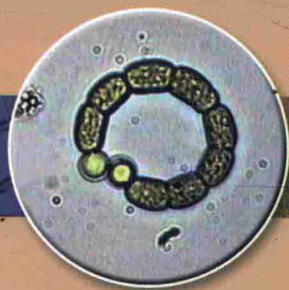


荒漠藻类对紫外辐射的 响应及其结皮固沙的研究

Huangmozaolei Dui Ziwai Fushe De
Xiangying Jiqi Jiepi Gusha De Yanjiu

谢作明 著



中国地质大学出版社
CHINA UNIVERSITY OF GEOSCIENCES PRESS

荒漠藻类对紫外辐射的响应 及其结皮固沙的研究

谢作明 著

图书在版编目(CIP)数据

荒漠藻类对紫外辐射的响应及其结皮固沙的研究/谢作明著. —武汉:中国地质大学出版社, 2015. 12

ISBN 978-7-5625-3778-6

I. ①荒…

II. ①谢…

III. ①荒漠-藻类-研究

IV. ①Q948.15

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 291623 号

荒漠藻类对紫外辐射的响应及其结皮固沙的研究

谢作明 著

责任编辑:王凤林

选题策划:张晓红

责任校对:张咏梅

出版发行:中国地质大学出版社(武汉市洪山区鲁磨路 388 号) 邮政编码:430074

电 话:(027)67883511 传 真:67883580 E-mail:cbb@cug.edu.cn

经 销:全国新华书店

<http://www.cugp.cug.edu.cn>

开本:787 毫米×960 毫米 1/16

字数:162 千字 印张:8.75

版次:2015 年 12 月第 1 版

印次:2015 年 12 月第 1 次印刷

印刷:武汉珞南印务有限公司

印数:1—500 册

ISBN 978-7-5625-3778-6

定价:32.00 元

如有印装质量问题请与印刷厂联系调换

前 言

在人为强烈活动和全球气候变化的影响下,荒漠化在全球范围内迅速蔓延,严重威胁人类的生产和生活,威胁生命财产的安全。我国是世界上荒漠化最严重的国家之一。我国荒漠化类型有风蚀荒漠化、水蚀荒漠化、冻融荒漠化和土壤盐渍化等。土壤荒漠化不加以治理,最终结果大多是沙漠化。据 1998 年国家林业局防治荒漠化办公室的数据显示,中国荒漠化土地面积为 $262.2 \times 10^4 \text{ km}^2$, 占国土面积的 27.4%, 每年仍以 2460 km^2 的速度在扩展, 近 4 亿人口受到荒漠化的影响, 每年因荒漠化造成的直接经济损失约 541 亿元。

在人-地矛盾愈来愈突出的今天,我国西北、华北和东北区域生态与环境问题更加严峻,土壤荒漠化进一步扩大,可利用土地面积不断萎缩,造成当地居民通过滥垦滥伐、过垦过牧等过度开发和利用土地的现象更加突出。严重制约当地经济发展和社会稳定的荒漠化问题早已受到我国政府的高度重视。中国政府为了改善生态环境,于 1979 年决定将“三北”防护林工程列为国家经济建设的重要项目,工程规划期限为 70 年。1994 年,中国在巴黎签署《联合国防治沙漠化公约》。1997 年,中国政府启动西部大开发生态环境建设先行战略,并将沙漠化防治写入党的“十五大”报告。与此同时,政府也加大了荒漠化防治科学研究的支持力度。

本书是作者在利用荒漠藻治理荒漠化研究领域的一项专题研究成果的总结。研究区选择在内蒙古自治区境内的库布齐沙漠南缘,主要是考虑到这个区域流动沙丘所占比例较大,超过 60%,春冬季风沙扬起所形成的沙尘暴,不仅威胁着附近的包头市,而且对北京市也造成严重影响。

荒漠化防治有多种方法,大体上分为物理法、化学法和生物法。本书中所采用的方法属于生物学方法,是当今荒漠化防治的前沿方法。研究中所使用的具鞘微鞘藻、爪哇伪枝藻和纤细席藻均从干旱、半干旱地区的土壤藻结皮中分

离、纯化而来。整个研究分为3个部分：一是以紫外辐射为例，研究荒漠地区生态因子对荒漠藻生理生化影响，分析环境胁迫下荒漠藻细胞内抗氧化系统的变化规律，探讨荒漠藻应对环境胁迫的响应机制；二是研究荒漠藻的规模化培养技术，为野外土壤荒漠化治理提供大量生物材料；三是研究流动沙丘表面人工藻结皮的培植技术，分析人工藻结皮发育过程中的理化性质变化，探讨人工藻结皮的抗压强度与荒漠藻生物量之间的关系，阐明人工藻结皮在推动荒漠化土壤改良中的作用和荒漠生态系统中的植被恢复重建的影响。本书内容集理论和应用于一体，将基础研究的成果直接推广到野外荒漠地区的实际治理过程中，构成一套行之有效的荒漠化治理技术，为改善干旱、半干旱地区的生态环境、促进区域经济发展提供重要的理论实践指导。

由于作者水平有限，对诸多问题的研究和认识尚欠深刻，存在的疏漏和不妥之处定有不少，恳请读者予以批评指正。

谢作明

2015年10月于文华楼

缩略词 (Abbreviations)

APC	Allophycocyanin	别藻蓝蛋白
APx	Ascorbate peroxidase	抗坏血酸过氧化物酶
ASA	Ascorbic acid	抗坏血酸
CAR	Carotenoids	类胡萝卜素
CAT	Catalase	过氧化氢酶
CF	Coupling factor	偶联因子
Chl	Chlorophyll	叶绿素
CK	Control	对照组
CPD	Cyclobutane pyrimidine dimer	环丁烷嘧啶二聚体
DW	Dry weight	干重
EDTA	Ethylenediamine tetraacetic acid	乙二胺四乙酸
EPS	Extropolysaccharide	胞外多糖
Fm	Maximum fluorescence	最大荧光
Fo	Original fluorescence	初始荧光
Fv	Variable fluorescence	可变荧光
FW	Fresh weight	鲜重
GR	Glutathione reductase	谷胱甘肽还原酶
GSH	Glutathione	谷胱甘肽
MAAs	Mycosporine - like amino acids	三苯甲咪唑类氨基酸
MDA	Malondialdehyde	丙二醛
Met	Methionine	甲硫氨酸
NBT	Nitroblue tetrazolium	氮蓝四唑
NMR	Nuclear magnetic resonance	核磁共振
OD	Optical density	光密度

PAR	Photosynthetically active radiation	光合有效辐射
PC	Phycocyanin	藻蓝蛋白
PE	Phycocerythrin	藻红蛋白
POD	Peroxidase	过氧化物酶
PQ	Plastoquinone	质体醌
PS I	Photosynthetic system I	光系统 I
PS II	Photosynthetic system II	光系统 II
PVPP	Polyvinylpyrrolidone	聚乙烯聚吡咯烷酮
ROS	Reactive oxygen species	活性氧
SOD	Superoxide dismutase	超氧化物歧化酶
UV	Ultraviolet	紫外线
UV - A	Ultraviolet A	紫外线 A
UV - B	Ultraviolet B	紫外线 B
UV - C	Ultraviolet C	紫外线 C

目 录

第一章 荒漠藻的环境生态学	(1)
第一节 荒漠藻的生态分布	(1)
第二节 紫外线辐射对藻类的影响	(13)
第三节 荒漠藻的应用	(27)
第二章 紫外辐射对爪哇伪枝藻和具鞘微鞘藻生理生化特性的影响	(34)
第一节 紫外辐射对爪哇伪枝藻生理生化特性和超微结构的影响	(35)
第二节 紫外辐射对具鞘微鞘藻生理生化特性的影响	(49)
第三节 讨论与结论	(53)
第三章 紫外辐射对具鞘微鞘藻抗氧化系统的影响	(58)
第一节 材料与方法	(59)
第二节 结果与分析	(61)
第三节 讨论	(66)
第四章 具鞘微鞘藻规模化培养条件的优化	(68)
第一节 材料和方法	(69)
第二节 结果与分析	(70)
第三节 讨论与结论	(76)
第五章 野外人工藻结皮的培植与生长发育	(78)
第一节 材料与方法	(79)

第二节 结果 (81)

第三节 讨论 (86)

第六章 野外人工藻结皮的理化性质研究 (88)

第一节 人工藻结皮对土壤化学性质的影响 (89)

第二节 人工藻结皮的抗压强度和生物量的相关性 (93)

第三节 讨论 (101)

第七章 结 语 (104)

参考文献 (108)

图版及说明 (130)

第一章 荒漠藻的环境生态学

第一节 荒漠藻的生态分布

一、荒漠藻的分布及其影响因子

(一) 荒漠藻类的组成与分布

1. 荒漠藻类的组成

土壤藻是包括土壤表层、土壤下层及与土壤的形成、演替和土壤组成有关的石生、水生-陆生的各种类群藻类的集合群(刘永定,1993)。荒漠藻是土壤藻(Soil algae)的一个群体,是个生态学概念,主要是指生长在荒漠地区的微藻体。

荒漠藻有单细胞、丝状或非丝状,其中尤其以丝状蓝藻和单细胞绿藻为主,黄藻和硅藻次之,红藻最少(Friedmann,1988)。在不同的荒漠生境下,荒漠藻的种类组成各不相同。从总体上来看,土壤蓝藻是土壤藻中的大类群之一,占土壤藻 260 属中的 60 属,几乎在各种土壤生境中都有土壤蓝藻的存在。丝状蓝藻 *Microcoleus vaginatus* 是其中分布最广泛的种类之一,在美国 Colorado 草原和大盆地中,*M. vaginatus* 的生物量占总土壤生物量的 95% 以上(Campbell et al., 1979; Belnap, 1993);在我国宁夏中卫县沙坡头地区多年的生物结皮中,*M. vaginatus* 也是主要的优势种之一(胡春香,2000)。其他 200 属土壤藻中,绿藻 142 属,硅藻 30 属,黄藻 16 属,金藻 5 属,裸藻 5 属,红藻 2 属。在新疆古尔班通古特沙漠有藻类 49 属 121 种,隶属于蓝藻门、绿藻门、硅藻门和裸藻门,其中蓝藻 83 种,绿藻 20 种,硅藻 11 种,裸藻 7 种(张丙昌等,2005)。

2. 荒漠藻类的分布

(1)生态分布。Croft 和 George(1959)研究发现,多列藻科的大部分藻在中泥盆世就已经形成了具有异形胞(Heterocyst)的异质丝体,从而证明丝状蓝藻在原始的山脉上就已经存在。Grone(1978)发现,实际上在 35 亿年前甚至更早就已经出现了丝状蓝藻。在元古宙(3.8~3.5Ga)前期,蓝藻一直是生物圈的优势生物类群,也是全球生态系统的主要初级生产者。到元古宙中后期,臭氧层形成,后生动物与后生植物适应了辐射,蓝藻不再是优势生物类群,但依然是生物圈中的重要成员。

目前,几乎在各种类型的陆地生态系统中都有土壤藻的存在。在耕作区,仅稻田蓝藻就有 40 多属,与其他生境相比固氮种类偏多。在草原地区,土壤藻的多样性和丰富度也较大,在北达科州大草原就有 21 种土壤藻之多(Nordin, 1972; Shubert, 1980)。在森林生境、荒漠地区和极地,土壤藻也很丰富。在我国宁夏沙坡头地区,周志刚(1995)分离出蓝藻 5 种,绿藻 6 种,硅藻 2 种;胡春香等(1999)发现土壤藻类植物 24 种,其中蓝藻门 10 种,绿藻门 5 种,硅藻门 7 种,裸藻门 2 种。在南极多种土壤生境中,先后鉴定出绿藻门 15 种,蓝藻门 11 种,硅藻门 7 种,黄藻门 2 种,但丝状蓝藻最丰富(Hdm - Hansten, 1964)。即使在南极 Mt Erebus 火山基地,也有 13 种绿藻、4 种蓝藻,在离该火山口的不同距离,存在着不同的藻类群落(Broady, 1984)。

(2)垂直分布。土壤藻不仅仅分布在结皮的表层,在更深的土壤中也有分布,而且这种分布极不均匀。在土壤藻的垂直分布上,很多藻类工作者都提出了自己的观点,但都认为藻类依靠光合作用同化 CO_2 生长。

Metting(1981)认为,稻田土壤中土壤藻一般在地表以下 30cm 内; Lukesova(1993)发现,在闲散地中,土壤藻可以分布到地表以下 52cm; Peterson(1935)认为,一般土表数厘米内藻的密度最高,且随着深度的增加,数量迅速降低,最大深度可达 2m。我国稻田中土壤藻可达地下 20cm,并且由表及里呈富藻层—疏藻层—集藻层—稳定层—稀藻层规律变化,实际上,藻类的活动限于 4mm 深度之内,2.9cm 以下藻类很少(刘永定, 1988、1989)。胡春香等(2003)研究宁夏沙坡头地区生物结皮层发现(表 1-1),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 0~50mm 和 50~100mm 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,100mm 以下层次没有发现任何藻种;生物量由表及里随深度的增加而锐减,其中 99% 分布在结皮层,而结皮层中 78% 的藻类在 0~0.1mm 层次,96% 在 0~1.0mm 深度;种类数变化在结皮层和结皮下 0~50mm 层次都与降水量有关,而结皮下 50~100mm 层次基本恒定。出现这些差异的原因在于所研究土壤的种类、质地和结构不同(刘永定,1998、1999;Bongale,1987)。

表 1-1 不同深度藻类群落结构的变化(引自胡春香等,2003)

藻类	结皮层(Crusts)		结皮下(Below the crusts 0~50mm)		结皮下(Below the crusts 50~100mm)	
	物种多样性	优势度	物种多样性	优势度	物种多样性	优势度
蓝藻	10	91.6	6	3.4	3	0.8
绿藻	5	5.2	3	5.6	3	2.8
硅藻	7	2.8	5	89.9	3	94.6
裸藻	2	0.4	1	1.1	1	1.8
丝状种类	7	90.6	5	6.3	1	2.8
单细胞及 球形种类	17	9.4	10	93.7	9	97.2

土壤藻形成的荒漠藻结皮具有明显的分层现象,一般可以分为无机层(0~0.02mm)、富藻层(0.02~1.0mm)和疏藻层(1.0~5.0mm),而富藻层又可以分为Ⅰ层(0.02~0.05mm)、Ⅱ层(0.05~0.1mm)、Ⅲ层(0.1~0.15mm)、Ⅳ层(0.15~0.5mm)和Ⅴ层(0.5~1.0mm)。Ⅰ层中的荒漠藻全为丝状蓝藻,Ⅱ层中有少量丝状蓝藻,Ⅲ层中以丝状蓝藻 *M. vaginatus* 占优势,Ⅳ层丝状蓝藻 *M. vaginatus*, *A. azotica*, *L. crytovaginat*us, *P. tenue* 非常丰富,Ⅴ层仍以 *M. vaginatus* 占优势(胡春香,2000、2003)。

到目前为止,还没有发现只在土壤深层生活而在同一土壤表层不出现的藻种。丝状蓝藻的藻丝体能分化出短而直的可移动的藻殖段,因此,在土壤表层

生活有丝状蓝藻的地方,其深层土壤中一般也有丝状蓝藻的分布。

(二)荒漠藻类分布的影响因子

很多物理的和化学的环境因子都影响荒漠藻类的种类和生物量的分布。

1. 土壤的物理特性对荒漠藻类分布的影响

土壤 pH 值与藻类生物量没有相关性,但影响藻类的分布。中性和碱性土壤有助于蓝藻的生长和发育,在酸性环境中,绿藻则占优势(Shields, 1964; Metting, 1981; 刘永定, 1993)。

土壤质地也影响土壤藻的分布,因为土壤的通透性与水分、大气的通过保持密切相关,而水、气(O_2 、 N_2 等)决定土壤藻的生长与发育。在质地较细的荒漠土壤上分布的蓝藻种类较多,而在较粗的土壤上,几乎只有移动性较高的丝状蓝藻,如微鞘藻属(*Microcoleus*)、伪枝藻属(*Scytonema*)和念珠藻属(*Nostoc*)等。一般沙质土壤中单细胞和单细胞群体的蓝藻比黏土中多(刘永定, 1988)。

土壤温度与土壤藻类的分布也密切相关,当土壤温度低于或高于土壤藻类生长发育的正常温度范围时,土壤藻将暂时停止生长。

土壤湿度也影响藻类的分布(Lange, 1994; Kidron, 2000),湿度越低,蓝藻生物量越大,其中尤以丝状蓝藻最多。

另外,土壤的化学成分(总氮、水解氮、总磷、速效磷、总钾、速效钾、C/N 比、有机质、离子、微量元素等)和沙丘的坡向等也影响荒漠藻类的分布(Harper, 1988; Johansen, 1993; 吴玉环, 2003; 胡春香, 2003)。

2. 气候条件对荒漠藻类分布的影响

荒漠生境最显著的特征之一是降水量少,半荒漠地区降水量在 150~400mm/a,荒漠地区降水量在 70~150mm/a,而极端荒漠地区降水量不足 70mm/a,且荒漠地区的水分蒸发量远超过降水量,一般是降水量的 7~50 倍(尚玉昌, 2002)。显然,降水量与土壤藻类的分布呈显著正相关。一旦降雨,藻体及其外面的胶鞘吸水膨胀,可供给藻体迅速分裂繁殖(包括藻丝体的断裂、细胞分裂及繁殖胞的萌发等)必需的生理水分,使藻类的群体数量明显增加(周志刚, 1995)。土壤藻特别是土壤蓝藻最能适应极端干旱的微环境和气候带,硅藻和黄藻最差,它们对于干旱敏感,在干旱地区的丰富度和多样性都低(胡春香,

1999)。

光照强度和光质也影响土壤藻类的分布。光强影响一些土壤藻的地理分布、昼夜移动(Flint, 1958)和固氮酶活性(Granhall, 1975)。荒漠生境另一个特征是光照强度大, 紫外辐射强。土壤藻能在荒漠生境生长、发育与繁殖, 必须具有应对高光强、高紫外辐射的机制, 使有机体免遭紫外辐射的伤害。有些蓝藻还发展了重要的防止紫外诱导光伤害的紫外吸收或屏蔽物质, 如 Scytonemin 和 Mycosporine-like Amino Acids(MAAs)。而那些无法防护自身免遭紫外辐射伤害的土壤藻就不能在这些强紫外辐射的地区正常地生长与发育。

气温对土壤温度的变化呈高度的正相关性, 其变化规律是夏季高, 冬季低。但是藻类对高温和低温的忍受能力较强, 故温度对藻类生物量的影响较小。这可能是由于藻细胞的酶对温度的敏感性差, 再加上胶鞘的保护, 即使是在较高或较低的温度下, 仍然具有活性, 保证了藻体正常的生命活动(周志刚, 1995)。因此, 气温对土壤藻类的分布影响较小。

风力和季节性变化等其他气候条件也对土壤藻类的分布具有一定的影响。

3. 生境中其他生物对荒漠藻类分布的影响

小生境中高等植物的种类与覆盖度等也影响土壤藻类的种类和生物量的分布。本书作者发现, 从流动沙丘到半固定沙丘再到固定沙丘, 随着高等植物的多样性和覆盖度的增加, 土壤藻的种类和生物量也依次增加。吴玉环(2003)也认为维管植被结构多样性增高将导致土壤藻类多样性增高。

二、荒漠藻的适应机制

荒漠生态系统中不利于荒漠藻类生长的环境因子主要有高温、干旱、高紫外辐射、高盐碱度、土壤贫瘠等。荒漠藻类经过长期进化具备了应对各种逆境的适应机制。

(一) 荒漠藻类对紫外辐射的适应

近年来, 随着工业生产的发展, 氯氟烃和石化燃料在工业中广泛应用, 大气平流层中的臭氧遭到了前所未有的破坏。臭氧层变薄及臭氧空洞的出现, 导致到达地面的太阳紫外线辐射, 主要是 UV-B 辐射的增强, 且平流层中 O_3 每减

少1%,到达地面的太阳紫外线辐射(UV)增加2%,这些紫外线将危害地球生命(Johnston et al., 1971; Stolarski et al., 1992; Sullivan et al., 1997; 郑有飞等, 1998; 陈坤等, 2004)。紫外线对陆地植物的危害,主要是破坏植物的光合作用,导致初级生产力下降(Correia, 1998)。而植物由于长期的进化适应,对于UV-B辐射的增强也有一定的保护性适应机制。

紫外线辐射可以抑制许多生物的光化学和光生物学过程,土壤藻类和其他植物一样发展了一套适应机制用以抵消紫外线辐射所造成的伤害,主要有修复紫外线辐射所造成的DNA损伤、积累类胡萝卜素、解毒酶和抗氧化物质等。

土壤藻的这种保护机制得到了大量研究证实。有些蓝藻细胞内含有MAAs类复合物,胶鞘中含有伪枝藻素(Scytonemin),这两种物质都对紫外线辐射具有屏蔽作用。MAAs是一类水溶性物质,由环己烯酮或亚胺环己酮载体同氮取代的氨基酸或亚氨基乙醇相连,在310~360nm范围内有最大吸收值,平均分子量为300Dal(Sinha et al., 1998)。而Scytonemin是一类黄褐色脂溶性二聚体色素,分子式为 $C_{36}H_{20}N_2O_4$,在384nm处有最大吸收值。有研究发现,在紫外线诱导下,土壤藻能产生新的紫外线吸收色素,这种色素在312nm和330nm有最大吸收值。Scherer(1988)发现,野生*Nostoc commune*能够产生新的UV-A/B色素,保护个体免受强光辐射。Chase(1941)认为,有些土壤藻,如*Stichococcus bacillaris* Nageli在亚致死剂量的紫外线辐射条件下反而长得更好,Feher和Frank(1940)认为这是因为*Stichococcus bacillaris* Nageli能够利用红外光和紫外光进行光合作用。Rippka et al. (1979)研究发现,在紫外线辐射很强时,有些土壤藻特别是一些丝状蓝藻能释放出短而直的可移动的藻丝,这些藻丝就是藻殖段,它们通过改变生态位来避免紫外线伤害。

(二)荒漠藻类对干旱的适应

荒漠地区降水量严重不足导致该地区水分缺乏,无论是空气湿度还是土壤湿度都较低。在沙漠中,白天阳光照射于地表,热量慢慢传递到地下;到了晚上,地表温度降低,而地下由于热量的传入温度升高,就造成了地表与地下的温度差,从而使地下水向上蒸发;到了早晨,地表空气湿度很大,甚至有露珠出现。

藻类由于能够利用从地下蒸发到空气中的气象水,而在干旱的沙漠中生长繁殖(Lange,1994;Kidron,2000)。

藻细胞形态结构发生相应变化以适应干旱的环境条件。荒漠藻类的藻细胞和藻丝常形成团聚体(陈兰周等,2003);细胞外被有较厚的黏胶层或胶鞘,胶被中蛋白、多糖、孢粉素等物质呈精致的排列(刘永定,1993;Metting,1981;Caiola,1996);细胞结构高度稳定,细胞大小、形状及类囊体、颗粒体、梭体等形态结构保持不变(祝建等,1998;Band,1992;Potts,1983)。

藻类为了应对干旱胁迫在生理生化方面也形成了相应的适应机制。干旱往往造成器质性的损伤,如细胞质成分的拥挤,膜相变温度的增高,细胞壁胁迫的增加等(李新荣等,2000)。干藻代谢的恢复功能开始于呼吸作用,接着是光合作用,最后是固氮酶活性。干藻重新吸水湿润时,藻体的代谢活性能够迅速恢复,其各种代谢酶活性在吸水后几十分钟就可以达到较高的水平(Sharp et al.,1998,1999;陈兰周等,2003)。藻细胞外被胶鞘中含有大量的胞外聚合物,这些聚合物在藻细胞适应干旱环境上扮演着极其重要的角色。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(Hill,1997)。藻细胞分泌的胞外多糖对增加水分吸收、延长水分通过荒漠藻结皮的时间从而提高水分利用率上也具有相当重要的作用(胡春香,2002)。土壤藻还有快速打开和关闭代谢过程的应变机理,这一功能与 ATP 释放、激素 ABA 水平及某些激活机制有关(Band,1992;Hellebust,1985;Scherer,1986)。干旱还可以诱导水胁迫蛋白(Water stress protein, Wsp)的合成,Wsp 含有大量的羟基氨基酸(丝氨酸、苏氨酸和酪氨酸),这种 Wsp 对细胞结构具有保护作用(Scherer et al.,1989)。

土壤藻类具有通过特殊休眠使其度过漫长旱季的特性。在干旱季节,它们常以休眠孢子、合子、异形胞和厚壁孢子等形式度过极端干旱的气候,当条件适合时再转入生长状态(张大伟等,2003)。土壤藻具有充分利用短期雨水或露水的能力。当藻体含水减少时,其光合作用迅速降低,当土壤持水量低于 12% 时,藻体停止生长,当再次降雨时,藻体重新迅速生长(Tchan,1953)。土壤藻还通过占据恶劣环境中较良好的生态位的方式来躲避干旱的威胁。

(三) 荒漠藻类对温度的适应

土壤藻在干燥状态下能忍受很大范围的温度变化,作者在内蒙古的库布齐沙地测得流沙表面温度最高时达到 66℃,最低达到-39℃。土壤藻可以承受低温,在冰冻的土壤中进行代谢活动,如 *Microcoleus* 能够在-192~-195℃长期生存。有些藻如 *Microcoleus vaginatus*, *Scytonema javanicum* 分别可以忍耐 113℃ 和 110℃ 的高温,即使在 130℃ 下, *Chlorella* 属的一个种也能生存 1h。极地土壤藻的固氮酶活性都较高(Fogg et al., 1968; Granhall, 1975)。

地木耳(*Nostoc commune*)向胞外分泌大量的胞外多糖(Exopolysaccharides, EPS),其中的海藻糖和蔗糖能增加质膜的稳定性,有些糖类(如海藻糖、山梨糖醇、蔗糖和葡萄糖等)能呈透明的玻璃化状态,有些糖类在 90℃ 时仍能保持稳定(Potts et al., 1999)。土壤藻能忍耐较大温度范围变化的机理与细胞碳水化合物化合物的保护作用(Ernst, 1987)和内源脱落酸(Absciscic acid, ABA)含量有关(金苹, 1995)。

(四) 荒漠藻类对盐胁迫和低营养土壤的适应

在干旱和半干旱地区,由于地下水不断向上蒸发,使得地表土壤的盐碱度增加,这同样威胁着土壤藻的正常生长与发育。在盐胁迫条件下,脯氨酸和低分子量的碳水化合物在渗透调节中起着重要的作用。为了防止离子毒害,藻细胞向外分泌大量的碳水化合物(Liu et al., 2000)。在盐胁迫环境中,荒漠藻细胞的光合放氧速率增加,这可能与维持其胞内外的水势平衡有关(陈兰周等, 2003)。在盐胁迫过程中,有些藻如 *S. javanicum* 还泄露出大量的蛋白质,可能也是其调节机制之一(Biagini, 2000)。

土壤贫瘠是土壤藻生长与发育的又一限制因子。作为先锋拓殖植物,土壤藻通过固氮作用和光合作用改善贫瘠的土壤环境,为自身的生长、发育与繁殖创造营养条件。土壤藻类通过光合作用将空气中的 CO₂ 固定为碳水化合物。有些丝状蓝藻细胞中的一些营养细胞能够转化为异形胞,异形胞内含有固氮酶,可以将大气中不能直接利用的游离态氮固定为能直接利用的氮素化合物,为自身蛋白质合成提供必需的氮源。