

综述

土壤藻研究新进展

胡春香^{1,2} 刘永定² 宋立荣¹

(1. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072;

2. 西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070)

NEW DEVELOPMENT OF SOIL ALGAE RESEARCH

HU Chun-xiang^{1,2}, LIU Yong-ding², and SONG Li-rong¹

(1. Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072;

2. College of Life Sciences, Northwestern Normal University, Lanzhou 730070)

关键词: 土壤藻; 新进展

Key words: Soil algae; New development

中图分类号: S154.3 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2002)05-0521-08

土壤藻是指分布在土壤表层、土壤下层及与土壤的形成、演替和土壤组成有关的石生、水—陆生的各种藻类的集合群^[1], 在土壤的保水、改良、防风固沙及全球气候变化方面都有明显的生态功能, 自20世纪80年代以来, 世界范围内土壤藻的生物技术和微藻代谢生理学得到迅猛的发展。并有大量培养、保存优良藻种新技术的发展^[3]; 发现和重视了微藻碳、氮代谢产物的合成能力及其生态学效应, 特别是微藻固氮、微藻多糖的生产及在根际微生物生态中的作用使得近十年来, 美、德、法、日等许多国家的藻类学家、土壤学家、农学家、化学家乃至商业家都致力于土壤藻的应用开发性和根际生态学研究^[2—6]; 为了揭示生命起源, 探索火星生命的可能性, 极地生态学、先锋藻种的抗逆生理及适应性研究再次成为热点内容, 并取得了显著的科研成果^[7—22]。

1 土壤藻的分布

哪里有土壤, 哪里就有土壤藻, 从热带雨林到极地寒漠, 从肥沃的耕地到贫瘠的熔岩, 从暴晒的沙漠到阴暗的洞穴, 从土表到土下, 从石表到石内, 都有土壤藻的存在。这里分别从土生藻、石生藻、穴居藻三大生境分别介绍。

收稿日期: 2001-07-28; 修订日期: 2001-08-26

基金项目: 中国科学院资源与环境重点项目 KZ95251207; 国家自然科学基金 C30170022; 300701547; 西北师范大学校内基金 (NWNU-060) 资助

作者简介: 胡春香(1965—), 女, 甘肃省静宁县人; 副教授, 博士; 水生生物学专业, 从事土壤藻研究方向

1.1 土生藻 土壤是研究陆生藻的最好生境, 耕地、林地、草原、荒漠、寒漠等多种土壤生境已被广泛研究, 不同质地的土壤中有着不同的群落组成, 如粘土、沙土中有硅藻, 砂土、壤土中有绿藻, 几乎所有土壤中有蓝藻^[23—24], 藻类多样性和生物量主要受光照、温度、可得性水及土壤理化性质的影响^[25]。

耕地土生藻 耕作区很早就是藻类学家热衷于研究的土壤生境, 稻田、玉米、小麦、大麦及马铃薯地都已被广泛调查, 尤其是稻田土壤藻已经被多方面, 多层次广泛深入的研究, 甚至早在 20 世纪 50 年代我国黎尚豪先生就进行了稻田土壤鱼腥藻的大田接种试验, 取得明显增肥效果。与其他生境相比稻田土壤中蓝藻, 特别是固氮蓝藻种类最多, 常有鱼腥藻(*Anabaena*), 项圈藻(*Anabaenopsis*), 筒孢藻(*Cylindrospermum*), 念珠藻(*Nostoc*), 眉藻(*Calothrix*), 席藻(*Phormidium*), 鞘丝藻(*Lyngbya*), 管链藻(*Aulosira*), 织线藻(*Plectonema*)和飞氏藻(*Fischerella*)。其次稻田土壤中藻类分布更有规律, 深度也要更广些, 自表土向下呈富藻层、疏藻层、集藻层、稳定层和稀藻层规律性的分布, 并且这一规律随季节和种植作物的变化而变化^[27]。此外深水稻田中水的化学性质和土壤肥力都影响藻类数目和演替。高 pH(> 6.5) 和电导率(> 3) 有利于非异形胞蓝藻的生长; 盐度、可溶性反应态磷(SRP)与蓝藻的异养能力成正相关, 溶解性无机氮(DIN)与 SRP 的比率与蓝藻的丰富性负相关, 而且 DIN/ SRP 有阈值效应, 低于这个阈值, 蓝藻的丰富性明显更高^[28]。

林地土生藻 林地是土壤肥沃而光照不足的土壤生境, 低光强和低 pH 是藻类分布的主要限制因子。一般蓝藻和硅藻在酸性土壤中相对少, 在碱性土壤中相对多; 而绿藻在酸性环境中种类较多。在杜鹃花丰富的林区土壤中, 藻类多样性很低, 而且只有绿藻, 没有蓝藻和硅藻分布, 因为可溶性矿物质浸出所造成的低硝酸盐、低磷酸盐及钙、锰、卤化物的缺乏都对藻类生长不利, 特别是金属铝对极端酸性土壤中的藻类有毒害作用。杨林、白桦林、榆林、栎林、园柏林及松林土壤作比较, 榆林土壤中藻类的多样性最大, 栎林中最小; 银鼠尾草灌木林较美洲茶灌木林有更丰富的藻类植物。此外不论树林种类如何, 杂乱的土壤表层藻类植物最丰富, 亚表层最少, 且氮、镁、有机物、水势、土壤紧实度都影响藻类的分布。在观察过的所有林区土壤中绿球藻(*Chlorococcum*)最丰富, 蓝藻中普通念珠藻(*Nostoc commune*)出现频率最高^[26]。

草原土生藻 草原土壤是光照充足的半干旱土壤生境。一般蓝藻在 0—2cm 层最丰富, 绿藻和硅藻在 4—6cm 深度最多, 藻类多样性和丰富性随深度的增加(0—14cm)而降低, 有些种类还表现出明显的季节演替现象; 种类多样性与土壤酸碱性密切相关; 而且它们还受周围草木的影响^[26]。

荒漠土生藻 荒漠地区雨水少, 降水不均, 土壤贫瘠, 它们代表着土壤藻的生态极端。荒漠藻出现后, 先在沙表形成光滑平坦的结皮, 并随土壤含水量的增加而扩展, 经过长时间的风蚀、雨蚀后, 转变成粗糙的、参差不齐的、不规则型结皮, 因此荒漠藻对土壤的最大贡献莫过于使沙面固定, 降低侵蚀。最常见的优势种主要是蓝藻, 如微鞘藻(*Microcoleus*), 伪枝藻(*Scytonema*), 裂须藻(*Schizothrix*), 念珠藻, 织线藻, 鼓球藻(*Desmococcus*)和裂丝藻(*Stichococcus*)^[29], 土壤质地和持水量是影响群落组成的主要因素, pH、盐度没有明显影响。在 Alaskan 沙漠中藻类种类很稀少, 仅蓝藻和绿藻, 且以鼓球藻最丰富; 以色列 Negev 沙漠中, 绿藻最多, 但蓝藻、黄藻、硅藻都有分布; 美国犹他州南部沙漠藻结皮中, 硅藻种类

最多,但仍以蓝藻的生物量最大;在我国柴达木盆地荒漠中,以蓝藻为主,生物量受土壤粘性、持水量、含盐量的影响^[30];腾格里沙漠东南缘的沙坡头荒漠结皮中,蓝藻不论种类数还是生物量都占绝对优势,老龄结皮中藻类生物量与降雨量、Mg²⁺的含量明显正相关^[31],而其他相对低龄结皮中生物量与降水量、全钾、Fe³⁺、粗粘粒量显著正相关,与pH、Cu、Zn含量显著负相关,同时还与水解氮等其他土壤理化因素有关(未发表)。

寒漠冻原土生藻 与干旱环境一样,极地代表着土壤微生物的另一个长期低温的生态极端。南极多种土壤生境中,各种藻类都分布在表面1—2cm,多样性较低,藻类数目随深度的增加而迅速减少,且没有季节性变化。该地绿藻种类数最多,丝状蓝藻最丰富,可得性水是限制该地土壤藻分布的首要因子。Mt Erebus火山基地中,也是绿藻种类数最多,离火山口不同距离,存在着不同的藻类群落。因此在寒漠冻土中绿藻种类相对更丰富,但生物量还是以蓝藻最大^[9,35]。

滩涂海岸土生藻 滩涂海岸土壤是空气较为潮湿风力又相对大的沙土性生境。蓝藻和绿藻都很常见,种类多样性也最大,但以硅藻数量最多;藻类与pH、土壤颗粒的大小、大型植被间没有明显关系。常见种类主要有衣藻(*Chlamydomonas*),绿球藻,拟绿囊藻(*Chlorosarcinopsis*),克氏藻(*Klebsormidium*),四囊藻(*Tetrasysts*)和新绿藻(*Neochloris*)。

1.2 石生藻 指生长在石质性土壤基质中的土壤藻。它们是温带地区极端气候、极端生境中(如陡峭的岩石,既冷又热的沙漠)惟一能成功地跟地衣、苔藓竞争而不会被它们所覆盖的自养生物。为了适应经常变化的极端生态条件,它们有快速打开和关闭其代谢的特点,代谢活动仅限于温度、湿度、光强都适合的那一短暂时期,有时这个时期短到一年仅几百个小时,在极端干旱环境中只有石内、石下的形式才可生存。

对石生藻最重要的限制因素是水分。温带地区岩石中藻类靠暂时性的水渗透,或经常性的雨水来生存;极地沙漠中冰雪的融化是多孔岩石藻的主要水源;热带沙漠中晚间露水是它们的主要水源;石下藻靠降低蒸发来保水生活。石生藻有很宽广的光强适应范围,它们既适应完全暴露在石表的极大光强,也适应石内、石下极低光强。暴露于强光下的藻类,其胶状包被物多有色彩,石下、石内藻生活在半透明到透明岩石里,岩石精致的层次使进入岩石或土壤的光强逐渐降低,并形成梯度系列。

岩石上或岩石内藻类植物群落的组成取决于湿度、光强和基质的属性。在潮湿的温带地区,石灰石上常只有伪枝藻滋生,其他岩石表面常被球状蓝藻,如隐球藻(*Aphanocapsa*),粘球藻(*Gloecapsa*),粘杆藻(*Gloeothece*)和念珠藻滋生;潮湿酸性岩石上常被丝状绿藻、蓝藻和藓的原丝体覆盖,而在页岩、硅质岩和石灰岩上主要是单枝藻(*Tolypothrix*),真枝藻(*Stigonema*)和粘球藻存在;沙漠燧石和深层岩石缝隙中主要是粘球藻,支配白云石、石灰石的是绿藻和丝状蓝藻。

石下石生藻 石下是光强和湿度都较为理想的微环境,因而在大多数沙漠和半沙漠环境中,土表0—4cm深度的透明砾石下有薄层藻类植物生存,形成明显的绿色区带。其中蓝藻最丰富,但固氮种类很少或没有,这样群落生产率很低,它们生长所必需无机营养主要靠土壤供应,少部分来自雨、雪和大气微粒的回降。

石缝石生藻 石缝石生藻指存在于岩石表面缝隙中的藻,它们在石缝里形成好几毫米深的与石表平行的绿带。这种生境常出现在沙漠和高山区。石缝内生植被主要是绿藻

和蓝藻, 也有个别黄藻, 由于石缝跟外界直接连通, 空气中带来的垃圾经过长期积累形成了一种原生土, 使得石缝生境与石下相似, 这也是这两个生境中常有相似植被的原因。

隐石内石生藻 隐石内石生藻多存在于彩色和多孔结构的石灰石、砾石中, 在岩石内形成几毫米深的彩色带, 藻带的上下边界受光梯度决定。到目前为止, 隐石内石生藻只出现在极端干、热、冷的沙漠和半沙漠中。生活在热带沙漠岩石内的隐生藻只有单细胞蓝藻 *Chroococcidiopsis* 和色球藻 (*Chroococcus*); 在亚热带沙漠中, 隐石内石生藻很丰富, 也有不少真核藻; 南极冷沙漠中, 隐石内石生藻有单细胞蓝藻, 绿藻和黄藻石内异球藻 (*Heterococcus endolithicus*); 在极端寒冷沙漠中生存着比热沙漠中更复杂的隐石内生态系统, 不仅有原核藻、真核藻、还有真菌、地衣。

真石内石生藻 真石内石生藻指积极地穿进岩石基质内生长、繁殖, 并在岩石上形成了类似于钻孔有机体的管道状轮廓的藻类。这类藻类只有蓝藻, 如砾石中粘球藻, 伪枝藻, 色球藻, 隐球藻, 石球藻 (*Lithococcus*), 裂须藻等。但该生境中的藻类都局限于气生真石内, 真陆生生境中还未见报道。

石表石生藻 石表石生藻常在岩石表面形成壳或几毫米厚的薄垫, 但只出现于环境条件不太恶劣的生境中, 光强和湿度是决定藻类组成的最重要因素。这种生境中, 蓝藻之后常是绿藻, 偶尔也出现红藻和金藻。石表石生藻, 特别是石表蓝藻对岩石表面沉积碳酸盐有重要作用, 因为碳酸盐的壳可以避免强光, 保持湿润。

1.3 穴居藻 洞穴生境最典型的特征是全年的温度、湿度、光梯度都比较平稳。穴居藻一般覆盖洞穴透光区的整个表面, 而且光是控制藻类群落组成的关键因子。一般在光照较多的入口处, 生活着与周围地区相同的蓝藻和绿藻, 洞穴越深处, 藻类植被越稀少, 但洞穴的地理位置和方位也影响其中温度和湿度等微气候环境。在石灰质洞穴近入口, 朱氏伪枝藻 (*Scytonema julianum*) 最多, 光稀少处钙生盖特藻 (*Geitleria calcarea*) 最多, 并到最后为纯种。但从完全黑暗洞穴中采样、分离到的藻种跟水生陆生藻没有什么不同。当然在不同地理位置、不同土壤质地, 或人工光源的洞穴中, 优势种类也不同。

2 土壤藻的适应机制

影响土壤藻生长繁殖的因素很多, 但归纳起来最关键的胁迫因子无非是辐射和干旱。

2.1 辐射 土壤藻适应高光强、高辐射的途径主要有以下几点: 1) 结构方面, 细胞内形成折射颗粒, 胶鞘具色泽; 2) 生理适应, 一些土壤藻可直接利用红外和紫外光进行光合作用; 3) 胶鞘中具有特殊的紫外吸收色素(如 Scytonemin), 细胞内也含有 Mycosporine amino acids (MAAs) 类复合物, 保护个体免受强光辐射, 有时这些色素高达干重的 10%, 而且它们的形成完全是藻体的生理需要, 不只是光化学的转变, 而且越是高光强越有利于色素的形成^[12, 14, 15, 22]; 4) 生态适应性, 通过生态位的精细变化适应强辐射, 如“窗口植物”或结皮深层个体^[2, 32, 33]。

2.2 干旱 土壤藻对干旱的适应机理既有形态结构方面的, 又有生理生化、生态方面的, 还有群体生存策略方面的。形态结构方面有: 1) 细胞和藻丝经常以聚集、成堆的方式存在; 2) 细胞外有粘胶层、胶鞘, 细胞壁较厚; 3) 胶被中蛋白、多糖、孢粉素等物质呈精致的排列^[1, 2, 10]; 4) 细胞结构中没有液泡、具折射颗粒, 贮藏物质主要是疏水性的油滴^[1, 7]; 5) 原

生质粘稠; 有较多发色团, 且成色随环境条件发生相应变化; 6) 细胞整体结构高度稳定, 即使在严重缺水时细胞壁与细胞膜间一直有微丝连接, 细胞大小、形状及类囊体、颗粒体、羧体等形态结构保持不变^[7, 8, 18]。生理生化方面的适应性机理有: 1) 碳水化合物的保水作用。干燥的普通念珠藻再湿润时, 胶鞘中碳水化合物的水解主要用于细胞功能的恢复^[13]; 2) 胞外聚合物的保护作用。普通念珠藻在干燥时期产生的胞外聚合物可抑制伪空胞膜中卵磷脂的融合, 从而改变膜的流变学属性以适应干旱环境^[17]; 3) 蓝藻胞外多糖的吸水、保水作用。荒漠藻结皮中微鞘藻分泌胞外多糖, 增加水分吸收, 延长水分通过藻结皮的时间, 从而提高水分利用率; 4) 有快速打开和关闭代谢过程的多种多变的代谢机理, 而且这一功能与 ATP 释放、激素 ABA 水平及某些激活机制有关^[8, 16, 20]; 5) 水胁迫蛋白质的保护作用。普通念珠藻在干—湿循环中, 可以产生一种新的酸性蛋白质, 从结构水平上保护细胞^[21]; 6) 蛋白构象的变化。普通念珠藻在水胁迫下, 并无新蛋白质产生, 但原蛋白构象发生了变化^[19]; 7) 干燥状态下, 土壤藻的光合和固氮有不同的策略。如石内生藻色球藻和普通念珠藻只有在很低水势时才有适宜的光合速率和固氮酶活动, 某土壤色球藻的固氮酶必须在厌氧条件下才合成^[8, 20]。生态方面的适应机理有: 1) 占据恶劣环境中较良好的生态位, 如石内生藻、“窗口植物”、“阴地植物”^[1, 25]; 2) 以休眠孢子、合子、异形胞、厚壁孢子等形式度过极端干旱时机。群体生存策略。对突然干旱还可通过个别个体长期处于对抗状态, 或通过外围个体的死亡作保护屏障来确保种群的生存。

3 土壤藻的群落生态

与其他微生物群落一样, 藻类的群落结构也包括藻类生物量、多样性及其时空分布的变化, 而且它们受藻所在地的大气候和土壤理化性质的影响, 藻类生物量的昼夜波动和季节性变化都随湿度或降水的不同而不同, 群落多样性在寒冷季节高, 暖和季节低, 但 Davy 等认为南极龟裂土中藻类群落结构的变化是独立进行的, 与环境因子没有特殊关系, 所观察到的土壤藻群落结构变化完全是由于藻类拓殖过程的偶然性所致^[11]。

3.1 土壤藻的初级演替 土壤藻是土壤生物的先行者, 对土壤的形成和熟化都起着重要作用。在整个生物圈内的最新基质上, 土壤藻常是最早形成的初级生态群, 这些初级生殖的藻种完全依赖于气流的偶然传播。印度尼西亚 Krakatau 火山上第一批拓殖者主要是鱼腥藻、鞘丝藻、束藻(*Symploca*)和单歧藻; 华盛顿 St. Helens 火山灰上首次生殖的主要是绿藻和金藻; 南极 Surtsey 火山灰中主要是绿藻; 夏威夷火山灰中是蓝藻、绿藻共同生长^[35, 36]。我国西北灰钙土壤中颤藻最先生长^[37]; 荷兰内地 Laarder Wasmeer 流沙上首次生殖的是颤藻^[38]; 我国沙坡头地区流沙中是具鞘微鞘藻, 进一步演替顺序随阴影度、营养水平、水分及地形不同而不同(另刊发表)。

在初级基质上, 土壤藻主要通过水分的截流促进硅酸盐质矿物的分化, 光合作用过程中产生的碳酸类物质进一步加速了这种矿化进程, 但藻类分泌胞外多糖的过程是促进那些不溶性复合物释放营养的最重要的微生物过程。

土表的藻类群落演替常表现在以雨结皮 \rightarrow 藻结皮 \rightarrow 地衣结皮的方向进行。雨结皮是极其脆弱、易移动的短命土表结构, 而藻结皮是可见的粘结在一起的稳定植物团块。地衣结皮生态上相当于藻结皮, 是真菌入侵后的藻结皮。一般认为地衣结皮是沙漠微环境中

气候演替的顶极,但也有例外,撒哈拉沙漠中的藻结皮从未地衣化。藻结皮变成地衣结皮的过程是菌类首先入侵藻结皮的边缘,然后沿主要裂缝伸入、生长,最后藻结皮变成地衣结皮。作者发现在沙坡头地区,菌丝首先出现在藻结皮的最低层,然后随着藻结皮的发育,它们的位置逐渐上移,最后与分布在表层的念珠藻结合,完成藻结皮向地衣结皮的转变,而且地衣结皮会被藓类植物取代。但在过度贫瘠、或潮湿、或暴晒的石质性土壤微环境中以藻类为主的初级植被是顶级群落,不会向其他高等隐花植被演替^[32]。

3.2 土壤藻的次级演替

在次级演替中没有特别的先锋藻种,但藻类群落结构的季节性变化与农业耕作和人类的其他活动有关。英国干燥草地上,维管植物死后的一、两年内,丝状绿藻软克氏藻(*Klebsormidium flaccidum*)成为优势种;在烧焦的荒地,首次生殖的也是绿藻;在未受干扰的中欧针叶林中,夏天蓝藻取代绿藻,在双子叶植物林则相反,绿藻取代蓝藻;Surtsey 岛的先锋土壤藻类是蓝藻,一年后被球状绿藻取代;在捷克南 Bohemia 地区未垦地,草地,耕作地及栎林地,土壤藻的次级演替中绿藻占优势地位,种类多样性最大的出现在草地,依次在未垦地,耕地,林地;未垦地与耕地的群落相似性最高,与草地次之;相反,耕地与林地相似性最小;未垦地及其他三种土地中藻类群落结构都没有演替上变化^[26]。

在群落的次级演替中,藻的生长是碳、氮输入的重要渠道,积累的腐殖质通过保湿和苗床的确立起作用。在 Starks 等的再生植被试验中,第一年出现的是绿球藻,拟绿囊藻(*Chlosarcinopsis pseudominor*),最小舟形藻(*Navicula minima*),谷皮菱形藻(*Nitzschia palea*),普通念珠藻,羽纹藻(*Pinnularia saxicola*),镰头颤藻(*Oscillatoria brevis*),其他藻种只有在 P、N、Mg、Cd、Al、Si、Fe 增加, Cu、Cl、Na、Ca 降低后才开始生殖,许多地点 Ca、Cl、Cu、PO₄—P 影响种类数和生物量,而 Si、Al、Na、Zn、B、Cd、Mg 只在特殊地点重要。North Dakota 再生植被试验表明:种类数和叶绿素含量都随弃土年龄的增加而明显增多,钠的吸收、可交换钠百分率、硫酸盐含量都与叶绿素 a、时间成负相关。但多种再生植被试验区的分析结果表明,只有时间对藻的演替有重要性影响,同时叶绿素 a 含量、种类数都与 Mn 有关,高水平 Mn(550mg/kg)抑制藻的生长,低水平 Mn(350mg/kg)利于藻的生长,作者也发现锰元素在藻类群落演替中的重要作用(另刊发表)。Hunt 等发现真核藻在一年土地中有最高数量和多样性,十一年土壤居第二位,森林土壤居第三位,而且 Mg、pH、时间和降雨量对蓝藻很重要, Mg 含量和时间对绿藻很重要^[40]。因此,藻类植物的生殖和演替是植物本身截水、吸水、保水和有机物的增加启动了周围环境中其他生物的、地理的、物理的、化学的所有因素后共同作用的结果。

4 研究展望

虽然土壤藻的研究已在多方面取得了很多有价值的研究成果,但在以下几个方面尚需深入探讨。1)不同的微环境是造成藻类群落差异的最主要原因之一,而每平方米土地中有许多不同的微环境,随机采样的结果很可能只代表着某种特殊生境,不能真正反映样点的总体特征。为了便于各地之间以及跟水生藻类植物进行有效地比较,标准化采样和培养方法的建立是非常必要的:a 研究地点的描述应包括土壤的理化分析、气候条件(土表)和群落结构;b 样点的随机采样要经得住重复加富培养的重复观察;c 尽可能地选用多

用途的或多种培养基以降低由于培养条件而造成的种遗漏; 2) 虽然土壤藻生物量有直接计数(包括多种荧光染色计数)、培养计数、色素分析、最可能数及埋片法等多种计量方法, 但每种方法都存在这样、那样的不足, 很有必要在这方面深入地进一步研究。此外种、属水平上的分类标准问题, 新旧标准不统一问题都仍然存在, 加之广泛适应性所造成的多态性和变异性, 使得这方面工作很难仅从形态标准判断, 需从分子水平进行完善; 3) 土壤酶是生物催化剂, 它参与土壤的发生、发育及与有效肥力形成有关的许多生物化学过程, 荒漠藻结皮中土壤酶种类和活性状况也是土壤改良、肥力水平的重要标志, 而不同藻种分泌胞外酶的种类、分泌量等方面的研究非常薄弱, 这方面还要大力加强; 4) 应用性方面, 随着微藻生物技术的快速发展, 可望加速土壤藻作为土壤调节剂、生物肥料、环境指示生物、农药和除草剂的测试生物等方面的资源利用, 特别在土壤改良、荒漠化治理方面, 土壤结皮的人工恢复技术, 对整个生态系统中碳循环理论的完善、可持续利用策略的发展、环境保护、退化生态系统恢复等都有重要的理论和实践意义, 而且相信, 这方面的研究将很快成为当前的研究热点之一^[41]。

参考文献:

- [1] 刘永定, 黎尚豪. 土壤藻及其生理生态[J]. 水生生物学报, 1993, 17(3): 272—277
- [2] Metting B. The systematic and ecology of soil algae [J]. *The Bot. Rev.*, 1981, 47(2): 195—312
- [3] Yongding Liu, Wang Q.L. Mixed mass cultivation of nitrogen fixing blue green algae in large scale and the application for animal feeds and biofertilizer. in Recent Advances in Algal Biotechnology [C]. Abstracts of the 5th international conference of the society of applied algalogy, 1988, 13. Israel
- [4] Metting B. Population dynamics of *Chlamydomonas sajao* and its influence on soil aggregate stabilization in the field [J]. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1986, 1161—1164
- [5] Kroen WK, Raybun WK. Influence of growth status and nutrients on extracellular polysaccharide synthesis by the soil alga *Chlamydomonas mexicana* (Chlorophyceae) [J]. *J. Phycol.*, 1984, 20: 253—257
- [6] Mazor G, Kidron GJ, Vonshak A, Abeliovich A. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts [J]. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 1996, 21: 121—130
- [7] 祝建, 王俊, 华振基等. 高压冷冻和低温替代技术制备的发菜营养细胞的超微结构[J]. 植物学报, 1998, 40(10): 901—905
- [8] Band CJ, Arredondo Vega BO, Vazquez Duhalt R, et al. Effect of salt osmotic upshock on the edaphic microalga *Neochloris oleoabundans* [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1992, 15: 129—133
- [9] Broady P. A. Diversity, distribution and dispersal of Antarctic terrestrial algae [J]. *Biodiversity and Conservation*, 1996, 1307—1335
- [10] Caiaia MG, Daniela B, Friedmann EI. Effect of desiccation on envelopes of the cyanobacterium *Chrococcidiopsis* sp. (Chroococcales) [J]. *Eur. J. Phycol.*, 1996, 31: 97—105
- [11] Davey MC, Rothery P. Primary colonization by microalgae in relation to spatial variation in edaphic factors on Antarctic fell-field soils [J]. *J. Ecol.*, 1993, 81: 335—343
- [12] Dodds WK, Gudler DA. The ecology of Nostoc [J]. *J. Phycol.*, 1995, 31: 2—18
- [13] Ernst A. Carbohydrate formation in rewetted terrestrial cyanobacteria [J]. *Oecologia*, 1987, 72: 574—576
- [14] Garcia Pichel F, Castenholz RW. Characterization and biological implications of scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment [J]. *J. Phycol.*, 1991, 27: 395—409
- [15] Garcia Pichel F. Occurrence of UV-absorbing, mycosporine-like compounds among cyanobacterial isolates and an estimate of their screening capacity [J]. *Applied Environ. Microbiol.*, 1993, 59(1): 163—169

- [16] Hellebust JA. Mechanisms of response to salinity in halotolerant microalgae [J]. *Plant and Soil*, 1985, **89**: 69—81
- [17] Hill DR, Keenan TW, Helm RF, et al. Extracellular polysaccharide of *Nostoc commune* (cyanobacteria) inhibits fusion of membrane vesicles during desiccation [J]. *J. Applied. Phycol.*, 1997, **9**: 237—248
- [18] Potts M. Chroococcus S24 and Chroococcus N 41 (cyanobacteria): morphological, biochemical and genetic characterization and effects of water stress on ultrastructure [J]. *Arch Microbiol.*, 1983, **135**: 81—90
- [19] Potts M. The protein index of *Nostoc commune* UTEX 584 (Cyanobacteria): changes induced in immobilized cells by water stress [J]. *Arch Microbiol.*, 1986, **146**: 87—95
- [20] Scherer S. Recovery of adenine nucleotide pools in terrestrial blue green algae after prolonged drought periods. [J]. *Oecologia*, 1986, **68**: 585—588
- [21] Scherer S, Potts M. Novel water stress protein from a desiccation-tolerant cyanobacterium [J]. *J. Biol. Chem.*, 1989, **264**(21): 12546—12553
- [22] Scherer S, Chen TW, Boger P. A new UV-A/B protecting pigment in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* [J]. *Plant Physiol.*, 1988, **88**: 1055—1057
- [23] 刘永定, 沈银武, 宋立荣, 等. 黄河中游土壤藻类的种类组成与土壤肥力的关系 [J]. 水生生物学报, 1999, **23**(5): 434—442
- [24] 刘永定, 黎尚豪. 长江中游黄棕壤地区几种稻田土壤蓝藻种类及田间季节差异 [A]. 见: 长江流域资源、生态、环境与经济开发研究论文集 [C]. 北京: 科学出版社, 1988, 266—269
- [25] Hoffmann L. Algae of terrestrial habitats [J]. *The Bot. Rev.*, 1989, **55**: 77—105
- [26] Starks TL, Shubert LE, Trainor FR. Ecology of soil algae: a review [J]. *Phylogia*, 1981, **21**(1): 65—80
- [27] Yongding Liu, Ley SH. Species composition and vertical distribution of blue green algae in ricefield soil, Hubei, China [J]. *Nova Hedwigia*, 1989, **48**(1—2): 55—67
- [28] Quesada A, Fernandez Valiente E. Relationship between abundance of N_2 -fixing cyanobacteria and environmental features of spanish rice fields [J]. *Microb. Ecol.* 1996, **32**: 59—71
- [29] Johansen JR. Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of North America [J]. *J. Phytol.*, 1993, **29**: 140—147
- [30] 洪英, 李尧英, 黎尚豪. 柴达木盆地荒漠土壤蓝藻群落的初步研究 [J]. 植物学报, 1992, **34**(3): 161—168
- [31] 周志刚, 程子俊, 刘志礼. 沙漠结皮中藻类生态的研究 [J]. 生态学报, 1995, **15**(4): 385—393
- [32] 胡春香, 刘永定, 黄泽波, 等. 荒漠藻壳的精细结构与发育 [J]. 水生生物学报, 2000, **24**(1): 11—18
- [33] 胡春香, 刘永定, 宋立荣, 等. 半荒漠藻结皮中藻类的种类组成和分布 [J]. 应用生态学报, 2000, **11**(1): 61—65
- [34] 胡春香, 刘永定, 宋立荣. 宁夏沙坡头地区藻类及分布 [J]. 水生生物学报, 1999, **23**(5): 443—448
- [35] Raybun WR, Mack RN, Metting B. Conspicuous algal colonization of the ash from Mount ST. Helens [J]. *J. Phycol.* 1982, **18**: 537—543
- [36] Carson JL, Brown RW. Studies of Hawaiian and freshwater and soil algae II. Algal colonization and succession on a dated volcanic substrate [J]. *J. Phycol.*, 1978, **14**(4): 171—178
- [37] 胡春香. 甘肃、宁夏、青海、新疆四省区颤藻的生态分布 [J]. 西北师范大学学报, 1993, **29**(3): 55—69
- [38] Pluis JLA. Algal crust formation in the inland dune area Laarder Wasmeer, the Netherlands [J]. *Vegetatio*, 1994, **113**(1): 41—51
- [39] 胡春香, 刘永定, 张德绿, 等. 荒漠藻结皮的胶结机理 [J]. 科学通报, 2002, **47**: 501—521
- [40] Hunt ME, Flydy GC, Stout BB. Soil algae in field and forest environments [J]. *Ecology*, 1979, **60**: 362—375
- [41] Whilton, Potts M. (ed.). *The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space* [M]. Netherlands. Academic publishers, Kluwer 2000. 1—504