

荒漠地表生物土壤结皮的微结构及其早期发育特征

张元明

(中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011. E-mail: zhang-y-m@263.net)

摘要 新疆古尔班通古特沙漠是我国最大的固定和半固定沙漠, 其间广泛发育的生物土壤结皮是除种子植物以外固定沙面的重要生物因子。地表生物土壤结皮移除后, 经过1年的恢复, 已形成沙粒相互黏结的状态。沙粒通过黏性菌体及其分泌物的黏结作用而相互连接, 从而形成具有一定的抗外力干扰能力的结皮, 但其抗压强度仅为 13.42 ± 1.38 Pa。组成胞外多糖的各单糖组成中以葡萄糖、甘露糖和一种葡萄糖的同分异构体为主, 其次为半乳糖、阿拉伯糖, 其摩尔比依次为 19:14:14:6:1。经过4年的恢复, 藻类结皮逐渐形成, 抗压强度增加至 32.53 ± 3.08 Pa。藻结皮以陆生蓝藻具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)为优势种。此时, 沙粒间依靠细菌分泌物所产生的黏结作用开始逐步减弱, 取而代之的是丝状藻体更紧密和高强度的机械束缚作用以及藻体胞外分泌物对沙粒的黏结作用, 对维持藻结皮的结构起着至关重要的作用, 是藻结皮强度提高的主要贡献者。随着丝状藻类的生长, 脱落的胶质鞘仍能够将更加细小的颗粒黏结在周围, 起到一定的固定沙粒的作用。这为人工合成胶质鞘类似化合物用以固定沙面提供一定的参考依据。

关键词 生物土壤结皮 微结构 黏结作用 古尔班通古特沙漠

荒漠地表生物土壤结皮是由土壤微生物、藻类、地衣和苔藓植物等孢子植物类群与土壤形成的有机复合体, 它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松散沙土, 具有较强的抗风蚀、水蚀功能, 也是干旱荒漠地区植被演替的重要基础^[1,2]。

生物土壤结皮在荒漠生态系统中的重要性表现为: (i) 生物土壤结皮中细菌、真菌、藻类、地衣和苔藓植物的地下菌丝和假根能够黏结沙粒^[3], 它们的存在能够有效地减小风和水对荒漠地表的侵蚀, 对降低防沙固沙的投入成本和改善生态环境起着积极的作用^[4~12]。 (ii) 生物土壤结皮中的蓝细菌(cyanobacteria)等组成成分能够固定大气中的氮素, 对土壤理化性质的改变和增加土壤有机质含量起着重要作用, 可以为维管植物的定居创造有利条件, 最终起到固定沙丘的作用^[8]。 (iii) 生物土壤结皮的出现和发展指示了流动沙漠向固定和半固定沙漠转化的重要阶段, 可被用作生态环境健康评价的指标, 其时空变化可揭示干旱荒漠地区生态环境的演变趋势和对全球变化的响应规律^[13]。

对结皮微结构的研究有助于人们了解结皮的发育与形成机理。国内外有关结皮微结构的研究, 早期多集中于物理结皮, 尤其是雨滴打击所形成的结皮类型^[14~16]。随着人们对孢子植物类群在沙面固定中所起重要作用的认识不断加深, 国内外学者对生物

土壤结皮, 尤其是藻结皮的形成及其微结构特征的研究也不断深入^[17~25], 但在结皮强度和黏结机理方面的问题尚存在一定的争论^[17,22~24]。另外, 不同恢复年限生物土壤结皮微结构的差异如何? 藻结皮形成前, 沙面结皮状态是否在生物作用下已经形成, 其微结构和胶结机理如何? 等问题目前尚需深入。本文研究了生物土壤结皮从流沙面到藻结皮形成过程中的微结构特征, 探讨了不同发育阶段沙粒胶结的不同形式和机理。

1 研究区概况

古尔班通古特沙漠位于新疆北部准噶尔盆地腹心, 范围为北纬 $44^{\circ}11' \sim 46^{\circ}20'$, 东经 $84^{\circ}31' \sim 90^{\circ}00'$, 面积约 4.88×10^4 km², 是我国最大的固定和半固定沙漠, 其周围还零星分布有许多面积大小不等的沙漠或沙地。沙漠南缘区与源出天山的冲积、洪积扇缘相接, 构成了天山北坡至盆地自然垂直带的基带。该沙漠年平均降水量普遍不超过 150 mm, 沙漠腹地仅有 70~100 mm, 主要集中于春季。年平均蒸发量在 2000 mm 以上。年均温 $6 \sim 10^{\circ}\text{C}$, 极端高温为 40°C 以上, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的活动年积温可达 3000~3500 $^{\circ}\text{C}$, 空气相对湿度平均 50%~60%, 5~8 月通常在 45% 以下。该沙漠由白梭梭、梭梭和其他沙生植物构成的小半乔木群落广泛发育, 同时由于冬春有一定的融雪和雨水, 使短命

和类短命植物获得一定发育^[26].

除此以外,该沙漠地表还发育有良好的生物土壤结皮,根据水分条件、生物种类和发育阶段的不同而呈现出黑色或黑褐色(其中以地衣植物 *Collema tenax* var. *corallinum* 最为常见)、白色和黄绿色(其中以苔藓植物 *Tortula desertorum* 和 *Bryum argenteum* 最为常见,表面呈现白色为其叶先端的白色芒尖所致)等^[27,28].生物结皮的分布对地貌部位有较强的选择性,生物结皮的不同发育阶段种类组成亦有较大的差别.沙垄顶部为流动或半流动沙丘,主要以微生物种类分布为主.沿沙垄顶部向两侧坡间延伸,开始出现发育较弱的藻结皮,脆而极易破损.从坡上部至坡中部出现发育充分的藻结皮,具有一定的抗机械能力,并在局部微地形凸起部位有地衣植物出现.沿坡中部至坡下缘部,逐渐开始发育有良好的地衣结皮.同时,在蛇麻黄等低矮灌木群落下已经发育有苔藓结皮^[28].

2 研究方法

2.1 样地布设与处理

古尔班通古特沙漠南部区域为生物土壤结皮发育最为丰富的地区,尤其在丘间低地,其盖度可达 85% 以上,具有包括藻类结皮、地衣结皮和苔藓结皮在内的各种结皮类型^[28].本项研究于 1999 年 10 月在沙漠主体南部选择一典型沙垄(44°32'30"N, 88°6'42"E),沙垄走向 NW18°,相对高度 20 m,垄间距 120 m,西坡较东坡缓.丘间低地是该沙漠生物土壤结皮最为丰富的部位,各种类型的生物土壤结皮均有发育.苔藓植物除分布于低矮灌丛下外,还在灌丛间形成面积不等的纯群,与发育良好的地衣结皮镶嵌分布^[28].在其间设置一块 5 m×5 m 观测样地,该样地中以地衣结皮为主,苔藓结皮镶嵌分布于地衣结皮中(种类组成见表 1).去除 0~10 cm 表层生物土壤结皮,完全裸露沙面,令其自然发育与恢复.

2.2 样品采集与观察

据我们野外观测,在生物土壤结皮移除 1 年后,

其表面沙粒即可形成厚度不等的相互黏结的结皮状态.样品采集时间分别为 2000 年 10 月和 2003 年 10 月,即在地表生物土壤结皮移除后 1 年和 4 年后采集.为不破坏结皮结构,采样前先湿润地表.在地表湿润状态下,以环刀采集原状土,厚度约 3~5 cm.实验室内将样品表面结皮层与下层松散沙粒小心分离,样品直径约 3 mm.经液氮冷冻后,将样品的表面、下表面(结皮背面)和截面分别黏贴于电子显微镜样品台上,喷金镀膜后应用 LEO1430VP 型扫描电子显微镜(德国 LEO 公司)进行微结构观察、照相.

2.3 结皮抗压强度的测定

在自然状态下干燥土样,使其含水率保持在 0.8% 左右.抗压强度以手持量力环测得.量力环接触面直径 4.40 mm,质量 0.97497 kg,读数率定系数为 2.5664 N/0.01 mm.通过以下公式计算:总压力=量力环读数×率定系数+量力环重量(N);抗压强度=总压力/接触面面积.测定样品数为 20 个,取平均值和标准误.

2.4 微生物数量分析及胞外多糖的测定

选用牛肉膏蛋白胨培养基培养细菌,淀粉琼脂铵培养基培养放线菌,马丁氏培养基培养真菌.菌种分离和计数采取平板稀释法.将涂好平板的培养皿放入 28℃ 的培养箱中培养,细菌培养 2~3 天,真菌、放线菌培养 3~5 d.胞外多糖的洗脱及单糖组分分析方法见文献^[17].

3 结果与分析

3.1 土壤微生物对沙粒的黏结作用

据我们野外观测,经过 1 年的恢复,裸露沙面已形成沙粒相互黏结的结皮状态,但抗机械压力的能力十分微弱,仅为 13.42 ± 1.38 Pa.其表面和下面微形态呈现出较为松散的排列,无藻丝体出现,除上表面较为平整外,两面沙粒粒径相近,无明显的形态差异(图 1(a)和(b)).此时,沙粒间无藻丝体出现,藻结皮尚未形成.土壤微生物各类群中,以细菌的数量最多,为 $134.5 \pm 13.43 \times 10^4$ 个/g 土,放线菌数量为 $15.76 \pm$

表 1 样地中不同类型结皮的种类组成

结皮类型	主要物种组成
苔藓结皮	刺叶墙藓 <i>Tortula desertorum</i> ; 银叶真藓 <i>Bryum argenteum</i> ; 泛生墙藓 <i>Tortula muralis</i>
地衣结皮	坚韧胶衣 <i>Collema tenax</i> ; 红鳞网衣 <i>Psora decipiens</i> ; 荒漠黄梅 <i>Xanthoparmelia desertorum</i> ; 藓生双缘衣 <i>Diploschistes muscorum</i>
藻结皮	具鞘微鞘藻 <i>Microcoleus vaginatus</i> ; 沼地微鞘藻 <i>Microcoleus paludosus</i> ; 固氮鱼腥藻 <i>Anabaena azotica</i> ; 马氏鞘丝藻 <i>Lyngbya martensiana</i> ; 鞘丝异球藻 <i>Xenococcus lyngbye</i>

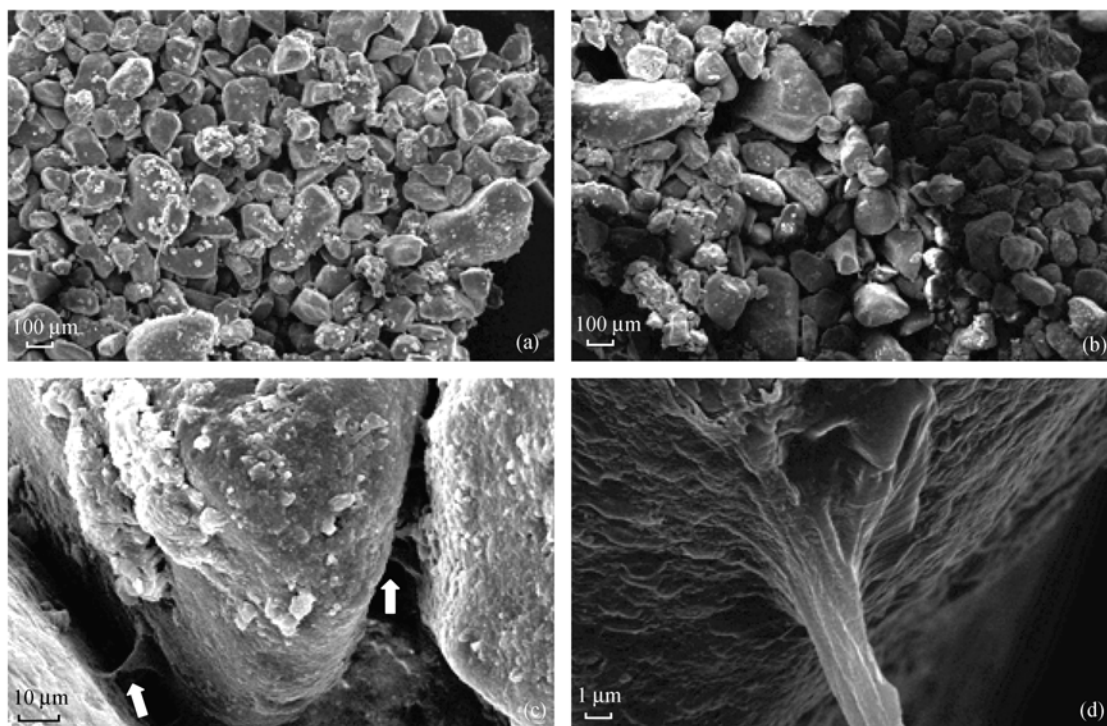


图1 恢复1年时生物土壤结皮的上、下表面微形态及沙粒黏结方式

(a) 上表面; (b) 下表面; (c) 沙粒间的黏结作用(箭头示作用点); (d) 当受一定外力作用时, 黏质液体呈“拉丝”状

0.98×10^4 个/g 土, 真菌数量为 566.7 ± 11.5 个/g 土。

实验室分析结果表明, 在结皮恢复的早期阶段, 由于地表干旱贫瘠, 一些低营养细菌, 如芽孢杆菌 (*Bacillus* sp.) 数量占优势, 其数量为 $53.08 \pm 7.21 \times 10^4$ 个/g 土, 约占细菌总数的 39%。而已有的研究表明, 芽孢杆菌具有黏性荚膜、胶质鞘或厚的果胶质外壁, 能分泌大量黏液, 这些具有黏性附属物的菌体和黏性质液, 将矿物细粒黏结, 形成球状表面团聚^[29]。本文的研究也证实, 以芽孢杆菌为优势的低营养细菌, 能分泌大量黏性的胞外多糖, 这些黏性物质将沙粒相互黏结。因此, 在丝状藻类大量出现以前, 亦即在藻结皮尚未形成前, 对沙粒的黏结作用主要由土壤微生物完成。组成胞外多糖的各单糖中, 以葡萄糖、甘露糖和一种葡萄糖的同分异构体为主, 其次为半乳糖、阿拉伯糖, 其摩尔比依次为 19:14:14:6:1。

黏性菌体及其分泌物覆盖于沙粒表面, 沙粒通过黏性菌体及其分泌物的黏结作用而相互连接, 从而形成具有一定的抗外力干扰(如风蚀、水蚀等)能力的结皮, 即使受到一定外力的作用, 黏液质的“拉丝”变细、伸长, 依然起到一定的黏结作用, 维持结皮状态(图 1(c)和(d))。

3.2 藻结皮的胶结方式

随着时间的推移, 不仅在种类组成上发生了变化, 同时在结皮形态、结构等方面亦出现差异。首先, 从结皮表面微形态看, 上下表面的形态发生较大变化, 上表面出现较多的细物质覆被(图 2(a)), 这些细物质主要来自于大气降尘^[17]。这些物质填充在表面沙粒间的空隙, 并在藻类分泌的胞外多糖的黏结作用下, 形成一层致密的无机层而使得结皮表面更加致密和平滑, 形态上明显区别于流沙面。其次, 藻类植物, 尤其是丝状藻类的大量出现, 使得沙粒间黏结的方式和强度发生改变。

藻类植物种类和数量开始不断增加, 其中以具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)、沼地微鞘藻(*Microcoleus paludosus*)、马氏鞘丝藻(*Lyngbya martensiana*)等丝状蓝藻占绝对优势, 其次还包括固氮鱼腥藻(*Anabaena azotica*)、鞘丝异球藻(*Xenococcus lyngbye*)、真枝藻(*Stigonema ocellatum*)、卵圆双眉藻(*Amphora ovalis*)、突变衣藻(*Chlamydomonas mutabilis*)、净水眉藻(*Calothrix stagnalis*)、窝形席藻(*Phormidium faveolarum*)、厚壁微孢藻(*Microspora pachyderma*)、巨颤藻(*Oscillatoria princeps*)、双对栅

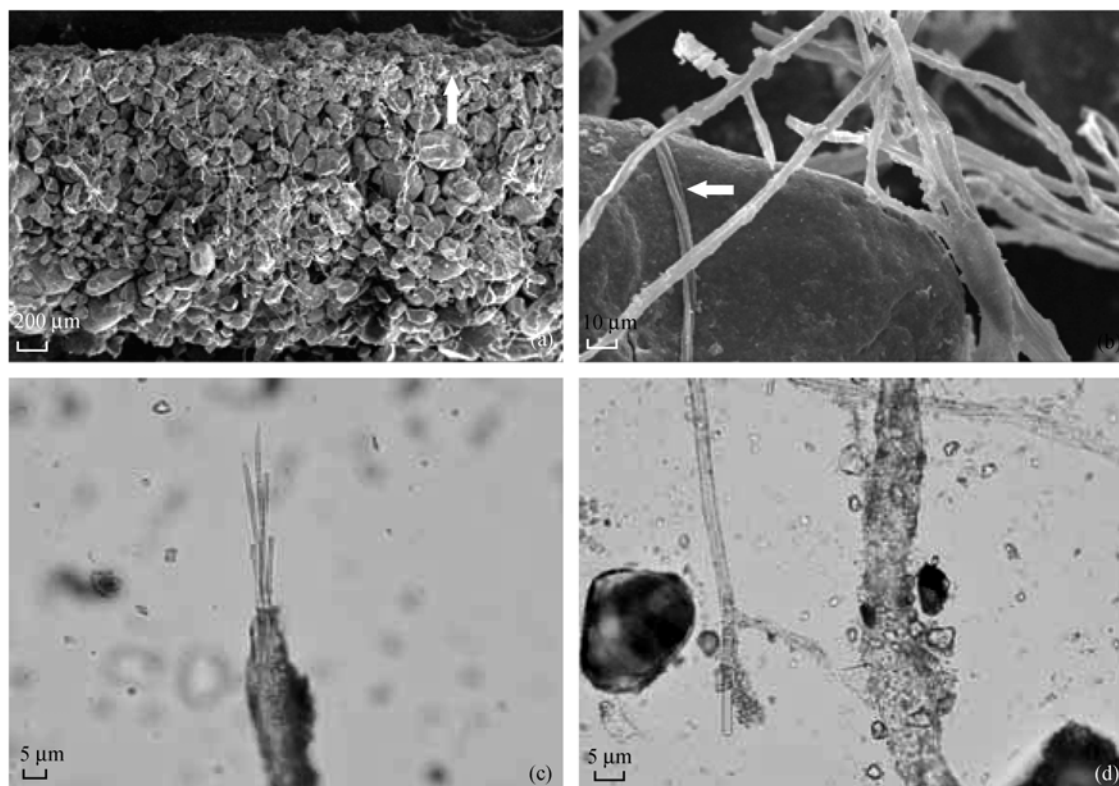


图 2 恢复 4 年藻结皮的微结构特征

(a) 藻结皮横截面(箭头示上表面细物质的积累); (b) 藻丝对沙粒的“捆绑”作用; (c) 具鞘微鞘藻束被共同的胶鞘包裹;
(d) 废弃的胶鞘依然具有黏结沙粒的作用

藻(*Scenedesmus bijuga*)等种类。

具鞘微鞘藻藻丝体往往成束存在,外面被共同胶鞘所包裹(图 2(c)),甚至有些鞘束之间亦相互缠绕(图 2 (b), 箭头所示),这种结构极大程度上增强了藻丝的抗拉力,在藻类结皮抗风蚀、水蚀中发挥着主要作用。同时,观察研究还表明,在藻类结皮中,以机械束缚作用和藻体的黏结作用对沙粒的束缚起主要作用,并直接影响着结皮抵抗外力干扰的能力,其抗拉强度还有待于进一步研究。另外,我们观察到,随着丝状藻类的生长,其胶质鞘往往会脱落,而这些胶质鞘仍能够行使一定的功能,将更加细小的颗粒黏结在周围,起到一定的固定沙粒的作用(图 2(d))。藻结皮表面干燥时,呈现灰黑色,施以外力将其稍加分离,肉眼可见黑绿色藻丝的存在,这些主要为具鞘微鞘藻的藻丝体。同时,在藻结皮的下表面,可见藻丝黏结有沙粒(图 3)。

此时极少观察到沙粒间黏质液体的存在,却可以观察到大量丝状藻体缠绕在较大的沙粒上并将沙粒彼此相连,从而增加一定的抗破损的能力,其抗压



图 3 藻结皮下表面粘结沙粒的藻丝体(恢复 4 年)

强度为 32.53 ± 3.08 Pa。同时,丝状藻体本身亦能黏结粒径较小的沙粒,起到一定的黏结作用。实验结果表明,随着生物结皮的不断发育和藻类植物(尤其是丝状蓝藻)的大量生长,沙粒间依靠细菌分泌物所产生的黏结作用逐步减弱,取而代之的是丝状藻类更紧密和高强度的机械束缚作用以及藻体胞外分泌物对沙粒的黏结作用,加之表面致密的无机层的存在,

从而极大地提高了藻结皮抗风蚀、水蚀和干扰的能力,与前一阶段相比,发生了质的变化。因此,本文作者同意有关学者提出的观点,即藻结皮是荒漠、半荒漠地区土壤拓殖演替中的重要结构,同时也是固沙的首要标志,对土壤抗侵蚀性能的提高有着显著功效^[30]。

4 讨论

目前,国内外有关生物土壤结皮的发育和微结构研究,均集中于藻类结皮。然而,在生物土壤结皮受损恢复以及自然发育过程中,其早期需经历“前”藻结皮阶段,即在丝状藻类大量出现以前,土壤微生物(主要包括细菌、放线菌和真菌)便开始发挥作用,形成具有一定强度的结皮。

由于土壤微生物能生活在各种极端环境下,因此具有广泛的生态适应性。在荒漠地区,许多耐旱、耐高温的种类能够生活在沙土的表面^[3~5]。本文研究发现,生物土壤结皮在早期发育的不同阶段,其结构和形成机理不同。在藻类植物,尤其是丝状蓝藻大量出现以前,一些低营养细菌的黏质外壁及其黏性分泌物是将沙粒相互连接的主要媒介。这些胞外分泌物主要以多糖成分为主,其各单糖组成与藻类植物分泌物相比,在种类和含量上均少于蓝藻。胡春香等人^[17]的研究表明,荒漠藻结皮中具鞘微鞘藻胞外多糖中包含 11 种单糖,其中以葡萄糖的含量最高。本研究中,组成细菌胞外多糖的主要单糖亦以葡萄糖的含量最高。

关于藻结皮的形成,Schulten^[25]曾推测,这种结构既有藻丝的机械束缚过程,也有胞外聚合物的黏结作用。本研究证实了这种推测的正确性,即当丝状藻类大量出现后,沙粒间的黏结作用发生变化,沙粒间依靠细菌分泌物所产生的黏结作用逐步减弱,取而代之的是丝状藻类(以微鞘藻为优势)更紧密和高强度的机械束缚作用以及藻体胞外分泌物对沙粒的黏结作用。亦有研究表明,在土壤表面结皮中,大量丝状的席藻、微鞘藻和单歧藻形成密集的网状,从而固定沙粒。在有雨水和适宜的温度下,这些藻类就迅速生长。其中的微鞘藻,胶鞘很厚,一旦降雨就迅速吸水,以致吸水后的体积可以达到原来体积的 4~5 倍^[31]。但是,吸水膨胀后的藻体,可将约 40% 的土壤空隙堵塞,从而影响降水向土壤深层的渗透作用^[30]。

关于藻结皮强度的提高,胡春香等人^[17]认为主

要是依靠结皮表面专门的胶结结构——有机质层及其进一步演变成的无机质层。本文认为,这种参杂着有机质胶结作用的无机质层固然对结皮强度的提高起着重要作用,本文也观察到了这层无机层的存在。但无机层在整个结皮中所占厚度很小(图 2(a)),与该层下的大量丝状藻类更紧密的缠绕和捆绑作用相比,显得作用稍弱,并非在提高藻结皮强度方面起主要作用。这些藻丝体往往成束存在,外面被共同胶鞘所包裹,甚至有些鞘束之间亦相互缠绕,这种结构极大程度上增强了藻丝的抗拉力,在藻类结皮抵抗风蚀、水蚀和外力干扰中发挥着主要作用,是藻结皮强度提高的主要贡献者。Issa 等人^[23,24]在非洲的研究也表明,藻丝体对沙粒的缠绕和黏结作用是沙面固定的主要因素。同时,值得一提的是,随着丝状藻类的生长,其胶质鞘往往会脱落,而这些胶质鞘仍能够行使一定的功能,将更加细小的颗粒黏结在周围,起到一定的固定沙粒的作用。这为人工合成胶质鞘类似化合物用以固定沙面提供一定的参考依据。

在研究样地结皮移除前以及与研究样地毗邻区域,地表均发育有良好的地衣和苔藓结皮。因此,我们推测,如果恢复时间足够长,样地中会逐渐出现地衣和苔藓植物,从而形成地衣和苔藓结皮。国外有研究表明,生物土壤结皮十分脆弱,发育十分缓慢,受到破坏后,需要几十年甚至上百年的时间恢复^[21,32,33]。然而,在新疆古尔班通古特沙漠南部,我们观察到样地恢复 4 年后,在局部微地形突出部位,已有极少的地衣植物出现。另外,在 12 年前修建的油田公路西侧的机械推痕中,发育着良好的地衣和苔藓结皮(即结皮恢复 12 年),厚度可达 8 cm 左右,说明生物土壤结皮的恢复也并非是个漫长的过程,如果环境条件适宜,其恢复速度亦是较快的。这为生物土壤结皮在沙面固定的实际生产中的应用提供一定指导。本文研究仅涉及生物土壤结皮的早期发育和微结构特征,对于地衣和苔藓结皮的研究尚待深入。

致谢 本工作为国家自然科学基金重大研究计划(批准号:90202019)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(批准号:KZCX3-SW-343)和新疆维吾尔自治区高技术研究与发展计划资助项目(批准号:200415113)。

参 考 文 献

- 1 Nash T H, White S L, Marsh J E. Lichen and moss distribution and biomass in hot desert ecosystems. *Bryologist*, 1979, 80: 470~479
- 2 Loria M, Herrnstad I. Moss capsules as food for the harvest ant,

- Messor. *Bryologist*, 1980, 83: 524~525
- 3 Belnap J. Surface disturbances: Their role in accelerating desertification. *Environmental Monitoring and Assessment*, 1995, 37: 39~57[DOI]
- 4 Friedmann E I, Galun M. Desert algae, Lichens and fungi. In: Brown G W, ed. *Desert Biology*. New York: Academic Press, 1974. 165~212
- 5 Williams J D, Dobrowolski J P, West N E. Microphytic crust influences on interrill erosion and infiltration capacity. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, 1995, 38: 139~146
- 6 Belnap J, Harper K T, Warren S D. Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: Nitrogenase activity, chlorophyll content and chlorophyll degradation. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1994, 8: 1~8
- 7 Cameron R E. Desert algae: Soil crusts and diaphanous substrata as algae habitats. *Jet Propulsion Lab Technical Report*, 1966, 32: 1~41
- 8 Belnap J, Gardner J S. Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: The role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Great Basin Naturalists*, 1993, 53: 40~47
- 9 李新荣, 张景光, 王新平, 等. 干旱沙漠区土壤微生物土壤结皮及其对固沙植被影响的研究. *植物学报*, 2000, 42(9): 965~970
- 10 李新荣, 贾玉奎, 龙利群, 等. 干旱半干旱地区土壤微生物土壤结皮的生态学意义及若干研究进展. *中国沙漠*, 2001, 21(1): 4~11
- 11 Li X R, Wang X P, Li T, et al. Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and habitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, Northern China. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, 35: 147~154[DOI]
- 12 Li X R, Zhou H Y, Wang X P, et al. The effect of sand stabilization and revegetation on cryptogam species diversity and soil fertility in the Tengger Desert, Northern China. *Plant and Soil*, 2003, 251: 237~245
- 13 Stoddart L A, Smith A D, Box T W. *Range Management*. New York: McGraw-Hill, 1943. 532
- 14 Tarchitzky J, Banin A, Morin J, et al. Nature, formation and effects of soil crusts formed by water drop impact. *Geoderma*, 1984, 33: 135~155[DOI]
- 15 Onofio O, Singer M. Scanning electron microscope studies of the surface crusts formed by simulated rainfall. *Soil Sci Soc Am J*, 1984, 48: 1137~1143
- 16 Arshad M A, Mermut A R. Micromorphology and physical-chemical characteristics of soil crust types in northwestern Alberta, Canada. *Soil Sci Soc Am J*, 1988, 52: 724~729
- 17 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(12): 931~937[摘要][PDF]
- 18 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
- 19 Belnap J, Lange O L. *Biological Soil Crust: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer-Verlag, 2001
- 20 Eldridge D J, Greene R S B. Biological soil crusts: A view of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Aust J Soil Res*, 1994, 32: 389~415.
- 21 Belnap J. The world at your feet: Desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(5): 181~189.
- 22 Marzor G, Kidron G J, Vonshak A. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structure desert microbial crusts. *FEMS Microbiol Ecol*, 1996, 21(2): 121~130[DOI]
- 23 Issa O M, Trichet J, Defarge C, et al. Morphology and microstructure of microbiotic soil crusts on a tiger bush sequence(Niger, Sahel). *Catena*, 1999, 37: 175~196[DOI]
- 24 Issa O M, Bissonnais Y L, Defarge C, et al. Role of a cyanobacterial cover on structural stability of sandy soils in the Sahelian part of western Niger. *Geoderma*, 2001, 101: 15~30[DOI]
- 25 Schulten J A. Soil aggregation by cryptogams of a sand prairie. *J Bot*, 1985, 72(11): 1657~1661
- 26 张立运, 陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点. *生态学报*, 2002, 22(11): 1923~1932
- 27 张元明, 曹同, 潘伯荣. 新疆古尔班通古特沙漠南缘土壤结皮中苔藓植物的研究. *西北植物学报*, 2002, 22(1): 18~23
- 28 张元明, 潘惠霞, 潘伯荣. 新疆古尔班通古特沙漠生物土壤结皮对沙垄不同部位的选择性分布. *水土保持学报*, 2004, 18(4): 61~64.
- 29 Greene R S B, Charies C J. The effect of fire on the soil of the degraded semiarid woodland. I. Cryptogam cover and physical microphological properties. *Aust J Soil Res*, 1990: 755~777
- 30 Verrecchia V, Yair A, Kidron G J, et al. Physical properties of the psammophile cryptogamic crust and their consequences to the water regime of sandy soils, north-western Negev Desert, Israel. *J Arid Environ*, 1995, 29: 427~437
- 31 Booth W E. Algae as pioneers in plant succession and their importance in erosion control. *Ecology*, 1941, 22(1): 38~46
- 32 Eldridge D J, Bradstock R A. The effect of time since fire on the cover and composition of cryptogamic soil crust on a eucalypt shrubland soil. *Cunninghamia*, 1994, 3: 521~527
- 33 Lynch J M, Bragg E. *Microorganisms and aggregate stability. Advances in Soil Sciences*. New York: Springer-Verlag, 1985, 134~170

(2004-11-01 收稿, 2004-12-14 收修稿稿)