

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2017, 27(1): 22–44

doi.org/10.15407/alg27.01.022

УДК 574.5:582.26: 581.526.323

ШНЮКОВА Е.И., ЗОЛОТАРЕВА Е.К.

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
ул. Терещенковская, 2, Киев 01601, Украина

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЭКЗОПОЛИСАХАРИДОВ *BACILLARIOPHYTA*. ОБЗОР

Рассматривается роль *Bacillariophyta* в формировании биопленок – сообществ микроорганизмов, погруженных в матрикс из клейкой слизи, выделяемой ими во внеклеточное пространство и состоящей из комплекса полимерных веществ. Обсуждается экологическая функция биопленок в прибрежных экосистемах и зонах эстуариев, а также роль диатомовых экссудатов в экологии клеток, развивающихся на морских отложениях и являющихся важным источником углеводных компонентов. Более половины поступающего в глубины океана органического углерода, значительная часть которого представлена растворимыми органическими соединениями, является продуктом фотосинтеза *Bacillariophyta*. В зависимости от подвижности и внешних условий диатомовые водоросли способны выделять в окружающую среду значительные количества полимерных веществ, главным образом экзополисахаридов (ЭПС). Одной из основных экологических функций ЭПС в водных экосистемах является биостабилизация осадочного материала, обеспечивающая сохранение структуры литоральных зон, подвергающихся эрозии.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, экзополисахариды, роль ЭПС в экосистемах, ЭПС биопленки, фитобентос, фотосинтез, симбиотические ассоциации бактерий и микроводорослей.

Введение

Bacillariophyta являются фотоавтотрофными протистами, обеспечивающими до 40% морского и около одной пятой глобального годового производства первичного органического вещества, которое в пересчете на углерод составляет 20 пг (10^{15} · г). Продукты фотосинтеза диатомовых водорослей ответственны за бóльшую часть потока органического углерода, поступающего в глубинные слои океана (Kirchman, 2010).

Значительная часть продуктов первичной фотосинтетической ассимиляции углерода диатомовых (от 30 до 60%) может секретироваться во внешнюю среду в виде коллоидных (водорастворимых) полимеров преимущественно углеводной природы – экзополисахаридов (ЭПС) (Myklestad, 2000). ЭПС – это ряд крупных секретлируемых микроорганизмами молекул, обладающих широким спектром физических и химических, а также биологических свойств (Шнюкова, Золотарева, 2015; Decho, 2000; Shnyukova, Zolotareva, 2015).

Внеклеточные полимерные вещества состоят в основном из полисахаридов, а также белков, нуклеиновых кислот, липидов, гуминовых веществ (Amon et al., 2001; Magaletti et al., 2004).

© Шнюкова Е.И., Золотарева Е.К., 2017

Одной из главных функций ЭПС в морских экосистемах является биостабилизация осадков, необходимая для сохранения структуры подверженных эрозии литоральных зон (Paterson, 1989; Decho, 1990; Decho et al., 1993). Они заполняют межклеточное пространство микробных агрегатов и формируют структуру матрикса биопленок. ЭПС обеспечивают первоначальное прикрепление клеток к различным субстратам, защищают их от обезвоживания и механического повреждения (Vu et al., 2009). Связывая окружающие частицы и стабилизируя субстрат, они защищают биосистемы литорали от высушивания во время приливных циклов. ЭПС являются важным ресурсом для жизнедеятельности множества водных организмов и могут обеспечивать до 50% общей первичной продукции зон эстуариев (Underwood, Kromkamp, 1999).

Существенным фактором для морской экологии является высвобождение в водную среду большого количества гликанов в результате лизиса клеток *Bacillariophyta*. Наличие этих полисахаридов может оказаться весомым питательным резервом, поддерживающим жизнедеятельность водорослей в экстремальных условиях. Это подтверждается данными о том, что ЭПС могут выполнять функцию временного внеклеточного депо углеводов, которые в зависимости от условий среды и функциональных потребностей в них могут повторно транспортироваться в окружающую среду (Fang et al., 2008).

Роль экзополисахаридов *Bacillariophyta* в формировании биопленок

Многие геохимические и биологические процессы, которые регулируются микроорганизмами, происходят в пределах микросреды. Эти процессы локализованы в клетках матрицы из полимерных внеклеточных органических веществ, имеющих собирательное название «бактериальные биопленки» (Decho, 2000).

Биопленки представляют собой сообщества микроскопических организмов, расположенных на какой-либо биотической или абиотической поверхности и прикрепленных друг к другу. Поверхности, находящиеся в контакте с водной средой, при наличии необходимых биогенных компонентов обычно обрастают биопленками (биообрастание). В биопленках клетки бактерий и микроводорослей погружены в матрикс из клейкой слизи, выделяемой ими во внеклеточное пространство и состоящей из полимерных веществ, главным образом полисахаридов (Stoodley et al., 2002; Orvain et al., 2003; Van Colen et al., 2014).

Типичная биопленка (см. рисунок) наиболее развита вблизи поверхности отложений, где *Bacillariophyta* и другие фототрофы являются основными продуцентами ЭПС.

Биопленка состоит из клеток микроорганизмов, таких как диатомовые водоросли, цианобактерии, гетеротрофные бактерии, погруженные в матрицу внеклеточных полимерных соединений (ЭПС), которые плотно охватывают частицы осадка (Decho, 2000).

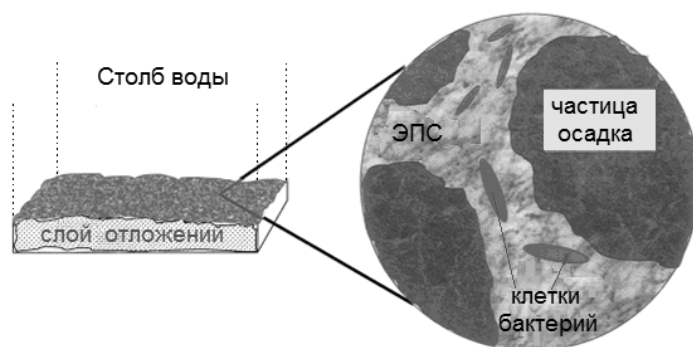


Схема бактериальной биопленки литоральных осадочных отложений

Микроводоросли участвуют в образовании биопленок под влиянием ряда факторов, включая клеточное распознавание мест прикрепления к поверхности и наличие питательных или агрессивных веществ, кислорода и т. д. При образовании биопленки клетка обычно меняет своё поведение генетически детерминированным образом. Итак, биопленки — это самоорганизующиеся, трехмерные структуры, обладающие рядом особенностей в зависимости от природы бактериально-микроводорослевого консорциума и условий обитания. Их вклад в формирование береговых линий в зонах приливов, эстуариев огромен. Важнейшей функцией высокогидратированных ЭПС является защита микробиологических сообществ прибрежных зон от высыхания при отливах или обмелении русла рек (Hoagland et al., 1993; Lind et al., 1997; Jesus et al., 2006).

Анализ имеющихся данных относительно всех аспектов взаимодействия между компонентами биопленок свидетельствует о разноплановом характере поведения водорослей и бактерий. Следует выделить такие направления этого взаимодействия (Grossart et al., 2005):

- бактерии и микроводоросли создают симбиозы, в которых бактерии используют экссудаты фитопланктона, а водоросли растут за счет бактериальных метаболитов, таких как реминерализированные питательные вещества, витамины и другие факторы роста;

- бактерии выступают по отношению к фитопланктону как паразиты и, следовательно, могут вызвать лизис и гибель хозяев, в то время как водоросли способны также подавлять рост бактерий, выделяя антибиотики;

- в симбиотических ассоциациях бактерии фактически не оказывают негативного воздействия на микроводоросли, однако в стрессовых условиях комменсальные взаимоотношения могут смениться паразитическими;

- бактерии весьма слабо связаны с фитопланктоном и таким образом могут эффективно конкурировать за ограниченные питательные ресурсы, например за фосфаты.

В зависимости от физиологического состояния одни и те же бактерии могут либо стимулировать, либо, наоборот, подавлять рост водорослей. В свою очередь, экссудаты водорослей влияют на формирование и активность различных бактериальных сообществ, которые, со своей стороны, контролируют количество и состав выделяемых растворимых органических соединений (Grossart et al., 2005, 2006). Имеются данные о массовом продуцировании внеклеточных полимеров в различных водных средах, особенно в периоды истощения питательных веществ. В этих условиях часто увеличивается как синтез, так и выделение этих полимеров (Biddanda, Benner, 1997; Sondergaard et al., 2000).

Существует представление о том, что ЭПС влияют на структуру биопленок, изменяя их физико-химические характеристики, такие, например, как пористость или механическая стабильность осадка (Orvain et al., 2003; Spears et al., 2008). Это происходит благодаря связывающим способностям ЭПС, скрепляющим отложения с мелкими размерами гранул и с более крупной и активной поверхностью, что увеличивает площадь контакта поверхности с этими экзополимерами (de Brouwer, Stal, 2001; de Brouwer et al., 2003, 2006). Биопленки определяют физико-химические свойства активного ила, состоящего из хлопьевидных структур, содержащих сложные композиции ЭПС (Raszka et al., 2006).

Гетеротрофные бактерии в большей мере рассматриваются в качестве деструкторов органического матрикса биопленок (Goto et al., 2001; Haynes et al., 2007; Bruckner et al., 2008), однако бактерии также являются продуцентами ЭПС, которые наряду с внеклеточными полимерами *Bacillariophyta* способствуют стабилизации осадка путем склеивания и связывания его частиц (Stal, 2010). Увеличение стабильности осадка достигается тем, что ЭПС заполняют пространство между частицами и способствуют сцеплению элементов дисперсной фазы (Andersen, 2001).

Эффективность стабилизации отложений при этом зависит от количественного и качественного состава полимерных компонентов биопленки (Flemming, Wingender, 2001). Установлено, например, что бактериальные комплексы имеют более высокий уровень стабилизационного потенциала по сравнению с аксеническими культурами микроводорослей. Однако при совместном присутствии бактерий и микроводорослей стабилизационный эффект ЭПС был более значительным — он в 1,2 раза превышал действие бактериальных комплексов, испытанных автономно, и в 1,7 раза — эффект ЭПС из аксенических культур *Bacillariophyta* (Lubarsky et al., 2010).

Вертикальная миграция всплывающих во время приливов транзитных биопленок, содержащих микрофитобентосные водоросли (в основном пеннатные *Bacillariophyta*), описана как адаптационная стратегия, максимизирующая фотосинтетическую деятельность при минимизации фотоингибирования (Jesus et al., 2006). Многие донные

Bacillariophyta, обладая свойством вертикальной миграции, обеспечивают клеткам возможность перемещаться в узкой световой зоне в верхних нескольких миллиметрах осадков, и эта моторика водорослей также тесно связана с их способностью продуцировать ЭПС за счет фотосинтеза (Lind et al., 1997, Underwood, Paterson, 2003).

Продуцирование экзополисахаридов *Bacillariophyta* в зависимости от фаз развития, сезона и условий роста культур

Различные виды *Bacillariophyta* отличаются интенсивностью выделения ЭПС в зависимости от условий окружающей среды (Staats et al., 1999; Smith, Underwood, 2000). У отдельных видов растворимые полимерные органические соединения высвобождаются с различной скоростью в зависимости от темпов их роста, фазы развития культуры, доступности питательных веществ в среде обитания (Alcoverro et al., 2000; Guerrini et al., 2000; Granum et al., 2002; Urbani et al., 2005).

Продуцирование ЭПС в период развития культур происходит неравномерно. Например, при анализе секреции ЭПС аксенической культурой морской эпипелической диатомовой водорослью *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reimann et Lewin отмечено преобладание углеводных экзополиоз в течение переходного периода от экспоненциального роста культуры к стационарной фазе (Staats et al., 1999).

Исследования, посвященные продуцированию органических соединений диатомовой водорослью *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve в зависимости от темпов ее роста, показали, что у *S. costatum* этот процесс также более активен в период перехода от экспоненциального роста к стационарной фазе. Так, клеточная продуктивность, т. е. количество углерода в расчете на клетку за день до перехода культуры с экспоненциальной к стационарной фазе, увеличилась с нуля до 3,9 пг (Muklestad, 1974, 1977; Mague et al., 1980).

Другие данные указывают на то, что пул внеклеточного углерода был заметно выше в течение всего экспоненциального периода роста культур и в 8 раз превышал аналогичный показатель стационарного этапа развития культур (Granum et al., 2002). Приведенные результаты согласуются с аналогичными исследованиями морской диатомовой водоросли *Chaetoceros affinis* Lauder (Muklestad et al., 1989). Кроме того, увеличение экскреции углерода с 2–4% до 14–65% экспоненциально растущими клетками культуры *S. costatum* на экспоненциальной фазе роста установлено при дефиците питательных веществ (Ignatiades, Fogg, 1973).

Максимальные темпы роста при переходе от экспоненциальной к стационарной фазе роста культур характерны также для морских *Bacillariophyta* – *C. closterium*, *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal и *S. costatum* (Urbani et al., 2005).

В целом, существующие представления по данному вопросу согласуются с мнением, высказанным Гроссардом с соавт. (Grossart et al., 2006), о том, что рост водорослей и экскреция ими органических

веществ в значительной степени зависят от присутствия различных бактериальных, а также состава водорослевых сообществ. Кроме того, необходимо учитывать, что водорослево-бактериальные взаимодействия варьируют при изменении концентрации неорганических питательных веществ, витаминов и микроэлементов.

Активное выделение углеводов соединений, которое происходит в переходный период между фазами роста после истощения культуральной среды *S. costatum* по нитратам, совпадает с 15%-ной гибелью клеток. Этот факт подтвержден выделением внеклеточного органического углерода радиоактивно ^{14}C -меченой культурой. Кроме того, появление значительной фракции экзополисахаридов свидетельствует о лизисе клеток с потерей β -1,3-глюканов. Жизнеспособные клетки *S. costatum* продуцируют во внеклеточное пространство 33% полисахаридов, 15% моносахаридов и 5% свободных аминокислот в пересчете на углерод (Granum et al., 2002).

Данные, полученные Вильямсом (Williams, 1990), свидетельствует о резком усилении продуцирования экзометаболитов при переходе от экспоненциальной к стационарной фазе роста и о временном дисбалансе их внутренних пулов при замедлении роста, индуцированного, например, истощением внешнего источника азота. Исследователь проанализировал сезонные циклы формирования биоматериала, растворенного органического углерода, а также азота и установил, что сезонное образование растворенной органической фракции во всех исследованных участках сравнимо или превышает по количеству содержание твердых частиц биоматериала (Williams, 1995). При этом с середины до конца лета отмечено накопление богатой углеродом растворенной органической фракции, в которой отношение углерода к азоту (C : N) в два или более чем в два раза превышало оптимальное. Это соотношение, по расчетам американского океанографа А.С. Редфилда (1958), в сбалансированной среде составляет 6,6 (100 частей углерода : 16 частей азота). По предположению Вильямса, результатом полученных им ранее данных был недостаток в среде азота.

Известно также, что изменение соотношения C : N в питательных растворах нарушает качественный состав биомассы микроводорослей (Stepanov, Zolotareva, 2011, 2015).

Информация о характере продуцирования углеводов отдельными видами литоральных *Bacillariophyta* весьма ограничена. Проведены, например, исследования внеклеточных углеводов с низкой и высокой молекулярной массой, выделяемых аксеническими культурами пяти видов бентосных устьевых *Bacillariophyta* — *Cylindrotheca closterium*, *Navicula perminuta* (Grün.) in Van Heurck, *Nitzschia frustulum* (Kütz.) Grunow, *Nitzschia sigma* (Kütz.) Grunow и *Surirella ovata* (Kütz.) Grunow. Эти виды в процессе роста экскретировали коллоидные углеводы с их максимальным содержанием в стационарной фазе. Так, в логарифмической фазе роста внеклеточные полимерные вещества составляли

приблизительно 20%, однако перед наступлением стационарной фазы их содержание резко увеличивалось до 34–50%. В качестве запасных углеводов все виды синтезировали глюканы с максимальным их пулом при переходе от логарифмической к стационарной фазе (Smith, Underwood, 2000).

Взаимодействия между бактериями и растворенными в морях органическими веществами – крупнейшим пулом активного органического материала, играют важную роль в глобальном цикле углерода. Например, исходный состав растворимых органических компонентов в естественных популяциях водорослей арктических льдин характеризуется высоким уровнем нейтральных сахаров – 14%, растворенного органического углерода и аминокислот – 7,4%, доминированием глюкозы – 75 мол% и глутаминовой кислоты – 25 мол%. В экспериментальных условиях было показано, что при разложении свежей биомассы водорослей в течение 10 дней 30% растворенного органического углерода ассимилируется бактериями. При этом более половины утилизированного органического углерода составляют нейтральные сахара и аминокислоты.

Таким образом, бактерии выборочно удаляют биологически активные компоненты, оставляя биоустойчивые и наряду с первичными продуцентами органического углерода – диатомовыми водорослями – выполняют важную экологическую роль при формировании комплекса растворимых в морской воде органических веществ (РОВ). Существует точка зрения о том, что изменение химического состава РОВ может служить индикатором диагенетического состояния и биодоступности органического материала в морской воде (Amon et al., 2001).

Экзополисахариды *Bacillariophyta* из зон эстуариев

Переходную зону между речными и морскими средами образуют эстуарии. Слово «эстуарий» происходит от латинского слова *aestuarium*, означающего «затопляемое устье реки», производное от термина *aestus* – «прилив». Они характеризуются активными процессами смешения речных и морских вод под воздействием приливов, волн, осадков. Мягкие отложения в зонах эстуариев формируются разнообразным сообществом эвкариотических и прокариотических организмов (Underwood, Paterson, 2003). Микроводоросли переносятся с водными потоками и их продуктивность в значительной степени зависит от мутности воды. Приток морской и пресной воды обеспечивает высокий уровень питательных веществ как в толще воды, так и в донных отложениях, что делает устья одними из самых продуктивных природных мест обитания в мире. Используя благоприятные условия, в устьях рек активно развиваются представители *Bacillariophyta*, продуцирующие ЭПС (McLusky, Elliott, 2004). В микрофитобентосной флоре устьев рек доминируют пеннатные *Bacillariophyta* (Smith, Underwood, 2000).

В мутных приливных системах на поверхности осадка эти организмы образуют самоорганизующиеся биопленки. Наличие этих

биопленок способно обеспечивать фиксацию до 300 г углерода на 1 м² (Underwood, Kromkamp, 1999) и формировать поток органических ассимилятов к донным и планктонным сообществам (Decho, 1990; Stal, 2003; Underwood, Paterson, 2003).

В ответ на изменяющиеся условия *Bacillariophyta* эстуариев продуцируют различные типы ЭПС (de Brouwer, Stal, 2001, 2006; Perkins et al., 2001; Underwood et al., 2004). Тесная связь между биомассой этих водорослей и фракциями углеводов из осадков указывает на то, что диатомовые экссудаты очень важны для организмов, живущих на отложениях, поскольку являются существенным источником углеводсодержащих биополимеров для донных и планктонных видов (Decho, 1990; Wustman et al., 1997; Bellinger et al., 2005; Debenay et al., 2007).

Биосистемы зон эстуариев испытывают возрастающее антропогенное воздействие. В этих зонах, в т. ч. в крупнейших городах мира: Нью-Йорке, Лондоне, Шанхае и др., проживает более 60% населения мира. В итоге устья рек загрязняются не только сточными водами, поступающими из прибрежных поселений, но и промышленными, сельскохозяйственными стоками и бытовыми отходами с огромных территорий, находящихся далеко вверх по течению (McLusky, Elliott, 2004). Кроме загрязняющих веществ, которые быстро распадаются в морской среде, эти стоки содержат недеградируемые пластмассы, пестициды, фураны, диоксины, фенолы и тяжелые металлы, потенциально опасные для всех жизненных форм эстуария.

Поскольку вода в «рукавах» эстуариев часто перемешивается недостаточно, они являются эффективной ловушкой биологических остатков — местом интенсивной микробной и химической активности. Частицы осадков и растительные отходы поддерживают микробные популяции, которые питаются органическими веществами. Эвтрофикация водных путей происходит при таких обстоятельствах, когда скорость поступления питательных субстратов превышает скорость их поглощения.

При гиперэвтрофикации водоемов может происходить бурное развитие («цветение») водорослей, в т. ч. представителями *Cyanophyta*, которые в этот период выделяют токсины и могут вызывать дефицит кислорода, в результате чего возможен замор рыбы и других обитателей водоемов (Биохимия ..., 1978). Основными питательными веществами, способствующими эвтрофикации, являются соединения фосфора и азота, причем в биосистемах эстуариев наиболее важным элементом для водной растительности становится азот. При его дефиците у некоторых видов *Cyanophyta* возрастает продуцирование ЭПС (Shniukova, Zolotareva, 2002). *Bacillariophyta*, благодаря вертикальной миграции и способности погружаться в донные отложения, ассимилируя соединения азота, транспортируют их в глубь водоема, снижая их концентрацию в поверхностных водах. После повторяющихся циклов денитрификации и нитрификации метаболически активные формы азота восстанавливаются до инертного N₂, что снижает эвтрофикацию водной

части эстуариев. Таким образом, массовое развитие диатомовых и формирование с их участием донных осадочных биосистем способствует очистке и «оздоровлению» воды (Haese et al., 2007).

Микрофитобентосные биопленки в донных отложениях устьев рек, состоящие из фотосинтезирующих водорослей, гетеротрофных бактерий и связанных с ними экзополимеров, содержат высокие концентрации растворимых в воде автохтонных органических веществ. Эти богатые углеводами полимерные композиции являются потенциально значимыми источниками углерода (Hofmann et al., 2009). Поэтому исследование форм органического углерода и источников натуральных органических веществ имеет большое значение для контроля над экологическими процессами в водных экосистемах (Chow et al., 2005).

ЭПС диатомовых водорослей литоральных зон

Важными ареалами, отделяющими землю от моря в форме естественной береговой зоны, являются литоральные отложения. Несколько верхних миллиметров литоральных седиментов на приливных участках представляют собой многообразную биомассу микробных консорциумов и микрофитобентоса. Литоральные мягкие отложения мелководных лагун входят в число самых продуктивных морских экосистем, способствующих формированию прибрежных пищевых сетей (Heip et al., 1995), в которых растущие на мягком осадке эпипелические *Bacillariophyta* выполняют доминирующую роль наиболее важных первичных продуцентов.

При уменьшении скорости течения частицы, поступающие с приливной водой, выпадают в виде осадка. Обычно более сильное приливное течение приносит более грубозернистый материал, отливное — более тонкие осадки. В результате образуются чередующиеся темные и светлые осадочные слои. Формирование осадочных отложений ускоряется при отсутствии сильных прибоев и постоянного морского течения, размывающего наносы.

Формирование осадочных слоев вдоль берегов французской Гвианы зависит от трех различных процессов: массовых осадений ила, сезонных обменов между илом и береговой линией и влиянием отливных циклов (Yallop et al., 2000; Debenay et al., 2007). После массового осадения илистых и минеральных частиц доминирующими становятся процессы переработки илистых отложений, которые регулируются приливными циклами и зависят от пороговых скоростей приливных течений. Микрофитобентос, в основном *Bacillariophyta*, исключительно важен для связывания осадка внеклеточными полимерными веществами. Даже в условиях эрозии и нерегулярности сезонных отложений, не позволяющих этим слоям зафиксироваться, их циклическому формированию способствует ритмичное поступление осадков с приливами.

Поверхности отложений колонизируются различными типами микрофитобентоса в зависимости от состава осадочных композиций

(Stal, 2003). Так, осадки из песка часто заселяются представителями синезеленых водорослей (*Cyanoprocarota*), секретирующих ЭПС, которые обладают широким спектром экологических функций, в т. ч. способствуют образованию плотных и жестких микробных матов (Шнюкова, Романенко, 1999; Шнюкова, 2002). Характерной особенностью илистых осадочных матов является формирование на них тонких биопленок *Bacillariophyta* (Stal, 2003; de Brouwer et al., 2006). Обе группы этих фототрофных микроводорослей продуцируют ЭПС, однако механизмы и причины их экскреции у них различны (Stal, 2003).

За счет увеличения порога эрозии микрофитобентос является основным компонентом прибрежной морфодинамики и способствует стабильности литоральных отложений благодаря обильному продуцированию внеклеточных полимерных веществ, главным образом сложных соединений углеводов – ЭПС (Smith, Underwood, 1998; de Brouwer et al., 2006; Shnyukova, Zolotareva, 2015).

Внеклеточные полимерные вещества, секретируемые *Bacillariophyta*, связывают осадочные отложения, формируют защитное микроокружение и иммобилизируют клетки бактерий, которые участвуют в формировании биопленок. Корреляция между биомассой *Bacillariophyta* и осадочными углеводными фракциями указывает на приоритетную роль диатомовых экссудатов в экологии клеток, живущих на литоральных отложениях и являющихся важным источником углеводного материала (Wustman et al., 1997; Underwood et al., 2004; Bellinger et al., 2005; Debenay et al., 2007).

Донные биопленки, которые образуются в период формирования приливных илистых зон, интересуют ученых с экологической точки зрения. Физико-химические параметры осадочного материала, такие, например, как плотность или механическая стабильность, модифицируются с участием образующихся в биопленках ЭПС (Orvain et al., 2003; Perkins et al., 2004; Spears et al., 2008). Исследования последних десятилетий позволили в значительной степени определить их состав и выявить наличие бактерий и грибов в биопленках микроводорослей (микрофитобентоса). Эти сообщества продуцируют сложную смесь не до конца идентифицированных полимерных соединений (Frølund et al., 1996). В частности, следует учитывать, что количество и соотношение внеклеточных полимерных веществ определяется местом развития фитопланктона, экологическими условиями, которые формируют пищевые цепи в каждой конкретной экосистеме (Stoodley et al., 2002; Stal, 2003; Underwood, Paterson, 2003).

С помощью конфокальной лазерной сканирующей микроскопии удалось показать формирование в диатомовых агрегатах отчетливых упорядоченных третичных структур ЭПС. По мнению исследователей, информация о структурных характеристиках ЭПС бентосных *Bacillariophyta* должна быть учтена в исследованиях, направленных на объяснение их роли в экологии литоральных систем. Однако функции третичных структур ЭПС, которые они могут выполнять как

посредники в физических и биологических процессах, протекающих в водных системах, в настоящее время еще мало понятны (de Brouwer et al., 2003; Mueller et al., 2006).

Увеличение продуцирования ЭПС донными диатомеями стимулирует образование бактериальных комплексов, в результате чего усиливается круговорот питательных веществ, обеспечивается защита от высыхания, формируется депо органического углерода для питания гетеротрофных морских организмов.

Важными составляющими устьевых микрофитобентосных биопленок являются эпипелические *Bacillariophyta*. Продуцирование ими углеводов является важным экологическим процессом. Литоральные *Bacillariophyta* создают основной фонд внеклеточных полимерных веществ, участвующих в стабилизации осадка и формировании бентосных пищевых цепей (Smith, Underwood, 2000). Они являются главными компонентами прикрепительных структур водорослей. Так, полисахариды, у которых преобладали 2,3-, t-, 3- и 4-связанные фукозильные, а также t- и 2-связанные глюкуроноукислотные остатки, были основными внеклеточными адгезивными полимерами, которые образовывались в процессе прикрепления клеток диатомей (Wustman et al., 1997).

Проанализировано пространственное распределение двух фракций внеклеточных водо- и ЭДТА-экстрагируемых углеводов водорослей, развивающихся в приливных илистых зонах трех станций Западной Европы, расположенных на побережье Нидерландов, Франции и Великобритании. В этих зонах вдоль поперечных разрезов берега и донных отложений на глубине до 5 см доминирующим компонентом микрофитобентоса были *Bacillariophyta*. Содержание углеводов у них с глубиной изменялось незначительно, а максимальное количество отмечалось у объектов, обитающих вдоль разрезов каждой литорали. Полученные количественные данные о продуцировании внеклеточных углеводов водорослями на двух станциях в пределах литорали удалось сгруппировать в отдельные кластеры. Очевидно, процессы, происходящие в исследованных зонах, зависят от изменений содержания внеклеточных углеводов. Изучение приливных биопленок этих илистых зон показало, что ЭПС, экстрагируемые водой, тесно связаны с *Bacillariophyta* и у них существуют динамические отношения с микрофитобентосом. Эти ЭПС богаты нейтральными сахарами, особенно глюкозой. ЭДТА-экстрагируемые ЭПС имеют прочный контакт с отложениями, возможно, посредством двухвалентных ионов. По мнению исследователей, эти внеклеточные углеводные полимеры являются одним из основных факторов структурирования и диагенеза береговых отложений и необходимы для предотвращения развития береговой эрозии за счет увеличения пороговых осадков (de Brouwer et al., 2003; Stal, 2003).

Согласно экспериментальным данным о распределении радиоактивной метки с ^{14}C -бикарбонатом, от 30 до 60% фотоассимилятов аксенических культур пяти видов бентосных устьевых диатомовых

(*Cylindrotheca closterium*, *Navicula perminuta*, *Nitzschia frustulum*, *N. sigma* и *Surirella ovata*) продуцируются в виде коллоидных (водорастворимых) углеводов и ЭПС. Последние составляют приблизительно 16% этой коллоидной фракции (Smith, Underwood, 2000).

Изучение темпов продуцирования ЭПС аксеническими культурами донных морских *Bacillariophyta* – *Navicula salinarum* и *Cylindrotheca closterium* – показало, что их внеклеточные полисахариды отличаются составом и представлены двумя различными типами. Эти водоросли секретируют ЭПС, слабо ассоциированные с клетками. Ни *N. salinarum*, ни *C. closterium* не формируют четко определенных полисахаридных капсул. ЭПС обоих видов состоят преимущественно из полисахаридов с включением небольшого количества белка, уроновых кислот и SO_4^{2-} -групп. Основными моносахаридными компонентами этих ЭПС являются глюкоза и ксилоза, в меньших количествах присутствуют несколько других моносахаридов. Предполагается, что мощность адгезии ЭПС и, вероятно, стабилизация литоральных отложений, на которых развиваются *Bacillariophyta* и продуцируются биопленки, определяются количеством отрицательно заряженных групп, представленных уроновыми кислотами и сульфатированными сахарами (Staats et al., 1999). При наличии биопленки большинство *Bacillariophyta* на свету обитает в верхней зоне (0,2 мм), в то время как в темноте они равномерно распределяются в верхних 2 мм осадка. В отсутствие биопленки четкой тенденции в распределении *Bacillariophyta* не наблюдается (de Brouwer, Stal, 2001).

Наблюдаемое простое соотношение между концентрацией коллоидных форм углеводов и микрофитобентосной биомассой в биопленках свидетельствует о высокой степени потенциальной сложности пула углеводов и отличии пропорций полимерного и неполимерного материала в различных биопленках. Близкие показатели, полученные при сравнении моносахаридного состава экстрактов природных комплексов и биомассы культур водорослей с использованием одних и тех же методов исследования, подтверждают выводы о важной роли полимеров *Bacillariophyta* в экологии литорали (Bellinger et al., 2005).

Структурирование ЭПС диатомовых водорослей с образованием макроагрегатов

В зависимости от подвижности и внешних условий *Bacillariophyta* способны выделять в окружающую среду различное количество экзополисахаридов. Экзополимеры диатомовых, содержащие большие количества уроновой кислоты и сульфатных групп, способны самопроизвольно агрегировать, формируя макроскопическую гелевую фазу (Underwood, Paterson, 2003; Magaletti et al., 2004; Urbani et al., 2005). Сульфатные группы полимеров удерживают молекулы воды, которые играют важную роль в образовании гелеобразной консистенции ЭПС. Внеклеточные полимеры, образованные преимущественно из полисахаридов, включают также значительное количество белков в форме протеогликанов и гликопротеинов.

В северной части Адриатического моря в определенные периоды наблюдается массовое появление желатинообразных агрегатов диатомей макроскопических размеров – «морского снега». Эти внеклеточные углеводы обеспечивают перенос продуктов фотосинтетической ассимиляции углерода из освещенных поверхностных зон в глубины океана, что чрезвычайно важно для жизнедеятельности различных водорослей и морской экологии в целом (Underwood, Paterson, 2003; Urbani et al., 2005).

Потенциально полезные для применения свойства экзополисахаридов – вязкость, текучесть, эмульгирующая активность и способность формировать гели в водных солевых растворах зависят от макромолекулярных параметров ЭПС: среднего размера цепи, радиуса вращения (R_G), средневесовой молекулярной массы (M_w), второго вириального коэффициента (A_2) и параметра жесткости (B), которые характеризуют способность полимера формировать удлиненные и жесткие цепи.

Структура слизистых макроагрегатов и продуцирование внеклеточных полисахаридов диатомовой водорослью *Cylindrotheca closterium*, выделенной в районе Северной Адриатики, исследованы методом атомно-силовой микроскопии (АСМ). Высокие разрешающие возможности этого метода позволили при работе в условиях окружающей среды получить информацию о сложных гетерогенных структурах, точно определить форму и горизонтальные размеры макромолекул в трех измерениях, вплоть до субнанометрового масштаба.

При изучении образования фибрилл на уровне единичной клетки с использованием АСМ было показано, что пучки волокон полимера простираются на расстояние до 10 мкм от поверхности клетки. В положении, близком к месту экскреции экзополисахаридов, размер фибрилл составляет 5–7 нм. На расстоянии 1 мкм от поверхности клетки наблюдается густая сеть фибрилл длиной 2–3 нм. При еще больших расстояниях сеть становится менее плотной, а размер фибрилл не превышает 0,6–1,2 нм. Наименьший их размер соответствует одиночной мономолекулярной полисахаридной цепи. На большем расстоянии от поверхности клетки сеть волокон, по-видимому, включает сферические глобулы, соединяющие две или более фибрилл. Глобулы, возможно, имеют белковую природу и положительно заряжены, что способствует более плотной упаковке отрицательно заряженных волокон полисахарида вблизи клеток (Svetličić et al., 2011).

Волокна экзополисахаридов являются полианионами, общий отрицательный заряд которых определяется количеством сульфогрупп и карбоксильных остатков уроновых кислот, входящих в состав макромолекул. Из-за отталкивания одноименно заряженных групп полисахаридные цепи расходятся, вследствие чего линейные размеры волокон увеличиваются. Так, при высокой плотности заряда (до 18%) уроновых и сульфатных групп, размер цепи (радиус вращения) составляет 131–155 нм, в то время как при меньшей плотности заряда (10%) общего числа остатков, радиус вращения не превышает 77–99 нм (Svetličić et al., 2011). Наличие отрицательных зарядов способствует

большей растворимости полисахаридов в солевых растворах, а при данной концентрации соли облегчают агрегацию цепей и/или гелеобразование. Кроме того, значительное уменьшение A_2 (второго вириального коэффициента) при возрастании ионной силы (от 0,1 до 0,7 М NaCl) свидетельствует о высокой степени агрегации в этих условиях. Полученные результаты показывают, что помимо других параметров окружающей среды механизм образования агрегатов в большой мере зависит от солености морской воды. Очень часто первое появление агрегатов в толще воды наблюдается при сильном вертикальном градиенте солёности (галоклине), когда растворимость биополимеров достигает критической концентрации и при увеличении содержания соли они начинают агрегировать. В результате сделано заключение, что слизистые полисахариды в растворе ведут себя как жесткие, очень разветвленные и агрегированные полимеры, которые имеют тенденцию к образованию фибриллярных структур при типичном диаметре от 1 до 3 нм и длине 100–2000 нм (Svetličić et al., 2011).

На основе экспериментов, выполненных с выделенными фракциями полисахаридов *Cylindrotheca closterium* и макроагрегатов гелевой фазы, установлено, что внеклеточные полисахариды водоросли способны к самопроизвольной самосборке с образованием гелевой сети, подобной макроскопическим структурам, встречающимся в северной части Адриатического моря. При этом показано, что гелевая сетка может возникать даже в чистой воде, не содержащей бактерий или неорганических частиц (Svetličić et al., 2011).

Потенциальные преимущества увеличенной продуктивности ЭПС донными *Bacillariophyta* состоят в стимуляции бактериальных комплексов, в результате чего повышается круговорот питательных веществ, обеспечивается защита от высыхания, формируется депо органического углерода для питания гетеротрофных морских организмов.

Доказано, что представители *Bacillariophyta* создают более половины поступающего в глубины океана органического углерода, причем самым большим пулом является растворенное органическое вещество, существенная часть которого еще не охарактеризована (Kirchman, 2008). Поэтому исследование форм органического углерода и источников натуральных органических веществ имеют большое значение для контроля над экологическими процессами в водной системе (Chow et al., 2005) и представляет значительный интерес для биотехнологии (Золотарьова та ін., 2008; Шнюкова, Золотарьова, 2010).

Выводы

Адаптация видов *Bacillariophyta* к условиям обитания в значительной мере определяется их способностью продуцировать и выделять в окружающую среду внеклеточные полимерные компоненты — экзополисахариды. Внеклеточные углеводы *Bacillariophyta* чрезвычайно важны для жизнедеятельности водорослей и для морской экологии в

целом. Процесс их образования связан со способностью донных *Bacillariophyta* осуществлять вертикальную миграцию в направлении узких световых зон верхних участков над осадками, где в результате фотосинтеза синтезируются экзополимеры.

За счет фотосинтетической ассимиляции углерода представители *Bacillariophyta* обеспечивают донные организмы необходимыми для их развития органическими веществами. Они выступают посредниками во внеклеточном обмене не только у донных, но и у планктонных видов водорослей, в т. ч. у гетеротрофных, а также у микроорганизмов.

Внеклеточные полимерные продукты углеводной природы, секретируемые диатомовыми водорослями, обладают способностью связывать осадочные отложения. Существует положительная корреляция между биомассой *Bacillariophyta* и осадочными экзополисахаридами. Это свидетельствует о ведущей экологической роли экссудатов диатомовых водорослей углеводной природы в формировании и биостабилизации донных отложений и развивающихся там организмов (Wustman et al., 1997; Underwood et al., 2004; Bellinger et al., 2005; de Brouwer et al., 2006; Debenay et al., 2007).

Экзопполисахаридам *Bacillariophyta* присущ также целый ряд других экологических функций, в т. ч. защита водорослей от высыхания при отливах, сохранение структуры литоральных зон, подвергающихся эрозии (Paterson, 1989). Эти экзополимеры обеспечивают формирование биопленок, играющих важную роль в процессах ремедиации, происходящих в пределах приливных систем.

В настоящее время биофизические и биохимические механизмы продуцирования внеклеточных полисахаридов остаются еще не раскрытыми. Серьезной проблемой по-прежнему является необходимость разработки более совершенных методов, которые позволили бы количественно оценить состав микробных биопленок и выявить важные компоненты. Это особенно актуально для тонкого светового слоя, где свет в стрессовых условиях составляет основу для вторичного продуцирования в приливно-отливных отмелях и стабилизации осадка. Мелководные прибрежные местообитания, подобно приливным мелководьям, все чаще подвергаются множественным стресс-факторам, которые влияют на биоразнообразие и функционирование экосистем (Airoldi, Beck, 2007).

Виды *Bacillariophyta* продуцируют различные типы ЭПС. Композиции ЭПС, продуцируемых различными видами *Bacillariophyta* варьируют, что обуславливает различия в третичных структурах ЭПС и степени их упорядоченности. При выяснении роли полимерных субстанций ЭПС бентосных *Bacillariophyta* в экологии литоральных систем наряду с мономерным составом необходимо учитывать структурные характеристики этих экзополимеров (de Brouwer et al., 2006).

На сегодняшний день имеется достаточный объем информации о концентрировании органического углерода морскими *Bacillariophyta*,

однако биофизические и биохимические механизмы продуцирования внеклеточных полисахаридов остаются не раскрытыми. Решать эти проблемы необходимо на молекулярном уровне с тем, чтобы получить представление о функции и взаимодействии в океане органического углерода на клеточном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биохимия синезеленых водорослей* / Под ред. К.М. Сытника. – Киев: Наук. думка, 1978. – 261 с.
- Золотарьова О.К., Шнюкова Є.І., Сиваш О.О., Михайленко Н.Ф.* Перспективи використання мікрроводоростей у біотехнології. – К.: Альтерпрес, 2008. – 234 с.
- Шнюкова Е.И.* Экзополисахариды *Suanoophyta* // Альгология. – 2002. – **12**(1). – С. 34–48.
- Шнюкова Е.И., Романенко В.М.* Внеклеточные углеводы *Suanoophyta* и их функции // Альгология. – 1999. – **9**(2). – С. 162–163.
- Шнюкова Є.І., Золотарьова О.К.* Куди прямує біопаливна індустрія? // Вісн. НАН України. – 2010. – **4**. – С. 10–20.
- Шнюкова Е.И., Золотарева Е.К.* Экзополисахариды диатомовых водорослей (*Vacillariophyta*) // Альгология. – 2015. – **25**(1). – С. 1–20.
- Airoldi L., Beck M.W.* Loss status and trends for coastal marine habitats of Europe // *Oceanogr. Mar. Biol.: Ann. Rev.* – 2007. – 45. P. 345–405.
- Alcoverro T., Conte E., Mazzella L.* The production of mucilage by the epipelagic diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reiman and Lewin from the Adriatic sea under nutrient limitation // *J. Phycol.* – 2000. – **36**(6). – P. 1087–1095.
- Amon R.M.W., Fitznar H.-P., Benner R.* Linkages among the bioreactivity, chemical composition, and diagenetic state of marine dissolved organic matter // *Limnol. Oceanogr.* – 2001. – **46**(2). – P. 287–297.
- Andersen T.J.* Seasonal Variation in Erodibility of Two Temperate // *Microtidal Mudflats Estuarine, Coast. and Shelf Sci.* – 2001. – **53**(1). – P. 1–12.
- Bellinger J., Abdullahi A.S., Gretz M.R., Underwood G.J.C.* Biofilm polymers: relationship between carbohydrate biopolymers from estuarine mudflats and unialgal cultures of benthic diatoms // *Aquat. Microbiol. Ecol.* – 2005. – **38**. – P. 169–180.
- Biddanda B., Benner R.* Carbon, nitrogen, and carbohydrate fluxes during the production of particulate and dissolved organic matter by marine phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* – 1997. – **42**. – P. 506–518.
- Bruckner C.G., Bahuliker R., Rahalkar M., Schink B., Kroth P.G.* Bacteria Associated with Benthic Diatoms from Lake Constance: Phylogeny and Influences on Diatom Growth and Secretion of Extracellular Polymeric Substances // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2008. – **74**. – P. 7740–7749.
- Carlson C.A., Ducklow H.W., Hansell D.A., Smith W.O.* Organic carbon partitioning during spring phytoplankton blooms in the Ross Sea polynya and the Sargasso Sea // *Limnol. Oceanogr.* – 1998. – **43**. – P. 375–386.
- Chow A.T., Gao S., Dahlgren R.A.* Physical and chemical fractionation of dissolved organic matter and trihalomethane precursors // *J. Water Supply: Res. and Technol.* – 2005. – **54**(8). – P. 475–507.

- Debenay J.P., Jouanneau J.M., Sylvestre F., Weber O., Guiral D.* Biological Origin of Rhythmites in Muddy Sediments of French Guiana // *J. Coast. Res.* – 2007. – **23**(6). – P. 1431–1442.
- de Brouwer J.F.C., Stal L.J.* Short-term dynamics in microphytobenthos distribution and associated extracellular carbohydrates in surface sediments of an intertidal mudflat // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2001. – **218**(1). – P. 33–44.
- de Brouwer J.F.C., Neu T.R., Stal L.J.* On the function of secretion of extracellular polymeric substances by benthic diatoms and their role in intertidal mudflats: Functioning of Microphytobenthos in Estuaries: Proc. Colloquium. – Amsterdam: Roy. Netherlands Acad. Arts and Sci., 2006. – P. 45–61.
- Decho A.W.* Microbial exopolymer secretions in ocean environments. Their role(s) in food webs and marine processes // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* – 1990. – **28**. – P. 73–153.
- Decho A.W., Lopez G.R.* Exopolymer microenvironments of microbial flora: Multiple and interactive effects on trophic relationships // *Limnol. Oceanogr.* – 1993. – **38**(8). – P. 1633–1645.
- Decho A.W.* Microbial biofilms in intertidal systems: an overview // *Continent. Shelf Res.* – 2000. – **20**(10–11). – P. 1257–1273.
- Fang Y., Al-Assaf S., Phillips G.O., Nishinari K., Funami T., Williams P.A., Li L.* Binging behavior of calcium to polyuronates: Comparasion of pectin with alginate // *Carbohydrate Polim.* – 2008. – **72**(2). – P. 334–341.
- Flemming H.C., Wingender J.* Relevance of microbial extracellular polymeric substances (EPSs). Pt I: Structural and ecological aspects // *Water Sci. Technol.* – 2001. – **43**. – P. 1–8.
- Frolund B., Palmgren R., Keiding K., Nielsen P.H.* Extraction of extracellular polymers from activated sludge using a cation exchange resin // *Water Res.* – 1996. – **30**(8). – P. 1749–1758.
- Goto N., Mitamura O., Teral H.* Biodegradation of photosynthetically produced extracellular organic carbon from intestidal benthic algae // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2001. – **257**(1). – P.73–86.
- Granum E., Kirkvold S., Myklestad S.M.* Cellular and extracellular production of carbohydrates and amino acids by the marine diatom *Skeletonema costatum*: diel variations and effects of N depletion // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2002. – **242**(1). – P. 83–94.
- Grossart H.P., Levold F., Allgaier M., Simon M., Brinkhoff T.* Marine diatom species harbour distinct bacterial communities // *Environ. Microbiol.* – 2005. – **7**. – P. 860–873.
- Grossart H.P., Czub G., Simon M.* Specific interactions of planktonic algae and bacteria: consequences for aggregation processes and organic matter cycling in the sea // *Environ. Microbiol.* – 2006. – **8**. – P. 1074–1084.
- Guerrini F., Cangini M., Boni L., Trost P., Pistocchi R.* Metabolic responses of the diatom *Achnanthes brevipes* (*Bacillariophyceae*) to nutrient limitation // *J. Phycol.* – 2000. – **36**(5). – P. 882–890.
- Haese R.R., Murray E.J., Smith C.S., Clementson L., Heggie D.T.* Diatoms control nutrient cycles in a temperate, wave dominated estuary (southeast Australia) // *Limnol. Oceanogr.* – 2007. – **52**(6). – P. 2686–2700.
- Haynes K., Hofmann T.A., Smith C.J., Ball A.S., Underwood G.J., Osborn A.M.* Diatom-derived carbohydrates as factors affecting bacterial community composition in estuarine sediments // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2007. – **73**. – P. 6112–6124.

- Heip C.H.R., Goosen N.K., Herman P.M.J., Kromkamp J.C., Middelburg J.J., Soetaeri K.E.R. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. *Oceanogr. // Mar. Biol. Annu. Rev.* – 1995. – **33**. – P. 1–149.
- Hoagland K.D., Rosowski J.R., Gretz M.R., Roemer S.C. Diatom extracellular polymeric substances: function, fine structure, chemistry, and physiology // *J. Phycol.* – 1993. – **29**(5). – P. 537–566.
- Hofmann T., Hanlon A.R.M., Taylor J.D., Ball A.S., Osborn A.M., Underwood G.J. Dynamics and compositional changes in extracellular carbohydrates in estuarine sediments during degradation // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2009. – **379**. – P. 45–58.
- Jesus B., Perkins R.G., Consalvey M., Brotas V., Paterson D.M. Effects of vertical migrations by benthic microalgae on fluorescence measurements of photophysiology // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2006. – **315**. – P. 55–66.
- Ignatiades L., Fogg G.E. Studies on the factors affecting the release of organic matter by *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve in culture // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* – 1973. – **53**(04). – P. 937–956.
- Kirchman D.L. *Microbial Ecology of the Oceans*. 2-nd ed. – New York: John Wiley and Sons, 2010. – 512 p.
- Lind J.L., Heimann K., Miller E.A., van Vliet C., Hoogenraad N.J., Wetherbee R. Substratum adhesion and gliding in a diatom are mediated by extracellular proteoglycans // *Planta*. – 1997. – **203**(2). – P. 213–221.
- Lubarsky H.V., Hubas C., Chocholek M. *The Stabilisation Potential of Individual and Mixed Assemblages of Natural Bacteria and Microalgae* Published: November 2, 2010. doi: 10.1371/journal.pone.0013794
- Magaletti E., Urbani R., Sist P., Ferrari C.R., Cicero A.M. Abundance and Chemical Characterization of Extracellular Carbohydrates Produced by the Marine Diatom *Cylindrotheca fusiformis* // *Eur. J. Phycol.* – 2004. – **39**(2). – P. 133–142.
- Mague T.H., Friberg E, Hughes D.J., Morris I. Extracellular release of carbon by marine phytoplankton; a physiological approach // *Limnol. Oceanogr.* – 1980. – **25**(2). – P. 262–279.
- McLusky D.S., Elliott M. *The Estuarine ecosystem: ecology, threats and management*. Ed. 3. – Oxford: Univ. Press, 2004. – 214 p.
- Myklestad S. Production of carbohydrates by marine planktonic diatoms I: Comparison of nine different species in culture // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1974. – **15**. – P. 261–274.
- Myklestad S. Production of carbohydrates by marine planktonic diatoms II: Influence of the N/P ratio in the growth medium on the assimilation ratio, growth rate and production of cellular and extracellular carbohydrates by *Chaetoceros affinis* var *willei* (Gran) Hustedt and *Skeletonema costatum* (Grev) Cleve // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1977. – **29**. – P. 161–179.
- Myklestad S.M. Dissolved organic carbon from phytoplankton // *The handbook of environmental chemistry [D]. Marine chemistry*. – Berlin: Springer Verlag, 2000. – P. 111–148.
- Myklestad S.M., Swift E. A new method for measuring soluble cellular organic content and a membrane property, T_m , of planktonic algae // *Eur. J. Phycol.* – 1998. – **33**. – P. 333–336.
- Myklestad S., Holm-Hansen O., Verum K.M. Rate of release of extracellular amino acids and carbohydrates from the marine diatom *Chaetoceros affinis* // *J. Plankton Res.* – 1989. – **11**. – P. 763–774.

- Orvain F., Galois R., Barnard C., Sylvestre A., Blanchard G., Sauriau P.G. Carbohydrate production in relation to microphytobenthic biofilm development: an integrated approach in a tidal mesocosm // *Microbiol. Ecol.* – 2003. – **45**(3). – P. 237–251.
- Paterson D.M. Short-term changes in the erodibility of intertidal cohesive sediments related to the migratory behaviour of epipellic diatoms // *Limnol. Oceanogr.* – 1989. – **34**(1). – P. 223–234.
- Perkins R.G., Underwood G.J.C., Brotas V., Snow G.C., Jesus B., Ribeiro L. Responses of microphytobenthos to light: primary production and carbohydrate allocation over an emersion period // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2001. – **223**. – P. 101–112.
- Raszka A., Chorvatova M., Wanner J. The role and significance of extracellular polymers in activated sludge. Pt I: Literature review // *CLEAN-Soil, Air, Water.* – 2006. – **34**(5). – P. 411–424.
- Redfield A.C. The biological control of chemical factors in the environment. // *Amer. Scientist.* – 1958. – **46**(3). – P. 221–230A.
- Shniukova E.I., Zolotareva E.K. Effect of different sources of nitrogen on production of exopolysaccharides from *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah. (*Cyanophyta*) // *Int. J. Algae.* – 2002. – **4**(2). – P. 86–98.
- Shnyukova E.I., Zolotareva E.K. Diatom Exopolysaccharides: a Review // *Int. J. Algae.* – 2015. – **17**(1). – P. 50–67.
- Smith D.J., Underwood G.J.C. The production of extracellular carbohydrates by estuarine benthic diatoms: the effects of growth phase and light and dark treatment // *J. Phycol.* – 2000. – **36**(2). – P. 321–333.
- Sondergaard M., Williams P.J. le B., Cauwet G., Riemann B., Robinson C., Terzic S., Woodward E.E., Worm J. Net accumulation and flux of dissolved organic carbon and dissolved organic nitrogen in marine plankton communities // *Limnol. Oceanogr.* – 2000. – **45**(5). – P. 1097–1111.
- Spears B.M., Saunders J.E., Davidson I., Paterson D.M. Microalgal sediment biostabilisation along a salinity gradient in the Eden Estuary, Scotland: unraveling a paradox // *Mar. Freshwat. Res.* – 2008. – **59**(4). – P. 313–321.
- Staats N., De Winder B., Stal L.J., Mur L. Isolation and characterization of extracellular polysaccharides from the epipellic diatoms *Cylindrotheca closterium* and *Navicula salinarum* // *Eur. J. Phycol.* – 1999. – **34**(2). – P. 161–169.
- Stal L.J. Microphytobenthos, their extracellular polymeric substances, and the morphogenesis of intertidal sediments // *Geomicrobiol. J.* – 2003. – **20**(5). – P. 463–478.
- Stal L.J. Microphytobenthos as a biogeomorphological force in intertidal sediment stabilization // *Ecol. Engineer.* – 2010. – **36**(2). – P. 236–245.
- Stepanov S.S., Zolotareva E.K. The effect of methanol on photosynthetic activity and productivity of *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. (*Chlorophyta*) // *Int. J. Algae.* – 2011. – **21**(2). – C. 178–190.
- Stepanov S.S., Zolotareva E.K. Methanol-induced stimulation of growth, intracellular amino acids, and protein content in *Chlamydomonas reinhardtii* // *J. Appl. Phycol.* – 2015. – **27**(4). – P. 1509–1516.
- Stoodley P., Sauer K., Davies D.G., Costerton J.W. Biofilms as complex differentiated communities // *Annu. Rev. Microbiol.* – 2002. – **56**. – P. 187–209.

- Svetličić V., Žutić V., Radić T.M., Pleticapić G., Zimmermann A.H., Urbani R. Polymer Networks Produced in the Northern Adriatic Sea // *Mar. Drugs*. – 2011. – **9**(4). – P. 666–679.
- Underwood G.J.C., Kromkamp J. Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries // *Adv. Ecol. Res.* – 1999. – **29**. – P. 93–153.
- Underwood G.J.C., Paterson D.M. The importance of extracellular carbohydrate production by marine epipelagic diatoms // *Adv. Bot. Res.* – 2003. – **40**. – P. 184–240.
- Underwood G.J.C., Boulcot M., Raines C.A., Waldron K. Environmental effects on exopolymer production by marine benthic diatoms – dynamics, changes in composition and pathways of production // *J. Phycol.* – 2004. – **40**(2). – P. 293–304.
- Urbani R., Magaletti E., Sist P., Cicero A.M. Extracellular Carbohydrates Released by the Marine Diatoms *Cylindrotheca closterium*, *Thalassiosira pseudonana* and *Skeletonema costatum*: effect of P-depletion and growth status // *Sci. Total Environ.* – 2005. – **353**(1–3). – P. 300–306.
- Van Colen C., Underwood G.J.C., Serodio J., Paterson D.M. Ecology of intertidal microbial biofilms: Mechanisms, patterns and future research needs // *J. Sea Res.* – 2014. – **92**. – P. 2–5.
- Vu B., Chen M., Crawford R.J., Ivanova E. Bacterial Extracellular Polysaccharides Involved in Biofilm Formation // *Molecules*. – 2009. – **14**(7). – P. 2535–2554.
- Williams P.J.L. The importance of losses during microbial growth: commentary on the physiology, measurement and ecology of the release of dissolved organic material // *Mar. Microbiol. Food Webs*. – 1990. – **4**. – P. 175–206.
- Williams P.J.L. Evidence for the seasonal accumulation of carbon-rich dissolved organic material, its scale in comparison with changes in particulate material and the consequential effect on net C/N assimilation ratios // *Mar. Chem.* – 1995. – **15**(1). – P. 17–29.
- Wustman B.A., Gretz M.R., Hoagland R.D. Extracellular matrix assembly in diatoms (*Bacillariophyceae*). I. A model of adhesives based on chemical characterization and localization of polysaccharides from the marine diatom *Achnanthes iongipes* and other diatoms // *Plant Physiol.* – 1997. – **113**(4). – P. 1059–1069.
- Yallop M.L., Paterson D.M., Wellsbury P. Interrelationships between Rates of Microbial Production, Exopolymer Production, Microbial Biomass, and Sediment Stability in Biofilms of Intertidal Sediments // *Microbiol. Ecol.* – 2000. – **39**(2). – P. 116–127.

Поступила 8 декабря 2015 г.

Подписал в печать А.И. Божков

REFERENCES

- Alcoverro T., Conte E., and Mazzella L., *J. Phycol.*, 2000, 36(6): 1087–1095.
- Amon R.M.W., Fitznar H.-P., and Benner R., *Limnol. Oceanogr.*, 2001, 46(2): 287–297.
- Andersen T.J., *Microtidal Mudflats Estuarine, Coast. and Shelf Sci.*, 2001, 53(1): 1–12.
- Bellinger J., Abdullahi A.S., Gretz M.R., and Underwood G.J.C., *Aquat. Microbiol. Ecol.*, 2005, 38: 169–180.
- Biddanda B. and Benner R., *Limnol. Oceanogr.*, 1997, 42: 506–518.

- Biokhimiya sinezelenykh vodorosley* [Biochemistry of blue-green algae], K.M. Sytnik (Ed.), Nauk. dumka Press, Kiev, 1978, 261 p. (Rus.)
- Bruckner C.G., Bahulikar R., Rahalkar M., Schink B., and Kroth P.G., *Appl. Environ. Microbiol.*, 2008, 74: 7740–7749.
- Carlson C.A., Ducklow H.W., Hansell D.A., and Smith W.O., *Limnol. Oceanogr.*, 1998, 43: 375–386.
- Chow A.T., Gao S., and Dahlgren R.A., *J. Water Supply: Res. and Technol.*, 2005, 54(8): 475–507.
- de Brouwer J.F.C., Neu T.R., and Stal L.J., *On the function of secretion of extracellular polymeric substances by benthic diatoms and their role in intertidal mudflats: Functioning of Microphytobenthos in Estuaries*: Proc. Colloquium, Amsterdam, 2006, Roy. Netherlands Acad. Arts and Sci., pp. 45–61.
- de Brouwer J.F.C. and Stal L.J., *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2001, 218(1): 33–44.
- Debenay J.P., Jouanneau J.M., Sylvestre F., Weber O., and Guiral D., *J. Coast. Res.*, 2007, 23(6): 1431–1442.
- Decho A.W., *Continent. Shelf Res.*, 2000, 20(10–11): 1257–1273.
- Decho A.W., *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 1990, 28: 73–153.
- Decho A.W. and Lopez G.R., *Limnol. Oceanogr.*, 1993, 38(8): 1633–1645.
- Fang Y., Al-Assaf S., Phillips G.O., Nishinari K., Funami T., Williams P.A., and Li L., *Carbohydrate Polim.*, 2008, 72(2): 334–341.
- Flemming H.C. and Wingender J., *Water Sci. Technol.*, 2001, 43: 1–8.
- Frølund B., Palmgren R., Keiding K., and Nielsen P.H., *Water Res.*, 1996, 30(8): 1749–1758.
- Goto N., Mitamura O., and Teral H., *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2001, 257(1): 73–86.
- Granum E., Kirkvold S., and Mykkestad S.M., *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2002, 242(1): 83–94.
- Grossart H.P., Czub G., and Simon M., *Environ. Microbiol.*, 2006, 8: 1074–1084.
- Grossart H.P., Levold F., Allgaier M., Simon M., and Brinkhoff T., *Environ. Microbiol.*, 2005, 7: 860–873.
- Guerrini F., Cangini M., Boni L., Trost P., and Pistocchi R., *J. Phycol.*, 2000, 36(5): 882–890.
- Haese R.R., Murray E.J., Smith C.S., Clementson L., and Heggie D.T., *Limnol. Oceanogr.*, 2007, 52(6): 2686–2700.
- Haynes K., Hofmann T.A., Smith C.J., Ball A.S., Underwood G.J., and Osborn A.M., *Appl. Environ. Microbiol.*, 2007, 73: 6112–6124.
- Heip C.H.R., Goosen N.K., Herman P.M.J., Kromkamp J.C., Middelburg J.J., and Soetaeri K.E.R., *Mar. Biol. Annu. Rev.*, 1995, 33: 1–149.
- Hoagland K.D., Rosowski J.R., Gretz M.R., and Roemer S.C., *J. Phycol.*, 1993, 29(5): 537–566.
- Hofmann T., Hanlon A.R.M., Taylor J.D., Ball A.S., Osborn A.M., and Underwood G.J., *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2009, 379: 45–58.
- Jesus B., Perkins R.G., Consalvey M., Brotas V., and Paterson D.M., *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2006, 315: 55–66.
- Ignatiades L. and Fogg G.E., *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1973, 53(04): 937–956.
- Kirchman D.L., *Microbial Ecology of the Oceans*, 2nd ed., John Wiley and Sons, New York, 2010, 512 p.

- Lind J.L., Heimann K., Miller E.A., van Vliet C., Hoogenraad N.J., and Wetherbee R., *Planta*, 1997, 203(2): 213–221.
- Lubarsky H.V., Hubas C., and Chocholek M., *The Stabilisation Potential of Individual and Mixed Assemblages of Natural Bacteria and Microalgae Published*: November 2, 2010. doi: 10.1371/journal.pone.0013794
- Magaletti E., Urbani R., Sist P., Ferrari C.R., and Cicero A.M., *Eur. J. Phycol.*, 2004, 39(2): 133–142.
- Mague T.H., Friberg E., Hughes D.J., and Morris I., *Limnol. Oceanogr.*, 1980, 25(2): 262–279.
- McLusky D.S. and Elliott M., *The Estuarine ecosystem: ecology, threats and management*. Ed. 3, Univ. Press, Oxford, 2004, 214 p.
- Myklestad S., *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1977, 29: 161–179.
- Myklestad S., Holm-Hansen O., and Verum K.M., *J. Plankton Res.*, 1989, 11: 763–774.
- Myklestad S.M., *The handbook of environmental chemistry [D], Marine chemistry*, Springer Verlag, Berlin, 2000, pp. 111–148.
- Myklestad S.M. and Swift E., *Eur. J. Phycol.*, 1998, 33: 333–336.
- Myklestad S., *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1974, 15: 261–274.
- Orvain F., Galois R., Barnard C., Sylvestre A., Blanchard G., and Sauriau P.G., *Microbiol. Ecol.*, 2003, 45(3): 237–251.
- Paterson D.M., *Limnol. Oceanogr.*, 1989, 34(1): 223–234.
- Perkins R.G., Underwood G.J.C., Brotas V., Snow G.C., Jesus B., and Ribeiro L., *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2001, 223: 101–112.
- Raszka A., Chorvatova M., and Wanner J., *CLEAN-Soil, Air, Water*, 2006, 34(5): 411–424.
- Shniukova E.I. and Zolotareva E.K., *Int. J. Algae*, 2002, 4(2): 86–98.
- Shnyukova E.I. and Zolotareva E.K., *Int. J. Algae*, 2015, 17(1): 50–67.
- Shnyukova E.I., *Algologia*, 2002, 12(1): 34–48.
- Shnyukova E.I. and Romanenko V.M., *Algologia*, 1999, 9(2): 162–163.
- Shnyukova E.I. and Zolotareva E.K., *Algologia*, 2015, 25(1): 1–20.
- Shnyukova E.I. and Zolotarova O.K., *Visn. NAN Ukrainy*, 2010, 4: 10–20.
- Smith D.J. and Underwood G.J.C., *J. Phycol.*, 2000, 36(2): 321–333.
- Sondergaard M., Williams P.J. le B., Cauwet G., Riemann B., Robinson C., Terzic S., Woodward E.E., and Worm J., *Limnol. Oceanogr.*, 2000, 45: 1097–1111.
- Spears B.M., Saunders J.E., Davidson I., and Paterson D.M., *Mar. Freshwat. Res.*, 2008, 59(4): 313–321.
- Staats N., De Winder B., Stal L.J., and Mur L., *Eur. J. Phycol.*, 1999, 34(2): 161–169.
- Stal L.J., *Ecol. Engineer.*, 2010, 36(2): 236–245.
- Stal L.J., *Geomicrobiol. J.*, 2003, 20(5): 463–478.
- Stepanov S.S. and Zolotareva E.K., *J. Appl. Phycol.*, 2015, 27(4): 1509–1516.
- Stepanov S.S. and Zolotareva E.K., *Int. J. Algae*, 2011, 21(2): 178–190.
- Stoodley P., Sauer K., Davies D.G., and Costerton J.W., *Annu. Rev. Microbiol.*, 2002, 56: 187–209.
- Svetličić V., Žutić V., Radić T.M., Pleticapić G., Zimmermann A.H., and Urbani R., *Mar. Drugs.*, 2011, 9(4): 666–679.
- Underwood G.J.C., Boulcot, M., Raines C.A., and Waldron K., *J. Phycol.*, 2004, 40(2): 293–304.
- Underwood G.J.C. and Kromkamp J., *Adv. Ecol. Res.*, 1999, 29: 93–153.
- Underwood G.J.C. and Paterson D.M., *Adv. Bot. Res.*, 2003, 40: 184–240.

- Urbani R., Magaletti E., Sist P., and Cicero A.M., *Sci. Total Environ.*, 2005, 353(1–3): 300–306.
- Van Colen C., Underwood G.J.C., Serodio J., and Paterson D.M., *J. Sea Res.*, 2014, 92: 2–5.
- Vu B., Chen M., Crawford R.J., and Ivanova E., *Molecules*, 2009, 14(7): 2535–2554.
- Williams P.J.L., *Mar. Chem.*, 1995, 15(1): 17–29.
- Williams P.J.L., *Mar. Microb. Food Webs.*, 1990, 4: 175–206.
- Wustman B.A., Gretz M.R., and Hoagland R.D., *Plant Physiol.*, 1997, 113(4): 1059–1069.
- Yallop M.L., Paterson D.M., and Wellsbury P., *Microbiol. Ecol.*, 2000, 39(2): 116–127.
- Zolotarova O.K., Shnyukova Ye.I., Sivash O.O., and Mikhaylenko N.F., *Perspektivi vikoristannya mikrovodorostey u biotekhnologiyi [Prospects for the use of microalgae in biotechnology]*, Alterpres, Kiev, 2008, 234 p.

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2017, 27(1): 22–44

doi.org/10.15407/alg27.01.022

Shnyukova E.I., Zolotareva E.K.

N.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine

2, Tereshchenkovskaya St., Kiev 01601, Ukraine

ECOLOGICAL ROLE OF EXOPOLYSACCHARIDES OF *BACILLARIOPHYTA*: A REVIEW

The review deals with the role of *Bacillariophyta* in the formation of biofilms, the microbial communities immersed in matrix of sticky mucus secreted by them into the extracellular space and consisting of a complex of polymeric substances. We discuss the ecological function of biofilms in coastal ecosystems and estuarine areas, and the role of diatom exudates in the ecology of cells, inhabiting marine sediments and being an important source of carbohydrate components. More than half of the organic carbon incoming the ocean depths, a significant portion of which are soluble organic compounds, is a product of *Bacillariophyta* photosynthesis. Depending on external conditions and motility, diatoms can release into the environment substantial amounts of polymeric substances, mainly exopolysaccharides (EPS). One of the main ecological functions of EPS in aquatic ecosystems is bio-stabilization of sedimentary material, providing preservation of the structure of the intertidal zones subject to erosion.

Key words: *Bacillariophyta*, exopolysaccharides, a role of EPS is in ecosystems, EPS of biofilms, photosynthesis, symbiotic association of bacteria and microalgae.