

古尔班通古特沙漠生物结皮不同发育阶段中藻类的变化

张丙昌^{1,2,3}, 张元明^{1,*}, 赵建成², 陈荣毅⁴, 郑云普²

(1. 中国科学院绿洲生态与荒漠环境重点实验室, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011;

2. 河北师范大学生命科学学院, 石家庄 050016; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039;

4. 中国气象局乌鲁木齐沙漠气象研究所 乌鲁木齐 830002)

摘要:通过在古尔班通古特沙漠南缘相同的地貌部位,选择裸沙、藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮 4 种不同演替阶段中的生物结皮,研究了藻类的种类组成、优势种和生物量的变化。结果表明:(1)在结皮的不同演替阶段,藻类种类组成不同,其常见物种有一定的差异,如裸沙中藻类常见种是脆杆藻₂(*Fragilaria* sp.₂)、威利颤藻(*Oscillatoria willei*)和奥克席藻(*Phormidium okenii*),藻结皮的常见种是小聚球藻(*Synechococcus parvus*)、颗粒常丝藻(*Tychonema granulatum*)、韧氏席藻(*Phormidium retzli*);同时在不同发育阶段亦存在一些特有种。(2)在裸沙发育到成熟生物结皮的过程中,藻类的优势物种也发生相应的变化。裸沙、藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮的优势种分别是脆杆藻(*Fragilaria* sp.₁)、具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)、具鞘微鞘藻、眼点伪枝藻(*Scytonema ocellatum*)或集球藻(*Palmellocooccus miniatus*)。(3)藻类生物量在生物结皮不同演替阶段差异极显著($P < 0.01$),在裸沙中藻类生物量最低,随着生物结皮的逐渐发育,藻类生物量明显升高,地衣结皮最高,约是裸沙的 8.3 倍,当发育至苔藓结皮时,藻类生物量又有所下降。(4)在裸沙中基本为松散的沙粒,随着生物结皮的演替,丝状种类占明显的优势,尤其是具鞘微鞘藻,另外真菌菌丝和苔藓假根分别在地衣结皮和苔藓结皮中起着重要作用。

关键词:古尔班通古特沙漠;生物结皮;演替阶段;藻类

文章编号:1000-0933(2009)01-0009-09 中图分类号:Q143,Q948 文献标识码:A

Variation in algal composition among different developmental stages of biological soil crusts in Gurbantungut Desert

ZHANG Bing-Chang^{1,2,3}, ZHANG Yuan-Ming^{1,*}, ZHAO Jian-Cheng², CHEN Rong-Yi⁴, ZHENG Yun-Pu²

1 Key Laboratory of Oasis Ecology and Desert Environment, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS, Urumqi 830011, China

2 College of Life Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050016, China

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

4 Institute of Desert Meteorology, China Meteorological Administration, Urumqi Xinjiang 830002, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 0009 ~ 0017.

Abstract: The biological soil crusts (BSCs) are commonly found in Gurbantungut Desert, the largest fixed and semi-fixed desert in China. Four different BSCs developmental stages, including bare sand, algae crusts, lichen crusts and moss crusts were selected to determine successional changes in cyanobacterial and algal species composition, dominant species, and biomass. The results indicated that species composition differed between the four successional stages. There were some differences for common species. For example, *Fragilaria* sp., *Oscillatoria willei*, and *Phormidium okenii* were common species in bare sand. Species of *Synechococcus parvus*, *Tychonema granulatum*, and *Phormidium retzli* were common in algal crusts. Furthermore, some species were specific to particular successional stages. Dominant species varied from bare

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40571085, 40771114);中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KZCX3-SW-343);中国科学院研究生科学与社会实践资助项目(古尔班通古特沙漠藻类分布规律调查)

收稿日期:2008-04-18; 修订日期:2008-09-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangym@ms.xjb.ac.cn

sand to mature crusts. The dominant species in bare sand, algae, lichen and moss crusts were *Fragilaria* sp., *Microcoleus vaginatus*, *M. vaginatus* and *Scytonema ocellatum* or *Palmellocooccus miniatus*, respectively. Algal biomass had significant differences in different successional stages ($p < 0.01$). Algal biomass in bare sand was the lowest and increased with BSCs development (such as algal crusts and lichen crusts). Algal biomass in lichen crusts was the highest, which was 8.3 times higher than in bare sand. However, algal biomass decreased with the development of moss crusts. Bare sand is mainly composed of uncompacted sand gains. Filamentous cyanobacteria, particularly *M. vaginatus*, were the dominant species early in crust succession. Additionally, fungal mycelium and moss rhizoids played a vital role in preventing water and wind erosion. Algal dominant species variation in different BSCs made the role and status of algae in BSCs change.

Key Words: Gurbantunggut Desert; biological soil crusts; successional stages; cyanobacteria; Algae

生物结皮是由土壤微生物、藻类、地衣、苔藓植物与土壤形成的有机复合体^[1,2]。沙地土壤生物结皮的形成使土壤表面在物理、化学和生物学特性上均明显不同于下层松散沙土,具有较强的抗风蚀功能和重要的生态及地学效应,成为荒漠地区植被演替的重要基础^[3]。生物结皮在干旱区生态恢复中表现出其它植物不可替代的生态功能,包括减小风蚀和水蚀、土壤的形成、固定过程、提高土壤的肥力、促进种子库的建立和维管植物的定居等,使其研究愈来愈引起众多生态学家的关注,成为荒漠化地区防沙治沙和生态恢复研究的热点^[4~7]。荒漠藻类作为先锋拓殖生物,能够在条件恶劣的环境下生长、繁殖,通过自身的活动影响并改变着环境,具有极为重要且不可替代的生态学意义^[8]。多数研究也表明,藻结皮在提高土壤结构、增加土壤养分、排泄胞外物质、保持土壤水分和防止盐碱化都起着重要作用^[9~11]。为此,研究人员已对结皮中藻类进行了广泛研究^[5,12~16]。国外学者主要对藻类的分类、种类和群落组成、生态学、生理学和分子生物学方面开展了研究^[17~25];国内学者对荒漠藻类的种类组成、群落结构、垂直分布、胞外聚合物、胶结机理和固沙能力等方面做了详细的研究^[26~31]。

由裸沙发育到成熟的生物结皮经历了不同的演替阶段^[30,32,33]。Eldridge 等人首先对生物结皮的演替顺序提出设想,认为生物结皮在功能上可以分为 3 类:以藻类为主的微生物结皮(cryptomorphs crust)、地衣结皮(perimorphs crust)、苔藓和地衣结皮(hypermorphs crust)^[34]。胡春香等人对生物结皮的演替提出预测,认为生物结皮的演替顺序是藻结皮-地衣结皮-苔藓结皮,和 Eldridge 的设想基本一致,并且对藻结皮进行了详细研究,认为藻类的演替过程分为 6 个阶段,具鞘微鞘藻是首次殖生阶段和最后稳定阶段的优势种^[12,28]。张元明等人和李卫红等对生物结皮几种类型中的藻类、地衣和苔藓的种类进行了研究报道^[7,35],吴楠等人对藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮的固氮活性进行了定量研究^[36]。然而,在生物结皮的不同演替阶段中,关于藻类的种类组成、优势种和生物量变化方面的研究至今尚未见系统报道,藻类在不同演替阶段中的作用和地位有无变化尚不清楚。为此,本文研究了古尔班通古特沙漠生物结皮不同发育阶段中藻类的演替变化及土壤微结构,分析讨论了藻类演替变化的原因及在不同发育阶段中的作用,为深入理解藻类在生物结皮不同发育阶段的作用机制提供理论依据。

1 研究区域

古尔班通古特沙漠(以下简称古沙漠)位于新疆北部准噶尔盆地腹地,范围在 44°11'~46°20'N 和 84°31'~90°00'E 之间,面积约 $4.88 \times 10^4 \text{ km}^2$,是中国面积最大的固定和半固定沙漠。古沙漠南缘与源出天山的冲积和洪积扇缘相接,构成了天山北坡至准噶尔盆地自然垂直带的基带。在沙漠腹地,多数沙丘的形态主要以沙垄所组成,占固定半固定沙漠总面积的 80%。古沙漠年平均降水量不超过 150 mm,在沙漠腹地仅有 70~100 mm,且主要集中在春季。年平均蒸发量在 2000 mm 以上,年均温为 6~10 °C,极端温度为 40 °C 以上,空气相对湿度平均为 50%~60%,其中 5~8 月份通常在 45% 以下。与我国北部的其它沙漠相比,在古沙漠中,由白梭梭(*Haloxylon persicum*)和梭梭(*H. ammodendron*)以及其它沙生植物构成的灌木和小乔木群落广泛分布,同时由于冬春季节有一定的融雪和降水,使短命和类短命植物群落获得一定发育。除此以外,该沙漠

地表还发育有良好的生物土壤结皮^[32, 33]。

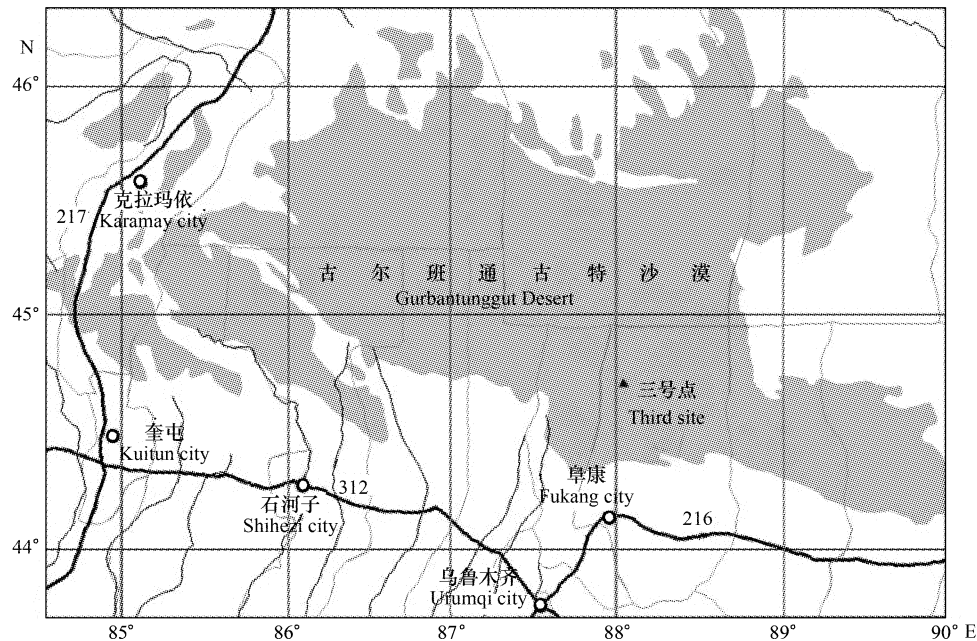


图1 古尔班通古特沙漠采样地点

Fig.1 The map of sampling site in the Gurbantunggut Desert

2 材料与方法

2.1 样品采集

采样点(44°35'N, 88°14'E)位于该沙漠南部(三号点), 是生物结皮发育最完整和最为典型的区域^[33, 37]。于2000年9月在丘间低地布设5m×5m的固定样地, 全部去除地表结皮, 令其自然恢复。分别于2000年9月、2002年9月、2005年9月和2007年9月, 在样地采集不同演替阶段的结皮样品(据野外观测, 在该沙漠水分条件良好的丘间低地, 裸露地表经7a的恢复已出现苔藓结皮): 裸沙、藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮。为不破坏结皮结构, 采样前先湿润地表。在地表湿润状态下, 用已灭菌的采集刀采集土样, 厚度2cm, 将土样装入无菌的封口塑料袋中, 然后尽快运回实验室, 在自然状态下将土样及时风干, 在冰箱内保存^[33]。

2.2 研究方法

2.2.1 物种多样性

物种多样性采用 Shannon-Weiner 指数, 其计算公式为: $H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$, 式中 S 为物种数目, P_i 为种 i 的个体在全体个体中的比例, H 为物种的多样性指数, 单位是 bit。均匀度: $E = H/H_{\max}$, H 为实际观测到的种类多样性, $H_{\max}$ 是最大的种类多样性^[38]。

2.2.2 藻类物种组成

采用显微镜直接观察和室内培养箱培养观察相结合的方法。藻类具体观察和培养方法参见文献^[33, 39], 根据相关参考文献进行种类鉴定^[40~44]。

2.2.3 藻类优势物种的确定

采用直接观察法。每个样品经研磨后, 称取1g土, 加10ml 无菌蒸馏水, 摇匀, 取1滴均匀的土壤水溶液制成临时水装片, 每个样品取3个临时装片, 每个装片观察10个视野, 对真核藻类和蓝藻进行拍照, 统计不同物种并计数, 最后根据出现频率的大小确定优势种^[33]。

2.2.4 藻类生物量的测定

采用 LS-50B 荧光分光光度计测定叶绿素 a 含量, 测定方法参见文献^[33]。

2.2.5 土壤显微结构的观察

土壤薄片的制作与观察:取未破坏结构的结皮,用不饱和聚酯树脂-丙酮溶液抽气浸渍,在烘箱中升温(最高温度控制在 80℃ 以下)固化,再经切片、磨片制成大小约 3cm × 3cm,标准厚度 0.03mm 的土壤薄片^[45,46]。制好的土壤薄片在 Olympus BX51 数码显微镜下观察并拍照。

2.2.6 数据处理

采用方差分析(ANOVA)和多重比较(LSD 法)分析结皮不同发育阶段中藻类生物量,多重比较采用最小差值法,所有统计分析均使用 SPSS(8.0)统计分析软件完成。

3 结果与分析

3.1 不同演替阶段藻类物种多样性与种类组成变化

结果表明,在生物结皮的不同演替阶段,藻类物种多样性略有差异。裸沙有藻类植物 16 科 24 属 55 种,藻结皮中有 19 科 26 属 62 种,地衣结皮中有 17 科 24 属 64 种,苔藓结皮中有 13 科 22 属 67 种。在不同的演替阶段中,蓝藻(Cyanophyta)均占绝对优势,在裸沙、藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮的种数分别为 45、50、56 种和 58 种,而绿藻(Chlorophyta)、硅藻(Bacillariophyta)和裸藻(Euglenophyta)的种数很少。藻类的 Shannon-Weiner 物种多样性指数表明,裸沙最低(1.82bit),藻结皮最高(2.32bit),当生物结皮发育至地衣结皮和苔藓结皮时,多样性指数又有所降低,分别是 2.27bit 和 2.23bit。藻类均匀度的变化趋势则是裸沙最低,随着结皮的继续演替,其均匀度逐渐上升,地衣结皮最高,当发育到苔藓结皮,其均匀度又有降低的趋势。

在生物结皮的不同阶段中,藻类的种类组成呈一定的演替变化规律,如裸沙中藻类常见种是脆杆藻(*Fragilaria* sp.₂)、威利颤藻(*Oscillatoria willei*)和奥克席藻(*Phormidium okenii*),藻结皮的常见种是小聚球藻(*Synechococcus parvus*)、颗粒常丝藻(*Tychonema granulatum*)和韧氏席藻(*Phormidium retzli*),地衣结皮常见种有威利颤藻、喜碳颤藻(*O. carboniciphila*)和韧氏席藻,苔藓结皮的常见种是小聚球藻、佩瓦集胞藻(*Synechocystis pavalekii*)和韧氏席藻。二分聚球藻(*S. distomicola*)、颗粒常丝藻、脆杆藻₂只存在于裸沙和藻结皮阶段中,而不存在于地衣结皮和苔藓结皮中;悦目颤藻(*O. amoena*)、佛氏裂须藻(*Schizothrix friessi*)和小球藻(*Chlorella vulgaris*)等只在藻结皮和地衣结皮阶段中出现,而膨胀色球藻单生变种(*Chroococcus turgidus* var. *solitarius*)、皮质颤藻(*O. cortiana*)、和纤细鞘丝藻(*Lyngbya gracilis*)等则只存在于地衣结皮和苔藓结皮中。在不同发育阶段中,还出现一些藻类特有种,如裸沙中藻类特有种是清静颤藻(*O. sancta*)、狭细颤藻(*O. angustissima*)、紫色颤藻(*O. violacea*);藻结皮特有种是细长聚球藻极粒变种(*S. elongatus* var. *amphigranulatus*)、微囊藻(*Microcystis* sp.)、单歧藻(*Tolypothrix* sp.)、泡沫节球藻(*Nodularia spumigena*)和节球藻₂(*Nodularia* sp.₂);地衣结皮特有种有色球藻₁(*Chroococcus* sp.₁)、平裂藻(*Merismopedia* sp.)、眼点伪枝藻(*Scytonema ocellatum*)和席藻₁(*Phormidium* sp.₁);苔藓结皮特有种是惠氏色球藻(*C. westii*)、弱细颤藻平滑变种(*O. tenuis* var. *levis*)、胶质席藻(*P. gelatinosum*)和细鞘丝藻(*Leptolyngbya* sp.)等。但是这些特有种绝大多数只出现在个别土样中,属罕见种。

有些藻类适应性较强,能存在于生物结皮各个发育阶段中,如微小色球藻(*Chroococcus minutus*)、铜绿蓝杆藻(*Cyanothece aeruginosa*)、大型集胞藻(*Synechocystis crassa*)、美丽颤藻(*O. formosa*)、绿色颤藻(*O. chlorina*)、拟短行颤藻(*O. subbrevis*)、给水席藻(*P. irriguum*)、渐细席藻(*P. attenuatum*)、具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)、节球藻₁(*Nodularia* sp.₁)、土生绿球藻(*Chlorococcum humicola*)、脆杆藻₁(*Fragilaria* sp.₁)、双尖菱板藻(*Hantzschia amphioxys*)和卵圆双眉藻(*Amphora ovalis*)。

3.2 不同演替阶段藻类优势种的变化

从裸沙发育到成熟生物结皮的过程中,藻类的优势物种发生相应的变化。在裸沙中,硅藻数量较多,多数土样中藻类第 1 优势种是脆杆藻₁,个别土样为卵圆双眉藻和集球藻(*Palmelloccoccus miniatus*),第 2 优势种多是具鞘微鞘藻。藻结皮:在所有土样中第 1 优势种均是具鞘微鞘藻,第 2 优势种多为脆杆藻₁,个别土样是卵圆双眉藻、给水席藻和集球藻,这说明硅藻还占有一定的优势;地衣结皮:多数土样第 1 优势种是具鞘微鞘藻,

第 2 优势种多为集球藻,个别土样为颤藻₄(*Oscillatoria* sp.₄)和眼点伪枝藻(*Scytonema ocellatum*)。苔藓结皮:第 1 优势种是眼点伪枝藻或集球藻,第 2 优势种一般为具鞘微鞘藻,这表明在苔藓结皮中具鞘微鞘藻的相对优势度下降(表 1)。

表 1 生物结皮不同演替阶段中藻类的优势种变化
Table 1 Variations of dominant algae species in different successional stages of BSCs

结皮类型 Crust type	土样 Soil sample	优势物种 Dominant species
裸沙 Bare sand	07005	卵圆双眉藻(<i>Amphora ovalis</i>), 脆杆藻 ₁ (<i>Fragilaria</i> sp. ₁)
	07009	脆杆藻 ₁ , 具鞘微鞘藻(<i>Microcoleus vaginatus</i>), 鱼腥藻(<i>Anabaena</i> sp.)
	07013	集球藻(<i>Palmellococcus miniatus</i>), 具鞘微鞘藻, 脆杆藻 ₁
	07017	脆杆藻 ₁ , 具鞘微鞘藻, 集球藻
	07021	脆杆藻 ₁ , 舟形藻 ₁ (<i>Navicula</i> sp. ₁), 具鞘微鞘藻
	07006	具鞘微鞘藻, 卵圆双眉藻, 给水席藻(<i>Phormidium irriguum</i>)
藻结皮 Algae crusts	07010	具鞘微鞘藻, 脆杆藻 ₁ , 给水席藻
	07014	具鞘微鞘藻, 给水席藻, 拟短形颤藻(<i>Oscillatoria subbrevis</i>)
	07018	具鞘微鞘藻, 集球藻, 脆杆藻 ₁
	07022	具鞘微鞘藻, 脆杆藻 ₁ , 佩瓦集胞藻(<i>Synechocystis pavalekii</i>)
	07007	具鞘微鞘藻, 集球藻
	07011	具鞘微鞘藻, 颤藻 ₄ (<i>Oscillatoria</i> sp. ₄), 给水席藻
地衣结皮 Lichen crusts	07015	具鞘微鞘藻, 集球藻, 眼点伪枝藻(<i>Scytonema ocellatum</i>)
	07019	具鞘微鞘藻, 集球藻, 土生绿球藻(<i>Chlorococcum humicola</i>)
	07023	集球藻, 眼点伪枝藻, 具鞘微鞘藻
	07008	集球藻, 具鞘微鞘藻
	07012	眼点伪枝藻, 集球藻, 大型集胞藻(<i>Synechocystis crass</i>)
苔藓结皮 Moss crusts	07016	眼点伪枝藻, 具鞘微鞘藻, 大型集胞藻
	07020	具鞘微鞘藻, 集球藻, 大型集胞藻
	07024	集球藻, 眼点伪枝藻, 具鞘微鞘藻

3.3 不同演替阶段藻类生物量的变化

藻类生物量在生物结皮不同演替阶段的变化具有明显规律。其变化趋势表现为:在裸沙中藻类生物量最低,为 $1.6 \times 10^{-4} \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 干土,随着生物结皮的逐渐发育,藻类生物量明显升高(如藻结皮和地衣结皮),在地衣结皮中藻类生物量最高,达到 $13.3 \times 10^{-4} \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 干土,约是裸沙的 8.3 倍。但当发育至苔藓结皮时,藻类生物量又有所下降,低于藻结皮和地衣结皮。方差检验结果表明,藻类生物量在结皮不同演替阶段差异极显著($P < 0.01$)。进一步多重比较显示,藻类在裸沙中的生物量与其它 3 个演替阶段差异均为极显著($P < 0.01$),但藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮之间藻类生物量的差异不显著(图 2)。

3.4 不同演替阶段土壤结皮的显微结构

土壤薄片显微结构表明,在裸沙中基本上为松散的沙粒,很少发现丝状藻类(图 3a);当结皮发育至藻结皮时,丝状藻类明显增多,尤其是具鞘微鞘藻(图 3b 和 c),丝状藻类和松散的沙粒结合到一起,形成结皮并且具有一定的固沙能力;随着结皮进一步演替到地衣结皮,丝状藻类进一步增多,且主要集中在结皮的上部,地衣结皮的下层则有大量的真菌菌丝(图 3d 和 e);当生

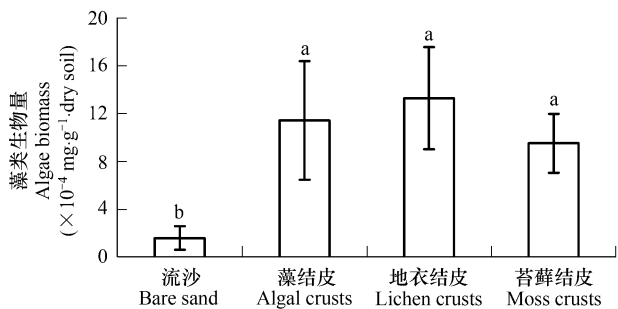


图 2 生物结皮不同演替阶段藻类生物量比较

Fig. 2 Variation of algae biomass in different successional stages of biological soil crusts

说明:误差线表示标准偏差($n = 5$);各组平均数间有相同小写字母标记的表示差异不显著,而以不同小写字母标记的则表示差异极显著 Bars indicated the standard deviation ($n = 5$); Groups with the same small letter mean that their differences are not significant, and those with different small letters mean highly significant differences

物结皮最后演替到苔藓结皮时,丝状藻类开始减少,具鞘微鞘藻的优势度亦开始降低,而苔藓假根急剧增加(图3f),并且具鞘微鞘藻数量随苔藓的疏密程度的不同而变化,在苔藓植物稀疏的结皮上,具鞘微鞘藻数量多,而在苔藓植物稠密的结皮中具鞘微鞘藻数量明显下降。苔藓假根和丝状藻类一起对沙粒起着缠绕捆绑作用,结皮厚度和强度明显加强。

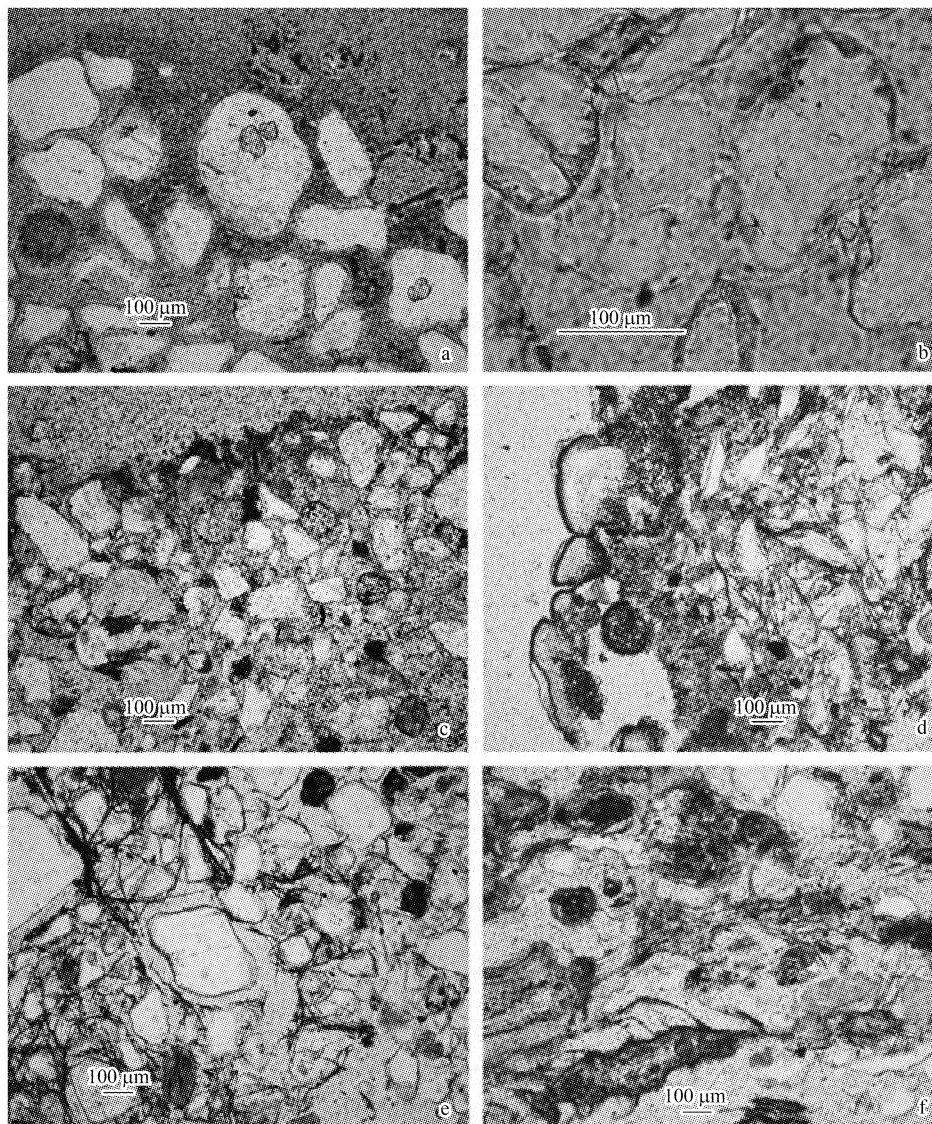


图3 生物结皮不同演替阶段土壤薄片图片

Fig. 3 Soil sections in different successional stages of biological soil crusts

a: 裸沙; b: 藻结皮早期阶段; c: 藻结皮后期阶段; d: 地衣结皮表层显微结构; e: 地衣结皮下层大量菌丝体; f: 苔藓结皮中丝状藻类与苔藓假根
a: bare sand; b: early stage of algal crust; c: lateral stage of algal crust; d: microstructure of surface layer in lichen crust; e: much mycelium in substrate of lichen crust; f: filamentous algae and moss rhizoid in moss crust

4 讨论

4.1 生物结皮不同演替阶段对藻类的影响

在裸沙中,碳、氮、有机质含量均低于生物结皮的其它演替阶段,只有非常耐贫瘠的藻类才能够生存,藻类的优势种是脆杆藻和卵圆双眉藻等硅藻的种类,但是具鞘微鞘藻也开始在裸沙上定居,个别样点开始发展为优势种。随着生物结皮的发育,具鞘微鞘藻开始转化为第一优势种,硅藻的优势度开始下降,此时藻类的数量也迅速增多,丝状藻类开始和沙粒紧密缠绕结合在一起^[3],生物结皮发育为藻结皮。

胡春香等人认为,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爪哇伪枝藻(*Scytonema javanicum*) 丰富度逐渐下降,小席藻(*Phormidium tenue*)、绿藻、硅藻丰度逐渐增加的方向进行^[12,28]。而本研究发现,当藻结皮进一步发育为地衣结皮时,第1 优势种仍为具鞘微鞘藻,球形绿藻和具异形胞的种类开始增多,如集球藻、土生绿球藻和眼点伪枝藻等。蓝藻总丰度和伪枝藻丰富度并没有降低,也未发现硅藻丰度有增加的迹象,与胡春香等人的结果不尽相同。这可能是由于不同地域所处地理环境、地貌和气候不同所致,但具体原因还需进一步研究。

当生物结皮最后演替为苔藓结皮时,具鞘微鞘藻的优势度开始下降,第一优势种转化为眼点伪枝藻或集球藻等,具鞘微鞘藻则成为第2 或第3 优势种。这可能是随着苔藓的大量生长,需消耗大量的氮素和有机质,苔藓将与具鞘微鞘藻产生竞争^[12,33],导致具鞘微鞘藻优势度的下降。

生物结皮的不同发育阶段对藻类生物量有显著的影响,在裸沙中,pH 值和总盐含量低于藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮^[4],另外裸沙中碳、氮和有机质的含量也是最低的^[7,32]。这些条件均不利于藻类的生长,尤其是蓝藻,所以,藻类生物量最低。随着生物结皮的发育,生物种类和数量增加,尤其是微生物和藻类,它们通过自身代谢,增加了土壤中的营养物质,同时也加速了土壤的熟化^[8]。这些环境条件的改善,使藻类生物量迅速增加,如藻结皮和地衣结皮。当生物结皮发育为苔藓结皮时,随着苔藓数量的增加,它们对土壤营养物质的吸收开始增多,并且和藻类发生竞争^[12],致使藻类生物量有所下降。

4.2 藻类在生物结皮不同演替阶段中的作用

在裸沙中,藻类生物量最低,优势物种表现为硅藻,如脆杆藻1 和卵圆双眉藻,丝状蓝藻不占优势,和沙粒结合非常疏松,故裸沙呈松散沙土,其碳、氮和有机质含量也非常低。土壤显微结构进一步表明,裸沙中很少有藻丝体出现,几乎全为松散的沙粒(图4(a))。但是,藻类的存在能够有效地增加土壤养分,加速土壤的演化,为以后生物结皮的出现创造了条件^[11]。也有研究表明,在结皮恢复的早期阶段即裸沙阶段,以芽孢杆菌为优势的低营养细菌起着重要作用,它们能分泌大量黏性的胞外多糖,将沙粒相互粘结^[3]。

当结皮发育至藻结皮时,具鞘微鞘藻大量出现并开始占明显的优势地位。具鞘微鞘藻有数十甚至上百条藻丝紧紧地缠绕在一起,外面加上厚厚的胶鞘,并且鞘束之间相互交织在一起,对沙粒起着明显的捆绑作用和黏结作用,加之大气降尘填充在沙粒间隙,形成平滑致密的结皮^[3]。另外,藻结皮中硅藻数量开始减少,颤藻和球形绿藻逐渐增多。这些丝状藻类尤其是具鞘微鞘藻在结皮的形成和维持中起着主要作用。同时因藻结皮中藻类数量的迅速增加,使之固碳和固氮能力明显增加,加强了土壤酶的活性,促进了土壤的熟化和发育^[8]。

当藻结皮发育至地衣结皮阶段时,具鞘微鞘藻亦为第一优势种,另外,集球藻、眼点伪枝藻数量也明显增多,丝状藻类主要集中在地衣结皮的上层;球形绿藻、具异形胞的藻类和真菌结合形成地衣,丝状藻类和真菌菌丝共同起作用,对沙粒起着缠绕捆绑作用,使结皮厚度和强度明显加大。地衣结皮阶段藻类生物量最大,其固碳能力最强,固氮能力仅次于藻结皮,积累了更丰富的有机质,为苔藓植物的出现奠定了基础^[8,36]。

随着有机质的进一步积累和土壤的逐渐熟化,在垄间低地开始出现苔藓植物,并且数量逐渐增多,有些地方甚至发育为苔藓植物纯群,生物结皮演替为苔藓结皮。此阶段具鞘微鞘藻优势度开始下降,取而代之的是眼点伪枝藻或集球藻,具鞘微鞘藻则为第2 或第3 优势种。眼点伪枝藻藻丝呈假分支状,培养后多个藻体结合在一起,其藻丝向周围呈放射状。在苔藓结皮阶段中,对结皮起主要作用的是苔藓假根,眼点伪枝藻、具鞘微鞘藻等丝状藻类和苔藓假根一起,将沙粒紧紧地缠绕(图3f),加之丝状藻类和假根分泌物的黏结作用,形成厚厚的苔藓植物结皮,其厚度可达1~2 cm,抗压强度和抗风蚀强度达到最高。苔藓植物连续不断地在沙丘形成腐质土壤,或多或少地形成了永久性固定沙丘,为维管植物的形成创造了条件,苔藓植物便成为固定沙丘的主要贡献者。

References:

- [1] West N E. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*,

- 1990, 20: 179—223.
- [2] Belnap J, Harper K T, Warren S D. Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: nitrogenase activity, chlorophyll II content and chlorophyll II degradation. *Arid Soil Research & Rehabilitation*, 1994, 8: 1—8.
- [3] Zhang Y M. The microstructure and formation of biological soil crusts in their early developmental stage. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50 (1): 1—5.
- [4] Belnap J, Gardner J S. Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *The Great Basin Naturalist*, 1993, 53: 40—47.
- [5] Li X R, Zhang J G, Wang X P. Study on soil microbiotic crust and its influences on sand-fixing vegetation in arid desert region. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42: 965—970.
- [6] Yang X H, Zhang K B, Zhao Y J. Microbiotic soil crust- a research forefront in desertification-prone areas. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21: 139—145.
- [7] Li W H, Ren T R, Zhou Z B, *et al.* Study on the soil physicochemical characteristics of biological crusts on sand-dune surface in Gurbantunggut Desert, Xinjiang Region. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2005, 27(4): 619—626.
- [8] Chen L Z, Liu Y D, Li D H, *et al.* The research process of desert algae and crust. *Bulletin of National Natural Science Foundation of China*, 2003, 17: 90—93.
- [9] Booth W E. Algae as pioneers in plant succession and their importance in erosion control. *Ecology*, 1941, 22(1): 38—46.
- [10] Mazor G, Kidron G J, Vonshak A, *et al.* The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts. *Fems Microbiol Ecology*, 1996, 21: 121—130.
- [11] Bowker M A, Belnap J. Predictive modeling of biological soil crusts can be used as a tool for better range management. *Ecological Society of America Annual Meeting Abstracts*, 2004, 89: 58.
- [12] Hu C X, Liu Y D. Primary succession of algae community structure in desert soil. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(8): 917—924.
- [13] Hu C X, Liu Y D. Vertical distribution of algae in semi-desert soil of Shapotou area, Ningxia Hui Autonomous Region. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23: 38—44.
- [14] Zhang B C, Zhang Y M, Zhao J C. Composition and ecological distribution of algae living in the Gurbantunggut Desert of Xinjiang. *Acta Botanica Boreal-Occidentalia Sinica*, 2005, 25: 2048—2055.
- [15] Zhang B C, Zhang Y M, Zhao J C, *et al.* Study on cyanobacteria of biological soil crusts in Gurbantunggut Desert, Zhungar Basin, Sinkiang. *Geography and Geo-Information Science*, 2005, 21(5): 107—109.
- [16] Zhao J C, Zhang B C, Zhang Y M. Study on chlorophytes of microbiotic crusts in the Gurbantunggut Desert, Xinjiang. *Arid Zone Research*, 2006, 23: 189—194.
- [17] Tirkey J, Adhikary S P. Blue green algae in the biological soil crusts of different regions of India. *Feddes Repertorium* 117, 2006, 3-4: 280—306.
- [18] Hawkes C V, Flechtner V R. Biological soil crusts in a Xeric Florida Shrubland: Composition, Abundance, and Spatial Heterogeneity of crusts with different disturbance histories. *Microbial Ecology*, 2002, 43: 1—12.
- [19] Fritz-Sheridan R P. Physiological ecology of nitrogen fixing blue-green algal crusts in the upper-subalpine life zone. *Journal of Phycology*, 1988, 24: 302—309.
- [20] Kapil D Pandey, Ajai K Kashyap, Rajan K Gupta. Nitrogen fixation by cyanobacteria associated with moss communities in Schirmacher Oasis, Antarctica. *Israel Journal of Botany*, 1992, 41: 187—198.
- [21] Dennis Gray, Louisea Lewis Zoe G. Cardon. Photosynthetic recovery following desiccation of desert green algae (Chlorophyta) and their aquatic relatives. *Plant, Cell and environment*, 2007, 17(4): 1—16.
- [22] Daniela Billi, Maria Grilli Grilli Caioa, Luciano Paolozzi, *et al.* A Method for DNA Extration from the Desert Cyanobacterium *Chroococcidiopsis* and its application to identification of *ftsZ*. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64(10): 4053—4056.
- [23] Chris M Yeager, Jennifer L Kornosky, David C Housman, *et al.* Diazotrophic community structure and function in two successional stages of biological soil crusts from the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(2): 973—983.
- [24] Smith S M, Abed R M M, Garcia-Pichel F. Biological Soil Crusts of Sand Dunes in Cape Cod National Seashore, Massachusetts, USA. *Microbial Ecology*, 2004, 48: 200—208.
- [25] Louise A Lewis, Valerie R Flechtner. Green algae (Chlorophyta) of desert microbiotic crusts: diversity of North American taxa. *Taxon*, 2002, 51: 443—451.
- [26] Hu C X, Liu Y D, Zhang D L, *et al.* Cementing mechanism of algae crusts from desert area. *Chinese Sciences Bulletin*, 2002, 47(12): 931—937.
- [27] Hu C X, Zhang B C, Ma H Y, *et al.* Species composition and community structure of terrestrial algae in the biological crusts of Lanzhou Northern Hill. *Journal of Northwest Normal University (Natural Science)*, 2003, 39(1): 59—63.
- [28] Hu C X, Zhang D L, Liu Y D. The newly progress of algae study of microbiotic crust in arid area. *Progress in Natural Science*, 2003, 13(8): 791—795.
- [29] Hokputsa S, Hu C X, Paulsen B S, *et al.* A physico-chemical comparative study on extracellular arbohydrate polymers from five desert algae. *Carbohydrate Polymers*, 2003, 54: 27—32.
- [30] Chen L Z, Liu Y D, Li D H. Effect of salt stress on physiological and biochemical characteristics of *Scytonema javanicum*. *Journal of Desert*

- Research, 2003, 23(3): 285—288.
- [31] Chen L Z, Xie Z M, Li D H, *et al.* Recovery of photosynthetic activity of *Microcoleus vaginatus* after water loss and rehydration. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2006, 30(4): 404—407.
- [32] Zhang Y M, Yang W K, Wang X Q, *et al.* Influence of cryptogamic soil crusts on accumulation of soil organic matter in Gurbantunggut Desert, northern Xinjiang, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(12): 3420—3425.
- [33] Zhang B C, Zhao J C, Zhang Y M, *et al.* Vertical distribution of algae in different locations of sand dunes in the Gurbantunggut Desert, Xinjiang. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(2): 456—464.
- [34] Eldridge D J, Greene R S B. 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—415.
- [35] Zhang Y M, Pan H X, Pan B R. Distribution characteristics of biological crust on sand dune surface in Gurbantunggut Desert. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2004, 18: 61—64.
- [36] Wu N, Zhang Y M, Wang H L, *et al.* On the nitrogen fixation by biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, northern Xinjiang of China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(9): 3785—3793.
- [37] Zhang Y M, Chen J, Wang L, *et al.* The spatial distribution patterns of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northern Xinjiang, China. *Journal of Arid Environments*, 2007, 68(4): 599—610.
- [38] Sun R Y, Li Q F, Niu C J, *et al.* Basic Ecology, Beijing: Higher Education Press, 2002. 143—144.
- [39] Soil Microbiology Seminar eds. Experimentation of Soil Microbiology. Beijing: Science Press, 1983. 170—178.
- [40] Hu H J, Li Y Y, Wei Y X, *et al.* eds. Flora algarum sinicarum aquae dulcis. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1979. 1—525.
- [41] Hu H J, Wei Y X. The freshwater algae of China — systematics, taxonomy and ecology. Beijing: Science Press, 2006. 1—950.
- [42] Li Y Y, Wei Y X, Shi Z X, *et al.* The algae of the Xizang Plateau. Beijing: Science Press, 1992. 21—496.
- [43] Zhu H R. Flora Algarum Sinicarum Aquae Dulcis (Tomus II, Chroococcophyceae). Beijing: Science Press, 1991. 1—147.
- [44] Zhu H R. Flora Algarum Sinicarum Aquae Dulcis (Tomus IX)- Cyanophyta (Hormogonophyceae). Beijing: Science Press, 2007. 1—312.
- [45] Li X W, Lin Q, Wei K X. Studies on properties of carbonate of drab soil with loess parent material in Henan Province. *Chinese Journal of Soil Science*, 1997, 28(6): 265—267.
- [46] Tan W F, Liu F L, Yong H H, *et al.* Mineralogy of manganese in iron-manganese nodules of several soils in China. *Acta Pedologica Sinica*, 2000, 37(2): 192—201.

参考文献:

- [3] 张元明. 荒漠地表生物土壤结皮的微结构及其早期发育特征. *科学通报*, 2005, 50(1): 42~47.
- [6] 杨晓辉, 张克彬, 赵云杰. 生物土壤结皮——荒漠化地区研究的热点问题. *生态学报*, 2001, 21: 139~145.
- [7] 李卫红, 任天瑞, 周智彬. 新疆古尔班通古特沙漠生物结皮的土壤理化性质分析. *冰川冻土*, 2005, 27: 619~626.
- [8] 陈兰周, 刘永定, 李敦海, 等. 荒漠藻类及其结皮的研究. *中国科学基金*, 2003, 17: 90~93.
- [13] 胡春香, 刘永定. 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): 38~44.
- [14] 张丙昌, 张元明, 赵建成. 古尔班通古特沙漠生物结皮藻类的组成和生态分布研究. *西北植物学报*, 2005, 25: 2048~2055.
- [15] 张丙昌, 张元明, 赵建成, 张茹春. 准噶尔盆地古尔班通古特沙漠生物结皮蓝藻研究. *地理与地理信息科学*, 2005, 21: 107~109.
- [16] 赵建成, 张丙昌, 张元明. 新疆古尔班通古特沙漠生物结皮绿藻研究. *干旱区研究*, 2006, 23: 189~194.
- [26] 胡春香, 刘永定, 张德禄, 等. 荒漠藻结皮的胶结机理. *科学通报*, 2002, 47: 931~937.
- [27] 胡春香, 张斌才, 马红婴, 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: 自然科学版*, 2003, 39: 59~63.
- [28] 胡春香, 张德禄, 刘永定. 干旱区微小生物结皮中藻类研究的新进展. *自然科学进展*, 2003, 13: 791~795.
- [30] 陈兰周, 刘永定, 李敦海. 盐胁迫对爪哇伪枝藻 (*Scytonema javanicum*) 生理生化特性的影响. *中国沙漠*, 2003, 23(3): 285~288.
- [31] 陈兰周, 谢作明, 李敦海, 等. 失水-吸水过程中微鞘藻光合活性的特性. *水生生物学报*, 2006, 30(4): 404~407.
- [32] 张元明, 杨维康, 王雪芹. 生物结皮影响下的土壤有机质分异特征. *生态学报*, 2005, 25(12): 3420~3425.
- [33] 张丙昌, 赵建成, 张元明, 等. 新疆古尔班通古特沙漠南部沙垄不同部位藻类的垂直分布特征. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 456~464.
- [35] 张元明, 潘惠霞, 潘伯荣. 古尔班通古特沙漠不同地貌部位生物结皮的选择性分布. *水土保持学报*, 2004, 18: 61~64.
- [36] 吴楠, 张元明, 王红玲, 等. 古尔班通古特沙漠生物结皮固氮活性. *生态学报*, 2007, 27(9): 3785~3793.
- [37] 土壤微生物研究会编著. 土壤微生物实验法. 北京: 科学出版社, 1983. 170~178.
- [38] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 等. 基础生态学. 北京: 高等教育出版社, 2002. 143~144.
- [40] 胡鸿钧, 李尧英, 魏印心, 等编著. 中国淡水藻类. 上海: 上海科学技术出版社, 1979.
- [41] 胡鸿钧, 魏印心, 等编著. 中国淡水藻类——分类、区系与生态. 北京: 科学出版社, 2006. 1~950.
- [42] 中国科学院青藏高原综合科学考察队编著. 西藏藻类. 北京: 科学出版社, 1992. 21~496.
- [43] 朱浩然. 中国淡水藻类(第二卷)——色球藻纲. 北京: 科学出版社, 1991. 1~147.
- [44] 朱浩然. 中国淡水藻类(第九卷)——蓝藻门(藻殖段纲). 北京: 科学出版社, 2007. 1~312.
- [45] 李宪文, 林琪, 魏克循. 河南黄土母质褐土碳酸盐特征的研究. *土壤通报*, 1997, 28(6): 265~267.
- [46] 谭文峰, 刘凡, 李永华, 等. 我国几种土壤铁锰结核中的锰矿物类型. *土壤学报*, 2000, 37(2): 192~201.