

# 干旱区微小生物结皮中藻类研究的新进展\*

胡春香 张德禄

西北师范大学生命科学院, 兰州 730070

刘永定

中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072

**摘要** 微小生物结皮是干旱区环境保护和生态恢复中新的研究热点之一,藻类在其早期形成和强度维持中起着不可替代的重要作用.文中以作者近年研究内容为重点,综合相关领域的最新研究进展,对微小生物结皮的精细结构、发育、藻类生物量的表示方法、影响因素、垂直分布、演替、固土效应、胶结机理及胞外代谢产物等作了较全面的评述,并提出该领域未来研究的主要方向.

**关键词** 微小生物结皮 藻类 新进展

在干旱、半干旱地区,高等植被的覆盖不足30%,而70%以上的广大范围覆盖着以藻类、地衣、菌类、苔藓等隐花植物为主形成的生物结皮,这种结构对土壤的固定、保水、增肥、近地面层热状况及全球气候变化都有重要作用,因而引起国内外研究者的广泛关注<sup>[1~5]</sup>.本文针对该领域迅猛发展的趋势,以作者近年研究为重点,综合评述了微小生物结皮中藻类研究的新进展.

## 1 结皮的精细结构和发育

### 1.1 精细结构

沙漠被认为是生命的禁区,藻类在这类环境中的生存,不仅依赖于它们对各种胁迫的生理适应,同时也与它们占据极端环境中较有利的生态位有关. Davey 等<sup>[6]</sup>报道南极陆生藻结皮有精细结构,即表面为非生命物质构成的无机层,低层为以 *Phormidium autumnale* 为主的藻丝体,其他是蓝藻、真核藻、菌类、苔藓及线虫等的主要分布区,最底层为死的有机物分布区.笔者发现沙坡头地区生物结皮中藻类呈更精细的“层片”结构,从表及里依次为无机层(0~0.02 mm)、富藻层(0.02~2.5 mm)、疏藻层(2.5~5.0 mm).不同种类主要分布在不同的微米级深度,从表及里 0.02~0.05 mm,

0.05~0.1 mm, 0.1~1.0 mm, 1.0~2.5 mm 深度,依次分别为 *Scytonema javanicum* (或 *Nostoc* sp.), *Desmococcus olivaceus*, *Microcoleus vaginatus*, *Phormidium tenue* (或 *Lyngbya cryptovaginata*) 占优势<sup>[7,8]</sup>.

### 1.2 发育

不同发育阶段结皮的土壤理化性质、矿物组成及生物学特征都有较明显的差异.发育良好的藻结皮中微层理数较多,疏藻层较厚,营养、盐分及粉粒、粘粒、次生矿物质含量明显增多,原生矿物质含量显著降低.成熟结皮中藻类群落结构更复杂,空间垂直分布更精细;蓝藻丰度有所降低,绿藻丰度有所增加,特别是念珠藻、单细胞绿藻(如 *D. olivaceus*)及其他弱抗性蓝藻、绿藻、硅藻及菌丝的生态位更靠近表层.藻类生物量在发育初期,随发育程度的提高而迅速增加,但到了后期,增加速度较慢或基本保持稳定,甚至随着地衣、苔藓的增多呈下降趋势<sup>[8]</sup>.

## 2 生物量

### 2.1 生物量的表示方法

微小生物结皮最诱人的前景在于在干旱区生态

2003-01-07 收稿, 2003-03-04 收修稿

\* 国家自然科学基金(批准号: 30170022、30070154)和甘肃省中青年科学基金(批准号: YS-011-A25-026)资助项目

\* E-mail: huchx@nwnu.edu.cn

恢复和生态重建中的作用,因而对早期形成的生物——藻类生物量的准确测定显得尤为重要。但长期以来由于计数方法的不同(直接计数和培养计数)、加富培养条件的差异(培养基种类和数量)、样品处理方法(研磨与否,研磨程度,稀释倍数,分散程度等)及基本定量单位(每克干土或单位面积中细胞数,个体数或体积)的不统一,各人报告结果间没有可比性,加之各研究所选择环境因子的局限性,或结皮发育程度的变化,报告结果有较大差异<sup>[9]</sup>。作者通过直接计数、培养计数、体积换算等方法的比较研究提出了土壤藻生物量比较准确规范的测定和计量方法,即体积法。

## 2.2 生物量的影响因素

关于影响结皮中藻类生物量的环境因子,一般与当地降水量,或土壤用水成正相关,与土壤 pH 和有机质负相关,同时受土壤营养水平、质地的影响。但光强、土壤温度、湿度、交换态钠、硫酸盐及 Ca, Mg, EC, C/N, S, Mn 等因素的影响反应略有不同<sup>[10,11]</sup>。其原因主要有以下两方面:一是不同发育阶段结皮中影响生物量的因素的确互不相同,二是某些研究选择的有限环境指标简化了因子间的交互效用,或将最重要的因子排除在外。作者以腾格里沙漠东南缘沙坡头地区不同龄荒漠结皮为样点,对当地微气候、土壤养分、盐分、矿质、质地在内的 33 项环境指标进行分析,发现生物量与当地降水量、土壤中总钾、水解氮、 $Fe^{3+}$ 、粗粘粒含量显著正相关,与土壤 pH、有机质、Cu 和 Zn 含量显著负相关,同时受土壤中 Co 含量的影响<sup>[10]</sup>。

## 3 垂直分布

藻类不仅仅分布在结皮层,它们也深入到土壤的相当深度,而且这种分布极不均匀。沙坡头地区结皮层有藻类植物 26 种,蓝藻及其丝状种类的比例最大;结皮下 0~50 mm 和 50~100 mm 层次分别有 15 种和 10 种,且都以硅藻及单细胞种类最丰富;深层次出现的种类在浅层次都出现;100 mm 以下层次没有发现任何藻种。生物量从表及里随深度的增加而锐减,99% 的分布在结皮层;结皮层中 78% 的在 0~0.1 mm 层次,96% 在 0~1.0 mm 深度。种类数变化在结皮层和结皮下 0~50 mm 层次都与降水量有关,而结皮下 50~100 mm 层次基本恒定<sup>[12]</sup>。

## 4 演替

### 4.1 拓殖演替

作为先锋生物的藻类,经常首先出现在其他生命难以生存的恶劣环境,并以自身的生活方式影响、改变着周围环境,使后来生物的生存成为可能。关于藻类拓殖与基质成分和环境因子间的关系,Davey 等<sup>[13]</sup>认为是随机的,Pluis<sup>[14]</sup>没有发现明显规律,作者<sup>[15]</sup>在藻类拓殖沙坡头地区流动、半固定及固定沙丘的研究中,也没有发现土壤理化性质与演替的特异关系。但沙坡头地区藻类的拓殖演替过程可分为 *M. vaginatus*, *S. javanicum*, *D. olivaceus*, *Chlorococcum humicola*, *M. vaginatus* 分别占优势和 *Navicula cryptocephala*, *Hantzschia amphioxys* 及 *M. vaginatus* 共同占优势的 6 个阶段。*M. vaginatus* 是首次殖生阶段和最后稳定阶段的优势种。水分、营养、荫影度都对演替产生影响,其中水分匮乏是首要限制因素。在灌溉条件下,坡度小于 45° 的流动沙丘 1~2 月即可完成一次优势种更替。低营养条件下的演替必经 *S. javanicum* 阶段,且荫影度对演替没有影响;高营养条件时必经 *D. olivaceus* 阶段,荫影度影响演替过程,且只有高营养、高荫影度时才出现 *C. humicola* 阶段。然而 Laarder Wasmeer 流沙中首先殖生的是 *Oscillatoria*, 然后依次是 *Klebsormidium*, *Synechococcus*, *Zygogonium*, 我们认为拓殖种类差异与两地大气候条件、空气所携带种类及其他土壤的、生物的因素有关。

### 4.2 原生演替

裸地上形成稳定藻结皮后,经多年的发育,多数会逐渐被地衣结皮取代(也有个别例外),在藻结皮向地衣结皮演替的过程中,藻类群落的原生演替朝着蓝藻总丰度和 *S. javanicum* 丰度逐渐下降,*P. tenue*、绿藻、硅藻丰度逐渐增加的方向进行;多样性随群落演替的发展而增高;生物量在初期呈正向演替,后期随地衣、藓类的入侵逐渐下降;演替速度非常缓慢,高龄结皮中的优势种仍是建群种,只是优势度略有下降;水分、植被覆盖、地形、时间,土壤理化性质都影响演替途径和速度,特别是 Mn 含量对演替有重要阈值作用<sup>[16]</sup>。

由于结皮表面明显的空间异质性,即使同一封育区域,各微环境的演替也不同步。然而在不同龄同类微环境中,生物的原生演替仍然很明显,而且

藻结皮是沙坡头生物演替的第一个阶段, 它既可开始于物理结皮, 也可直接形成于流沙上. 在该地无灌溉人工植被区, 藻类结皮随念珠藻生态位的上移和单细胞绿藻数量的增加, 逐渐转变为地衣结皮(壳状地衣), 因而地衣结皮为无灌溉人工植被区的第二个阶段. 第三阶段为地衣结皮进一步发育的藓结皮(该阶段很明显, 但详细过程仍不清楚), 因此, 演替顺序与 Eldridge 等<sup>[17]</sup>的设想大致相同, 结皮恢复实验<sup>[18]</sup>从另一角度也证实了以上演替次序的正确性. 但在植被覆盖度高的人工灌溉区, 藻结皮跨越了地衣阶段, 直接进入藓结皮阶段.

## 5 固土效应

藻类对土壤团聚体水稳定性方面的研究<sup>[19,20]</sup>较多. 风稳定性方面, Belnap 等<sup>[21]</sup>测定了自然结皮的临界摩擦速度, 但自然的多年微小生物结皮中常混杂有地衣、真菌、藓类, 到底是哪类植物固沙, 哪类植物的作用最大都有争议<sup>[11]</sup>. McKenna Neuman 等<sup>[22,23]</sup>先后测量了 3 个藻种 (*Nostoc*、*Chlamydomonas* 和 *Lyngbya*) 和 3 种真菌 (*Aureobasidium pullulans*, *Trichoderma harzianum*, *Absidia corymbifera*) 的固土能力, 但由于藻类和真菌生物量衡量标准的不同, 其他因素的不统一, 难于相互间比较. 作者<sup>[24,25]</sup>将沙坡头地区 5 个藻种分离、纯化后返接当地流沙, 发现 *M. vaginatus* 和 *P. tenue* 固定能力最强, 当 *M. vaginatus* 占 80% 以上时为最好. 结皮的临界风速由于藻类的生长而明显提高, 并且丝状蓝藻最显著, 叶状体次之, 单细胞种类最差. 薄结皮较厚结皮强度差, 但藻类生物量的作用较厚度更为有效. 少量多次加入的尘埃明显提高结皮强度. 在藻结皮的早期形成过程中, 藻类无可替代地起着最重要的作用, 其他隐花植物对强度(抗压强度)增加没有明显效果, 因为地衣结皮与具无机层的藻结皮相当, 藓结皮明显较弱.

## 6 胶结机理

Gillette 和 Dobrowoski<sup>[26]</sup>认为微小生物结皮是隐花植物与风成尘埃的共同作用, 其胶结机制长期被认为有其中隐花植物丝状体及根系的机械束缚和代谢分泌物粘结两方面. 生物对结皮作用的验证实验<sup>[8]</sup>多集中在土壤团聚体数量、大小及水的稳定性

等方面. 但在严酷的荒漠环境中, 拓殖蓝藻最初固定流沙时, 流沙中很少有粘土矿物质, 即使粘土矿物质相对高的老龄结皮中也没有团聚体形成. 在作者<sup>[27,28]</sup>的研究中, 强度最弱的室内结皮中藻体多分布在表面, 胞外聚合物含量低, 强度维持仅靠藻丝的机械束缚. 野外结皮中大多数藻丝生长在深层, 同时分泌更多胞外聚合物, 且当单位生物量藻类产生 1.4 倍以上的有机质时, 部分胞外聚合物开始聚集结皮, 表面低凹处形成一有机质层, 使结皮强度提高 2.5 倍. 当该有机质层吸附、截留了一定量尘埃、土粒、沙粒变成无机层时, 使强度再次提高 2~6 倍. 因此, 强度方面空间异质性的根源在于表面无机层的有无, 因为无机层相当于有机质层吸附、截留的粉粒和粘粒通过静电吸引进一步胶结在一起形成硬的物理结皮. 随结皮的发育, 新无机层不断形成, 旧无机层不断被掩埋, 旧结皮中的尘粒逐渐向深层移动, 随偶然的水流分选、沉积, 而藻类植物由于向光性运动较恒定地生长在结皮的一定深度, 这样, 结皮的厚度逐渐增加, 表面的无机层及沉积的尘粒堵塞了大颗粒间的空隙, 封闭了土表, 造成地表径流. 但由于结皮表面部分微区不形成无机层, 因而, 在这些微区不会造成封闭, 这正是微小生物结皮是否造成径流长期争议的原因. 另外, 结皮生物改良土壤结构的依据在于, 它们分泌的有机质和腐烂、降解的有机体组织可使土壤破碎成某种大小的土壤团聚体, 这些团聚体有助于土壤空隙度的提高和根系的生长. 因此, 这些有机质不只是将土壤颗粒束缚在一起, 更重要的是对束缚与破碎的调节作用.

## 7 胞外聚合物

陆生藻向周围环境中分泌多种聚合物, 如氨基酸、蛋白质、多糖、生长调节物等. 这些聚合物既保护藻类免受有害影响(干燥, 抗生素, 紫外线等)<sup>[29,30]</sup>, 又吸附尘埃形成结皮表面的无机层, 增加结皮强度<sup>[27,28]</sup>. Painter 等<sup>[31]</sup>认为胞外聚合物有助于土壤团聚体形成, 磷及微量元素的释放, 可望作为绿肥进行荒漠改良. Mazor 等<sup>[32]</sup>则更进一步确定了它们在荒漠微生物结皮营养供应和湿度提高方面的作用. 陈兰周<sup>1)</sup>和刘永定等<sup>[33,34]</sup>还发现它们在

1) Chen L Z, et al. Salt tolerance of *Microcoleus vaginatus*, a cyanobacterium isolated from desert algal crust, was enhanced by exogenous carbohydrates. (in press).

沙漠成土和提高植物抗盐碱性方面的功能。基于诱人的前景, 陆生藻类胞外聚合物的研究<sup>[34~36]</sup>已引起人们的高度重视, 但由于其水溶性差, 结构分析很少。作者<sup>[28,29]</sup>通过方法的改进, 对 *M. vaginatus*, *S. javanicum*, *P. tenue*, *D. olivaceus* 和 *Nostoc* sp. 的胞外聚合物进行了分析, 发现 87%~98% 为酸性成分, 蛋白质含量较水生种类高(7.5%~50.3% 蛋白, 由 15~17 种氨基酸组成), 糖类分子质量多在 380~460 ku 之间, 有包括 2-O-甲基鼠李糖, 2-O-甲基葡萄糖和 N-乙酰葡萄糖胺在内的 6~12 种单糖, 糖醛酸(葡萄糖醛酸和半乳糖醛酸)含量较高(有时达 8%), 而且它们的自由羧基是与基质中阳离子结合的重要位点。蛋白聚糖整体结构新颖、复杂, 主链多分支, 有的单糖同时以  $\beta$ -吡喃型和呋喃型存在。

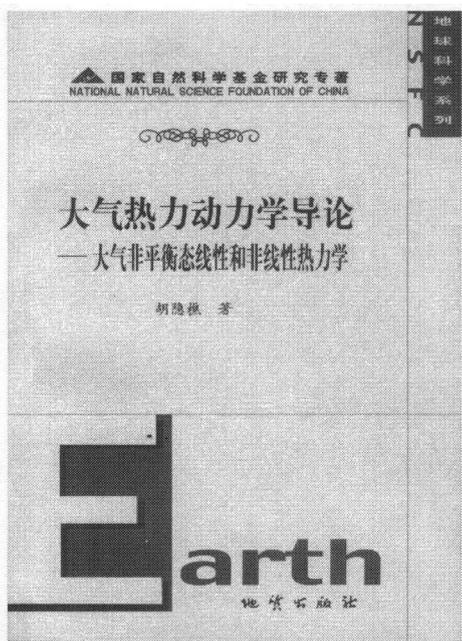
## 8 结语

虽然近年的研究已在多方面取得了创新性成果, 但以下几方面尚需深入探讨。(1) 微小生物结皮随其发育程度和演替阶段的不同组成种类发生明显变化, 而且不同土质中分布着不同的优势种类, 但种类多样性仍知之不多<sup>[37~39]</sup>, 特别是传统方法的群落组成和多样性远远低于 16S RNA 和 16S DNA 基因顺序的分子方法测定的结果<sup>[40]</sup>。(2) 随着微藻生物技术的快速发展, 可望加速藻类在干旱区生态重建、土壤改良、增肥、环境指示等方面的资源利用, 通过优良固土藻种的筛选、生物结皮与高等植被匹配关系的研究<sup>[41]</sup>, 发展藻, 藻—草, 藻—草—灌或藻—草—灌—乔的固土新途径。(3) 陆生藻胞外聚合物结构和功能的特殊性显示它们有更大理论研究和应用开发价值, 分子结构、生物学活性、生态效应、极端环境适应机制等方面的信息缺乏已经限制它们在工业、农业、医药、环境等方面的开发应用。(4) 微小生物结皮占据着 70% 以上的干旱区范围, 相当于高等植被 50% 的光合速率<sup>[39]</sup>, 但对碳循环的贡献仍不清楚, 因而严重影响着全球二氧化碳、氮等微量气体的准确预算。

## 参 考 文 献

- 胡春香, 等. 土壤藻研究新进展. 水生生物学报, 2002, 26 (5): 521
- 杨晓晖, 等. 生物土壤结皮—荒漠化地区研究的热点问题. 生态学报, 2001, 21 (3): 474
- 凌裕泉, 等. 沙面结皮形成与微环境变化. 应用生态学报, 1993, 4 (4): 393
- Li X R, et al. Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and habitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, North China. Biol Fertil Soil, 2002, 35: 147
- St Clair L L, et al. Introduction to the symposium on soil crust communities. Great Basin Nat, 1993, 53 (1): 1
- Davey M C, et al. Fine structure of a terrestrial cyanobacterial mat from Antarctica. J Phycol, 1992, 28: 199
- 胡春香, 等. 半荒漠藻结皮中藻类的种类组成和分布. 应用生态学报, 2000, 11 (1): 61
- 胡春香, 等. 荒漠藻壳的精细结构与发育. 水生生物学报, 2000, 24 (1): 11
- 周志刚, 等. 沙漠结皮中藻类生态的研究. 生态学报, 1995, 15 (4): 385
- 胡春香, 等. 土壤藻生物量及其在荒漠结皮的影响因子. 生态学报, 2003, 23 (2): 49
- Johansen J R. Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of North America. J Phycol, 1993, 29: 140
- 胡春香, 等. 宁夏回族自治区沙坡头地区半荒漠土壤中藻类的垂直分布. 生态学报, 2003, 23 (1): 38
- Davey M C, et al. Primary colonization by microalgae in relation to spatial variation in edaphic factors on Antarctic fellfield soils. J Ecol, 1993, 81: 335
- Pluis J L A. Algal crust formation in the inland dune area Laarder Wasmee, the Netherlands. Vegetatio, 1994, 113 (1): 41
- 胡春香, 等. 荒漠藻类的拓殖演替及其影响因子. 应用生态学报, 2003, 14: 11
- Hu C X, et al. Primary succession of algal community structure in desert soil. Acta Bot Sin, 2003, 35: 8
- Eldridge D J, et al. Microbiotic soil crusts: A review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. Australian Journal of Soil Research, 1994, 32: 389
- Belnap J. Recovery rates of cryptobiotic crusts: Inoculant use and assessment methods. Great Basin Nat, 1993, 53 (1): 89
- 周志刚, 等. 土壤藻对土壤团聚体的影响. 见: 侯秉政(编). 中国青年学者论环境. 北京: 中国环境科学出版社, 1996. 427
- Zulpa C G, et al. Exopolysaccharide of *Nostoc muscorum* (cyanobacteria) in the aggregation of soil particles. J Appl Phycol, 1997, 9: 249
- Belnap J, et al. Vulnerability of desert biological soil crusts to wind erosion: The influences of crust development, soil texture, and disturbance. J Arid Environ, 1998, 39 (2): 133
- McKenna Neuman C, et al. Wind transport of sand surface crusted with photoautotrophic microorganisms. Catena, 1996, 27: 229
- McKenna Neuman C, et al. A wind tunnel study of the resilience of three fungal crusts to particle abrasion during Aeolian sediment transport. Catena, 1999, 38: 151
- Hu C X, et al. Effect of desert soil algae on the stabilization of fine sands. J Appl Phycol, 2002, 14 (4): 281
- Liu Y D, et al. Potential of terrestrial microalgae and cyanobacteria in environmental technology. In: Photosynthetic Microorganisms in Environmental Biotechnology. Hong Kong: Springer-Verlag Hong

- Kong Ltd, 2001, 195
- 26 Gillette D A, et al. Soil crust formation by dust deposition at Shaartuz, Tadzhik S S R. *Atmospheric Environ*, 1993, 27A: 2519
- 27 Hu C X, et al. Cementing mechanism of algal crusts from desert area. *Chin Sci Bull*, 2002, 47 (16): 1361
- 28 胡春香, 等. 荒漠藻结皮的胶结机理. *科学通报*, 2002, 47 (12): 931
- 29 Stal L J. Cyanobacterial mats and stromatolites. In: *The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space*. Whitton and Potts eds. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. 62
- 30 De Philippis R, et al. Exocellular polysaccharides from cyanobacteria and their possible applications. *FEMS Microbiol Rev*, 1998. 22: 151
- 31 Painter T J. Carbohydrate polymers in desert reclamation: The potential of microalgal biofertilizer. *Carbohydrate Polymers*, 1993, 20: 77
- 32 Mazor G, et al. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts. *FEMS Microbiol Ecol*, 1996, 21: 121
- 33 陈兰周, 等. 微鞘藻胞外多糖在沙漠土壤成土中的作用. *水生生物学报*, 2002, 26 (2): 155
- 34 Huang Z B, et al. Studies on polysaccharides from three edible species of *Nostoc* (cyanobacteria) with different colony morphologies: Comparison of monosaccharide compositions and viscosities of polysaccharides from field colonies and suspension cultures. *J Phycol*, 1998, 34: 962
- 35 Helm R F, et al. Structural characterization of the released polysaccharide of desiccation-tolerant *Nostoc commune* DRH-1. *J Bacteriol*, 2000, 182: 974
- 36 Flaibani A, et al. Polysaccharides in desert reclamation compositions of exocellular proteoglycan complexes produced by filamentous blue-green and unicellular green edaphic algae. *Carbohydr Res*, 1989, 190: 235
- 37 胡春香, 等. 宁夏沙坡头地区的藻类植物及其分布. *水生生物学报*, 1999, 23(5): 443
- 38 胡春香, 等. 兰州北山生物结皮中陆生藻种类组成与群落结构. *西北师范大学学报*, 2003, 39(1): 59
- 39 Evans R D, et al. Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 1999, 18 (2): 183
- 40 Garcia-Pichel F, et al. Phylogenetic and morphological diversity of cyanobacteria in soil desert crusts from the Colorado plateau. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67 (2): 1902
- 41 Li X R, et al. Study on soil microbiotic crust and its influences on sandfixing vegetation in arid desert region. *Acta Bot Sin*, 2000, 32 (9): 965



国家自然科学基金研究专著

《青藏高原中部冰冻圈动态特征》姚檀栋等 编著

地质出版社 定价: 50.00 元

本书对青藏高原中部冰冻圈动态特征进行了系统研究, 这对该区的地质、地貌、冰川、气候的研究具有重要的意义. 本书内容包括冰雪化学特征, 不同下垫面微气候学特征, 土壤的水热分布特征、冻融过程和水分循环、影响土壤水热变化的一些因子, 夏季降水的时空分布特征, 水文过程及特征, 现代冰川物质平衡与冰川变化, 多年冻土退化与沙漠化及甲烷释放, 陆面过程中的冻土参数化, 气候与冰冻圈变化及未来趋势等.

本书可供从事气候、冰川、土壤、沙漠等方面研究的生产、科研人员及大专院校师生参考.