

微藻多糖及其衍生物在农业领域的研究进展

崔岩¹, 边建文¹, 刘瑛², 罗光宏^{1*}

(1. 河西学院, 甘肃省微藻技术创新中心, 甘肃 张掖 734000; 2. 国家环境保护饮用水水源地管理技术重点实验室, 深圳市环境科学研究院, 广东 深圳 518001)

摘要: 微藻是单细胞光合生物, 具有光合作用效率高、环境适应能力强、生长周期短等特点。微藻多糖是广泛存在于微藻中的一种天然大分子物质, 不仅能够促进作物生长, 提高作物抗逆性, 还可以改善土壤理化性质, 调节土壤微生物群落, 是植物生物刺激剂的潜在来源。然而, 微藻多糖在农业领域并未得到广泛的应用和开发。本文就微藻多糖的合成途径、生化组成、促生和抗逆作用机理及其对土壤改善作用等方面内容进行了综述, 以为微藻多糖的规模化制备及农业应用提供一定的科学理论依据。

关键词: 微藻多糖; 生物刺激剂; 植物生长; 抗胁迫; 土壤改良

中图分类号: S144.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 0564-3945(2023)05-1226-11

DOI: 10.19336/j.cnki.trtb.2022060701

崔岩, 边建文, 刘瑛, 罗光宏. 微藻多糖及其衍生物在农业领域的研究进展 [J]. 土壤通报, 2023, 54(5): 1226 - 1236

CUI Yan, BIAN Jian-wen, LIU Ying, LUO Guang-hong. Research Progress of Microalgae Polysaccharides and Their Derivatives in Agriculture[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2023, 54(5): 1226 - 1236

多糖 (*polysaccharides*) 是结构复杂的高分子碳水化合物, 由 10 个以上单糖通过糖苷键连接而成, 普遍存在于动物、高等植物和微生物中, 而存在于微生物中的多糖是迄今为止研究的重点, 具有生产周期短、成本低、产量大、过程可控、易于分离等优点 [1-2]。在农业领域, 多糖作为一种新型生物刺激剂, 能够促进农作物的生长 [3], 保持土壤水分、增强土壤团聚稳定性及土壤微生物群落多样性 [4-5]。同时, 多糖大分子可以通过金属离子的微沉淀、质子交换等方式来强力络合土壤中的重金属, 并有效降低重金属在土壤中的迁移性和对农作物的毒性 [6]。

微藻是单细胞的光合生物, 在池塘、河流、湖泊、海洋和土壤等多种生境中均有生长 [7-8], 具有固碳能力强、生长速率快、培养方式多样 (光合自养、混养及异养)、生长周期短, 可工业化养殖等特点。微藻能合成和积累多种生物活性物质, 如糖类、脂类 (高不饱和脂肪酸、EPA、DHA 等)、功能蛋白 (藻蓝蛋白、藻红蛋白、别藻蓝蛋白等)、天然活性色素 (番茄红素、胡萝卜素、玉米黄质、叶黄素、

岩藻黄质、虾青素等)、有效抗菌成分 (特殊脂类、酚类、萜类) [9-11] 和植物激素 (生长素、细胞分裂素、甜菜碱、氨基酸、多胺和赤霉素) 等 [12]。微藻的总糖含量一般在 5% ~ 23%, 而一些藻类, 诸如小球藻、衣藻、杜氏盐藻和螺旋藻等, 细胞中碳水化合物可达到干重的 50% 左右 [13-15]。目前, 微藻多糖已被证实具有多种重要的生物活性, 可促进作物生长, 提高作物抗逆性, 改善土壤的理化性质 [16-17]。因此, 了解微藻多糖在农业领域研究进展, 对可持续农业发展至关重要。

1 微藻多糖的组成、特性及其合成途径

微藻种类繁多, 主要分为原核藻和真核藻两大类, 蓝藻 (俗称蓝绿藻) 被认为是原核微藻, 真核微藻包括绿藻门、裸藻门、红藻门、隐藻门、金藻门、褐藻门等 [18]。不同的微藻种类、培养方式以及提取条件均会影响多糖的结构及组分, 表 1 列举了一些常见微藻多糖 (胞内和胞外多糖) 的组成。微藻单糖种类可达 40 ~ 50 种, 其中最主要的是葡萄糖,

收稿日期: 2022-06-09; 修订日期: 2022-11-22

基金项目: 甘肃省科技计划资助 (20JR5RA196)、甘肃省高等学校创新基金项目 (2020B-213)、甘肃省高等学校产业支撑项目 (2020C-25)、创新基地和人才项目 (甘科技 [2021]12 号)、国家自然科学基金青年科学基金项目 (32000268) 和河西学院校长基金创新项目 (HXZX07) 资助

作者简介: 崔岩 (1984-), 女, 山东烟台人, 博士, 研究员, 主要研究方向为微藻生物技术。E-mail: cuiyanwendy@163.com 边建文同为本文第一作者

*通讯作者: E-mail: 13993693452@139.com

占总含量的 21%~87%，其次是半乳糖和甘露糖，占比分别为 1%~20% 和 2%~46%，其它的阿拉伯糖、岩藻糖、鼠李糖、核糖和木糖，约占多糖总量的 0%~17%^[19-20]。除单糖组成外，微藻多糖在相对分子质量、糖苷键链接方式及修饰基团方面也存在差异，这些复杂的结构很大程度上影响了多糖的生物活性^[21]。

与其他微生物（细菌和真菌）产生的多糖相比，微藻多糖具有其独特性^[22-24]。微藻多糖的分子量一般较大，多大于 10 kDa，这一特性对多糖溶液的流变性质有直接影响，有类似增稠剂的作用^[25]。已有报道证明螺旋鱼腥藻（*Anabaena spiroides*）和席藻（*Phormidium 94a*）产生的多糖分子量约为 2 MDa，显著高于黄原胶（分子量约为 1 MDa）^[26-27]。微藻作为光合微生物，可以固定大气中的 CO₂，在培养过程中不需要额外碳源的添加，其培养条件与其他微生物相比是最经济的。同时，微藻还能在干燥和极端温度环境中生存，这使得它们特别适宜于作为贫瘠环境尤其是沙漠中的初级拓荒者^[24]。微藻胞外多糖可以防止藻细胞脱水，同时粘附藻体附近的土壤等其它颗粒形成生物土壤结皮，从而达到防风固沙，减少水土流失，提高土壤蓄水能力的作用^[28]。此外，研

究发现多数蓝藻胞外多糖中含有硫酸基团，这一特征异于普通细菌。蓝藻胞外多糖含有的羰基、羟基、羧基和硫酸盐等官能基团均可与阳离子作用，因此可用于环境中的重金属离子吸附^[29]。

尽管微藻多糖在成分和结构上有差异，但其合成途径基本一致。微藻作为光合自养生物，固碳能力较强，可经卡尔文循环还原 CO₂ 生成碳水化合物。在该过程中，CO₂ 首先在核酮糖-1,5-二磷酸羧化加氧酶（Rubisco）的催化作用下被同化，同时一分子核酮糖-1,5-二磷酸盐羧化生成两分子 3-磷酸甘油酸，后者经卡尔文循环的一系列生化反应生成 3-磷酸甘油醛，并进一步合成为葡萄糖。在细胞质中活化的葡萄糖单元被聚合成高聚物并转运到液泡中形成储存葡聚糖^[30]。多糖的生物合成和硫酸化是在高尔基体（GA）中进行的^[31]，当细胞质内形成 UDP 单糖和 GDP 单糖后，核苷酸糖转运蛋白将其转运到高尔基体，在糖基转移酶（GTs）的作用下再将这些单糖残基从活性核苷酸糖转移到延伸的多糖链上脱水、缩合从而形成微藻多糖，并通过分泌囊泡的形式输送到不同部位进行积累^[32-33]（图 1）。微藻多糖的合成受多种因素的影响，包括藻种、培养条件及培养时间等，这些因素导致微藻多糖的组成存在较大的差异^[34]。

表 1 一些常见微藻多糖(胞内或胞外多糖)的组成

Table 1 The composition of some common microalgae polysaccharides (intracellular or extracellular polysaccharides)

物种 Species	海藻糖 Fuc	鼠李糖 Rha	阿拉伯糖 Ara	半乳糖 Gal	葡萄糖 Glu	甘露糖 Man	果糖 Fru	木糖 Xyl	核糖 Rib	糖醛酸 UA	参考文献 references
绿藻(Green Microalgae)											
蛋白核小球藻 (<i>Chlorella pyrenoidosa</i>)	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	[35]
莱茵衣藻 (<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>)	-	+	-	+	d	+	-	-	-	-	[36]
杜氏盐藻 (<i>Dunaliella salina</i>)	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-	[37]
杜氏盐藻 (<i>Dunaliella tertiolecta</i>)	-	+	-	+	d	+	-	+	-	-	[38]
铜绿紫球藻 (<i>Porphyridium aerugineum</i>)	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	[39]
绿球藻 (<i>Chlorococcum</i> sp.)	+	-	-	+	d	+	-	+	+	-	[40]
蓝藻(Cyanobacteria)											
极大螺旋藻 (<i>Spirulina maxima</i>)	+	+	-	+	d	+	-	+	-	+	[41]
念珠藻 (<i>Nostoc</i> sp.)	-	-	-	-	-	d	-	+	-	-	[42]
颤藻 (<i>Oscillatoria</i> sp.)	-	-	-	-	d	-	-	+	+	-	[42]
粘球藻 (<i>Gloeocapsa</i> sp.)	+	+	+	+	d	+	+	d	+	+	[43]
鞘丝藻 (<i>Leptolyngbya</i> sp.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	[43]
鱼腥藻 (<i>Anabaena augstumalis</i>)	+	+	+	+	d	-	-	+	+	+	[44]
集胞藻 (<i>Synechocystis aquatilis</i>)	+	+	-	-	d	-	-	+	-	+	[44]
布朗葡萄藻 (<i>Botryococcus braunii</i>)	+	+	+	d	-	-	-	-	-	+	[45]
爪哇伪枝藻 (<i>Scytonema javanicum</i>)	+	+	+	d	d	d	-	+	-	+	[46]
微鞘藻 (<i>Microcoleus vaginatus</i>)	+	+	+	d	d	d	-	+	-	+	[46]
单歧蓝藻 (<i>Tolypothrix tenuis</i>)	+	+	+	+	d	+	-	-	-	-	[47]
微囊藻 (<i>Microcystis</i> sp.)	+	+	-	+	-	-	-	+	-	+	[48]

注: + 检测到, - 无/未检测到; d 主要糖类

2 微藻多糖对植物生长的影响

国内外研究已证明，微藻多糖在高等植物生长

过程中表现出广泛的生物活性^[16, 49-50]，包括促进养分吸收，改善作物的性能和生理状态以及提高其对逆

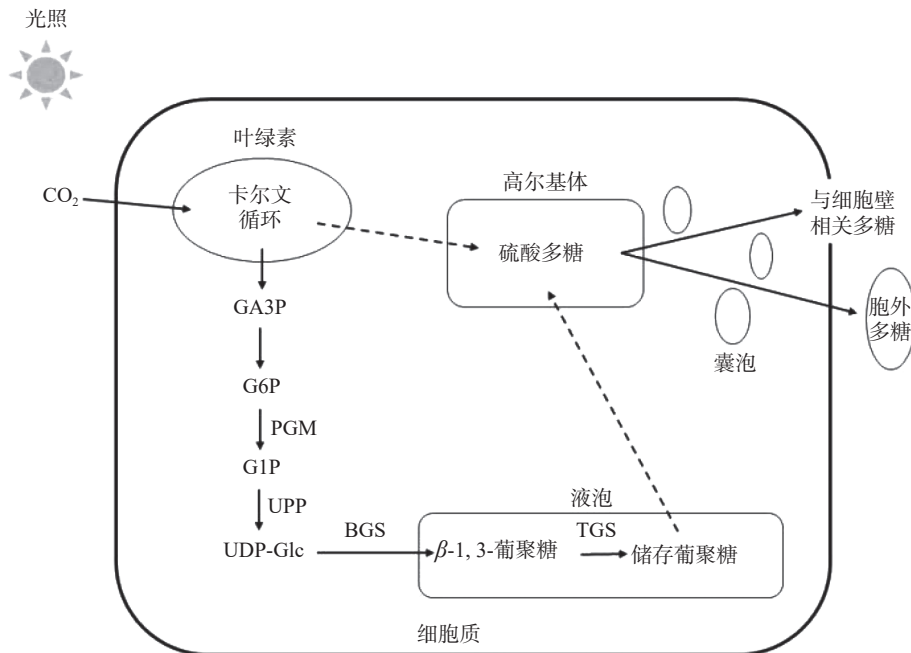
境胁迫的耐受性 (图 2)。

2.1 微藻多糖的促生作用

微藻多糖应用于农业生产主要有浸种、叶面喷施和根部浇灌三种方式。前两种方式中,微藻多糖可以通过不同的代谢途径直接促进种子萌发和植株生长。最后一种方式中,多糖除了为植物根系生长提供养分外,还可以利用其粘附特性改善土壤团粒结构,增强土壤的物理性能,有利于植株生根定植及营养吸收。

微藻多糖具有缓冲渗透障碍和阻止水分流失的能力,能为植物种子发芽提供高水分和适宜的微环

境^[52]。梁文裕等人^[53]研究了发状念珠藻 (*Nostoc flagelliforme*) 多糖对种子发芽率的影响,结果表明,多糖对种子的发芽具有明显的促进作用,其中,油菜种子、小麦种子、水稻种子和胡麻种子的发芽率分别比对照组增加 14.29%、12.79%、4.40% 和 15.48%。Xu 等人^[54]研究发现席藻 (*Phormidium tenue*) 多糖促进了柠条种子的萌发,当多糖含量为 60 mg L⁻¹ 时发芽率、发芽势和发芽指数最大,与对照相比分别增加 14.74%、17.12% 和 25.87%。龚健等人^[55]从具鞘微鞘藻和眼点伪枝藻提取胞外多糖,浸种浓度为 100 mg L⁻¹ 时对粗枝猪毛菜的种子萌发有



注:GA3P: 3-磷酸甘油醛; G6P: 葡萄糖-6-磷酸; PGM: 葡萄糖磷酸变位酶; G1P: 葡萄糖-1-磷酸; UPP: UDP-焦磷酸化酶; UDP-Glc:尿苷二磷酸葡萄糖; BGS: β -1,3-葡聚糖合成酶; TGS: 1,6- β -转糖苷酶; 虚线表示可能的合成途径

图 1 微藻中多糖生物合成途径的示意图^[33]

Fig.1 Schematic representation of the polysaccharide biosynthetic pathway in microalgae.



图 2 微藻多糖对植物的生物刺激作用^[51]

Fig.2 Biological stimulation of microalgae polysaccharide on plants

促进作用, 相比对照发芽率分别提高 33.57% 和 30.11%。研究表明, 微藻多糖不仅可以为种子萌发提供能量, 还可作为信号分子参与调控植物的生长发育过程^[56]。

微藻多糖也可以通过刺激不同代谢途径来促进植株的生长。El-Naggar 等^[57] 研究发现, 从普通小球藻 (*Chlorella vulgaris*) 中提取可溶性多糖可促进小麦 (*Triticum vulgare*) 和菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 的生长, 结果表明, 通过多糖处理后, 小麦的茎长、根长、叶面积、鲜重和干重分别增加 25.8%、40.9%、68.7%、37.5% 和 66.7%, 菜豆的茎长、根长、叶面积、鲜重和干重分别增加 38.1%、50%、133.2%、44.4% 和 50%。处理 10 天后小麦和菜豆幼苗中光合色素、蛋白质含量和碳水化合物含量也不同程度的增加。叶面喷施多糖可以提高叶片中光合电子传递速率, 增强作物地上部的光合作用效率和光合色素生物合成, 同时, 也可以提高作物地上部分对活性氧的淬灭能力^[58]。Rachidi 等^[59] 研究了从钝顶螺旋藻 (*Spirulina platensis*)、盐生杜氏藻 (*Dunaliella salina*) 和紫球藻 (*Porphyridium sp.*) 中提取的多糖对番茄生长的影响。与对照组相比, 叶喷微藻多糖显著促进了番茄的生长, 番茄幼苗茎长、茎干重和根干重分别增加 25.26%、46.61% 和 12.12%。此外, 与对照相比, 微藻多糖处理后幼苗叶片中类胡萝卜素、叶绿素、蛋白质含量、硝酸还原酶 (NR)、NAD-谷氨酸脱氢酶活性均有提高。GC-MS 代谢组学分析显示了脂质、甾醇和烷烃的变化, 一些甾醇

前体如胆甾-6, 22, 24-三烯含量增加。多糖处理后植物体中甾体醇和/或甾体糖生物碱的生物合成增强, 这为微藻多糖作为植物生物刺激剂的应用提供了重要依据。

目前, 微藻多糖促进作物种子萌发和幼苗生长的机理研究较少, 其作用机制有待进一步挖掘。但真核微藻与大型藻类的生化组成具有很高的相似性, 从海藻中提取的活性多糖和低聚糖, 已在促进植物生长和防御方面进行了广泛研究及应用^[60-61], 可以通过海藻多糖对植物的影响机制预测微藻多糖的作用机制^[62-63]。例如, 有研究揭示海藻卡拉胶多糖可通过调节各种代谢过程, 如光合作用、氮和硫同化以及病虫害防御来介导植物生长的分子机制^[64]。研究发现, 微藻多糖的活性功能主要取决于其组成单糖、分子量和硫酸化程度, 而中性糖成分比例的差异可以改变多糖的生物刺激特性, 多糖的硫酸化、糖醛酸含量和分子量也在很大程度上决定了其生物刺激特性^[65-66]。

2.2 微藻多糖提高植物的抗逆作用

自然界中, 植物不断受到生物和非生物胁迫的挑战, 这些胁迫限制了对耕地的利用, 并对农作物生产力产生了负面影响^[67]。微藻多糖不仅可以促进植物生长和养分的吸收, 并且在植物抵抗生物和非生物胁迫方面表现出巨大的潜力。

作物受到的生物胁迫主要是由病虫害引起的, 图 3 揭示了植物利用微藻多糖诱导的多种防御机制^[51]。微藻是一种很有前途的多糖激发子 (elicitor) 来源,

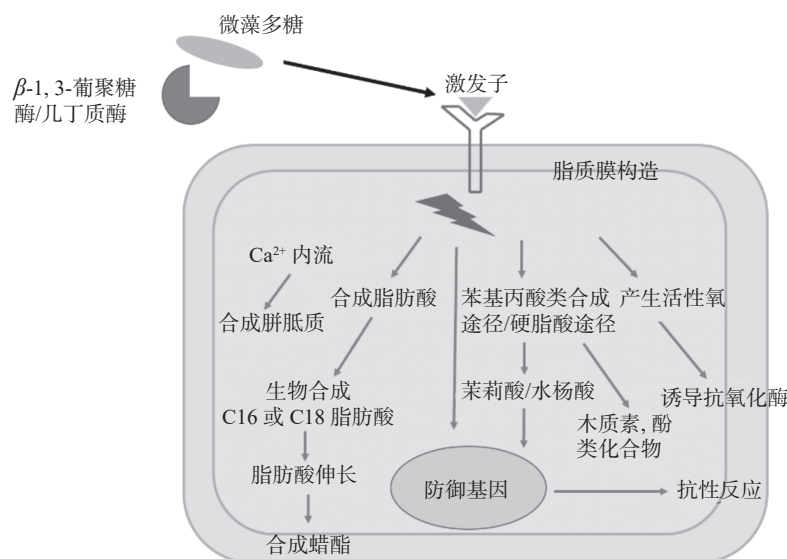


图 3 植物利用多糖激发子诱导的多种防御机制^[51]

Fig.3 Various defense mechanisms induced by polysaccharide elicitors in plants

微藻多糖被水解酶 (β -1,3-葡聚糖酶/几丁质酶) 分解成低分子量的低聚糖或单糖片段, 植物膜受体识别多糖分子诱导一系列生化反应, 进而导致其防御相关基因的表达。Farid 等^[49] 研究表明, 微藻多糖可诱导植物先天免疫, 具体诱导过程取决于微藻种类, 从小球藻提取的多糖显著增加了植物中 β -1, 3-葡聚糖酶活性, 该酶能分解病原体细胞壁成分的 PR-2 家族, PR 蛋白的诱导是植物防御途径激活的结果, 它限制了病原体的进入或进一步的传播^[68]。研究还发现从小球藻提取的多糖对苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 活性有显著的促进作用, 表明多糖对苯丙氨酸解氨酶途径有上调作用。植物中的苯丙烷类途径的产物是成千上万种化合物, 这些化合物可能最终导致酚类物质 (如植物抗毒素) 的形成, 而酚类物质是抵抗病原体毒性的分子^[69]。此外, 硫酸化藻多糖可以促进植物抗病性和水杨酸 (SA) 和茉莉酸 (JA) 信号通路相关基因的上调表达^[70]。这些信号通路的激活导致编码 PR 蛋白、PAL、脂氧合酶 (LOX)、活性氧清除酶以及参与合成萜类或生物碱等具有抗菌活性相关酶基因的上调表达^[60, 71]。Rachidi 等^[72] 利用代谢组学和生化方法研究了微藻多糖对番茄植物防御的生物刺激作用, 结果表明, 多糖处理提高了苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 的活性, 该酶是激活植物抗毒素途径的关键酶。此外, 微藻多糖还诱导了植物抗病的关键蛋白, 如 β -1, 3-葡聚糖酶和几丁质酶。代谢组学研究表明, 多糖处理可诱导番茄叶片代谢产物谱的改变, 诱导的代谢物包括亚油酸、亚麻酸和壬二酸, 这些代谢物也参与鞘脂复合物的合成, 鞘脂复合物是膜脂双分子层的基本单位。微藻多糖还能诱导谷甾醇和豆甾醇衍生物的积累, 谷甾醇和豆甾醇在调节营养物质流向质外体, 在植物抗病原体方面起着关键作用。以上研究表明, 基于微藻多糖处理可以作为一种生物技术的替代, 在可持续农业中保护植物免受病原体的危害, 并减少化学农药的过度使用。

盐胁迫是影响植物生长的非生物胁迫因素之一, 在世界范围内造成农作物产量的严重损失^[73]。高盐度会导致植物体内产生大量的活性氧 (ROS), 如 H_2O_2 、 O_2 和 OH 的过量产生, 干扰蛋白质、脂类和 DNA 生物合成, 对细胞造成损伤, 从而导致代谢过程受阻^[74]。植物体内清除活性氧的机制分为酶促和非酶促两类。酶促脱毒系统包括超氧化物歧化酶 (SOD)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GPX)、过氧化

氢酶 (CAT) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 等。非酶类抗氧化剂包括抗坏血酸、谷胱甘肽、甘露醇和类黄酮^[74-76]。研究表明, 微藻多糖可以通过提高抗氧化酶活性来减轻植物体内活性氧的毒性。藻类多糖可以被膜受体感知为微生物相关分子模式 (MAMPs), 从而诱导 MAMPs 依赖的信号通路, 包括激活 Ca^{2+} 内流、ROS 生成、以及分别以脂氧合酶 (LOX) 和苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 为关键酶的硬脂酸和苯丙烷合成途径^[49, 77]。Arroussi 等人^[16] 的研究表明, 来源于盐生杜氏藻 (*Dunaliella salina*) 的硫酸胞外多糖促进了植物在盐胁迫下过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 的积累。Farid 等^[49] 利用从普通小球藻 (*Chlorella vulgaris*) 和莱茵衣藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 中提取的多糖注射到番茄幼苗叶片中, 发现其可以显著提高番茄叶片中 POD 和 APX 的活性, 增强番茄幼苗的抗胁迫能力。

3 微藻多糖对土壤的改良作用

土壤是农业发展的物质基础, 是农业生产的重要依托。微藻是土壤微生物群落的重要组成部分, 能够通过固氮和固碳作用来提高土壤的肥力, 同时产生胞外聚合物来稳定土壤结构。这种聚合物通常以胶状鞘或胶囊的形式包裹藻类细胞, 使微藻细胞粘附在土壤的最上层, 通过光合作用继续生长^[78]。多糖已被证明是增强土壤团聚体的稳定性最有效的胞外聚合物^[79]。微藻的胞外多糖, 尤其是蓝藻分泌的胞外多糖, 是扰动后定植土壤的重要物质, 是土壤表面的有机矿物层, 同时也是土壤碳源的重要来源, 在改善土壤性质方面应用广泛^[17]。

3.1 增强土壤团聚体的稳定性

稳定的土壤团聚体是维持土壤肥力的一个重要因素, 土壤团聚体为植物提供了生长和根部渗入土壤所需的最小孔隙, 良好的土壤团聚结构能够增加土壤中氧含量和提高土壤的持水能力^[80]。绿藻和蓝藻产生的胞外多糖具有粘附性, 有助于土壤颗粒的聚集, 改善土壤结构, 更大程度上防止土壤侵蚀^[81]。

土壤稳定性的增强与土壤中藻类的数量和生物量以及产生的多糖密切相关。在相关研究中, 多糖被用作田间土壤稳定性的替代指标^[82-83]。蓝藻产生的胞外多糖不仅可以提高土壤稳定性, 还可以提高其他非丝状蓝藻的稳定性, 胞外多糖作为丝状蓝藻与

土壤颗粒之间的结合基质,为蓝藻提供了底物和碳骨架,并与表层土壤颗粒胶结,促进了表层土壤颗粒的聚集和稳定性^[84]。Issa 等^[81]研究发现,将接种蓝藻的土壤置于温度 30℃,湿度 80%,光照强度为 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的条件下 6 周后,未接种蓝藻土壤的团聚体平均质量直径 (MWD) 在 0.77 ~ 1.29 mm 之间,而接种蓝藻土壤的团聚体平均质量直径在 1.25 ~ 2.81 mm 之间,MWD 值越大说明土壤团聚体的稳定性越强。Nisha 等^[5]研究表明,贫瘠的土壤由于结构稳定性差,易发生土壤侵蚀。在贫瘠的半干旱粘壤土中(土壤含水量 6 ~ 12%),蓝藻产生的胞外多糖改善了土壤团聚性,土壤团聚体随着多糖含量的增加而增加。Maqubela 等^[85]研究表明,由于蓝藻多糖的粘合效应,土壤团聚稳定性得到了改善。除了多糖粘合效应之外,土壤团聚改善也得益于多糖的疏水性^[86]。土壤快速湿润时,挤压团聚体孔隙中的闭塞空气而产生的压力会导致土壤团聚体的崩解,而疏水性较强的材料有助于阻止闭塞空气的释放,从而在湿润时阻止土壤团聚体的破坏^[87]。

3.2 保持土壤水分

蓝藻分泌的胞外多糖在抗干旱方面的研究已有大量报道^[5, 17, 88]。胞外多糖具有吸湿性,能够从周围环境中吸收水分,多糖基质通过变成更大的块状和更少的纤维状来吸收水分和延迟水分在土壤中的移动^[89]。Gideon 等^[90]通过模拟干旱条件下生物结皮的形成,发现每克沙子中添加 0.5 mg 的微鞘藻多糖,在 55℃ 干燥 24 小时后,沙子可保留约 30% 的持水能力,而未添加多糖的沙子则完全干燥。陈兰周等^[91]研究了微鞘藻胞外多糖对沙漠表层土壤水分分布状况的影响,结果表明,随着胞外多糖浓度的升高增强了土壤持水量,降低了土壤水分蒸发速率和水分在土壤中的运动速率,这说明微鞘藻胞外多糖有利于保持土壤含水量。Mager 等^[92]发现蓝藻分泌的多糖能够通过降低土壤孔隙度和容重,增加有机质和阳离子交换能力来增加土壤表面的保水时间。此外,由于多糖具有的亲水性能够吸收水分,在干旱时能够稳定细胞膜的结构,干旱过后细胞重新吸水过程中,还能帮助其迅速恢复代谢活动^[93]。以上研究都表明,荒漠蓝藻胞外多糖在干旱环境中保证了细胞本身的含水量,同时也能够保持土壤水分。

3.3 影响土壤微生物群落

土壤微生物是土壤中一切肉眼看不到的微小生

物的总称,包括细菌、真菌、病毒、原生动物和微藻,其种类和数量随成土壤环境及其土层深度的不同而变化。它们在土壤中进行氧化、硝化、氨化、固氮、硫化等过程,促进土壤有机质的分解和养分的转化,通过微生物旺盛的代谢活动,可改善土壤的物理结构,提高土壤肥力^[94]。许多蓝藻和绿藻分泌的多糖可为农作物有益微生物的生长提供有机碳源,并在植物根际形成有益的生物囊和生物膜^[34, 95]。这些生物膜由最上层的产氧光合自养蓝藻、绿藻、硅藻、厌氧光合自养细菌、异养细菌和真菌组成^[96]。由光合自养和异养微生物分泌的胞外多糖形成水合基质,有助于不同的细胞或有机体聚集在一起,提供机械稳定性,帮助形成微菌落,促进营养物质流动,并保护植物免受食草动物和捕食者的攻击^[34]。Nisha 等^[97]利用耐盐蓝藻修复盐渍土壤,通过盆栽试验发现蓝藻分泌的胞外多糖为腐生菌、共生菌(根瘤菌)等异养菌群的生长提供了基质,促进了土壤微生物群落的活性,而异养菌群产生更多的胞外多糖,进一步增强了土壤结构的稳定性。

3.4 吸附土壤重金属

重金属普遍存在水体和土壤环境中,由于其化学特性,不能被微生物降解为无毒、可同化或挥发性的化合物,它们仍然存在于环境中,从一种化学状态变化到另一种状态,最终在食物链中积累^[98]。因此,去除水体和土壤中重金属对于农业生产和人类健康极为重要。

利用微生物通过生物吸附去除重金属是目前的研究热点,生物吸附是细胞膜上带负电荷的大分子与重金属结合的过程。大量研究发现,蓝藻分泌的胞外多糖对重金属吸附有良好的效果,主要原因是糖醛酸和硫酸基团或其他带电基团的存在使蓝藻多糖呈现阴离子特性^[99-100]。微藻胞外多糖吸附重金属离子的能力不仅与带电基团的数量有关,还与带电基团在分子中的分布关系密切^[27]。Philippis 等^[101-102]研究了蓝螺藻 (*Cyanospira capsulata*) 和念珠藻 (*Nostoc PCC7936*) 多糖对重金属的吸附作用,结果表明,蓝螺藻对 Cu^{2+} 的吸附性能力强于念珠藻,此外,两种蓝藻多糖均能够吸附 Zn^{2+} 和 Ni^{2+} 。Ozturk S 等^[103]研究发现集胞藻 (*Synechocystis sp. BASO671*) 胞外多糖吸附 Cd (II) 能力高于吸附 Cr (VI),同时表明吸附重金属主要依赖于表面结合机制而不是代谢活性,胞外多糖中 C-H 和 C-O 基团的存在,可

能是二价阳离子的结合位点。除蓝细菌外, Kaplan 等^[104]研究发现小球藻可溶性多糖能够吸附 Zn^{2+} 、 Cd^{2+} 和 Cu^{2+} , 且该多糖对每种金属的络合能力不同, 多糖浓度的高低决定了络合金属的数量, 这种络合能力可能是由于多糖上存在糖醛酸或硫酸键(或两者都存在)使多糖表面呈负电荷。

4 小结及展望

微藻是一种可再生生物资源, 多糖作为微藻的主要活性物质之一, 能够促进植物生长、增强抗逆性和改善土壤品质, 在可持续农业的发展背景下, 具有良好的应用前景。微藻多糖因其结构的复杂性和功能的多样性引起了国内外相关学者的重视, 开展了一系列研究并取得了多方面的进展, 包括其来源、组成、生物活性功能及生态功能等, 这些信息的获得有利于理解藻类—植物—土壤的交互关系及物质循环作用, 但距微藻多糖产品的工业生产和规模化推广仍有一定的距离。

首先, 现在已有的微藻生产程序和技术已经非常完善, 但如何在微藻快速生长的同时实现多糖的积累是规模化生产的关键。微藻多糖的纯化及提取过程也必将增加生产成本。因此, 筛选优良藻种、优化培养条件和多糖提取纯化工艺是解决微藻多糖规模化应用的策略。其次, 迄今为止, 微藻多糖的研究强调了它们在实验室条件下对植物的生物刺激特性, 需要大规模田间试验和实地研究进行验证, 还需要应用到更加广泛的作物类型, 为微藻多糖的规模化应用提供信息支持。再次, 微藻多糖的作用方式也缺乏研究。了解它们对植物生长和防御机制的特定激发子效应可能不仅是植物生物技术中的一个有用工具, 而且是解决现代农业面临的粮食需求不断增加和气候变化挑战的一大步。最后, 微藻多糖在土壤环境保护方面也具有独特的优势, 筛选高产微藻多糖的藻种应用于修复重金属污染的水土环境是一种新颖的思路。

参考文献:

- [1] 杜志强. 微生物多糖生物活性的研究进展[C]. 2011生物医学与工程国际会议论文集. Bali Island: International Industrial Electronic, 2011: 120-121.
- [2] 李媛媛. 紊流扰动下典型藻种胞外多糖组成及其生物力学特性研究[D]. 重庆: 重庆大学, 2016.
- [3] Ashraf M, Hasnain S, Berge O, et al. Inoculating wheat seedlings with exopolysaccharide-producing bacteria restricts sodium uptake and stimulates plant growth under salt stress[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2004, 40(3): 157 – 162.
- [4] Paul B K, Vanlauwe B, Ayuke F, et al. Medium-term impact of tillage and residue management on soil aggregate stability, soil carbon and crop productivity[J]. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 2013, 164(Complete): 164,14 – 22.
- [5] Nisha R, Kaushik A, Kaushi C P. Effect of indigenous cyanobacterial application on structural stability and productivity of an organically poor semi-arid soil[J]. *Geoderma*, 2007, 138(1-2): 49 – 56.
- [6] 陆开形, 唐建军, 蒋德安. 藻类富集重金属的特点及其应用展望[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(1): 118 – 122.
- [7] Priyadarshani I, Rath B. Commercial and industrial applications of microalgae – A review[J]. *Journal of Algal Biomass Utilization*, 2012, 3(4): 89 – 100.
- [8] Chen B, You W, Huang J, et al. Isolation and antioxidant property of the extracellular polysaccharide from *Rhodella reticulata*[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2010, 26(5): 833 – 840.
- [9] Matos J, Cardoso C, Bandarra N M, et al. Microalgae as healthy ingredients for functional food: a review[J]. *Food & function*, 2017, 8(8): 2672 – 2685.
- [10] Eppink M H M, Olivieri G, Reith H, et al. From current algae products to future biorefinery practices: a review[J]. *Biorefineries*, 2017: 99 – 123.
- [11] 胡光荣, 范勇, 李福利. 微藻中的高附加值天然产物与挖掘策略[J]. *氨基酸和生物资源*, 2015, 37(4): 1 – 6.
- [12] Lu Y, Xu J. Phytohormones in microalgae: a new opportunity for microalgal biotechnology[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(5): 273 – 282.
- [13] Spolaore P, Joannis C C, Duran E, et al. Commercial applications of microalgae[J]. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2006, 101(2): 87 – 96.
- [14] Pinzon A Y, Gonzalez-delgado A D, Kafarov V. Optimization of microalgae composition for development of a typology of biorefinery based on profitability analysis[J]. *Chemical Engineering Transactions*, 2014, 37: 457 – 462.
- [15] Tibbetts S M, Milley J E, Lall S P. Chemical composition and nutritional properties of fresh water and marine microalgal biomass cultured in photobioreactors[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2015, 27: 1109 – 1119.
- [16] Arroussi H E, Elbaouchi L A, Benhima R, et al. Halophilic microalgae *Dunaliella salina* extracts improve seed germination and seedling growth of *Triticum aestivum* L. under salt stress[J]. *Acta Horticulturae*. 2016; (1148): 13-26.
- [17] Mager D M. Carbohydrates in cyanobacterial soil crusts as a source of carbon in the southwest Kalahari, Botswana[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(2): 313 – 318.
- [18] Heimann K, Huerlimann R. Microalgal classification: major classes and genera of commercial microalgal species

- [M]//Handbook of marine microalgae. Academic Press, 2015: 25-41.
- [19] Philippis R D, Sili C, Paperi R, et al. Exopolysaccharide-producing cyanobacteria and their possible exploitation: A review[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2001, 13(4): 293 – 299.
- [20] 李洁琼, 刘红全, 袁 莎. 微藻多糖的研究[J]. *现代化工*, 2016, 36(6): 60 – 62.
- [21] Rossi F, Philippis R D. Exocellular polysaccharides in microalgae and cyanobacteria: chemical features, role and enzymes and genes involved in their biosynthesis [M]. Switzerland: Springer International publishing Switzerland, 2016: 565-590.
- [22] Ullah M W, Ul-Islam M, Khan T, et al. Recent developments in the synthesis, properties, and applications of various microbial polysaccharides[J]. *Handbook of Hydrocolloids*, 2021: 975 – 1015.
- [23] 朱桂兰, 童群义. 微生物多糖的研究进展[J]. *食品工业科技*, 2012, 33(6): 444 – 448.
- [24] 黄泽波, 刘永定. 蓝细菌多糖及其应用研究概况[J]. *生物技术通报*, 1997, (04): 26 – 32.
- [25] Sutherland I W. Bacterial exopolysaccharides[J]. *Comprehensive Glycoscience*, 2007, 2(2): 521 – 558.
- [26] Vicente-GarcíaV, Ríos-LealE, Calderón-DomínguezG, et al. Detection, isolation, and characterization of exopolysaccharide produced by a strain of *Phormidium*94a isolated from an arid zone of Mexico[J]. *Biotechnology & Bioengineering*, 2004, 85(3): 306 – 310.
- [27] 任欣欣, 姜 昊, 冷 欣, 等. 蓝藻胞外多糖的生态学意义及其工业应用[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(3): 762 – 771.
- [28] 谢作明, 陈兰洲, 李敦海, 等. 土壤丝状蓝藻在荒漠治理中的作用研究[J]. *水生生物学报*, 2007, 31(6): 886 – 890.
- [29] Bhunia B, UdayU S P, Oinam G, et al. Characterization, genetic regulation and production of cyanobacterial exopolysaccharides and its applicability for heavy metal removal[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2018, 179: 228 – 243.
- [30] Markou G, Angelidaki I, Georgakakis D. Microalgal carbohydrates: an overview of the factors influencing carbohydrates production, and of main bioconversion technologies for production of biofuels[J]. *Applied microbiology and biotechnology*, 2012, 96(3): 631 – 645.
- [31] Keidan M, Friedlander M. Effect of Brefeldin A on cell-wall polysaccharide production in the red microalga *Porphyridium*sp. (Rhodophyta) through its effect on the Golgi apparatus[J]. *Journal of applied phycology*, 2009, 21(6): 707 – 717.
- [32] Pereira S, Zille A, Micheletti E, et al. Complexity of cyanobacterial exopolysaccharides: composition, structures, inducing factors and putative genes involved in their biosynthesis and assembly[J]. *FEMS microbiology reviews*, 2009, 33(5): 917 – 941.
- [33] Yi Z, Su Y, Brynjolfsson S, et al. Bioactive polysaccharides and their derivatives from microalgae: biosynthesis, applications, and challenges[J]. *Studies in Natural Products Chemistry*, 2021, 71: 67 – 85.
- [34] Xiao R, Zheng Y. Overview of microalgal extracellular polymeric substances (EPS) and their applications[J]. *Biotechnology Advances*, 2016, 34(7): 1225 – 1244.
- [35] Maksimova I V, Bratkovskaia L B, Plekhanov S E. Extracellular carbohydrates and polysaccharides of the alga *Chlorella pyrenoidosa* chick S-39[J]. *Izvestia Akademii Nauk Seria Biologicheskaja*, 2004, 31(2): 217 – 224.
- [36] Choi S P, Nguyen M T, Sang J S. Enzymatic pretreatment of *Chlamydomonas reinhardtii* biomass for ethanol production[J]. *Bioresource Technology*, 2010, 101(14): 5330 – 5336.
- [37] Mishra A, Jha B. Isolation and characterization of extracellular polymeric substances from micro-algae *Dunaliella salina* under salt stress[J]. *Bioresource Technology*, 2009, 100(13): 3382 – 3386.
- [38] Brown M R. The amino-acid and sugar composition of 16 species of microalgae used in mariculture[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1991, 145: 79 – 99.
- [39] Arad S, Levy-Ontman O. Red microalgal cell-wall polysaccharides: biotechnological aspects[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2010, 21(3): 358 – 364.
- [40] Harun R, Danquah M K. Influence of acid pre-treatment on microalgal biomass for bioethanol production[J]. *Process Biochemistry*, 2011, 46(1): 304 – 309.
- [41] Nie Z Y, Xia J L, Levert J M. Fractionation and characterization of polysaccharides from cyanobacterium *Spirulina (Arthrospira) maxima* in nitrogen-limited batch culture[J]. *Journal of Central South University*, 2002, 9(2): 81 – 86.
- [42] Parikh A, Madamwar D. Partial characterization of extracellular polysaccharides from cyanobacteria[J]. *Bioresource Technology*, 2006, 97(15): 1822 – 1827.
- [43] Rossi F, Micheletti E, Bruno L, et al. Characteristics and role of the exocellular polysaccharides produced by five cyanobacteria isolated from phototrophic biofilms growing on stone monuments[J]. *Biofouling*, 2012, 28(2): 215 – 224.
- [44] Pippo F D, Ellwood N, Gismondi A, et al. Characterization of exopolysaccharides produced by seven biofilm-forming cyanobacterial strains for biotechnological applications[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2013, 25(6): 1697 – 1708.
- [45] Banerjee A, Sharma R, Chisti Y, et al. *Botryococcusbraunii*: A renewable source of hydrocarbons and other chemicals[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2002, 22(3): 245 – 279.
- [46] Hu C, Liu Y, Paulsen B, et al. Extracellular carbohydrate polymers from five desert soil algae with different cohesion in the stabilization of fine sand grain[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2003, 54(1): 33 – 42.
- [47] Nicolaus B, Panico A, Lama L, et al. Chemical composition and production of exopolysaccharides from representative members of heterocystous and non-heterocystous cyanobacteria[J].

- Phytochemistry*, 1999, 52: 639 – 647.
- [48] Huang W J, Lai C H, Cheng Y L. Evaluation of extracellular products and mutagenicity in cyanobacteria cultures separated from a eutrophic reservoir[J]. *Science of the Total Environment*, 2007, 377(2-3): 214 – 223.
- [49] Farid R, Mutale-Joan C, Redouane B, et al. Effect of microalgae polysaccharides on biochemical and metabolomics pathways related to plant defense in *Solanum lycopersicum*[J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2019, 188: 225 – 240.
- [50] Arroussi H E, Benhima R, Elbaouchi A, et al. *Dunaliella salina* exopolysaccharides: a promising biostimulant for salt stress tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum*)[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2018, 30(5): 2929 – 2941.
- [51] Mutale-Joan C, Merghoub N, Arroussi H E. Microalgae polysaccharides: the new sustainable bioactive products for the development of plant bio-stimulants?[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2019, 35: 177.
- [52] Potts M. Mechanisms of desiccation tolerance in cyanobacteria[J]. *European Journal of Phycology*, 1999, 34: 319 – 328.
- [53] 梁文裕, 马秀丽, 郑国旗, 等. 发状态硅藻多糖的提取及其对农作物种子发芽率的影响[J]. *安徽农业科学*, 2008, 36(23): 141 – 142.
- [54] Xu Y, Rossi F, Colica G, et al. Use of cyanobacterial polysaccharides to promote shrub performances in desert soils: a potential approach for the restoration of desertified areas[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(2): 143 – 152.
- [55] 龚健, 张丙昌, 索菲娅. 生物结皮中优势蓝藻胞外多糖对几种荒漠草本植物种子萌发的影响[J]. *中国沙漠*, 2015, 35(3): 639 – 644.
- [56] Hanson J, Smeekens S. Sugar perception and signaling—an update[J]. *Current opinion in plant biology*, 2009, 12(5): 562 – 567.
- [57] El-Naggar N E A, Hussein M H, Dalal S R, et al. Production, extraction and characterization of *Chlorella vulgaris* soluble polysaccharides and their applications in AgNPs biosynthesis and biostimulation of plant growth[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 3011.
- [58] Rolland F, Moore B, Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants[J]. *The plant cell*, 2002, 14(suppl_1): 185 – 205.
- [59] Rachidi F, Benhima R, Sbabou L, et al. Microalgae polysaccharides bio-stimulating effect on tomato plants: Growth and metabolic distribution[J]. *Biotechnology reports (Amsterdam, Netherlands)*, 2020, 25: e00426.
- [60] Vera J, Castro J, Gonzalez A, et al. Seaweed polysaccharides and derived oligosaccharides stimulate defense responses and protection against pathogens in plants[J]. *Mar Drugs*, 2011, 9(12): 2514 – 2525.
- [61] González A, Castro J, Vera J, et al. Seaweed oligosaccharides stimulate plant growth by enhancing carbon and nitrogen assimilation, basal metabolism, and cell division[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2013, 32(2): 443 – 448.
- [62] Michalak I, Dmytryk A, Schroeder G, et al. The application of homogenate and filtrate from *Baltic* seaweeds in seedling growth tests[J]. *Applied Sciences*, 2017, 7(3): 230.
- [63] Michalak I, Chojnacka K. Algae as production systems of bioactive compounds[J]. *Engineering in Life Sciences*, 2015, 15(2): 160 – 176.
- [64] Shukla P S, Tudor B, Critchley A T, et al. Carrageenans from red seaweeds as promoters of growth and elicitors of defense response in plants[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2016, 3(804): 1 – 9.
- [65] Mishra A, Kavita K, Jha B. Characterization of extracellular polymeric substances produced by micro-algae *Dunaliella salina*[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2011, 83(2): 852 – 857.
- [66] Zha S H, Zhao Q S, Zhao B, et al. Molecular weight controllable degradation of *Laminaria japonica* polysaccharides and its antioxidant properties[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2016, 15: 637 – 642.
- [67] Kissoudis C, Clemens V, Visser R, et al. Enhancing crop resilience to combined abiotic and biotic stress through the dissection of physiological and molecular crosstalk[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 207.
- [68] Gupta P, Ravi I, Sharma V. Induction of β -1, 3-glucanase and chitinase activity in the defense response of *Eruca sativa* plants against the fungal pathogen *Alternaria brassicicola*[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2013, 8(2): 155 – 161.
- [69] Fesel P H, Zuccaro A. β -glucan: Crucial component of the fungal cell wall and elusive MAMP in plants[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2016, 90: 53 – 60.
- [70] Ghannam A, Abbas A, Alek H, et al. Enhancement of local plant immunity against tobacco mosaic virus infection after treatment with sulphated-carrageenan from red alga (*Hypneausciformis*)[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2013, 84: 19 – 27.
- [71] Vera J, Castro J, Contreras R, et al. Oligo-carrageenans induce a long-term and broad-range protection against pathogens in tobacco plants (var. Xanthi)[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2012, 79: 31 – 39.
- [72] Rachidi F, Benhima R, Kasmi Y, et al. Evaluation of microalgae polysaccharides as biostimulants of tomato plant defense using metabolomics and biochemical approaches[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11: 930.
- [73] Per T S, Khan N A, Reddy P S, et al. Approaches in modulating proline metabolism in plants for salt and drought stress tolerance: phytohormones, mineral nutrients and transgenics[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2017, 115: 126 – 140.
- [74] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405 – 410.

- [75] You J, Chan Z. ROS Regulation during abiotic stress responses in crop plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6(4): 690 – 695.
- [76] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55(1): 373 – 399.
- [77] Birgit K. A genome-wide survey for arabidopsis leucine-rich repeat receptor kinases implicated in plant immunity[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2011, 2: 88.
- [78] Barclay W R. Microalgal polysaccharide production for the conditioning of agricultural soils[J]. *Plant and Soil*, 1985, 88(2): 159 – 169.
- [79] Foster R C. Polysaccharides in soil fabrics[J]. *Science*, 1981, 214(4521): 665 – 667.
- [80] 陈恩凤, 关连珠, 汪景宽, 等. 土壤特征微团聚体的组成比例与肥力评价[J]. *土壤学报*, 2001, (1): 49 – 53.
- [81] Issa O M, Défarge C, Bissonnais Y L, et al. Effects of the inoculation of cyanobacteria on the microstructure and the structural stability of a tropical soil[J]. *Plant and Soil*, 2007, 290(1-2): 209 – 219.
- [82] Belnap J, Phillips S L, Witwicki D L, et al. Visually assessing the level of development and soil surface stability of cyanobacterially dominated biological soil crusts[J]. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72(7): 1257 – 1264.
- [83] Bowker M A, Belnap J, Chaudhary V B, et al. Revisiting classic water erosion models in drylands: The strong impact of biological soil crusts[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(9): 2309 – 2316.
- [84] Hu C, Liu Y, Song L, et al. Effect of desert soil algae on the stabilization of fine sands[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2002, 14(4): 281 – 292.
- [85] Maqubela M P, Mkeni P, Issa O M, et al. Nostoc cyanobacterial inoculation in South African agricultural soils enhances soil structure, fertility, and maize growth[J]. *Plant and Soil*, 2009, 315(1-2): 79 – 92.
- [86] Maqubela M P, Muchaonyerwa P, Mkeni P N S. Inoculation effects of two South African cyanobacteria strains on aggregate stability of a silt loam soil[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2012, 11(47): 10726 – 10735.
- [87] Kidron G J, Yaalon D H, Vonshak A. Two causes for runoff initiation on microbiotic crusts: hydrophobicity and pore clogging[J]. *Soil Science*, 1999, 164(1): 18 – 27.
- [88] Tamaru Y, Takani Y, Yoshida T, et al. Crucial role of extracellular polysaccharides in desiccation and freezing tolerance in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(11): 7327 – 7333.
- [89] Potts M. Desiccation tolerance: a simple process?[J]. *Trends in Microbiology*, 2001, 9(11): 553 – 559.
- [90] Gideon M, Kidron G J, Ahuva V, et al. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts[J]. *Fems Microbiology Ecology*, 1996, (2): 121 – 130.
- [91] 陈兰周, 刘永定, 宋立荣. 微鞘藻胞外多糖在沙漠土壤成土中的作用[J]. *水生生物学报*, 2002, 26(2): 155 – 159.
- [92] Mager D M, Thomas A D. Extracellular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts and their role in dryland surface processes [D]. Manchester: Manchester Metropolitan University, 2008.
- [93] Kazuhiko S, Manabu H, Junko N, et al. Recovery of photosynthetic systems during rewetting is quite rapid in a terrestrial cyanobacterium, *Nostoc commune*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2002, (2): 170 – 176.
- [94] Wang Q Q, Liu L L, Li Y, et al. Long-term fertilization leads to specific PLFA finger-prints in Chinese Hapludults soil[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2020, 19(5): 1354 – 1362.
- [95] Weiss T L, Roth R, Goodson C, et al. Colony organization in the green alga *Botryococcus braunii* (Race B) is specified by a complex extracellular matrix[J]. *Eukaryotic Cell*, 2012, 11(12): 1424 – 1440.
- [96] Bharti A, Velmourougane K, Prasanna R. Phototrophic biofilms: diversity, ecology and applications[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2017, 29(9): 1 – 16.
- [97] Nisha R, Kiran B, Kaushika, et al. Bioremediation of salt affected soils using cyanobacteria in terms of physical structure, nutrient status and microbial activity[J]. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2018, 15(3): 571 – 580.
- [98] Liu L, Li W, Song W, et al. Remediation techniques for heavy metal-contaminated soils: principles and applicability[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 633(15): 206 – 219.
- [99] Arias S, Moral A D, Ferrer M R, et al. Mauran, an exopolysaccharide produced by the halophilic bacterium *Halomonas maura*, with a novel composition and interesting properties for biotechnology[J]. *Extremophiles*, 2003, 7(4): 319 – 326.
- [100] Nichols C, Guezennec J, Bowman J P. Bacterial exopolysaccharides from extreme marine environments with special consideration of the southern ocean, sea ice, and deep-sea hydrothermal vents: A review[J]. *Marine Biotechnology*, 2005, 7(4): 253 – 271.
- [101] Philippis R D, Paperi R, Sili C. Heavy metal sorption by released polysaccharides and whole cultures of two exopolysaccharide-producing cyanobacteria[J]. *Biodegradation*, 2007, 18(2): 181 – 187.
- [102] Philippis R D, Colia G, Micheletti E. Exopolysaccharide-producing cyanobacteria in heavy metal removal from water: molecular basis and practical applicability of the biosorption process[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 92(4): 697 – 708.
- [103] Ozturk S, Aslim B, Suludere Z, et al. Metal removal of cyanobacterial exopolysaccharides by uronic acid content and monosaccharide composition[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2014,

101: 265 – 271.

extracellular polysaccharides from *Chlorella* spp.[J]. *Applied and*

[104] Kaplan D, Christiaen D, Arad S. Chelating properties of

Environmental Microbiology, 1987, 53(12): 2953 – 2956.

Research Progress of Microalgae Polysaccharides and Their Derivatives in Agriculture

CUI Yan¹, BIAN Jian-wen¹, LIU Ying², LUO Guang-hong^{1*}

(1. Hexi University, Gansu Microalgae Technology Innovation Center, Zhangye 734000, China; 2. State Environmental Protection Key Laboratory of Drinking Water Source Management and Technology, Shenzhen Academy of Environmental Science, Shenzhen 518001, China)

Abstract: Microalgae is a unicellular photosynthetic organism with the characteristics of high photosynthetic efficiency, strong environmental adaptability and short growth cycle. Microalgae polysaccharides are natural macromolecular substances widely existing in microalgae. They can not only promote crop growth, improve crop resistance, but also improve soil physicochemical properties, regulate soil microbial communities. They are also a potential source of plant bio-stimulants. However, microalgae polysaccharides have not been widely used and developed in agriculture. In this paper, the biosynthesis pathway, biochemical composition, growth-promoting and anti-stress mechanism of microalgae polysaccharides and their effects on soil improvement were reviewed. The aim is to provide a scientific and theoretical basis for large-scale preparation and agricultural application of microalgae polysaccharides.

Key words: Microalgae polysaccharides; Bio-stimulant; Plant growth; Stress resistance; Soil improvement

[责任编辑: 刘轶飞]