang G, et al. Application prospect of polysaccharides in the development of anti-novel coronavirus drugs and vaccines. *Int J Biol Macromol*, 2020, 164: 331-43
- [35] Rao KS, Suryaprakash V, Senthilkumar R, et al. Role of immune dysregulation in increased mortality among a specific subset of COVID-19 patients and immune-enhancement strategies for combatting through nutritional supplements. *Front Immunol*, 2020, 11: 1548
- [36] Ramanan R, Kim BH, Cho DH, et al. Algae-bacteria interactions: evolution, ecology and emerging applications. *Biotechnol Adv*, 2016, 34: 14-29
- [37] Li H, Li Z, Xiong S, et al. Pilot-scale isolation of bioactive extracellular polymeric substances from cell-free media of mass microalgal cultures using tangential-flow ultrafiltration. *Process Biochem*, 2011, 46: 1104-9
- [38] Liu B, Eltanahy EE, Liu H, et al. Growth-promoting bacteria double eicosapentaenoic acid yield in microalgae. *Bioresour Technol*, 2020, 316: 123916
- [39] Cho DH, Ramanan R, Heo J, et al. Enhancing microalgal biomass productivity by engineering a microalgal-bacterial community. *Bioresour Technol*, 2015, 175: 578-85
- [40] Lee C, Jeon MS, Kim JY, et al. Effects of an auxin-producing symbiotic bacterium on cell growth of the microalga *Haematococcus pluvialis*: elevation of cell density and prolongation of exponential stage. *Algal Res*, 2019, 41: 101547
- [41] Manan H, Moh JHZ, Kasan N A, et al. Identification of biofloc microscopic composition as the natural bioremediation in zero water exchange of Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei*, culture in closed hatchery system. *Appl Water Sci*, 2017, 7: 2437-46
- [42] Cai H, Jiang H, Krumholz LR, et al. Bacterial community composition of size-fractionated aggregates within the phycosphere of cyanobacterial blooms in a eutrophic freshwater lake. *PLoS One*, 2014, 9: e102879
- [43] Cheng SY, Show PL, Lau BF, et al. New prospects for modified algae in heavy metal adsorption. *Trends Biotechnol*, 2019, 37: 1255-68
- [44] Chen J, Li H, Zhang Z, et al. DOC dynamics and bacterial community succession during long-term degradation of *Ulva prolifera* and their implications for the legacy effect of green tides on refractory DOC pool in seawater. *Water Res*, 2020, 185: 116268
- [45] Medina-Cabrera EV, Rühmann B, Schmid J, et al. Optimization of growth and EPS production in two *Porphyridium* strains. *Bioresource Technol Rep*, 2020, 11: 100486
- [46] Bjørrisen PK. Phytoplankton exudation of organic matter: why do healthy cells do it? *Limnol Oceanogr*, 1988, 33: 151-4
- [47] Cherrier J, Valentine S, Hamill B, et al. Light-mediated release of dissolved organic carbon by phytoplankton. *J Mar Syst*, 2015, 147: 45-51
- [48] Callieri C, Sathicq MB, Cabello-Yeves PJ, et al. TEP production under oxidative stress of the picocyanobacterium *Synechococcus*. *J Limnol*, 2019, 78: 271-83
- [49] Mishra A, Kavita K, Jha B. Characterization of extracellular polymeric substances produced by micro-algae *Dunaliella salina*. *Carbohydr Polym*, 2011, 83: 852-7
- [50] Soanen N, Da Silva E, Gardarin C, et al. Improvement of exopolysaccharide production by *Porphyridium marinum*. *Bioresour Technol*, 2016, 213: 231-8
- [51] Stibal M, Šabacká M, Žárský J. Biological processes on glacier and ice sheet surfaces. *Nat Geosci*, 2012, 5: 771-4
- [52] Lupi FM, Fernandes HML, Tomé MM, et al. Influence of nitrogen source and photoperiod on exopolysaccharide synthesis by the microalga *Botryococcus braunii* UC 58. *Enzyme Microb Technol*, 1994, 16: 546-50
- [53] Wang M, Kuo-Dahab WC, Dolan S, et al. Kinetics of nutrient removal and expression of extracellular polymeric substances of the microalgae, *Chlorella* sp. and *Micractinium* sp., in wastewater treatment. *Bioresour Technol*, 2014, 154: 131-7
- [54] Domozych DS. Exopolymer production by the green alga *Penium margaritaceum*: implications for biofilm residency. *Int J Plant Sci*, 2007, 168: 763-74
- [55] Hernández I, Niell FX, Whitton BA. Phosphatase activity of benthic marine algae. An overview. *J Appl Phycol*, 2002, 14: 475-87
- [56] Song C, Cao X, Zhou Y, et al. Different pathways of nitrogen and phosphorus regeneration mediated by extracellular enzymes in temperate lakes under various trophic state. *Environ Sci Pollut Res*, 2018, 25: 31603-315
- [57] Zhou K, Hu Y, Zhang L, et al. The role of exopolymeric substances in the bioaccumulation and toxicity of Ag nanoparticles to algae. *Sci Rep*, 2016, 6: 32998
- [58] Chen F, Xiao Z, Yue L, et al. Algae response to engineered nanoparticles: current understanding, mechanisms and implications. *Environ Sci Nano*, 2019, 6: 1026-42
- [59] Crawshaw J, O'meara T, Savage C, et al. Source of organic detritus and bivalve biomass influences nitrogen cycling and extracellular enzyme activity in estuary sediments. *Biogeochemistry*, 2019, 145: 315-35
- [60] Shekharaiah PSC, Sanyal D, Dasgupta S, et al. Heavy metal mitigation with special reference to bioremediation by mixotrophic algae-bacterial proto-cooperation[M]// Cellular and molecular phytotoxicity of heavy metals. Cham: Springer International Publishing, 2020: 305-34
- [61] Goo BG, Baek G, Choi DJ, et al. Characterization of a renewable extracellular polysaccharide from defatted

- microalgae *Dunaliella tertiolecta*. *Bioresour Technol*, 2013, 129: 343-50
- [62] Swaaf M, Grobben G, Eggink G, et al. Characterisation of extracellular polysaccharides produced by *Cryptocodinium cohnii*. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2001, 57: 395-400
- [63] Decho AW, Gutierrez T. Microbial extracellular polymeric substances (EPSs) in ocean systems. *Front Microbiol*, 2017, 8: 922
- [64] Krohn-Molt I, Alawi M, Förstner KU, et al. Insights into microalga and bacteria interactions of selected phycosphere biofilms using metagenomic, transcriptomic, and proteomic approaches. *Front Microbiol*, 2017, 8: 1941
- [65] Miller MB, Bassler BL. Quorum sensing in bacteria. *Annu Rev Microbiol*, 2001, 55: 165-99
- [66] Das S, Das S, Ghangrekar MM. Quorum-sensing mediated signals: a promising multi-functional modulators for separately enhancing algal yield and power generation in microbial fuel cell. *Bioresour Technol*, 2019, 294: 122138
- [67] Amin S, Hmelo L, Van Tol H, et al. Interaction and signalling between a cosmopolitan phytoplankton and associated bacteria. *Nature*, 2015, 522: 98-101
- [68] Bassler BL. Small talk: cell-to-cell communication in bacteria. *Cell*, 2002, 109: 421-4
- [69] Wyss SC. Design of a cross-domain quorum sensing pathway for algae biofuel applications[D]. Athens: Ohio University, 2013
- [70] Zhou D, Zhang C, Fu L, et al. Responses of the microalga *Chlorophyta sp.* to bacterial quorum sensing molecules (N-Acylhomoserine Lactones): aromatic protein-Induced self-aggregation. *Environ Sci Technol*, 2017, 51: 3490-8
- [71] Wang B, Yao M, Zhou J, et al. Growth and toxin production of *Gambierdiscus* spp. can be regulated by quorum-sensing bacteria. *Toxins*, 2018, 10: 257
- [72] Rambo IM, Dombrowski N, Constant L, et al. Metabolic relationships of uncultured bacteria associated with the microalgae *Gambierdiscus*. *Environ Microbiol*, 2020, 22: 1764-83
- [73] Kimbrel JA, Samo TJ, Ward C, et al. Host selection and stochastic effects influence bacterial community assembly on the microalgal phycosphere. *Algal Res*, 2019, 40: 101489
- [74] Krüger K, Chafee M, Ben Francis T, et al. In marine *Bacteroidetes* the bulk of glycan degradation during algae blooms is mediated by few clades using a restricted set of genes. *ISME J*, 2019, 13: 2800-16
- [75] Li S, Winters H, Villacorte L, et al. Compositional similarities and differences between transparent exopolymer particles (TEPs) from two marine bacteria and two marine algae: significance to surface biofouling. *Mar Chem*, 2015, 174: 131-40
- [76] Sazhin AF, Artigas LF, Nejstgaard JC, et al. The colonization of two *Phaeocystis* species (*Prymnesiophyceae*) by pennate diatoms and other protists: a significant contribution to colony biomass[M]//van Leeuwe MA, Stefels J, Belviso S. et al. *Phaeocystis*, major link in the biogeochemical cycling of climate-relevant elements. Dordrecht: Springer, 2007: 137-45
- [77] Xu H, Jiang H, Yu G, et al. Towards understanding the role of extracellular polymeric substances in cyanobacterial microcystis aggregation and mucilaginous bloom formation. *Chemosphere*, 2014, 117: 815-22
- [78] Sichert A, Corzett CH, Schechter MS, et al. *Verrucomicrobia* use hundreds of enzymes to digest the algal polysaccharide fucoidan. *Nat Microbiol*, 2020, 5: 1026-39
- [79] Teeling H, Fuchs BM, Becher D, et al. Substrate-controlled succession of marine bacterioplankton populations induced by a phytoplankton bloom. *Science*, 2012, 336: 608-11
- [80] Teeling H, Fuchs BM, Bennke CM, et al. Recurring patterns in bacterioplankton dynamics during coastal spring algae blooms. *eLife*, 2016, 5: e11888
- [81] Cai H, Jiang H, Krumholz LR, et al. Bacterial community composition of size-fractionated aggregates within the phycosphere of cyanobacterial blooms in a eutrophic freshwater lake. *PLoS One*, 2014, 9: e102879
- [82] Kinsey JD, Corradino G, Ziervogel K, et al. Formation of chromophoric dissolved organic matter by bacterial degradation of phytoplankton-derived aggregates. *Front Mar Sci*, 2018, 4: 430
- [83] Wei Y, Liao SA, Wang AL. The effect of different carbon sources on the nutritional composition, microbial community and structure of bioflocs. *Aquaculture*, 2016, 465: 88-93
- [84] van der Ha D, Nachtergaele L, Kerckhof FM, et al. Conversion of biogas to bioproducts by algae and methane oxidizing bacteria. *Environ Sci Technol*, 2012, 46: 13425-31
- [85] Wang H, Qi B, Jiang X, et al. Microalgal interstrains differences in algal-bacterial biofloc formation during liquid digestate treatment. *Bioresour Technol*, 2019, 289: 121741
- [86] Wang J, Jin W, Hou Y, et al. Chemical composition and moisture-absorption/retention ability of polysaccharides extracted from five algae. *Int J Biol Macromol*, 2013, 57: 26-9
- [87] Parker CL. The effects of environmental stressors on biofilm formation of *Chlorella Vulgaris*[D]. Boone: Appalachian State University, 2013
- [88] Saad EM, Longo AF, Chambers LR, et al. Understanding marine dissolved organic matter production: compositional insights from axenic cultures of *Thalassiosira pseudonana*. *Limnol*, 2016, 61: 2222-33
- [89] Taylor JR, Stocker R. Trade-offs of chemotactic foraging in turbulent water. *Science*, 2012, 338: 675.
- [90] Cordoba-Castro NM, Montenegro-Jaramillo AM, Prieto RE, et al. Analysis of the effect of the interactions among three processing variables for the production of exopolysaccharides in the microalgae *Scenedesmus obliquus* (UTEX 393). *Vitae*, 2012, 19: 60-9
- [91] Steele DJ, Franklin DJ, Underwood GJ. Protection of cells from salinity stress by extracellular polymeric substances in diatom biofilms. *Biofouling*, 2014, 30: 987-98
- [92] Grattepanche JD, Breton E, Brylinski JM, et al. Succession of primary producers and micrograzers in a coastal ecosystem dominated by *Phaeocystis globosa* blooms. *J Plankton Res*, 2010, 33: 37-50

- [93] Wang ZH, Qi YZ, Yang YF. Cyst formation: an important mechanism for the termination of *Scrippsiella trochoidea* (*Dinophyceae*) bloom. *J Plankton Res*, 2007, 29: 209-18
- [94] 蓝东兆, 方琦, 顾海峰, 等. 厦门湾沉积物中有害有毒甲藻休眠孢囊及塔玛亚历山大藻的潜在危害. *应用海洋学学报*, 2004, 23: 453-7
- [95] 郭康丽, 陈洁, 姚宝龙. 海洋浮游植物胞外多聚物的研究进展. *海洋环境科学*, 2019, 38: 139-45
- [96] Finlay JA, Callow ME, Ista LK, et al. The influence of surface wettability on the adhesion strength of settled spores of the green alga *Enteromorpha* and the diatom *Amphora*. *Integr Comp Biol*, 2002, 42: 1116-22
- [97] Niemi A, Michel C, Hille K, et al. Protist assemblages in winter sea ice: setting the stage for the spring ice algal bloom. *Polar Biol*, 2011, 34: 1803-17
- [98] Arnosti C, Wietz M, Brinkhoff T, et al. The biogeochemistry of marine polysaccharides: sources, inventories, and bacterial drivers of the carbohydrate cycle. *Ann Rev Mar Sci*, 2021, 13: 81-108
- [99] Mari X, Passow U, Migon C, et al. Transparent exopolymer particles: effects on carbon cycling in the ocean. *Prog Oceanogr*, 2017, 151: 13-37
- [100] Decho AW. Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, 1990, 28: 73-153
- [101] 韦光领, 张士春, 蔡中华, 等. 浮游植物孢囊的研究进展与生态意义. *应用生态学*, 2020, 31: 685-94
- [102] Bar-Zeev E, Passow U, Castrillón SR, et al. Transparent exopolymer particles: from aquatic environments and engineered systems to membrane biofouling. *Environ Sci Technol*, 2015, 49: 691-707
- [103] Cisternas-Novoa C, Lee C, Engel A. Transparent exopolymer particles (TEP) and Coomassie stainable particles (CSP): differences between their origin and vertical distributions in the ocean. *Mar Chem*, 2015, 175: 56-71
- [104] Burkholder JM, Glibert PM, Skelton HM. Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. *Harmful Algae*, 2008, 8: 77-93
- [105] Maher DT, Eyre BD. Benthic fluxes of dissolved organic carbon in three temperate Australian estuaries: implications for global estimates of benthic DOC fluxes. *J Geophys Res*, 2010, 115: G04039
- [106] Delattre C, Pierre G, Laroche C, et al. Production, extraction and characterization of microalgal and cyanobacterial exopolysaccharides. *Biotechnol Adv*, 2016, 34: 1159-79
- [107] Fu H, Uchimiya M, Gore J, et al. Ecological drivers of bacterial community assembly in synthetic phycospheres. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 3656-62