

张静雯,殷金悦,霍佳琪,等.生态修复领域菌藻共生体系研究进展[J].中国沙漠,2025,45(3):93-101.

生态修复领域菌藻共生体系研究进展

张静雯¹,殷金悦¹,霍佳琪¹,程凤¹,高娜¹,
杨蕊¹,鲍婧婷²,王进^{1,3}

(1.陕西师范大学 生命科学学院,陕西 西安 710119; 2.西安文理学院 生物与环境工程学院,陕西 西安 710065; 3.中国科学院西北生态环境资源研究院 沙坡头沙漠研究试验站,甘肃 兰州 730000)

摘要: 菌藻共生作为近年来治理环境污染与修复退化生态环境的重要新兴工艺而受到广泛关注。菌藻双方在物理结构联系、营养物质循环以及信号传导等生理生化机制方面联系紧密,目前这种技术可用于水体污染治理、养殖尾水处理、土壤修复等多个领域,在生态环境绿色修复方面发挥着关键作用。但当前研究仍存在挑战,共生机制尚未厘清,共生体系在复杂环境下的长期稳定性与可控性有待深入探索。本文基于当前学者对菌藻共生体系的研究现状,分析了菌藻共生机制以及生态修复实践的研究进展,展望未来菌藻共生的发展方向,为治理土壤荒漠化相关领域的进一步研究提供理论与实践参考。

关键词: 菌藻共生; 物质循环; 生态修复; 生物土壤结皮

文章编号: 1000-694X(2025)03-093-09

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2025.00077

中图分类号: Q945

文献标志码: A

0 引言

当今全球生态环境保护面临诸多严峻的挑战,随着生态文明建设尤其是绿色发展理念的深入推进,探寻可持续发展且高效的生态修复道路已然成为环境保护领域的重要任务^[1]。传统修复方法往往面临成本高、效果有限或可持续性不足等问题,促使我们探寻更高效、自然友好的解决方案。菌藻共生作为自然界普遍存在且具微生物互作独特性的生态组合形式,在生态修复进程中的独特价值与重要地位正日益凸显;菌藻共生技术凭借出色的除污效果、低耗能以及可进行资源回收等优势,近年来成为生态修复领域的研究热点^[2]。

共生关系被定义为两个或多个物种之间的密切关联,这些物种从关联中相互受益^[3]。菌藻共生是微生物与光合自养生物在生理功能上协同的典范,涵盖广泛的交互模式,例如化学信号传导、物质代谢交换等。地衣是菌藻共生体的代表,藻类或蓝

细菌细胞与真菌菌丝交织共生,真菌为藻类提供养分,藻类则凭借光合作用合成碳水化合物,构筑稳定的复合结构^[4]。近年来,在陆地生态系统和水生生态系统中的菌藻共生研究逐渐兴起,新的菌藻共生组合与机制也在不断地被发现。菌藻共生体作为一种新兴工艺,具备多元应用价值,既能够助力环境污染治理工作高效开展,又有望破解能源短缺难题,为实现生态环境改善与能源可持续供给开拓新路径^[5]。因此,发现和构建新型菌藻共生组合,深入探索菌藻共生机制,挖掘其在生态修复应用的潜力,对当下生态环境的保护与退化生态系统的修复治理具有重要意义。

本文从菌藻共生理论基础、菌藻相互作用模式、菌藻共生体的生态影响、应用领域例如生态修复、污水处理和土壤处理等方面,综述了菌藻共生的理论机制以及其在实践方面的应用,并对菌藻共生体系在沙区生态修复未来的研究方向和潜力进行了展望。

收稿日期:2025-02-11; 改回日期:2025-04-14

资助项目:国家自然科学基金项目(32271724);兰州市科技计划项目(2021-1-22);甘肃省科技项目(22JR5RA262)

作者简介:张静雯(2001—),甘肃武威人,硕士研究生,主要从事恢复生态学研究。E-mail: m19993516719@163.com

通信作者:王进(E-mail: wangjin2023@snnu.edu.cn)

1 菌藻共生关系的理论基础

1.1 菌藻共生类型

在水生生态系统、陆地生态系统、极端环境等错综复杂的自然生态网络之中,菌藻共生类型组合丰富多样且与特定生境高度适配。菌藻共生现象多见于海洋浮游环境、淡水浮游环境、河流和湖泊底部沉积物及水体中^[6],菌藻共生体系不仅存在菌类与藻类之间的联系,还会存在藻类与藻类、菌类与菌类之间等联系。常见的水体菌藻共生体有海洋超微型蓝细菌与聚球藻^[7]、蓝藻铜绿微囊藻与铜绿分枝杆菌^[8]、小球藻与变形菌^[9]、羽状硅藻与蓝细菌^[10]等。菌藻的相互作用在水体生态系统中,影响赤潮生消动态过程且在净化水体中扮演重要角色;同时,藻类的光合作用促进海洋碳汇功能,细菌作为海洋储碳的重要生物因子,在海洋碳循环中发挥了重要作用^[11]。

近年来,陆地菌藻共生组合逐渐得到人们的重视,其中地衣是陆生环境中最典型的菌藻共生体,广泛分布于各类岩石表面、土壤基质、荒漠等。地衣被认为是由真菌相互作用形成的自我维持生态系统,与光合作用微生物形成共生^[12]。壳状地衣、叶状地衣和枝状地衣是岩石表面常见的菌藻共生体,地衣中的真菌帮助藻类附着在岩石上,使其能在恶劣的岩石环境中生存,这些岩石表面生存的地衣在岩石风化和土壤形成的过程中发挥着重要的作用。菌藻共生体也是荒漠地区生物土壤结皮的重要的生物组分,生物土壤结皮是由地衣、蓝藻、真核微藻、苔藓等生物与土壤颗粒相互作用,在土壤表面形成的聚合物^[13],其中除了典型的地衣菌藻共生体外,其他蓝藻、真核微藻等也会与异养微生物形成共生关系,这对维持荒漠生态系统的稳定性发挥着重要作用。此外,在极地的寒冷环境,菌藻共生体是当地简单食物链重要的环节^[13-14],为一些极地动物提供了食物来源,为维系极地生态平衡发挥着重要作用。

1.2 菌藻共生机制

1.2.1 物理结构联系

生物膜表面有多种物理化学性质,如电荷、官能团和疏水性等,这些性质会促使膜间互相吸附。细菌可通过静电引力吸附或物理吸附在藻类细胞

的表面,这种吸附是菌藻共生结构产生联系的起始和基础。除此之外,细菌和藻类都可以分泌胞外聚合物,包括多糖、核酸、蛋白质和脂质等成分。生物土壤结皮主要生物成分的联结方式为菌藻分泌的胞外聚合物与菌丝体、假根联结形成聚合物^[15],这种连接增强了菌藻共生体在环境的稳定性。在所有已知的藻类与真菌的相互作用中,藻类细胞始终处于真菌菌丝之外,但是Du等^[16]发现,在特定条件下,在海洋中和淡水中生存的藻类-微绿球藻细胞可以进入土壤中生存的真菌-长柄被孢霉内部,藻类细胞可以在菌丝内继续生长、分裂、并保持光合活性^[17]。同样在水体中,藻类分泌胞外聚合物,形成促进颗粒聚集的胞外基质(ECM),ECM吸引异养细菌,为其提供了营养丰富的保护环境^[18],并且细菌胞外多糖(EPS)在促进细菌定殖、刺激EPS的产生方面具有关键作用^[19]。有研究发现地衣中的真菌聚集并产生假组织,藻类细胞以及细菌镶嵌其中^[20]。此外,Muñoz-Marín等^[21]发现藻类吞噬蓝细菌 *Candidatus Atelocyanobacterium thalassa* (UCYN-A)后形成新细胞器,表明菌藻共生体中可能存在高级物理结构联系。

1.2.2 营养物质循环

菌藻共生的核心在于微生物与藻类之间的紧密协作与互惠互利。藻类经光合作用制造有机物质,同时释放O₂,为微生物提供养分与适宜的呼吸环境;微生物则分解有机物并释放CO₂以及N、P等无机物来反馈给藻类。同位素示踪实验揭示了菌藻之间的营养物质的交换,长柄被孢霉和球囊菌均含有大量的脂质,但是球囊菌自身不能合成脂质,而是依赖宿主提供^[22-23]。在这两者间出现的脂质交换类型在生物技术中会有所应用。

水体中通常使用微藻处理污水,微藻进行光合作用将CO₂转换为糖类,其生成的糖类一部分会以胞外分泌物的形式释放,这可被细菌直接摄取,作为细菌生长代谢的碳源。而异养微生物通过代谢产生CO₂、氮磷化合物为藻类提供必需的营养物质,二者互利共生。微藻利用氮元素的方式为氨氮^[24],但水体中氨氮浓度过高会明显抑制微藻^[25]。与其共生的氨氧化菌可以缓解此现象,它通过硝化反应将氨氮转化为硝酸盐,同时,微藻光合作用产生的O₂又可以促进此类细菌的生长^[26]。除了C、N外,P、S、Fe、Zn等营养元素也在菌藻共生中存在交换。细

菌代谢分解含P化合物,释放出无机磷,藻类则吸收用于合成ATP等生物分子^[27];藻类可以吸收 Fe^{3+} 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等,细菌可以通过分泌特殊的螯合剂等一些方式使藻类获取此类营养元素^[28]。

1.2.3 信号转导机制

在藻际微环境中,藻际微生物与藻类保持着频繁的信号传导。在菌藻共生系统中,细菌群体感应分子与藻类信息素具有相似的功能与结构,有助于种间的信息交流^[29]。用于信号转导相互作用的分子可以激活或抑制菌藻基因表达或影响其生理活动,从而改变它们的行为和生长。群体感应(QS)是一些细菌进行胞间信息传导的途径,细菌可以通过QS响应细胞密度来协调基因表达和生理过程^[30]。宋水山等^[31]发现, QS信号分子会影响一些微生物对藻类的作用。早在2002年,有研究探究了QS对微藻功能影响,证明了QS可以调控微藻胞外聚合物的表达^[32]。

目前,吲哚-3-乙酸(IAA)和酰化高丝氨酸内酯类物质(AHL)是研究较多且较为透彻的信号分子。藻类的共生菌可以利用藻类产生的色氨酸合成IAA, IAA参与了藻类生长的全过程。玫瑰杆菌是海洋 α -变形菌门的一个分支,已被证明可以产生IAA或改变宿主的产生, Amin等^[33]发现藻类中色氨酸合成增加会导致细菌产生IAA的相应增加。AHL的群体感应信号显示一系列结构变化,具体取决于物种^[34],例如3-oxo- C_{12} -AHL对应于具有十二碳酰基链和酮基修饰的AHL,这种酮促进了产生四组酸的重排反应,是菌藻互作反应中重要的特征^[35]。

2 菌藻共生在生态修复中的应用

2.1 废水处理

菌藻共生系统常被用于处理多种类型的废水,例如市政生活废水、重金属废水、养殖尾水等。菌藻颗粒污泥工艺是将细菌与藻类结合在颗粒物理结构中的创新型废水处理工艺,其形成结构紧凑,沉降效果好,还具有好的脱氮脱磷、去除有机物等优点^[36]。抗生素的使用使得四环素在废水中的浓度增加,菌藻颗粒污泥可通过脱甲基、脱酰基和脱氨有效降解四环素,且降解产物无毒^[37]。同样,生物柴油生产等工业活动产生的废水中存在大量

甘油,甘油是废水中菌藻共生体的潜在碳源。在低盐度($\leq 5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$)的环境下,甘油可有效被菌藻颗粒污泥降解,并且在其降解过程中,短期低盐度下发酵和多磷酸盐积累生物可以在基于甘油的强化生物除磷(EBPR)工艺中形成食物链^[38];在栅藻和拟杆菌门、变形菌门的共生体系中,对于生活污水的处理也起到了关键作用^[39]。易鑫^[40]发现以乙酸钠或葡萄糖、红光或红蓝光(4:1)照射、适当曝气强度或30℃的环境温度对低浓度市政废水中的TN、COD等污染物去除率显著提高,这加快了菌藻颗粒污泥的运行效果,因此可以通过改变菌藻颗粒污泥的处理环境来提升污水处理效率;此外,菌藻颗粒污泥还通过与重金属形成络合物以达到良好的吸附和去除能力,微藻还可通过改变周围环境中的酸碱度,使得重金属离子在碱性环境中沉淀去除^[41],但是磁性铁基纳米粒子可以刺激藻类生长,其电荷效应、材料转移和信号传递具有多种潜在机制,这些机制可以影响菌藻共生体的形成^[42]。藻类细胞壁含有丰富的多糖、蛋白质和脂类等成分,这些成分带有多种官能团,如羧基、羟基、巯基等,易与砷、镉、铅等有毒重金属离子发生反应,以达到去除效果^[43]。细菌细胞膜表面的官能团以及EPS也具有同样的效果,并且细菌代谢活动还可以降低重金属离子的毒性,使其更易去除^[44]。

2.2 土壤修复

土壤修复面临两个问题。一是土壤污染,土壤污染时刻威胁着农业、生态平衡以及食品安全^[45];二是土壤沙漠化问题依然严峻。诸多土壤遭受化肥、农药及重金属等污染物的侵袭^[46],面对土壤污染与沙漠化的双重挑战,菌藻共生系统通过其生物修复与固沙功能的协同作用,为化解此类环境问题提供了高效且可持续的解决方案。有机物是土壤中常见的污染物,如石油烃,多环芳烃(PAHs)等。有研究发现 *Burkholderia*、*Kocuria*、*Enterobacter* 以及 *Pandoraea* 菌株具有多种代谢能力,可以在特定条件下有效地分解石油烃,将石油烃分解为锻炼烷烃与醇类,去除率可达98%^[47]。在以正十六烷为唯一碳源的实验中,烷烃降解菌分泌单加氧酶,正十六烷在这种酶的催化下,生成十六醇,这些氧化产物会更容易被进一步分解^[48]。针对多环芳烃污染,在研究无色杆菌、微杆菌等的混合菌对多环芳烃的

降解实验中,细菌借助双加氧酶攻击苯环,导致结构破坏形成羧酸等中间产物更易分解^[49]。除了细菌可以作用有机污染物外,藻类也发挥着不可忽视的作用。藻类不仅通过光合作用释放O₂,以供异养好氧细菌持续分解,而且藻类可以调节土壤微环境,影响碳酸及碳酸盐的平衡,进而影响酶活性,促进分解过程^[50]。在应对土壤重金属污染方面,菌藻共生体的解决策略与应对水体重金属污染方式类似,都是通过吸附与生物转化将重金属吸附于细胞壁,或者转化重金属为低毒性的形态,使其更易固定于细胞内,减少土壤重金属含量。

菌藻共生系统是生物结皮中重要的组分,在沙区生态修复中发挥着重要作用。Zhao等^[51]在腾格里沙漠的野外实验研究证明生物土壤结皮在固沙过程中具有积极作用,结合使用草方格固沙时,形成地结皮的厚度、覆盖度和生物量最高,这大大增加了固沙效果,在实际环境治理应用中具有重要的指导意义。在生物土壤结皮形成的初期,蓝藻和细菌是最先定殖于土壤表面的微生物^[52]。最早产生的是丝状并成束的蓝藻,例如具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)和斯氏微鞘藻(*Microcoleus steenstrupii*)通过使松散土壤表面变得稳定来启动生物土壤结皮的形成^[53]。藻类分泌胞外多糖等黏性物质,将土壤颗粒黏结在一起,形成微小的团聚体;细菌也会分泌EPS有助于土壤颗粒的黏结^[54]。细菌分解土壤中的有机质为藻类提供可吸收的氮元素和磷元素,菌藻共同作为先锋生物开启生物土壤结皮的启动过程。在蓝藻结皮固沙的生态过程中,蓝藻聚集体(CA)中的蓝藻作为自养生物为互作细菌提供有机物质^[55],这些有机物质不但增强蓝藻自身在沙粒表面的附着能力,还为与其共生的微生物提供碳源,改善土壤养分状况,进一步稳固沙粒。随着结皮的发展,菌藻共生系统不但能够持续增强稳定性^[56],还是生物土壤结皮营养物质循环的核心部分。Wang等^[57]发现生物土壤结皮可以大幅提高土壤水分、有机物质以及可吸收的含氮无机物等,显著增强了土壤肥力。Cai等^[58]发现在不同处理方式下的CA能通过自身代谢活动改变微环境,构建适宜的生态位,这有助于生物土壤结皮在处于沙漠等干旱环境时对干旱以及风沙环境的适应。除此之外,土壤中的微生物种类和数量^[59]、土壤的保水能力^[60]以及沙漠植物的生长发育^[61]均受到生物土壤

结皮的影响。

2.3 其他应用

在当代资源循环与可持续发展战略框架下,菌藻共生除了在污水处理与土壤修复中发挥重要作用外,在生态农业、水产养殖、生物能源生产上也有所应用。现代农业依赖化肥严重,一定程度上造成了环境污染与土壤肥力的丧失^[62],菌藻共生体被发现可以提高土壤肥力^[63]。Beneduzi等^[64]发现,一些菌藻共生株可以通过合成和代谢植物激素或影响植物的激素合成来影响植物的生长,例如生长素(IAA)和赤霉素(GAs)等植物激素^[65]、氨基酸和类胡萝卜素^[66];还有一些菌株可以产生对抗土壤中传播病原体的物质。Geries等^[67]发现将菌藻共生系统应用于蔬菜种植可以防止30%的化肥过度使用,因此合理利用菌藻共生体能够同时降低生产成本和防治污染^[68]。在水产养殖方面,养殖尾水以及生产设施产生的废水如何处理成为了需要解决的重要问题,菌藻共生系统为其提供了良好的思路。Bhatt等^[69]在对虾养殖废水处理的研究中发现,细菌和藻类之间的共生关系显著增强了在孵化后21天内虾废水中有机氮、磷酸盐的去除,这个结果将有助于处理全球大型虾类养殖设施的废水。此外,某些益生菌与藻类共生时分泌EPS,EPS有助于形成生物絮团^[70]。这种絮团不仅可以作为天然饵料^[71],还可以吸附水体中的悬浮颗粒、重金属离子以及部分病原体,起着净化水质与减少病害的作用^[72],这为可持续的水产养殖模式提升了生态效益与经济效益。除此之外,研究发现可以通过适当控制微藻和细菌之间的相互作用有助于提炼生物柴油^[73]与氢气等可再生能源^[74],这为生物能源领域开辟了绿色、可持续发展的创新发展路径。

3 菌藻共生在深化生态修复中的潜力

生态修复是协助已退化或被破坏的生态环境恢复的过程^[75],在这个复杂且关键的过程中,菌藻共生具有多维度、深层次的环境修复与平衡的作用。藻类作为光合自养生物,转化产生有机物并储存能量^[76];细菌则将有机物转化为无机态,产生的无机物又便于藻类吸收利用^[77],形成一个精密的物质循环回路,确保生态系统中营养物质的高效利用,避免物质的过度积累与匮乏,维持生态系统的

稳定运行^[78]。菌藻共生系统为众多生物提供了多种多样的生存条件与资源,尤其是在一些退化生态系统中更为重要,例如喀斯特退化生态系统中的生物结皮^[79],这使得退化生态系统在面临外界干扰时具有更强的自我恢复能力^[80]。在环境变化时,菌藻共生的协同作用还可以有效减轻不利因素对生态系统的干扰,这维持了生态系统平衡并确保在受到干扰时尽快恢复。除在环境的酸碱度发生变化时细菌的分泌物可调节外,藻类还可通过调节自身的生理机制以适应环境变化,如调节光合色素组成与含量^[81]、光合呼吸速率^[82]等。

菌藻共生体系能够高效降解污染物、促进植物生长,加速生态修复的进程。郝凯旋等^[83]发现,菌藻系统组成成分不同,对污染的去除效率和生物质产出量也不同,因此合理利用菌藻共生关系能够提升生态修复的效率。Gatheru等^[84]发现鞘氨醇单胞菌能够辅助植物修复,Krug等^[85]发现促进植物生长的甲基杆菌可以选择性地增加微藻的生物量,强调了菌藻共生能够在可持续生物技术和农业的巨大发展潜力。此外,在现代生物技术层面,基因编辑等生物技术的发展使得菌藻共生体系的优化得到了发展。Liu等^[86]通过基因编辑技术敲除了海洋硅藻的*PtSLC24A*基因,揭示了该基因在种群密度信号感知等作用,为工业生产中实现藻类的高密度培养提供了重要思路。Zhang等^[87]在基于光合微生物燃料电池的实验中,实现了能源回收、污染物去除和藻类生产的同步进行。Sahu等^[88]提出菌藻共生体能够有效控制染料去除,并运用人工智能预测处理过程的准确性和效率的方法。因此,菌藻共生关系研究与现代生物技术和信息技术的深度融合成为了生态工程技术创新的关键驱动力,通过深入剖析菌藻之间的相互作用机制与现代生物技术的结合,将有助于开发出新型且高效的菌藻共生生态修复技术。

4 展望

如今关于菌藻共生之间物质交换与协同效应的机制研究有较大进展,但菌藻间信号传导与基因表达调控机制在不同环境中的动态响应规律仍不明确,且缺乏系统定量评估其协同效应的研究方法,制约了该技术的精准调控与应用推广。因此应该大力加强基础研究,着力研发高效培养技术,建立标准化的培养流程,同时开发先进的监测设备和

智能控制系统,积极运用多组学技术探索菌藻互作机制以及对协同效应的精准定量评估。在菌藻共生应用方面,也应该注意筛选和设计 with 现有工艺兼容的菌藻共生系统,从而推动实际应用与发展。

中国土地沙漠化主要在北方,社会经济与生态环境都受沙漠化严重影响^[89],生物土壤结皮是沙漠化防治的“工程师”,生物土壤结皮广泛存在于干旱和半干旱地区,在维持土壤稳定性、防止水土流失、改善土壤肥力与促进生态系统恢复等方面发挥重要作用^[90]。目前关于菌藻共生的培养研究较多地通过分离菌藻共生体中的单一菌体进行培养,对于多种菌类与藻类的共生现象以及菌藻体外培养的研究较少。多种菌类与藻类的共生体增加了生态系统的稳定性与净化能力,并推动了生物协同进化。此外,进行体外培养的条件可精准控制,便于研究单一因素或多因素对菌藻共生体的影响,且实验的可重复性高,有利于标准化和规模化的研究与应用开发。未来需要更进一步深入对菌藻共生体深层作用机制的研究,为生态环境修复提出更好的绿色方针。

参考文献:

- [1] 潘昌祥,欧阳茜如,廖梦榆,等.西北干旱区沙漠化土地生态修复技术及沙产业的适用范围[J].中国沙漠,2023,43(5):155-165.
- [2] 徐佳杰,张妮,谢周云,等.基于文献计量的菌藻共生技术研究现状及发展趋势[J].环境科学学报,2023,43(7):401-412.
- [3] Rolshausen G, Hallman U, Grande F D, et al. Expanding the mutualistic niche: parallel symbiont turnover along climatic gradients[J]. Proceedings. Biological Sciences, 2020, 287(1924): 20192311.
- [4] Ramanan R, Kim B H, Cho D H, et al. Algae-bacteria interactions: Evolution, ecology and emerging applications [J]. Biotechnology Advances, 2016, 34(1): 14-29.
- [5] 金忠友,陈志宏,郑政,等.水环境菌藻共生相互作用研究进展[J].环境污染与防治,2023,45(6):870-874.
- [6] 刘园园.着生藻类和浮游藻类在三峡库区河流健康评价中的适宜性比较研究[D].重庆:西南大学,2018.
- [7] 郑强,贺博闻,史文卿,等.海洋超微型蓝细菌聚球藻的生态学进展[J].厦门大学学报(自然科学版),2023,62(3):301-313.
- [8] Zhang M, Lu T, Paerl H W, et al. Feedback regulation between aquatic microorganisms and the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2019, 85(21): e01362-19.
- [9] Liu X Y, Hong Y, Zhai Q Y, et al. Performance and mechanism

- of *Chlorella* in swine wastewater treatment: roles of nitrogen-phosphorus ratio adjustment and indigenous bacteria[J]. *Biore-source Technology*, 2022, 358: 127402.
- [10] Schvarcz C R, Wilson S T, Caffin M, et al. Overlooked and widespread pennate diatom-diazotroph symbioses in the sea[J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 799.
- [11] 张增虎,唐丽丽,张永雨.海洋中藻菌相互关系及其生态功能[J]. *微生物学通报*, 2018, 45(9): 2043–2053.
- [12] Pichler G, Muggia L, Carniel F C, et al. How to build a lichen: from metabolite release to symbiotic interplay[J]. *New Phytologist*, 2023, 238(4): 1362–1378.
- [13] 李新荣,张元明,赵允格.生物土壤结皮研究:进展、前沿与展望[J]. *地球科学进展*, 2009, 24(1): 11–24.
- [14] Wang Y, Li R, Wang D, et al. Regulation of symbiotic interactions and primitive lichen differentiation by *UMP1* MAP kinase in *Umbilicaria muhlenbergii* [J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 6972.
- [15] 鲍婧婷,孙靖尧,王进.生物土壤结皮中微生物群落特征综述[J]. *中国沙漠*, 2022, 42(6): 33–43.
- [16] Du Z Y, Alvaro J, Hyden B, et al. Enhancing oil production and harvest by combining the marine alga *Nannochloropsis oceanica* and the oleaginous fungus *Mortierella elongata* [J]. *Biotechnology for Biofuels and Bioproducts*, 2018, 11: 174.
- [17] Du Z Y, Zienkiewicz K, Vande Pol N, et al. Algal-fungal symbiosis leads to photosynthetic mycelium[J]. *eLife*, 2019, 8: e47815.
- [18] Villacorte L O, Ekowati Y, Calix-Ponce H N, et al. Improved method for measuring transparent exopolymer particles (TEP) and their precursors in fresh and saline water[J]. *Water Research*, 2015, 70: 300–12.
- [19] Lipsman V, Shlakhter O, Rocha J, et al. Bacteria contribute exopolysaccharides to an algal-bacterial joint extracellular matrix [J]. *NPJ Biofilms and Microbiomes*, 2024, 10(1): 36–43.
- [20] Bonfante P. Algae and fungi move from the past to the future [J]. *eLife*, 2019, 8: e49448.
- [21] Muñoz-Marín M D C, Magasin J D, Zehr J P. Open ocean and coastal strains of the N_2 -fixing cyanobacterium UCYN-A have distinct transcriptomes[J]. *PLOS One*, 2023, 18(5): e0272674.
- [22] Lutzoni F, Nowak M D, Alfaro M E, et al. Contemporaneous radiations of fungi and plants linked to symbiosis [J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 5451.
- [23] 任艳龙.复合式氧化沟-菌藻共生系统脱氮性能的试验研究[D].重庆:重庆大学,2015.
- [24] Cai T, Park S Y, Li Y. Nutrient recovery from wastewater streams by microalgae: status and prospects[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2013, 19: 360–369.
- [25] 孙宏,李园成,王新,等.菌藻共生系统在生猪养殖污水处理中的应用及其互作机制的研究进展[J]. *中国畜牧杂志*, 2021, 57(2): 11–16.
- [26] Karya N, Van der Steen N P, Lens P N L. Photo-oxygenation to support nitrification in an algal-bacterial consortium treating artificial wastewater [J]. *Bioresource Technology*, 2013, 134: 244–250.
- [27] Xiong Z H, Ma H J, Huang G L, et al. Treating sewage using co-immobilized system of *Chlorella pyrenoidosa* and activated sludge[J]. *Environmental Technology*, 2007, 28(1): 33–39.
- [28] 刘静,赵海涛,盛海君,等.铁对太湖常见藻类生长及 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 离子吸收的影响[J]. *环境科学与技术*, 2011, 34(1): 59–64.
- [29] Fallahi A, Rezvani F, Asgharnejad H, et al. Interactions of microalgae-bacteria consortia for nutrient removal from wastewater: a review[J]. *Chemosphere*, 2021, 272: 129878.
- [30] Lee J, Zhang L. The hierarchy quorum sensing network in *Pseudomonas aeruginosa* [J]. *Protein Cell*, 2015, 6: 26–41.
- [31] 宋水山,赵芊.细菌群体感应及其信号分子介导的植物-细菌跨界信息交流[J]. *微生物学杂志*, 2018, 38(1): 1–11.
- [32] 方艺苓.基于微生物群体感应的菌藻共生 MBR 污染物强化去除机制及膜污染控制研究[D].济南:济南大学,2023.
- [33] Amin S A, Hmelo L R, van Tol H M, et al. Interaction and signalling between a cosmopolitan phytoplankton and associated bacteria[J]. *Nature*, 2015, 522(7554): 98–101.
- [34] Dow L. How do quorum-sensing signals mediate algae-bacteria interactions[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(7): 1391.
- [35] Kaufmann G F, Sartorio R, Lee S H, et al. Revisiting quorum sensing: discovery of additional chemical and biological functions for 3-oxo-N-acylhomoserine lactones [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(2): 309–314.
- [36] Liu Z, Wang J, Zhang S, et al. Formation characteristics of algal-bacteria granular sludge under low-light environment: from sludge characteristics, extracellular polymeric substances to microbial community [J]. *Bioresource Technology*, 2023, 376: 128851.
- [37] Wang S, Zhang Y, Ge H, et al. Cultivation of algal-bacterial granular sludge and degradation characteristics of tetracycline [J]. *Water Environment Research*, 2023, 95(3): e10846.
- [38] Elahinik A, Haarsma M, Abbas B, et al. Glycerol conversion by aerobic granular sludge[J]. *Water Research*, 2022, 227: 119340.
- [39] 位文倩,孙昕.菌藻共培养对栅藻去除生活污水中氮磷和脂质积累的影响[J]. *环境化学*, 2023, 42(2): 646–657.
- [40] 易鑫.利用菌藻颗粒污泥处理低浓度市政废水的研究[D].大连:大连海洋大学,2024.
- [41] 廖怀玉,孙丽,李济斌,等.菌-藻共生生物膜污水处理研究进展[J]. *土木与环境工程学报(中英文)*, 2021, 43(4): 141–153.
- [42] Ren Z, Fu R, Sun L, et al. Unraveling biological behavior and influence of magnetic iron-based nanoparticles in algal-bacterial systems: a comprehensive review[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 915: 169852.
- [43] Leong Y K, Chang J S. Bioremediation of heavy metals using microalgae: recent advances and mechanisms [J]. *Bioresource Technology*, 2020, 303: 122886.

- [44] 马焱. 土壤中铁氧化物对重金属的微生物吸附原理及现状分析[J]. 现代园艺, 2020, 43(5): 33–35.
- [45] Qin G, Niu Z, Yu J, et al. Soil heavy metal pollution and food safety in China: Effects, sources and removing technology[J]. Chemosphere, 2021, 267: 129205.
- [46] 唐璐, 何彩群, 张志鹏. 土壤污染现状调查与土壤保护策略分析[J]. 皮革制作与环保科技, 2024, 5(11): 143–145.
- [47] Sarkar P, Roy A, Pal S, et al. Enrichment and characterization of hydrocarbon-degrading bacteria from petroleum refinery waste as potent bioaugmentation agent for in situ bioremediation[J]. Bioresource Technology, 2017, 242: 15–27.
- [48] 滕菲. 正构烷烃降解菌的筛选及降解过程中的变化特征[D]. 沈阳: 沈阳大学, 2016.
- [49] 程晓喧. 土壤中多环芳烃生物降解的差异性及其对源解析参数的影响[D]. 北京: 中国石油大学(北京), 2018.
- [50] 沈青. 地表水中藻类代谢对pH和含氧量影响分析[J]. 环境科学与技术, 2011, 34(增刊2): 261–262.
- [51] Zhao Y, Wang J. Mechanical sand fixing is more beneficial than chemical sand fixing for artificial cyanobacteria crust colonization and development in a sand desert[J]. Applied Soil Ecology, 2019, 140: 115–120.
- [52] Couradeau E, Giraldo-Silva A, De Martini F, et al. Spatial segregation of the biological soil crust microbiome around its foundational cyanobacterium, *Microcoleus vaginatus*, and the formation of a nitrogen-fixing cyanosphere[J]. Microbiome, 2019, 7(1): 55.
- [53] Garcia-Pichel F, Wojciechowski M F. The evolution of a capacity to build supra-cellular ropes enabled filamentous cyanobacteria to colonize highly erodible substrates[J]. PLOS One, 2009, 4(11): e7801.
- [54] Cania B, Vestergaard G, Kublik S, et al. Biological soil crusts from different soil substrates harbor distinct bacterial groups with the potential to produce *Exopolysaccharides* and *Lipopolysaccharides*[J]. Microbial Ecology, 2020, 79(2): 326–341.
- [55] Yan S, Yang J, Zhou S, et al. Biological soil crusts alleviate the stress of arsenic on rice germination and the underlying immobilization mechanisms[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2021, 227: 112839.
- [56] 焦冰洁, 徐琳, 李香真, 等. 黄土高原水蚀风蚀交错区固氮微生物群落多样性在生物结皮中的演变规律[J]. 生态学报, 2023, 43(23): 9662–9673.
- [57] Wang Z, Liu K, Du Y, et al. Biological soil crusts significantly improve soil fertility and change soil microbiomes in Qinghai-Tibetan alpine grasslands[J]. FEMS Microbiology Letters, 2024, 371: fnae088.
- [58] Cai H Y, Yan Z S, Wang A J, et al. Analysis of the attached microbial community on mucilaginous cyanobacterial aggregates in the eutrophic Lake Taihu reveals the importance of *Planctomycetes*[J]. Microbial Ecology, 2013, 66(1): 73–83.
- [59] Duan Y, Li Y, Zhao J, et al. Changes in microbial composition during the succession of biological soil crusts in alpine hulu buir sandy land, China[J]. Microbial Ecology, 2024, 87(1): 43–53.
- [60] Bethany J, Giraldo-Silva A, Nelson C, et al. Optimizing the production of nursery-based biological soil crusts for restoration of arid land soils[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2019, 85(15): e00735.
- [61] Song H, Peng L, Li Z, et al. Metal distribution and biological diversity of crusts in paddy fields polluted with different levels of cadmium[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 184: 109620.
- [62] Xiao Z, Peng M, Mei Y, et al. Effect of organosilicone and mineral silicon fertilizers on chemical forms of cadmium and lead in soil and their accumulation in rice[J]. Environmental Pollution, 2021, 283: 117107.
- [63] Mahanty T, Bhattacharjee S, Goswami M, et al. Biofertilizers: a potential approach for sustainable agriculture development[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2017, 24(4): 3315–3335.
- [64] Beneduzi A, Ambrosini A, Passaglia L M. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Their potential as antagonists and biocontrol agents[J]. Genetics and Molecular Biology, 2012, 35(4): 1044–1051.
- [65] Stirk W A, Bálint P, Tarkowská D, et al. Hormone profiles in microalgae: gibberellins and brassinosteroids[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 70: 348–353.
- [66] 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(1): 225–240.
- [67] Geries L S M, Elsadany A Y. Maximizing growth and productivity of onion (*Allium cepa* L.) by *Spirulina platensis* extract and nitrogen-fixing endophyte *Pseudomonas stutzeri*[J]. Archives of Microbiology, 2021, 203(1): 169–181.
- [68] Kang Y, Kim M, Shim C, et al. Potential of algae-bacteria synergistic effects on vegetable production[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 656662.
- [69] Bhatt P, Brown P B, Huang J Y, et al. Algae and indigenous bacteria consortium in treatment of shrimp wastewater: a study for resource recovery in sustainable aquaculture system[J]. Environmental Research, 2024, 250: 118447.
- [70] Huang H, Liu X, Lang Y, et al. Breaking barriers: bacterial-microalgae symbiotic systems as a probiotic delivery system[J]. Journal of Nanobiotechnology, 2024, 22(1): 371–379.
- [71] Wang Y, Zhou P, Zhou W, et al. Network analysis indicates microbial assemblage differences in life stages of *Cladophora*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2023, 89(3): e0211222.
- [72] 赵晨冉, 李秀辰, 张国琛, 等. 生态净化海水养殖尾水国内外研究进展[J]. 中南农业科技, 2022, 43(6): 180–184.

- [73] Gilmour D J. Microalgae for biofuel production[J]. *Advances in Applied Microbiology*, 2019, 109: 1–30.
- [74] Yao S, Lyu S, An Y, et al. Microalgae-bacteria symbiosis in microalgal growth and biofuel production: a review[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2019, 126(2): 359–368.
- [75] Fu B, Liu Y, Meadows M E. Ecological restoration for sustainable development in China[J]. *National Science Review*, 2023, 10(7): nwad033.
- [76] Prézelin B B, Alberte R S. Photosynthetic characteristics and organization of chlorophyll in marine dinoflagellates[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1978, 75(4): 1801–1804.
- [77] Liu G, Sun J, Xie P, et al. Mechanism of bacterial communities regulating litter decomposition under climate warming in temperate wetlands[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2023, 30(21): 60663–60677.
- [78] Nowruzzi B, Shishir M A, Porzani S J, et al. Exploring the interactions between algae and bacteria[J]. *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry*, 2022, 22(20): 2596–2607.
- [79] Cao W, Xiong Y, Zhao D, et al. Bryophytes and the symbiotic microorganisms, the pioneers of vegetation restoration in karst rocky desertification areas in southwestern China[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2020, 104(2): 873–891.
- [80] Wang C, Yu W, Ma L, et al. Biotic and abiotic drivers of ecosystem multifunctionality: evidence from the semi-arid grasslands of northern China[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 887: 164158.
- [81] Schramma N, Canales G C, Jalaal M. Light-regulated chloroplast morphodynamics in a single-celled dinoflagellate[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, 121(47): e2411725121.
- [82] Ten Veldhuis M C, Ananyev G, Dismukes G C. Symbiosis extended: exchange of photosynthetic O₂ and fungal-respired CO₂ mutually power metabolism of lichen symbionts[J]. *Photosynthesis Research*, 2020, 143(3): 287–299.
- [83] 郝凯旋, 陈文兵, 母锐敏, 等. 菌藻系统对废水中氮磷去除规律的研究[J]. *山东建筑大学学报*, 2019, 34(5): 50–54.
- [84] Gatheru Waigi M, Sun K, Gao Y. Sphingomonads in microbe-assisted phytoremediation: tackling soil pollution[J]. *Trends in Biotechnology*, 2017, 35(9): 883–899.
- [85] Krug L, Morauf C, Donat C, et al. Plant growth-promoting methylobacteria selectively increase the biomass of biotechnologically relevant microalgae[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 427–436.
- [86] Liu X, Zuo Z, Xie X, et al. SLC24A-mediated calcium exchange as an indispensable component of the diatom cell density-driven signaling pathway[J]. *The International Society for Microbial Ecology*, 2024, 18(1): wrac039.
- [87] Zhang H, Yan Q, An Z, et al. A revolving algae biofilm based photosynthetic microbial fuel cell for simultaneous energy recovery, pollutants removal, and algae production[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 990807.
- [88] Sahu S, Kaur A, Singh G, et al. Integrating biosorption and machine learning for efficient remazol red removal by algae-bacteria co-culture and comparative analysis of predicted models[J]. *Chemosphere*, 2024, 355: 141791.
- [89] 贾毅立, 李洋, 范琳. 我国北方沙化土地综合治理对策[J]. *林业科技通讯*, 2024(9): 46–49.
- [90] Mackelprang R, Vaishampayan P, Fisher K. Adaptation to environmental extremes structures functional traits in biological soil crust and hypolithic microbial communities[J]. *mSystems*, 2022, 7(4): e0141921.

Algal-bacteria interactions and their potential functions in ecological restoration areas

Zhang Jingweng¹, Yin Jinyue¹, Huo Jiaqi¹, Cheng Feng¹, Gao Na¹, Yang Rui¹,
Bao Jingting², Wang Jin^{1,3}

(1.College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China; 2.School of Biological and Environmental
Engineering, Xi'an University, Xi'an 710065, China; 3.Shapotou Desert Research and Experiment Station, Northwest In-
stitute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

Abstract: As a significant emerging technology in recent years for environmental pollution control and degraded ecological environment restoration, algal-bacterial symbiosis has received extensive attention. The fungal and algal components demonstrate intricate interconnections across physiological and biochemical mechanisms, encompassing physical structural associations, biogeochemical nutrient cycling, and cellular signal transduction pathways. Currently, this technology can be applied to various fields including water pollution control, aquaculture tailwater treatment, and soil remediation, playing a crucial role in the green restoration of the ecological environment. However, current research still faces challenges. The symbiotic mechanism has not been fully clarified, and the long-term stability and controllability of the symbiotic system in complex environments require in depth exploration. This study synthesizes contemporary scholarship on fungal-algal symbiotic systems, this paper analyzes the research progress of the algal-bacterial symbiotic mechanism and ecological restoration practices, looks ahead to the future development direction of algal-bacterial symbiosis, and provides theoretical and practical references for further research in related fields of soil desertification control.

Key words: algal-bacterial symbiosis; material cycling; ecological restoration; biological soil crusts