荒漠藻结皮的胶结机理

胡春香^① 刘永定^{②*} 张德禄^① 黄泽波^② B. S. Paulsen^③

(^①西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070; ^②中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072; ^③School of Pharmacy, University of Oslo, P. O. Box 1068 Blindern, N-0316 Oslo, Norway. * 联系人, E-mail: liuyd@ihb.ac.cn)

摘要 通过生物学与土壤学、矿物学、糖化学和风沙物理学多学科实验方法的综合利用, 对强度显著不同的多年老龄荒漠藻结皮、野外人工藻结皮、室内人工藻结皮进行研究, 从多方面、多层次揭示了藻结皮胶结机理问题. 结果发现强度最弱的室内人工藻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; 野外人工藻结皮中大多数藻丝生长在深层, 同时分泌更多胞外聚合物, 当藻类单位生物量产生 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、土粒和沙粒变成无机层时, 使强度再次提高 2~6 倍. 建群种——具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)胞外聚合物的 88.5% 为酸性成分, 78% 为 380 kD 的酸性蛋白糖, 其中糖醛酸量达 8%, 它们的自由羧基是与基质中金属离子结合的重要位点.

关键词 荒漠土壤 结皮 胶结结构 胶结物质 胶结机理

人们对藻结皮增加土壤抗侵蚀能力的认识已经很久^[1,2], 而且也已确证藻类在结皮的早期形成和强度维持中起着不可替代的重要作用^[3], 但结皮强度与黏结机理方面的问题并未得到解决^[4], 验证实验都集中在对土壤团聚体数量、大小及水稳定性的影响方面^[5], 甚至有人认为高黏土矿物质的结皮是尘埃长期积累的结果^[6]. 但在严酷的荒漠环境中, 拓殖蓝藻最初固定流沙时, 流沙中很少有黏土矿物质, 即使黏土矿物质相对高的老龄结皮中也没有团聚体形成^[7], 更何况多风和干旱是荒漠藻结皮形成的首要限制因子, 因此, 结皮胶结的强度应主要体现在其抗风蚀性, 而不在抗雨蚀方面. 其次结皮存在明显的空间异质性^[8], 这种不均匀性与强度有什么关系? 影响强度的主要因素又是什么? 目前, 这些方面的未知因素已经大大限制了人工藻结皮的培养和荒漠化治理新途径的探索. 本文对这些问题进行了较深入的研究.

1 材料与方法

(i) 材料及制备. 不同强度藻结皮, 即沙坡头路北无灌溉人工植被地区 1964, 1981, 1994 年围栏区的自然藻结皮(ST1, ST2, ST3), 节水喷灌地 1997 年围栏的自然藻结皮(ST4), 野外人工藻结皮(FC)和室内人工藻结皮(IC), 其中 ST1, ST2, ST3, ST4 结皮可抵抗 25 m·s⁻¹ 的风沙流 2 h 以上, FC 结皮可经受 20 m·s⁻¹ 风沙流 30 min 左右, IC 结皮在 15 m·s⁻¹ 风沙流下 5 min. 自然藻结皮是沙坡头地区无灌溉人工植被区围栏封育后自然形成的藻结皮, 野外人工藻结

皮是将分离、纯化的当地建群种——具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)接入沙坡头天然流沙, 经人工培育而成; 室内人工藻结皮是在沙坡头温室内将具鞘微鞘藻接入当地流沙培养而成. 强度测定在中国科学院沙坡头科学试验站沙风洞实验室完成.

(ii) 藻体与基质结合方式. 对自然结皮和室外人工结皮用不饱和树脂固结, 金刚砂打磨到 0.03 mm 厚度, 偏光显微镜下观察.

(iii) 藻体与基质吸附特性分析. 对多种自然藻结皮、室内及室外人工藻结皮, 煮胶、黏片(环氧树脂)、磨平和抛光制成探针片、喷金, 对藻体胶鞘表面 K, Na, Ca, Mg, Fe, Al, Zn, Mn, Cu, Si, Ba, Co, Cr, Ni 和 Pb 等 15 种元素的分布进行背散射分析.

(iv) 藻体生态位观察. 将结皮干燥、喷金, JSM-35CF 型扫描电子显微镜下观察.

(v) 藻类生物量、pH 及可能胶结物质含量分析. 生物量以叶绿素 a 表示用 90% 丙酮及二甲基亚砷提取, 荧光光度计测定^[9]; pH 用电位法; 有机质用重铬酸钾容量法; 碳酸钙用快速滴定法; 无定形 Fe₂O₃ 用 pH 3.2 草酸-草酸钠缓冲液提取, 邻菲罗啉比色法; 无定形 Al₂O₃ 用 pH 3.2 草酸-草酸钠缓冲液提取, 邻菲罗啉比色法; 无定形 SiO₂ 用硅钼蓝比色法^[10](中国科学院寒区旱区环境与工程研究所测试中心测定), 对数据进行方差检验(ANOVA).

(vi) 胶结物定性、定位观察. 按方法(iii)将各结皮制成探针片, 在 superprobe733 下对胶结部位的 K, Na, Ca, Mg, Fe, Al, Zn, Mn, Cu, Si, Ba, Co, Cr, Ni 和

Pb 等 15 种矿质盐类进行结合部位的面扫描。

(vii) 抗压强度测定. 抗压强度用 A-0152 型土壤抗压强度计测定, 据下式计算: $\rho = 100X/0.7952(40 - X)^2$, 其中 ρ 为支持强度($\text{kg} \cdot \text{cm}^{-2}$), X 为缩长(mm)。

(viii) 胶结结构观察. 无机层结构按方法(iv)进行扫描电子显微镜观察; 无机层成分按方法(ii)制成土壤光片, 偏光显微镜下观察; 有机质层结构及成分制成探针片, 进行背散射分析。

(ix) 胞外聚合物定位观察. 对具鞘微鞘藻按 Caiola 等人^[11]方法, 加 fluorescent brightener(FB), 进行 FB 荧光染色, 5 min 后于 Nikou ECLIPSE 600 微分干涉及荧光显微镜下定性、定位观察。

(x) 胞外聚合物的定性分析. 对具鞘微鞘藻按 Huang 等人^[12]的方法通气培养 2 个月, 离心, 乙醇沉淀, 低温真空干燥得胞外聚合物. 将一定量胞外聚合物于 30℃下水溶, 过阴离子交换柱(DEAE-Sephrose fast flow, 5 × 50 cm), 依次用蒸馏水, 1.0, 2.0, 3.0 mol/L NaCl 分级洗脱, 酚硫酸法检测, 分别收集、透析和冻干得电荷分布^[12]. 再将主要洗脱部(1.0 mol/L NaCl)用凝胶过滤色谱法(Superose™ 6 FPLC HR 10/30, 1.0 × 30 cm)测其分子量^[13], 甲醇解法进行单糖组分分析(GC 6000, Pharmacia LKB, 瑞典)^[14]。

2 结果与分析

2.1 藻体与基质结合方式

在多年老龄藻结皮中, 藻丝多处 在骨骼颗粒间的细小的黏土矿物质(高岭石, 绿泥石和伊利石等)之中, 有时甚至穿入硅质岩内(图 1(a)). 但人工结皮中, 不论野外的 FC 还是室内的 IC, 在接种后 2 d, 短小的藻丝总是黏附在矿物颗粒表面生长, 4 d 后较长的藻丝已经包绕在沙粒周围, 而且它们是分散沙粒间惟一的胶结物质, 因为当地流沙中 99.8%的颗粒大于

0.05 mm, 粉粒和黏粒含量很低。

2.2 藻体与基质吸附特性

据报道藻类胞外聚合物对一些金属元素有特异吸附和结合特性^[12], 因而有利于水体净化和湖底藻类的形成, 为此本文对自然结皮及人工结皮中 K, Na, Ca, Mg, Fe, Al, Zn, Mn, Cu, Si, Ba, Co, Cr, Ni 和 Pb 等 15 种元素在胶鞘周围的分布进行了背散射分析, 没有发现任何明显的特异吸附, 但 Ca, Mn, Cu, Mg, Zn 和 Si 等显示零星的点状分布(图 2), Ca 和 Si 的吸附位点相对稍多, 而且它们的总体分布确实反映了围绕胶鞘的特点。

2.3 藻体生态位

野外人工结皮中, 藻类多分布在 0.1 ~ 0.2 mm 以下的层次, 表面仅有个别藻丝体(图 1(c)), 而室内人工结皮中藻丝因丰长, 成束地分布在表面(图 1(d)). 藻类较深层次的分布, 意味着可以形成相对更厚的结皮, 厚度的增加将会相应提高结皮的强度。

2.4 胶结物含量

不少土壤学家认为以钙为首的无机盐及硅、铝、铁类不定形氧化物是干旱、半干旱地区土壤形成结皮的主要物质^[15], 本研究对其中主要的几种进行了定量分析(表 1). 方差检验显示, 只有有机质($P < 0.05$)和 CaCO_3 ($P < 0.01$)含量间有显著差异, 其他指标均没有差异, 由此可知影响结皮强度的胶结物质主要是有机质和 CaCO_3 . 有机质含量既反映微生物的生物量, 也反映其代谢产物的分泌量. CaCO_3 主要是干旱区碱性土壤下层水分蒸发时随毛细管水上升到土表的, 时间越久, 积累得越多, 它的沉积有利于无机盐类物质板结成无机结皮. Fe_2O_3 , Al_2O_3 和 SiO_2 间没有显著差异, 说明它们主要来源于流沙本身, 藻类矿化和从降尘中截留的比例较小。

表 1 藻结皮土壤分析^{a)}

结皮	pH	生物量/ $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$	有机质/ $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$	无定形氧化物			
				$\text{CaCO}_3/\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$	$\text{Fe}_2\text{O}_3/\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$	$\text{Al}_2\text{O}_3/\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$	$\text{SiO}_2/\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$
ST1	8.33 ± 0.04	10.56 ± 1.34	13.76 ± 0.87	49.96 ± 0.12	0.040 ± 0.008	3.55 ± 0.01	0.15 ± 0.01
ST2	7.96 ± 0.00	7.19 ± 0.08	10.26 ± 0.56	45.78 ± 0.94	0.035 ± 0.000	3.12 ± 0.06	0.14 ± 0.01
ST3	7.97 ± 0.01	8.88 ± 0.10	11.45 ± 0.82	43.64 ± 0.84	0.040 ± 0.001	3.08 ± 0.08	0.15 ± 0.00
ST4	7.99 ± 0.02	2.06 ± 0.06	8.68 ± 0.10	35.36 ± 0.09	0.030 ± 0.001	3.25 ± 0.00	0.14 ± 0.00
FC	8.10 ± 0.03	3.82 ± 0.68	5.19 ± 0.31	32.75 ± 0.11	0.030 ± 0.006	2.47 ± 0.01	0.16 ± 0.00
IC	7.89 ± 0.01	3.34 ± 0.31	3.57 ± 0.44	32.35 ± 0.07	0.026 ± 0.007	3.03 ± 0.01	0.16 ± 0.01

a) 有机质($P < 0.05$)和 CaCO_3 ($P < 0.01$)含量有显著差异, 其他指标均无显著差异
<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb2002-47-12-931>

图 1 藻体与基质结合关系及生态位

(a) 正交光下藻体直接与黏土矿物质结合, 部分藻体伸入硅质岩内(箭头所指). $\times 100$. (b) 藻丝对金属元素的吸附特性观察. $\times 700$. (c) 野外人工结皮表面有较少藻类分布. $\times 120$. (d) 室内人工结皮表面有成束藻类分布. $\times 185$. (e) 自然藻结皮表面形貌的扫描电子显微镜观察. $\times 190$. (f) 自然藻结皮胶结物的背散射观察. $\times 190$. (g) 扫描电子显微镜下结皮表面没有藻类植物分布. $\times 400$. (h) 偏光镜下自然藻结皮表面无机层组成成分的观察与定性. $\times 40$

<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb2002-47-12-931>

2.5 胶结物定性定位观察

为了进一步确定 CaCO_3 及其他无机胶结物的作用, 对 Ca, Fe, Al, Si 及 K, Na, Mg, Zn, Mn, Cu, Ba, Co, Cr, Ni 和 Pb 等 15 种元素进行了背散射分析, 结果发现 CaCO_3 , Fe_2O_3 , Al_2O_3 , SiO_2 及 K, Na 等 11 种无机盐类虽然均有分布, 但均以矿物颗粒的形式存在, 并不在颗粒间的胶结部位, 如图 2 显示图 1(b)中一藻丝体左上角矿物颗粒及右上角碎屑中富含 Ca 元素, 但所有分散的无机矿物质颗粒被有机质(背散射照片中黑色部分)胶结在一起. 此外, 自然结皮(图 1(e), (f))和野外人工结皮(图 3(c), (d))中, 起胶结作用的有机质吸附了少量随风降落的细土物质(绿泥石, 伊利石, 高岭石等), 而室内人工藻结皮中则无(图 3(a), (b)).

图 2 Ca(○), Si(◆), Cu(△), Mg(+), Zn(□)和 Mn(●)元素在藻体胶鞘表面及附近矿物中的分布

2.6 结皮强度的异质性

由于自然结皮 ST2, ST3 和 ST4 都具有抵抗 $25 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风沙流的强度, 本风洞实验室无法更精细区别其强度差异, 结皮表面又极度不均, 因而改用抗压强计测定强度(表 2). 表 2 反映 34 a 自然结皮的最小抗压强度较其他低龄结皮为大, 但最大强度与 17 a, 4 a, 甚至 1.5 a 的相同; 此外 1.5, 4 及 17 a 结皮的最小抗

表 2 各种藻结皮不同部位的抗压强度

结皮	时间	生物量/ $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$	藻结皮厚度/mm	抗压强度/ $\text{kg} \cdot \text{cm}^{-2}$
ST1	34 a	10.56 ± 0.17	3.37	3.98 ~ 8.54
ST2	17 a	7.19 ± 0.08	1.57	
ST3	4 a	8.88 ± 0.10	3.33	1.40 ~ 8.54
ST4	1.5 a	2.06 ± 0.06	1.00	
FC	40 d	4.52 ± 0.02	1.00	0.39 ~ 0.98
IC	40 d	3.34 ± 0.03	1.00	0.39 ~ 0.98

压强度也完全相同. 在人工结皮中, 室内结皮强度最弱, 但均匀, 野外结皮部分区域较强, 部分区域较弱, 这些现象反映了结皮强度与年龄、厚度和藻类生物量没有直接的对应关系, 相反, 与不同区域有关.

2.7 胶结结构的观察

结皮强度在微小区域的异质性驱使我们对接皮结构的进一步研究. 扫描电子显微镜显示自然藻结皮表面大部分区域没有藻类植物(图 1(g)), 但不少 $0.1 \sim 0.12 \text{ cm}$ 大小的黑色微区内有个别爪哇伪枝藻(*Scytonema javanicum*)的藻丝直接分布在表面, 偏光显微镜显示覆盖在结皮表面的无机层厚约 $0.02 \sim 0.03 \text{ mm}$, 主要成分是绿泥石(20%)、伊利石(18%)、高岭石(16%)、石英(22%)、长石(14%)及白云母、褐铁矿、磁铁矿、菱铁矿和方解石等, 其中 85% 的矿物颗粒为小于 0.05 mm 粒径的粉沙和黏粒, 15% 为 $0.05 \sim 0.25 \text{ mm}$ 粒径的细沙粒, 大颗粒物质的长轴与结皮表面呈平行分布(图 1(h)). 野外人工结皮的电子显微镜观察显示, 表面仅个别藻丝分布(图 3(c)), 背散射分析发现, 低凹处有约 $100 \sim 150 \mu\text{m}$ 厚度的有机质层(图 3(d)), 有机质层中吸附有个别矿物颗粒(绿泥石等). 而室内人工结皮表面大量藻丝生长(图 1(d)), 没有有机质层(图 3(b)). 关于它们的形成, 我们发现与结皮中有机质的含量有关. IC 中单位生物量藻体产生的有机质几乎与叶绿素相当, 而其他结皮中则至少是叶绿素的 1.29 倍(表 1), 而且我们在检测藻类野外增殖速度时发现, FC 只有在培养到 40 d 时有些微区的抗压强度猛增至 $0.98 \text{ kg} \cdot \text{cm}^{-2}$, 镜下才发现了有机层, 也就是说当单位生物量藻类产生 1.4 倍有机质时才形成有机层. 而这些有机质只来源于藻类及其胞外分泌物两部分, 因此单位生物量下有机质含量的增加意味着单位生物量产生的胞外分泌物的增加, 而且正是那些分泌物聚集在结皮表面形成了有机质层. 从有机层吸附无机颗粒的事实可知, 无机层的形成是黏稠而柔韧的有机层在吸附、截留了一定量随风降落的无机物后形成的.

2.8 胞外聚合物的定位观察

荧光染色后发现, 不论室内培养的还是自然藻结皮中, 具鞘微鞘藻(图 3(e), (f))胶鞘中都有 β -多糖分布, 而且遍及整个厚胶鞘.

2.9 胞外聚合物电荷分布

阴离子交换柱的各级洗脱(图 4) 完全反映了胞

图 3 有机质层及胞外多糖

(a) 室内人工藻结皮扫描电子显微镜观察. $\times 50$. (b) 室内人工藻结皮胶结物的背散射观察. $\times 50$. (c) 野外人工藻结皮扫描电子显微镜观察. $\times 60$. (d) 野外人工藻结皮胶结物的背散射观察. $\times 60$. (e) 微干涉显微镜下自然结皮中具鞘微鞘藻. $\times 400$. (f) 荧光显微镜下显示自然结皮中具鞘微鞘藻胶鞘中多糖分布. $\times 400$

外聚合物是异质性的, 中性部分(水洗脱)仅占 11.5%, 而酸性部分(1.0 ~ 3.0 mol/L NaCl 洗脱)占 88.5%, 特别是弱酸部分(1.0 mol/L NaCl)占总量的 78%.

2.10 胞外聚合物的定性分析

凝胶过滤色谱显示 1.0 mol/L NaCl 洗脱部分为 380 kD 的高聚糖, 气相色谱结果显示单糖组成很复杂(表 3), 有包括阿拉伯糖、鼠李糖、岩藻糖、木糖、甘露糖、

半乳糖、葡萄糖、半乳糖醛酸、葡萄糖醛酸、N-乙酰葡萄糖氨及一种未定性取代物在内的 11 种成分, 而且两种糖醛酸及 N-乙酰葡萄糖氨含量普遍较高^[16].

3 讨论

Davey 等人^[15]和作者^[17]曾发现野外自然藻结皮表面有层无机物, 推测它对下层的微生物有重要的保护作用, 但它是如何形成的并不清楚, 而本文

图 4 具鞘微鞘藻胞外聚合物电荷分布

表 3 具鞘微鞘藻胞外多糖中各单糖组成(%)^{a)}

Ara	Rha	Fuc	Xyl	Man	Gal
9.4	5.5	4.4	8.5	21.2	18.3
Glu	GalA	GluA	GluNac	nd	
20.1	4.6	3.4	2.1	2.5	

a) Ara 示阿拉伯糖, Rha 示鼠李糖, Fuc 示岩藻糖, Xyl 示木糖, Man 示甘露糖, Gal 示半乳糖, Glu 示葡萄糖, GalA 示半乳糖醛酸, GluA 示葡萄糖醛酸, GluNac 示 N-乙酰葡萄糖氨, nd 示未确定

发现了这一过程。在恶劣的环境条件下，藻类适应性的向较深层生长，同时分泌大量的胞外聚合物，过量的聚合物(单位生物量藻类产生 1.4 倍以上的有机质)聚集在结皮表面形成了有机质层，有机质吸附、黏结随风降落的土粒、沙粒后形成了无机层。但为什么有些微区有无机层，有些没有？这取决于结皮表面是否光滑平整，因为胞外聚合物只在表面较低凹处形成有机层，而自然结皮在形成及发育过程中多次不同程度的受雨滴撞击，撞击较强的地方低凹，将来形成有机质层和无机层，而撞击较弱或表面浮尘堆积处呈参差不齐的多种凸起，表面不能形成有机层，也就没有无机层，但在这些微区，少量固氮的、具丰富抗紫外色素的爪哇伪枝藻直接分布在表面^[17]，形成微区内表观上的“漆皮”。

关于生物结皮的胶结问题，Schulten^[18]推测既有藻丝的机械束缚过程，也有胞外聚合物的黏结作用。但影响结皮强度的因素有很多，藻种、藻种组成、生物量、藻体的分布位置、活性状态、有机质、土壤质地和结皮厚度等。哪种因素的影响更大？它是如何起作用的？这是本文的另一个重要发现，藻结皮强度的提高主要是依靠结皮表面形成专门的胶结结构——有机质层及其进一步演变成的无机质层。各结皮

的最大抗压强度实际是无机层和有机层处的强度，最小强度是没有这类胶结结构或类似结构不完善处的强度。因此，自然藻结皮中，无机层的存在与否才是微区内强度异质性的最主要原因。另外，我们也知道，无机结皮是无机盐类在没有生物参与的情况下形成的脆弱表土结构^[1,19]，但为什么出现在藻结皮表面的无机层就能大大提高结皮强度呢？我们认为两者的区别在于前者仅有无机物间的静电吸引和分子间力，而后者还有有机质的胶结作用。

关于无机层构成物质的来源问题，根据我们的分析，无机层中 85% 的矿物颗粒小于 0.05 mm，这与流沙本身的质地(99.8% 为 0.05 ~ 0.25 mm 的细沙粒)显然不同，相反，当地降尘中 49.57% 小于 0.05 mm；其次，流沙中 90% ~ 95% 的是石英和长石，只有降尘中有较高比例(55%)的伊利石、高岭石和绿泥石等黏土矿物质，因此，降尘肯定是一个重要来源。但矿物被固定前要经过多次反复分选，因而也不能排除随风滚动的流沙成分。段争虎等人^[19]认为 0.01 ~ 0.05 mm 粒径粗粉沙含量的增加是当地结皮形成的关键，现在看来，它们增加结皮强度的实质是促进了藻结皮表面无机层的形成。

关于自然结皮较深层的细土物质，我们认为有两方面来源，一是结皮表面的无机层，二是微生物的矿化作用。因为随着结皮的发育成熟，内部藻体由于趋光性而总是趋于向上运动，这样藻体分泌的胞外聚合物不断地吸附、截留无机矿物，形成新的无机层，而原来的旧无机层被覆盖，而且由于大量藻类的涌入而成为结皮深层的主要细土物质来源，我们也确实发现深层的细土物质成分与无机层中可鉴定的黏土矿物(多数小于 2 μm 的微粒在偏光镜下无法鉴定)没有差异，这一方式也是老龄结皮增厚的主要原因。但藻类及后期侵入的其他微生物对矿物质都有相当强的矿化能力^[1]，它们对其中细土物质的来源或改变肯定也有不可忽视的作用，但这方面还需进一步研究。

关于藻丝与基质的结合方式，Belnap 等人^[20]报道美国西部藻结皮中藻体周围主要是黏土矿物质，本研究在自然结皮中也证实了这一现象，并发现藻丝还穿进硅质岩，室内结皮中与石英、长石等原生矿物质直接黏附的情况。我们认为这一现象与藻体胞外分泌物密切相关。土壤藻胞外分泌物中有糖类、蛋白质、氨基酸、维生素、生长调节剂和紫外防护剂等

多种成分^[4,8], 人工结皮的形成种、自然结皮的建群种——具鞘微鞘藻胞外聚合物电荷分布反映 88.5% 为酸性成分, 78% 为高分子量的酸性蛋白糖, 糖醛酸总量达 8%, 远远高于一般藻种, 并且结皮一直处于碱性环境($\text{pH} > 7.9$), 因而这些酸性成分多呈负电性, 对结合带正电荷的离子, 特别像 Ca, Si, Mn, Cu, Mg 和 Zn 等是非常重要的, 这也许正是藻类分解矿物质的根本原因所在。但它们对不同金属离子的结合特性随各离子本身属性及其在周围基质中的浓度的不同而变化^[12], 不同矿质颗粒中各金属含量互不相同, 这样即使它们对某种离子有特异结合的倾向, 但没有足够的结合离子。再者, 两糖醛酸分子本身每 6 个碳原子才拥有 1 个羧基, 电荷密度并不很高, 因此, 胞外聚合物的主体结构仍是无电荷的中性线形分子, 与黏土矿物质间主要靠多糖、蛋白中的羟基形成的氢键发生连接^[21], 因而在扫描时观察不到特异吸附现象。此外, 我们发现以多糖为主要成分的胞外聚合物结构复杂, 高度分枝, 在不同藻种其组成、结构互不相同, 而且这些差异与各藻种固定流沙的能力有关(未发表)。因此, 我们认为自然结皮中藻丝与黏土物质直接接触的结合关系是这样形成的: 由于藻类的长期生长, 其胞外聚合物本身吸附、截留了不少降尘, 同时持久的酸解也使部分原生矿物质被降解成黏土矿物质, 而这些黏土矿物质本身有较丰富的营养和交换性离子, 藻体又具运动性, 因此, 藻体选择性地运动到黏土含量较高的微环境, 并通过细胞表面高分子蛋白糖的物理吸附及其自由羧基类负电荷基团与基质中金属离子的静电结合而胶结在一起, 如果某些藻丝正对着硅质岩类矿物颗粒生长, 则边酸解边生长, 最后出现穿入矿质颗粒的现象, 并以此进一步加强藻体与基质的胶结程度。

致谢 本工作为中国科学院重点项目基金(批准号: KZ952-51-207)、国家自然科学基金(批准号: 30070154, 30170022)和甘肃省中青年科技基金(批准号: YS-011-A25-026)资助项目。

参 考 文 献

1 Metting B. The systematic and ecology of soil algae. *Bot Rev*, 1981, 47(2): 195~312

2 Garcia-Pichel F, López-Cortés A, Nübel U. Phylogenetic and morphological diversity of cyanobacteria in soil desert crusts from the Colorado plateau. *Applied Environ Microbiol*, 2001, 67(2): 1902~1910

3 Liu Y D, Song L R, Shen Y W, et al. Potential of terrestrial microalgae and cyanobacteria in environmental technology. In: Kojima H, Lee Y K, eds. *Photosynthetic Microorganism in Environmental Biotechno-*

logy. HongKong: Springer, 2001. 195~216

4 Mazor G, Kidron G J, Vonshak A, et al. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts. *FEMS Microbiol Ecol*, 1996, 21: 121~130

5 Zulpa C G, Storni M, Zaccaro M C, et al. Exopolysaccharide of *Nostoc muscorum* (cyanobacteria) in the aggregation of soil particles. *J Applied Phycol*, 1997, 9: 249~253

6 Gillette D A, Dobrowolski P J. Soil crust formation by dust deposition at Shaartuz, Tadzhik, SSR. *Atmospheric Environ*, 1993, 27A: 2519~2525

7 胡春香, 刘永定, 黄泽波, 等. 荒漠藻壳的精细结构与发育. *水生生物学报*, 2000, 24(1): 11~18

8 Whitton B A, Potts M. *The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. 341~366

9 Whityney D E, Darley W M. A method for the determination of chlorophyll a in samples containing degradation products. *Limnol Oceanog*, 1979, 24(1): 183~186

10 Bender J, Rodriguez-Eaton S, Ekanemesang U M, et al. Characterization of metal-binding biofloculants produced by the cyanobacterial component of mixed microbial mats. *Applied Environ Microbiol*, 1994, 60(7): 2311~2315

11 Caiola G, Favali M A. Electron microscope autoradiography of *Anabaena* sp. and *Nostoc* sp. akinete labeled with ^3H -uridine. *Microbiologica*, 1982, 5: 245~253

12 Huang Z B, Liu Y D, Smestad P 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: 962~968

13 Barsett H, Smestad P B. Separation, isolation and characterization of acidic polysaccharides from the inner bark of *Ulmus glabra* Huds. *Carbohydr Polym*, 1992, 17: 137~144

14 Helm R F, Huang Z, Edwards D, et al. Structural characterization of the released polysaccharide of desiccation-tolerant *Nostoc commune* DRH-1. *J Bacteriol*, 2000, 182: 974~982

15 Davey M C, Clarke K J. Fine structure of a terrestrial cyanobacterial mat from Antarctica. *J Phycol*, 1992, 28: 199~202

16 De Philippis R, Vincenzini M. Exocellular polysaccharides from cyanobacteria and their possible applications. *FEMS Microbiol Rev*, 1998, 22: 151~175

17 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. *应用生态学报*, 2000, 11(1): 61~65

18 Schulten J A. Soil aggregation by cryptogams of a sand prairie. *J Bot*, 1985, 72(11): 1657~1661

19 段争虎, 刘新民, 屈建军. 沙坡头地区土壤结皮形成机理的研究. *干旱区研究*, 1996, 13(2): 31~36

20 Belnap J, Gardner J S. Soil microstructure in the soil of the Colorado plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Great Basin Nat*, 1993, 53: 40~47

21 熊毅. 土壤有机无机复合物Ⅲ: 有机化合物与黏粒的相互作用. *土壤农化参考资料*, 1974, 5: 1~14

(2001-12-10 收稿, 2002-03-26 收修改稿)