

蓝藻胞外多糖的生态学意义及其工业应用^{*}

任欣欣¹ 姜昊^{1,2} 冷欣¹ 安树青^{1**}

(¹ 南京大学生命科学院, 南京 210093; ² 中国水电顾问集团华东勘测设计研究院 杭州 310014)

摘要 蓝藻能够合成胞外多糖并释放到细胞外围及周围环境中,这是其为适应复杂多变的环境而进化出的一种适应性机制。作为细胞与外界环境之间的保护性屏障,蓝藻胞外多糖可以起到抵抗干旱、紫外辐射、生物矿化和原生动物捕食等功能。蓝藻胞外多糖是一种酸性杂多糖,超过75%的多糖由6种以上单糖组成,葡萄糖是出现频率最高的单糖。胞外多糖的性质因种而异,多数蓝藻的胞外多糖呈现阴离子特性,这主要是由于糖醛酸和硫酸基团等带电基团的存在,硫酸基团同时也是多糖呈抗病毒特性的基础,而乙酰基团、缩氨酸部分及脱氧糖等疏水基团的存在使多糖呈乳化特性。因此,蓝藻胞外多糖在食品、化妆品、制药、污水处理等行业有广阔的应用前景。蓝藻胞外多糖的工业应用不仅能将水华蓝藻资源化,创造可观的经济效益,也能解决打捞蓝藻处置难题,避免随意堆放造成的二次污染。但截至目前,仍没有蓝藻胞外多糖类产品出现,理论研究与大批量工业生产之间仍然有很多技术性问题亟待解决。

关键词 胞外多糖; 可溶性多糖; 生态意义

中图分类号 Q936 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2013)3-0762-10

Ecological significance and industrial application of extracellular polysaccharides from cyanobacteria: A review. REN Xin-xin¹, JIANG Hao^{1,2}, LENG Xin¹, AN Shu-qing^{1**} (¹*School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, China*; ²*HydroChina Huadong Engineering Corporation, Hanzhou 310014, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, **32**(3): 762–771.

Abstract: Cyanobacteria can produce extracellular polysaccharides (EPS) and release them to the environment, which is one of the adaptive mechanisms of cyanobacteria evolved to face complicated and variable environment. As a protective barrier between cell and environment, the EPS play a protective role against desiccation, ultraviolet radiation, bio-mineralization, or predation by protozoans. The EPS produced by cyanobacteria are a kind of complex anionic heteropolymer polysaccharides, more than 75% of which are composed of six or more monosaccharaides. Glucose is the most frequent kind of monosaccharaides. The characteristics of the EPS vary with cyanobacterial species. Most of the EPS show an anionic feature due to the charged groups, such as uronic acid and sulfate groups. Sulfate group is the basis of the anti-viral properties of polysaccharides, while hydrophobic groups such as ester-linked acetyl groups, peptides moieties, and deoxy sugars contribute to emulsifying properties. Therefore, the EPS produced by cyanobacteria have a broad application prospect in many industries, such as food additives, cosmetology, pharmacology, and wastewater treatment. The industrial application of the EPS can not only reuse the cyanobacteria bloom, bringing considerable economic benefits, but also provide a solution to the salvaging cyanobacteria distribution problem, avoiding its secondary pollution. Until now, there is no commodity from cyanobacterial EPS, and many technical problems are needed to be solved between the theoretical study and large batch industrial production.

Key words: extracellular polysaccharides; water-soluble polysaccharides; ecological significance.

^{*} 国家重点基础研究发展计划项目(2008CB418004)资助。

^{**} 通讯作者 E-mail: anshq@nju.edu.cn

收稿日期: 2012-12-06 接受日期: 2013-01-15

蓝藻(Cyanobacteria),又称蓝细菌,是一大类能够进行光合自养的原核微生物(Whitton & Potts, 2000)。蓝藻细胞通常具有典型的革兰氏阴性菌特征,兼有细菌和藻类的双重代谢性质(Castenholz & Waterbury, 1989),广泛存在于各类生态系统中,有些种类甚至能在极端环境下生存(如高盐碱,低温,干旱等)(Whitton, 1992)。为适应多变复杂的环境,通过长期进化,蓝藻形成了一系列适应机制:研究得较多的有伪空胞浮力调节机制(Agusti & Philips, 1992),二氧化碳富集机制(Badger & Price, 2003)等。蓝藻细胞分泌的粘性物质也对其适应恶劣环境起到重要作用,这些粘性物质统称为蓝藻胞外多糖(extracellular polysaccharides, EPS)(Neu & Marshall, 1990)。胞外多糖是蓝藻细胞的保护性屏障,能够保护细胞免受外界不利环境的侵害(De Philippis & Vincenzini, 1998)。

自20世纪50年代,已报道有33个属超过100种蓝藻被发现具有分泌胞外多糖的能力,按照伯杰氏分类手册,这些蓝藻广泛分布于5个亚组中(Liu & Chen, 2005)。目前,对其中的念珠藻属(*Nostoc*)、螺旋藻属(*Spirulina*)、节螺藻属(*Arthrospira*)、微鞘藻属(*Microcoleus*)等类别的多糖研究较多。据统计,已有超过100株蓝藻分泌的多糖被研究,这些研究大都集中在对多糖的组成方面的分析(Pereira *et al.*, 2009)。

近来,出于环境保护与工业生产需要,研究者对新型微生物类多糖进行了大量研究,这些研究结果显示,利用蓝藻生产胞外多糖具有一些优于植物或大型藻类的特性。因此,蓝藻胞外多糖在食品、化妆品、制药、污水处理等行业有广阔的应用前景。本文对蓝藻胞外多糖研究现状进行了描述,并对其未来发展方向进行了展望。

1 蓝藻胞外多糖的类别、组成及其特性

1.1 蓝藻胞外多糖的类别和组成

蓝藻胞外多糖根据其厚度、连续性及外观特征,分为荚膜(sheath)、胶鞘(capsule)和粘液层(slime)3种。荚膜较薄,疏松地围绕在细胞或细胞群体外,不需染色即在光学显微镜下可见;胶鞘是紧密结合在细胞表面的一层厚的粘稠物,具有清晰的轮廓,能够排斥其他颗粒物质(如印度墨水),负染可见;粘液层则是指弥散在细胞周围的粘液质有机物,不能完全排斥其他颗粒,也不能反映细胞形态。在细胞

生长期间,胶鞘和粘液层的胞外多糖会溶解进入周围培养基中,因此被称为可溶性多糖(soluble released polysaccharides, RPS)(De Philippis & Vincenzini, 1998)。

胞外多糖根据其组成大致可以分为两类(Ian, 2001):同多糖和杂多糖。同多糖由一种单糖组成,通常是由蔗糖在蔗糖酶的作用下合成;杂多糖则由分子量较高的水合分子在多种糖基转移酶的共同作用下合成(De Vuyst & Degeest, 1999; De Vuyst *et al.*, 2001; Van Hijum *et al.*, 2006; Årsköld *et al.*, 2007)。胞外多糖这种复杂的聚合物,包括乙酰化的氨基糖组分和非糖组分,例如,磷酸盐,乳酸盐,醋酸盐,丙三醇等(Whitton, 1992; De Vuyst & Degeest, 1999)。

截至目前,在蓝藻EPS中共发现12种单糖,分为4大类:有己糖类的葡萄糖、半乳糖、甘露糖和果糖;有戊糖类的核糖、木糖和阿拉伯糖;脱氧己糖类的岩藻糖、鼠李糖和甲基鼠李糖;以及酸性己糖类的葡萄糖醛酸和半乳糖醛酸(De Philippis & Vincenzini, 1998; De Philippis *et al.*, 2001)(表1)。在已描述的胞外多糖组成中,超过75%由6种以上单糖组成,而其他细菌或大型藻类的多糖组成通常少于4种。在蓝藻胞外多糖的组成中,葡萄糖的出现率超过90%,是出现频率最高的单糖,其次是半乳糖,鼠李糖和甘露糖,它们的出现频率为80%~85%。在多数RPSs中,葡萄糖也是含量最高的单糖,但也有一些蓝藻产生的胞外多糖中,木糖、阿拉伯糖、半乳糖或海藻糖高于葡萄糖的含量。核糖只出现于9%左右的少数胞外多糖中(De Philippis & Vincenzini, 1998)。

1.2 蓝藻胞外多糖的特性

与其他微生物产生的胞外多糖相比,蓝藻胞外多糖具有其独特性。通常,蓝藻产生的胞外多糖含有葡萄糖醛酸或半乳糖醛酸,二者同时出现的概率约为50%,这在其他微生物种群中并不常见。此外,多数蓝藻的胞外多糖中还有硫酸基团,这一特征异于普通细菌,但与古细菌和真核生物相似(Pereira *et al.*, 2009)。糖醛酸和硫酸基团或其他带电基团的存在是胞外多糖呈现阴离子特性的主要原因(Arias *et al.*, 2003, Nichols *et al.*, 2005)。阴离子特性使胞外多糖与阳离子尤其是金属离子关系密切。胞外多糖螯合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及可用性关

表 1 蓝藻胞外多糖的单糖组成
Table 1 Monosaccharide composition of EPS produced by cyanobacterial strains

蓝藻种类	单糖 种类	葡萄糖	半乳糖	甘露糖	果糖	核糖	木糖	阿拉伯糖	岩藻糖	鼠李糖	甲基糖	葡萄糖醛	半乳糖醛	参考文献
<i>Spirulina platensis</i>	8	+	+	+	0	0	+	0	+	+	0	+	+	Filali <i>et al.</i> ,1993
<i>Cyanotheca</i> sp.	7	+	+	+	0	0	+	0	+	0	0	+	+	De Philippis <i>et al.</i> ,1998
<i>Microcystis flos-aquae</i> C3-40	6	+	+	+	0	0	+	0	0	+	0	0	+	Plude <i>et al.</i> ,1991
<i>Cyanospira capsulata</i>	5	+	0	+	+	0	0	+	0	0	0	0	+	Vincenzini <i>et al.</i> ,1990
<i>Anabaena flos-aquae</i> A37	4	+	0		0	+	+	0	0	0	0	+	0	Moore & Tischer. ,1964
<i>Microcoleus vaginatus</i>	10	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	+	Hu <i>et al.</i> ,2003
<i>Nostoc</i> sp.	4	+	+		+	0	0	+	0	0	0	0	0	Moore & Tischer. ,1965
<i>Nostoc calcicola</i> 79WA01	11	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	Flaibani <i>et al.</i> ,1989
<i>Nostoc commune</i> UTEX584e	11	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	Flaibani <i>et al.</i> ,1989
<i>Nostoc</i> sp. PCC 7423	9	+	0	+	+	0	+	0	+	+	+	+	+	De Philippis & Vincenzini,1998
<i>Nostoc</i> sp. PCC 7936	7	+	0	+	+	0	0	0	+	0	+	+	+	De Philippis & Vincenzini,1998

+该种类型单糖在 EPS 中能够检测到。

系密切 (De Philippis *et al.* ,2000; Nichols *et al.* ,2005)。

Kawaguchi 和 Decho(2000)报道,蓝藻胞外多糖不仅包含糖类,还可能含有多肽等大分子物质。在蓝螺藻(*Cyanospira capsulate*)合成的胞外多糖中就发现了富含甘氨酸、丙氨酸、缬氨酸、亮氨酸、异亮氨酸、苯丙氨酸的多肽 (Flaibani *et al.* ,1989),裂须藻(*Schizothrix* sp.)的胞外多糖的一些小的蛋白质分子中发现了丰富的天冬氨酸和谷氨酸 (Kawaguchi & Decho,2002)

蓝藻胞外多糖携带基团的特性在很大程度上决定了多糖的流变性质。有些种类多糖呈现显著疏水性,其原因主要是近酯键连接的乙酰基团(约达 EPS 干重的 12%)、缩氨酸部分及脱氧糖(如海藻糖、鼠李糖)的存在。同样,如果这些基团是亲水性的,多糖的流变性质也将随之改变 (Neu *et al.* ,1992, Shepherd *et al.* ,1995)。

多糖的另一关键特征是高分子特性。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 (Sutherland,2008)。目前已有报道的分子量最大的是蓝藻多糖是由蓝螺藻属(*Cyanospira capsulate*)的螺旋鱼腥藻(*Anabaena spiroides*)和席藻(*Phormidium* 94)产生的,约 2 MDa,显著高于黄原胶(分子量约为 1 MDa) (Kamal,2003), (表 2)。这预示了蓝藻胞外多糖具有作为增稠剂和悬浮剂的开发潜能。值得一提的是,在相同浓度条件下,一些蓝藻胞外多糖的粘度值相当甚至高于黄原胶 (De Philippis *et al.* ,2000; Sutherland,2008)。例如,蓝杆藻(*Cyanotheca* CE4, *Cyanotheca* CA3)产生的 RPSs 拥有很高的粘度值,几乎达到黄原胶的 4 倍 (De Phi-

lippis *et al.* ,2001)。

有研究指出,从海洋或淡水蓝藻中提取的复合物具有抗 HIV 病毒的活性,且多数研究将目光集中于多糖类复合物。硫酸基团的存在是多糖呈现抗病毒特性的基础,并且抗性潜能随硫酸化程度的加深而加强 (Schaeffer & Krylov,2000)。硫酸化多糖的抗病毒特性不只取决于带电荷密度和支链长度,还与多糖细节上的结构特征相关,这些多糖复合物在体内的抗病毒效率取决于它们抑制病毒与宿主细胞表面结合的能力 (Ghosh *et al.* ,2009)。

2 RPS 的来源、释放及其影响因素

2.1 RPS 的来源与释放

通常,胞外多糖以胶鞘或粘液层的形式围绕在细胞或群体周围,因此普遍认为,RPSs 源自于这些胞外物质的释放。一些实验数据支持了这一假设,至少对水华鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*) (Moore & Tischer,1965; Mehta & Vaiday,1978),某些席藻属(*Phormidium*)的蓝藻 (Gantar *et al.* ,1995)和蓝螺藻(*Cyanospira capsulate*) (Vincenzini *et al.* ,1990)来说,胞外胶鞘和 RPSs 的单糖组成是一致的。另有研究称,RPSs 来源于其他合成方式,与荚膜、胶鞘和粘液层无关,其胶鞘和 RPSs 中硫含量和单糖组成的差异就是有力的证据 (Tease *et al.* ,1991; Jose-Julio *et al.* ,1994; Micheletti *et al.* ,2008)。虽然有很多证据支持,但这一观点仍有待验证。

然而,除了 RPSs 的起源,至今仍没有对多糖释放普遍规律的描述。从 RPSs 释放过程中胞外多糖在细胞外形态上发生的变化的来看,蓝螺藻(*Cyanospira capsulate*) (Vincenzini *et al.* ,1990)和蓝杆藻

表 2 部分蓝藻胞外多糖分子量
Table 2 Molecular masses of the EPS released by cyanobacteria

蓝藻种类	来源	分子量 (kDa)	参考文献
单细胞蓝藻			
<i>Chroococcus minutus</i> B 41. 79	蓄水池,印度	1200 ~ 1600	Fischer <i>et al.</i> ,1997
丝状蓝藻			
<i>Microcoleus vaginatus</i> *	沙漠藻壳,中国	380	Hu <i>et al.</i> ,2003
<i>Oscillatoria</i> sp. †	藻丛,美国	≥200	Bender <i>et al.</i> ,1994
<i>Phormidium</i> 94a *	干土,墨西哥	2000	Vicente-Garcia <i>et al.</i> ,2004
<i>Phormidium</i> J-1	排水沟,以色列	1200	Bar-Or & Shilo,1987
<i>Phormidium tenue</i> *	沙漠藻壳,中国	380	Hu <i>et al.</i> ,2003
含异形胞的丝状蓝藻			
<i>Anabaena circularis</i> PCC 6720	排水沟,以色列	>1200	Bar-Or & Shilo,1987
<i>Anabaena spiroides</i> *	蓄水池,巴西	2000	Colombo <i>et al.</i> ,2004
<i>Anabaena</i> sp. ATCC 33047	藻丛,美国	1350	Moreno <i>et al.</i> ,2000
<i>Cyanospira capsulata</i> ATCC 43193	碱性湖泊,肯尼亚	1400 ~ 1900	Vincenzini <i>et al.</i> ,1993
<i>Nostoc</i> sp. *	沙漠藻壳,中国	460	Hu <i>et al.</i> ,2003
<i>Schizothrix</i> sp. *	海岸潮间带层叠石,巴哈马	300	Kawaguchi & Decho,2002
<i>Scytonema javanicum</i> *	沙漠藻壳,中国	110 ~ 380	Hu <i>et al.</i> ,2003

蓝藻取自室内培养的保存菌种,特殊标注除外; * 纯培养;† 野外样本。

(*Cyanothece* 16Som2) (Philippis *et al.* ,1993) 在培养过程中尽管有大量的 RPSs 释放进入培养基,细胞周围的胶鞘厚度在细胞生长期间和不同的培养条件下是保持恒定的,因此,多糖的合成与释放速率很可能一致。产多糖的紫球藻(*Porphyridium*)则大不相同,胞外胶鞘随培养时间的延长而增厚 (Ramus, 1972)。另一方面, Gantar 等(1995)报道,念珠藻(*Nostoc* 2S9B)的胶鞘只在生活史的连续生长阶段合成,然后藻殖段释放,形成一个空鞘,最终 RPSs 释放;而在项圈藻(*Anabaena* C5)的研究中则发现了不同的结果,多糖不断的合成与释放,以至于细胞外似乎没有任何胶质外壳。

在隐球藻(*Aphanocapsa halophytia*) (Sudo *et al.* ,1995),螺旋藻(*Spirulina platensis*) (Filali *et al.* , 1993) 和蓝螺藻(*Cyanospira capsulate*) (Vincenzini *et al.* ,1990)中 RPSs 的量常与生物量一致,所以 Filali 等(1993)认为,胞外多糖是藻类的初级代谢产物。而另一些藻类则以典型的次级代谢产物的方式来生产胞外多糖。蓝杆藻(*Cyanothece* BH68K)只有在指数生长期末期才开始大量释放 RPSs (Reddy *et al.* , 1996),念珠藻(*Nostoc calcicola*) (Flaibani *et al.* , 1989) 和席藻(*Phormidium* J-1) (Fattom & Shilo, 1985)也是如此。另一方面,水华鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae* A37) (Moore & Tischer,1964; Tischer & Davis, 1971) 和卷曲鱼腥藻(*Anabaena cylindrica* 10C) (Lama *et al.* ,1996)在整个细胞生长阶段不断地产生 RPSs,但是最高的生产率出现在潜伏期或稳

定期的初期。相反,某株念珠藻(*Nostoc*) 在培养早期多糖的合成与释放就达到了最高水平 (Mehta & Vaiday,1978)。

2.2 RPSs 释放的影响因素

通过优化培养条件来刺激胞外多糖产量增加的研究并不多,且大多数已有的研究都致力于评估氮限制的影响。有研究表明,氮限制会刺激某些种类蓝藻胞外多糖的合成 (Kroen & Rayburn,1984; Arad *et al.* ,1988, Arad *et al.* ,1992)。但是蓝藻对氮限制的响应并非一成不变,有些种类如鱼腥藻(*Anabaena nidulans*) (Sangar & Dugan,1972)和某些蓝杆藻(*Cyanothece*) (De Philippis *et al.* ,1998),在氮限制的条件下释放大量的胞外多糖,而另一些如圆柱鱼腥藻(*Anabaena cylindrica*)和水华鱼腥藻(*Anabae-na flos-aquae*)胞外多糖的产量依氮源的种类而异 (Tischer & Davis, 1971)。集胞藻(*Synechocystis*) (Panoff *et al.* ,1988),某些蓝杆藻(*Cyanothece*) (De Philippis *et al.* , 1998), 蓝螺藻 (Philippis *et al.* , 1996)和席藻(*Phormidium*) (Fattom & Shilo,1984b)胞外多糖产量却不受氮限制的影响。固氮蓝藻蓝螺藻(*Cyanospira capsulate*)如果在氮限制的条件下培养,其碳循环将会因为氩气或其他氮同化抑制剂而受到影响,最终导致胞内碳储量的增加而不是 RPSs 产量的增加 (Philippis *et al.* ,1996)。相反,当添加乙醛酸盐直接干扰碳循环,将会同时刺激圆柱鱼腥藻(*Anabaena cylindrica*)氮和 CO₂的固定速率 (Bergman,1986),同时细胞会分泌大量的胞外多糖,与添

加的有机复合物的量大体一致,以达到碳平衡。值得指出的是,在蓝螺藻(*Cyanospira capsulate*)的培养中,添加乙醛酸能够在不影响生长的条件下增加多糖的释放(Bergman, 1986)。

其他营养元素的限制作用或者其他生长因子(如盐度、pH等)对胞外多糖释放的影响也有一些研究。有人研究两种不同的集胞藻(*Synechocystis*),降低光照强度,或者添加 $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl和乙醛酸,其胞外多糖的释放量都不会受到影响(Panoff *et al.*, 1988)。蓝杆藻(*Cyanothece* 16Som2)在镁、钙、钾限制的条件下,或是盐度达到 $2 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$,都会增加胞外多糖的释放量(Philippis *et al.*, 1993)。Phormidium J-1合成的多糖会受到钙刺激而增加,但却不受磷和盐度限制的影响(Fattom & Shilo, 1985)。蓝螺藻多糖的释放会受到镁饥饿刺激而增加,但却不受磷和硫限制的影响(De Philippis *et al.*, 1991)。圆柱鱼腥藻(*Anabaena cylindrica*) 10C会受磷限制的影响减少RPSs的合成,添加丙酸盐、戊酸盐、柠檬酸盐、葡萄糖也会产生同样的影响(Lama *et al.*, 1996)。

关于光对胞外多糖生产的影响,至今只有很少的研究,蓝螺藻(De Philippis *et al.*, 1991)和聚球藻(*Synechococcus* BG0011)(Phlips *et al.*, 1989)在光暗周期下培养比在连续光照下培养产生的胞外多糖量低,降低的幅度与光照时间缩短的程度大体一致。这些发现表明,胞外多糖的合成与释放有很强的光依赖性。

综上,RPSs的释放对培养条件改变的反应因种而异,这也从侧面反映出胞外多糖在不同种的蓝藻中发挥着不同的生理学功能,例如,某种与细胞生长密切相关的金属离子缺失,显著增加了RPSs的释放,说明胞外多糖在该藻中起到了阳离子螯合剂的作用(Lange, 1976; Whitfield, 1988)。另外,如果RPSs的释放量受到氮限制的刺激而增加,则可以推断,该多糖的释放是一种溢流机制,通过分泌胞外多糖排出多余的碳,达到细胞内碳、氮平衡。

3 蓝藻胞外多糖的生态学意义

3.1 保持水分

包括蓝藻在内的微生物合成的胞外多糖,在保护细胞免受极端环境压力和其他有害侵害方面起到了主要作用(De Philippis & Vincenzini, 1998)。对产胞外多糖蓝藻的抗盐碱和干旱能力已有许多研

究,如抗旱菌株地木耳(*Nostoc commune*), Hill等(1994)的研究指出,细胞分泌的多糖使水分能够缓慢积累或释放,形成细胞和周围环境的一个缓冲区,这是蓝藻对抗干旱的关键机制。后续研究表明,将地木耳(*N. commune* CHEN)所产生的胞外多糖加入人造膜中,可以防止人工膜溶解。细胞膜的溶解是细胞经历干旱后再重新吸水过程中所面临的最严重的损害,从而推断胞外多糖是细胞面临干旱时保持细胞正常状态的稳定剂(Hill *et al.*, 1997)。

此外,由于胞外多糖分子具有的亲水性及疏水性,使得胞外多糖能够截留和积累水分,不仅能在干旱时期稳定细胞膜的结构,干旱过后重新吸水过程中,还能帮助细胞迅速恢复代谢活动,修复细胞组分(Scherer *et al.*, 1984; Scherer *et al.*, 1986; Satoh *et al.*, 2002; Fleming & Castenholz, 2007)。一个很好的例子就是产胞外多糖的丝状蓝藻念珠藻(*Nostoc commune*)。该种分布广泛,从热带到极地几乎无处不在。蓝藻菌丝互相缠绕在一起被大量多糖包裹形成肉眼可见的群落,以此来经受自然生境中干旱、湿润、再干旱的循环考验。在此期间,它们还会分泌大量保护性蛋白和其他复合物(例如,类菌胞素氨基酸、防紫外线染料和含铁离子的超氧化物歧化酶)来适应周遭不断变化的环境(Hill *et al.*, 1994; Böhm *et al.*, 1995; Shirkey *et al.*, 2000)。

有些种类的蓝藻几乎不需要水就能存活,它们既能产生胞外多糖又能产生胞内多糖,这些多糖有助于稳定细胞内的大分子和细胞结构。有研究称,这是因为它们能够与蛋白质、脂肪、DNA形成氢键,从而取代了通常包围在这些大分子周围的水分子的缘故(Potts, 1994)。

3.2 固着作用

有研究指出,对于生活在海底的蓝藻来说,细胞之所以能依附于沉积物主要是由于细胞的疏水性(Fattom & Shilo, 1984a),这是由胞外多糖所携带的非糖基团决定的。例如,由海底蓝藻席藻(*Phormidium* J-1)产生的一种含硫酸基团的杂多糖(Emulcyan),由脂肪酸和蛋白质部分组成。这些组分使得蓝藻具有不同程度的疏水性,能够与水体中的悬浮颗粒结合发生共沉淀(Bar-Or & Shilo, 1987)。席藻和其他一些种类蓝藻的附着力因此得到增强。同时,沉淀的过程起到了净化水质的作用,提高了水体透明度,增加了光的可利用率(Bar-Or *et al.*, 1989)。

上面提到的胞外多糖疏水性还有其他重要作用,例如,保护沙漠微生物膜中的微生物群落(Mazor *et al.*, 1996)。胞外多糖包裹微生物群落,在沙丘表面形成微生物膜,由于胞外多糖的疏水性,微生物膜像一个防水膜将沙粒聚集,使水从沙丘上流下,通过改变沙子的水文特性,阻止膜中的微生物群落被水冲走。

3.3 保护固氮细菌的固氮酶

包裹在念珠藻异形胞外厚厚的胶鞘对保护细胞内的固氮酶免受大气中氧的灭活非常重要(Kidron *et al.*, 1999)。但需要指出的是,蓝杆藻的一种无胶鞘的变体与有胶鞘的藻一样对氧不敏感(Kallas *et al.*, 1983)。Reddy 等(1996)在研究生长于琼脂板的蓝杆藻(*Cyanothece* BH68)的需氧固氮作用时指出,由于胞外多糖具有阴离子特性,不仅作为藻细胞与大气中的氧的物理屏障,也是金属离子和钙离子的螯合剂,而金属离子和钙离子对氮的固定又是必需的。

3.4 吸附金属阳离子

某些种类的蓝藻胞外多糖的呈阴离子特性,使其在吸附金属阳离子方面起重要作用。胞外多糖能够创造出一个富含细胞所需金属离子的微环境,而这些金属离子在某些生境中的含量可能非常低(Parker *et al.*, 1996; Sutherland, 1999)。例如,对水华微囊藻(*Microcystis flos-aquae* C3-C40)等生活在碱性生境中的蓝藻来说,锰离子或金属离子等藻类必需元素是相对不溶的,这时胞外多糖对离子的吸附和固定就显得尤为重要(Parker *et al.*, 1996)。另一方面,胞外多糖层的存在避免了细胞与环境中可能存在的有毒重金属离子的直接接触。最近有研究指出,由于大量的高分子量的 RPSs 释放进入培养基中,蓝螺藻培养基粘度值提高,从而阻止了铜离子的自由扩散(De Philippis *et al.*, 2007)。

3.5 阻止生物矿化作用的侵害

有研究证明,蓝藻胞外胶被能够保护细胞免受生物矿化等过程的侵害(Phoenix *et al.*, 2000)。渗透性研究表明,眉藻(*Calothrix* sp.)的胶被能够阻止直径大于 11 nm 的颗粒,因此保护细胞壁中的敏感组分不被矿化。

3.6 其他功能

胞外多糖在滑行藻类运动方面也起着重要作用,粘液层分泌为运动起到了必要推动力(Li *et al.*, 2001)。相对无荚膜或胶鞘的微藻来说,粘液质

胶鞘降低了蓝藻被捕食的几率。以铜绿微囊藻为例,单细胞微囊藻个体较小,易受原生动物捕食,而胞外多糖将微囊藻细胞包裹形成粒径较大的群体,阻止了一些浮游动物的捕食,这也是蓝藻优势维持机制之一(Lynch & Shapiro, 1981)。对附生或共生高等植物的一些种类的蓝藻来说,胞外多糖可能起到粘着剂的作用(Robins *et al.*, 1986),Gantar 等(1995)研究表明,念珠藻属(*Nostoc*)的丝状体与小麦根部的紧密结合与胞外多糖的存在密切相关。

综上,我们可以得出的唯一结论就是,由于自然栖息地的生存压力不同,胞外多糖所起的作用也就不同,而且,目前只有蓝藻的一部分功能有充分的实验数据和详尽的生态观察,更深入的研究有待展开。

4 胞外多糖的工业开发

近年来,由于水体污染和湖泊富营养化导致的蓝藻水华问题日趋严重,以我国大型淡水湖泊为例,仅太湖打捞蓝藻量(干重)在 2008 年已超过 2800 t(王惠和朱喜, 2009)。将蓝藻打捞清除出水体是目前非常有效并且在学术界没有争议的做法,然而如此巨大的生物量如何处置和利用是现在亟待解决的问题。如果打捞出的蓝藻未能及时有效处置,随意堆放,任其腐烂发臭,使得氮、磷、藻毒素的地表途径或向下淋溶造成二次污染,给水体环境带来新的污染威胁。

出于工业生产需要,研究者对新型微生物类多糖进行了大量研究,这些研究结果显示,利用蓝藻生产胞外多糖具有一些优于植物或大型藻类的特性。例如,产 EPS 细菌营自养且生长速率高;EPS 可再生;生产成本低;基因工程可操作性高(Selbmann *et al.*, 2002; Parikh & Madamwar, 2006)。综合蓝藻胞外多糖的特性及其生态学意义,蓝藻胞外多糖至少能在以下 3 个领域得到应用:(1)污水处理厂或冶金行业。可作为生物吸附剂螯合水溶液中的有毒或贵重金属离子(De Philippis & Micheletti, 2009);(2)食品、化妆品、纺织、印染等工业。因其可以作为增稠剂、悬浮剂、乳化剂来改变水的流动性(Parikh & Madamwar, 2006);(3)制药业。多糖具有抗病毒及免疫刺激的功能,还能够作为媒介将药物缓慢释放(Schaeffer & Krylov, 2000; Pugh *et al.*, 2001; Ghosh *et al.*, 2009)。

蓝藻胞外多糖的工业应用不仅能将水华蓝藻资源化,创造可观的经济效益,也能解决打捞蓝藻处置

难题,避免随意堆放造成的二次污染。

目前的研究资料表明,如果要应用于工业生产,每种产多糖蓝藻都应该进行仔细的检测来制定正确的培养策略,目前已有许多种蓝藻的胞外多糖日产量的数据,尽管多数检测只是在小型培养设备中进行的,且都不是以 RPSs 产量最大化为目标的研究,但是结果仍然表明,除蓝螺藻和某些蓝杆藻(*Cyanothece*)菌株之外,其他蓝藻的 RPSs 生产率都很低。RPSs 最高日产量出现在蓝螺藻,在开放池培养达到 $144 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,在发酵罐中培养达到 $116 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ (De Philippis *et al.*, 1991),与其他光合自养微生物相比产量相当可观,例如,有报道称,红微藻中的紫球藻(*Porphyridium*) 在 2.5 m^2 的开放池中的产量为 $55 \sim 75 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ (Vonshak *et al.*, 1985),在 1 m^2 的开放池中的产量为 $133 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ (Arad, 1988)。另一方面,与已经应用于工业生产的异养微生物相比,目前检测的光合自养微生物的 RPSs 的产率严重落后。如在某批用于生产黄原胶的黄单胞菌属(*Xanthomonas*) 其生产率可以达到 $7 \sim 10 \text{ g (PS)} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ (Linton *et al.*, 1991)。即便如此,利用蓝藻生产 RPSs 仍然有其经济和环境上的优势:(1) 它们能够利用便宜和可再生的原料营光合自养,某些种还可以固氮;(2) 能够利用工厂排放废气中的 CO_2 作为碳源;(3) 许多种可以生长在盐水和废水中;(4) 利用复合生产策略,一次生产同时获取多种复合物更能增加经济效益(Thepenier *et al.*, 1988)。

总体来讲,某一特定种类的蓝藻产生的胞外多糖的种类、数量、化学组成是其稳定特征,主要是由产多糖蓝藻种类和培养条件决定的。然而,特定种的蓝藻的胞外多糖的糖类组成会有微小的质或量上的变化。只有很少研究致力于验证产多糖的蓝藻所产生的 RPSs 是否有稳定的多糖组成,这一点对应用于工业生产至关重要。只有不同批次培养条件下多糖组成稳定,多糖的大批量的工业生产才具有可能性。此外,任何微生物向工业产品的转变都是一个长期、复杂、昂贵的过程,而且需要各学科通力协作。最后,蓝藻胞外多糖提取后的残余物同样具有一定的应用价值,如果能够与胞外多糖的生产相结合,制定可行的复合生产策略,便有可能收到可观的经济效益。

5 蓝藻胞外多糖工业应用前景展望

目前已有大量的文献探讨过蓝藻胞外多糖的工

业开发,并已经出现了许多该方面的专利,覆盖多糖在工业应用的方方面面,但市场上尚未出现源自于胞外多糖的产品。造成理论研究与生产应用之间断层的主要原因是,现在已有的利用异养微生物生产胞外多糖的生产程序已经非常完善,所以即使蓝藻胞外多糖有诸多优势,但短期内的转型的代价仍然非常昂贵。例如,在增稠剂方面,前面提到,有些种类的蓝藻如蓝螺藻胞外多糖粘度值很高,但市场上已有黄原胶等增稠剂存在,它们已经过长期、复杂、昂贵的过程证实可以作为食品添加剂,所以即使蓝藻胞外多糖呈现出更好的流变学性质,与完善的商业产品相比,二者的差异也不足以让生产商冒新技术转变的风险。蓝藻胞外多糖抗病毒特性在制药业仍未得到应用也是由于类似的原因,新产品的商业化确实是一个长期且昂贵的过程。相比之下,胞外多糖作为吸附剂应用于污水处理和冶金行业似乎可能性更高,废水中回收的贵重金属带来的经济价值证明该方面的投资是十分必要的,然而该领域的应用仍处于起步阶段,需要进一步研究开发更为简单经济的技术,进行胞外多糖的生产和应用。

参考文献

- 王 惠, 朱 喜. 2009. 太湖蓝藻打捞和资源化利用的实践与思考. 江苏水利, (7): 35-37.
- Agusti S, Philips EJ. 1992. Light absorption by cyanobacteria: implications of the colonial growth form. *Limnology and Oceanography*, **37**: 434-441.
- Arad S, Friedman O, Rotem A. 1988. Effect of nitrogen on polysaccharide production in a *Porphyridium* sp. *Applied and Environmental Microbiology*, **54**: 2411-2414.
- Arad S, Lerental Y, Dubinsky O. 1992. Effect of nitrate and sulfate starvation on polysaccharide formation in *Rhodella reticulata*. *Bioresource Technology*, **42**: 141-148.
- Arad SM. 1988. Production of sulphated polysaccharides from red unicellular algae// Stadler T, Mollion J, Verdu MC, *et al.*, eds. *Algal Biotechnology*. London: Elsevier: 65-87.
- Arias S, Moral A, Ferrer MR, *et al.* 2003. Mauran, an exopolysaccharide produced by the halophilic bacterium *Halomonas maura*, with a novel composition and interesting properties for biotechnology. *Extremophiles*, **7**: 319-326.
- Årsköld E, Svensson M, Grage H, *et al.* 2007. Environmental influences on exopolysaccharide formation in *Lactobacillus reuteri* ATCC 55730. *International Journal of Food Microbiology*, **116**: 159-167.
- Badger MR, Price GD. 2003. CO_2 concentrating mechanisms in cyanobacteria: Molecular components, their diversity and evolution. *Journal of Experimental Botany*, **54**: 609-622.
- Bar-Or Y, Kessel M, Shilo M. 1989. Mechanisms for release of

- the benthic cyanobacterium *Phormidium* strain J-1 to water column// Cohen Y, Rosenberg E, eds. *Microbial Mats: Physiological Ecology of Benthic Microbial Communities*. American Society for Microbiology, Washington, DC: 214–218.
- Bar-Or Y, Shilo M. 1987. Characterization of macromolecular flocculants produced by *Phormidium* sp. strain J-1 and by *Anabaenopsis circularis* PCC 6720. *Applied and Environmental Microbiology*, **53**: 2226–2230.
- Bender H, Rodriguez-Eaton S, Ekanemesang U, *et al.* 1994. Characterization of metal-binding bioflocculants produced by the cyanobacterial component of mixed microbial mats. *Applied and Environmental Microbiology*, **60**: 2311–2315.
- Bergman B. 1986. Glyoxylate induced changes in the carbon and nitrogen metabolism of the cyanobacterium *Anabaena cylindrica*. *Plant Physiology*, **80**: 698–701.
- Böhm GA, Pfeleiderer P, Böger P, *et al.* 1995. Structure of a novel oligosaccharide-mycosporine-amino acid ultraviolet A/B sunscreen pigment from the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *Journal of Biological Chemistry*, **270**: 8536–8539.
- Castenholz RW, Waterbury JB. 1989. Cyanobacteria// Staley JT, Bryant MP, Pfennig N, eds. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Baltimore: Williams and Wilkins: 1710–1799.
- Colombo V, Vieira AAH, Moraes G. 2004. Activity of glycosidases from freshwater heterotrophic microorganisms on the degradation of extracellular polysaccharide produced by *Anabaena spiroides* (Cyanobacteria). *Brazilian Journal of Microbiology*, **35**: 110–116.
- De Philippis R, Ena A, Paperi R, *et al.* 2000. Assessment of the potential of *Nostoc* strains from the Pasteur Culture Collection for the production of polysaccharides of applied interest. *Journal of Applied Phycology*, **12**: 401–407.
- De Philippis R, Margheri MC, Masterassi R, *et al.* 1998. Potential of unicellular cyanobacteria from saline environments as exopolysaccharide producers. *Applied and Environmental Microbiology*, **64**: 1130–1132.
- De Philippis R, Micheletti E. 2009. Heavy metal removal with exopolysaccharide-producing cyanobacteria// Wang LK, Chen JP, Hung YT, *et al.*, eds. *Heavy Metals in the Environment*. Boca Raton: CRC Press: 89–122.
- De Philippis R, Paperi R, Sili C. 2007. Heavy metal sorption by released polysaccharides and whole cultures of two exopolysaccharide-producing cyanobacteria. *Biodegradation*, **18**: 181–187.
- De Philippis R, Sili C, Paperi R, *et al.* 2001. Exopolysaccharide-producing cyanobacteria and their possible exploitation: A review. *Journal of Applied Phycology*, **13**: 293–299.
- De Philippis R, Sili C, Tassinato G, *et al.* 1991. Effects of growth conditions on exopolysaccharide production by *Cyanospira capsulata*. *Bioresource Technology*, **38**: 101–104.
- De Philippis R, Vincenzini M. 1998. Exocellular polysaccharides from cyanobacteria and their possible applications. *FEMS Microbiology Reviews*, **22**: 151–175.
- De Vuyst L, De Vin F, Vaningelgem M, *et al.* 2001. Recent developments in the biosynthesis and applications of heteropolysaccharides from lactic acid bacteria. *International Dairy Journal*, **11**: 687–707.
- De Vuyst L, Degeest B. 1999. Heteropolysaccharides from lactic acid bacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, **23**: 153–177.
- Dodds WK, Gudder DA, Mollenhauer D. 1995. The ecology of *Nostoc*. *Journal of Phycology*, **31**: 2–18.
- Fattom A, Shilo M. 1984a. Hydrophobicity as an adhesion mechanism of benthic cyanobacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, **47**: 135–143.
- Fattom A, Shilo M. 1984b. *Phormidium* J-1 bioflocculant: Production and activity. *Archives of Microbiology*, **139**: 421–426.
- Fattom A, Shilo M. 1985. Production of emulcyan by *Phormidium* J-1: Its activity and function. *FEMS Microbiology Letters*, **31**: 3–9.
- Filali MR, Cornet JF, Fontane T, *et al.* 1993. Production, isolation and preliminary characterization of the exopolysaccharide of the cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Biotechnology Letters*, **15**: 567–572.
- Fischer D, Schlosser UG, Pohl P. 1997. Exopolysaccharide production by cyanobacteria grown in closed photo bioreactors and immobilized using white cotton towelling. *Journal of Applied Phycology*, **9**: 205–213.
- Flaibani A, Olsen Y, Painte TJ. 1989. Polysaccharides in desert reclamation: Compositions of exocellular proteoglycan complexes produced by filamentous blue-green and unicellular green edaphic algae. *Carbohydrate Research*, **190**: 235–248.
- Fleming ED, Castenholz RW. 2007. Effects of periodic desiccation on the synthesis of the UV-screening compound, scytonemin, in cyanobacteria. *Environmental Microbiology*, **9**: 1448–1455.
- Gantar M, Rowell P, Kerby NW, *et al.* 1995. Role of extracellular polysaccharide in the colonization of wheat (*Triticum vulgare* L.) roots by N₂-fixing cyanobacteria. *Biology and Fertility of Soils*, **19**: 41–48.
- Ghosh T, Chattopadhyay K, Marschall M, *et al.* 2009. Focus on antivirally active sulfated polysaccharides: From structure-activity analysis to clinical evaluation. *Glycobiology*, **19**: 2–15.
- Hill D, Keenan T, Helm RF, *et al.* 1997. Extracellular polysaccharide of *Nostoc commune* (Cyanobacteria) inhibits fusion of membrane vesicles during desiccation. *Journal of Applied Phycology*, **9**: 237–248.
- Hill DR, Peat A, Potts M. 1994. Biochemistry and structure of the glycan secreted by desiccation-tolerant *Nostoc commune* (Cyanobacteria). *Protoplasma*, **182**: 126–148.
- Hu CX, Liu YD, Berit SP, *et al.* 2003. Extracellular carbohydrate polymers from five desert soil algae with different cohesion in the stabilization of fine sand grain. *Carbohydrate Polymers*, **54**: 33–42.
- Ian WS. 2001. Microbial polysaccharides from Gram-negative bacteria. *International Dairy Journal*, **11**: 663–674.

- Jose-Julio, Ortega-Calvo, Stal LG. 1994. Sulphate-limited growth in the N_2 -fixing unicellular cyanobacterium *Gloeothoece* (Nageli) sp. PCC 6909. *New Phytologist*, **128**: 273–281.
- Kallas T, Rippka R. 1983. Aerobic nitrogen fixation by non-heterocystous cyanobacteria// Papageorgiou GC, Packer L, eds. *Photosynthetic Prokaryotes*. Amsterdam: Elsevier; 281–302.
- Kamal F, Mortazavi SA, Assadi MM, et al. 2003. Mutagenesis of *Xanthomonas campestris* and selection of strains with enhanced xanthan production. *Iranian Biomedical Journal*, **7**: 91–98.
- Kawaguchi T, Decho AW. 2000. Biochemical characterization of cyanobacterial extracellular polymers (EPS) from modern marine stromatolites (Bahamas). *Preparative Biochemistry and Biotechnology*, **30**: 321–330.
- Kawaguchi T, Decho AW. 2002. Isolation and biochemical characterization of extracellular polymeric secretions (EPS) from modern soft marine stromatolites (Bahamas) and its inhibitory effect on $CaCO_3$ precipitation. *Preparative Biochemistry and Biotechnology*, **32**: 51–63.
- Kidron GJ, Yaalon DH, Vonshak A. 1999. Two causes for run-off initiation on microbiotic crusts: Hydrophobicity and pore clogging. *Soil Science*, **164**: 18–27.
- Kroen WK, Rayburn WR. 1984. Influence of growth status and nutrients on extracellular polysaccharide synthesis by the soil alga *Chlamydomonas mexicana* (chlorophyceae). *Journal of Phycology*, **20**: 253–257.
- Lama L, Nicolaus B, Calandrelli V, et al. 1996. Effect of growth conditions on endo- and exopolymer biosynthesis in *Anabaena cylindrica* 10 C. *Phytochemistry*, **42**: 655–659.
- Lange W. 1976. Speculations on a possible essential function of the gelatinous sheath of blue-green algae. *Canadian Journal of Microbiology*, **22**: 1181–1185.
- Li P, Harding SE, Liu Z. 2001. Cyanobacterial exopolysaccharides: Their nature and potential biotechnological applications. *Biotechnology and Genetic Engineering Reviews*, **18**: 375–404.
- Linton JD, Ash SG, Huybrechts L, et al. 1991. Microbial polysaccharides// Byrom D, ed. *Biomaterials, Novel Materials from Biological Sources*. New York: Stockton Press; 215–261.
- Liu XS, Chen F. 2005. Potential uses of cyanobacterial polysaccharides in the food industry// *Food Biotechnology*, 2nd edition. Boca Raton: CRC Press.
- Lynch M, Shapiro J. 1981. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, **26**: 86–102.
- Mazor G, Kidron GJ, Vonshak A, et al. 1996. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts. *FEMS Microbiology Ecology*, **21**: 121–130.
- Mehta VB, Vaiday BS. 1978. Cellular and extracellular polysaccharides of the blue green alga *Nostoc*. *Journal of Experimental Botany*, **29**: 1423–1430.
- Micheletti E, Pereira S, Mannelli F, et al. 2008. Sheathless mutant of cyanobacterium *Gloeothoece* sp. strain PCC 6909 with increased capacity to remove copper ions from aqueous solutions. *Applied and Environmental Microbiology*, **74**: 2797–2804.
- Moore BG, Tischler RG. 1964. Extracellular polysaccharides of algae: Effects on life-support systems. *Science*, **145**: 586–587.
- Moore BG, Tischler RG. 1965. Biosynthesis of extracellular polysaccharides by the blue-green alga *anabaena flos-aquae*. *Canadian Journal of Microbiology*, **11**: 877–885.
- Moreno J, Vargas MA, Madieto JM, et al. 2000. Chemical and rheological properties of an extracellular polysaccharide produced by the cyanobacterium *Anabaena* sp. ATCC 33047. *Biotechnology and Bioengineering*, **67**: 283–290.
- Neu T, Dengler T, Jann B, et al. 1992. Structural studies of an emulsion-stabilizing exopolysaccharide produced by an adhesive, hydrophobic *Rhodococcus* strain. *Journal of General Microbiology*, **138**: 2531–2537.
- Neu TR, Marshall KC. 1990. Bacterial polymers: Physico-chemical aspects of their interactions at interfaces. *Journal of Biomaterials Applications*, **5**: 107–133.
- Nichols CA, Guezennec MJ, Bowman JP. 2005. Bacterial exopolysaccharides from extreme marine environments with special consideration of the southern ocean, sea ice, and deep-sea hydrothermal vents: A review. *Marine Biotechnology*, **7**: 253–271.
- Panoff JM, Priem B, Morvan H, et al. 1988. Sulphated exopolysaccharides produced by two unicellular strains of cyanobacteria *Synechocystis* PCC 6803 and 6714. *Archives of Microbiology*, **150**: 558–563.
- Parikh A, Madamwar D. 2006. Partial characterization of extracellular polysaccharides from cyanobacteria. *Bioresource Technology*, **97**: 1822–1827.
- Parker DL, Schram BR, Plude JL, et al. 1996. Effect of metal cations on the viscosity of a pectin-like capsular polysaccharide from the cyanobacterium *Microcystis flos-aquae* C3-40. *Applied and Environmental Microbiology*, **62**: 1208–1213.
- Pereira S, Zille A, Micheletti E, et al. 2009. Complexity of cyanobacterial exopolysaccharides: Composition, structures, inducing factors and putative genes involved in their biosynthesis and assembly. *FEMS Microbiology Reviews*, **33**: 917–941.
- Philippis R, Margheri M, Pelosi E, et al. 1993. Exopolysaccharide production by a unicellular cyanobacterium isolated from a hypersaline habitat. *Journal of Applied Phycology*, **5**: 387–394.
- Philippis R, Sili C, Vincenzini M. 1996. Response of an exopolysaccharide-producing heterocystous cyanobacterium to changes in metabolic carbon flux. *Journal of Applied Phycology*, **8**: 275–281.
- Philips E, Zeman C, Hansen P. 1989. Growth, photosynthesis, nitrogen fixation and carbohydrate production by a unicellular cyanobacterium *Synechococcus* sp. (Cyanophyta). *Journal of Applied Phycology*, **1**: 137–145.
- Phoenix VR, Adams DG, Konhauser KO. 2000. Cyanobacterial viability during hydrothermal biomineralisation. *Chemical*

- Geology*, **169**: 329–338.
- Plude JL, Parker DL, Schommer OJ, *et al.* 1991. Chemical characterization of polysaccharide from the slime layer of the cyanobacterium *Microcystis flos-aquae* C3-40. *Applied and Environmental Microbiology*, **6**: 1696–1700.
- Potts M. 1994. Desiccation tolerance of prokaryotes. *Microbiol Reviews*, **58**: 755–805.
- Pugh N, Ross SA, ElSohly HN, *et al.* 2001. Isolation of three high molecular weight polysaccharide preparations with potent immunostimulatory activity from *Spirulina platensis*, *Aphanizomenon flos-aquae* and *Chlorella pyrenoidosa*. *Planta Medica*, **67**: 737–742.
- Ramus J. 1972. The production of extracellular polysaccharide by the unicellular red alga *Porphyridium aeruginum* 1,2. *Journal of Phycology*, **8**: 97–111.
- Reddy KJ, Soper BW, Tang J, *et al.* 1996. Phenotypic variation in exopolysaccharide production in the marine, aerobic nitrogen-fixing unicellular cyanobacterium *Cyanothece* sp. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **12**: 311–318.
- Robins RJ, Hall DO, Turner RJ, *et al.* 1986. Mucilage acts to adhere cyanobacteria and cultured plant cells to biological and inert surfaces. *FEMS Microbiology Letters*, **34**: 155–160.
- Sangar VK, Dugan PR. 1972. Polysaccharide produced by *Anacystis nidulans*: Its ecological implication. *Applied Microbiology*, **24**: 732–734.
- Satoh K, Hirai M, Nishio J, *et al.* 2002. Recovery of photosynthetic systems during rewetting is quite rapid in a terrestrial cyanobacterium, *Nostoc commune*. *Plant and Cell Physiology*, **43**: 170–176.
- Schaeffer DJ, Krylov VS. 2000. Anti-HIV activity of extracts and compounds from algae and cyanobacteria. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **45**: 208–227.
- Scherer S, Chen TW, Boger P, *et al.* 1984. Rewetting of drought-resistant blue-green algae: Time course of water uptake and reappearance of respiration, photosynthesis, and nitrogen fixation. *Oecologia*, **62**: 418–423.
- Scherer S, Chen TW, Boger P. 1986. Recovery of adenine-nucleotide pools in terrestrial blue-green algae after prolonged drought periods. *Oecologia*, **68**: 585–588.
- Selbmann L, Onofri S, Fenice M, *et al.* 2002. Production and structural characterization of the exopolysaccharide of the Antarctic fungus *Phoma herbarum* CCFEE 5080. *Research in Microbiology*, **153**: 585–592.
- Shepherd R, Rockey J, Sutherland IW, *et al.* 1995. Novel bio-emulsifiers from microorganisms for use in foods. *Journal of Biotechnology*, **40**: 207–217.
- Shirkey B, Kovarick DP, Wright DJ, *et al.* 2000. Active Fe-containing superoxide dismutase and abundant sodF mRNA in *Nostoc commune* (cyanobacteria) after years of desiccation. *Journal of Bacteriology*, **182**: 189–197.
- Sudo H, Burgess JG, Takemasa H, *et al.* 1995. Sulfated exopolysaccharide production by the halophilic cyanobacterium *Aphanocapsa halophytia*. *Current Microbiology*, **30**: 219–222.
- Sutherland IW. 1999. Polysaccharases for microbial exopolysaccharides. *Carbohydrate Polymers*, **38**: 319–328.
- Sutherland IW. 2008. Extracellular Polysaccharides: Biotechnology Set. Weinheim: VCH: 613–657.
- Tease B, Jurgens UJ, Golecki JR, *et al.* 1991. Fine-structural and chemical analyses on inner and outer sheath of the cyanobacterium *Gloeotheca* sp. PCC 6909. *Antonie van Leeuwenhoek*, **59**: 27–34.
- Thepenier C, Chaumont D, Gudin C. 1988. Massculture of *Porphyridium cruentum*: A multiproduct strategy for the biomass valorization// Stadler T, Mollion J, Verduis MC, eds. *Algal Biotechnology*. London: Elsevier: 413–420.
- Tischer RG, Davis EB. 1971. The Effect of various nitrogen sources upon the production of extracellular polysaccharide by the blue-green alga *Anabaena flos-aquae* A-37. *Journal of Experimental Botany*, **22**: 546–551.
- Van Hijum SA, Kralj S, Ozimek LK, *et al.* 2006. Structure-function relationships of glucansucrase and fructansucrase enzymes from lactic acid bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, **70**: 157–176.
- Vincenzini M, De Philippis R, Sili C, *et al.* 1993. Stability of molecular and rheological properties of the exopolysaccharide produced by *Cyanospira capsulata* cultivated under different growth conditions. *Journal of Applied Phycology*, **5**: 539–541.
- Vicente-Garcia V, Rios-Leal E, Calderon-Dominguez G, *et al.* 2004. Detection, isolation, and characterization of exopolysaccharide produced by a strain of *Phormidium* 94a isolated from an arid zone of Mexico. *Biotechnology and Bioengineering*, **85**: 306–310.
- Vincenzini M, Philippis R, Sili C, *et al.* 1990. Studies on exopolysaccharide release by diazotrophic batch cultures of *Cyanospira capsulata*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, **34**: 392–396.
- Vonshak A, Cohen Z, Richmond A. 1985. The feasibility of mass cultivation of *Porphyridium*. *Biomass*, **8**: 13–25.
- Whitfield C. 1988. Bacterial extracellular polysaccharides. *Canadian Journal of Microbiology*, **34**: 415–420.
- Whitton B. 1992. Diversity, Ecology, and Taxonomy of the Cyanobacteria//Mann NH, Carr NG, eds. *Photosynthetic prokaryotes*. New York: Plenum Press: 1–51.
- Whitton BA, Potts M. 2000. Introduction to the cyanobacteria// Whitton BA, Potts M, eds. *The Ecology of Cyanobacteria*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers: 1–11.

作者简介 任欣欣,女,1985年生,硕士研究生,研究方向为水华蓝藻优势维持机制。E-mail: monday305@126.com
责任编辑 李凤芹
