

不同生境中土壤藻类的分布特征与生理生态学功能研究

丁胜杰¹, 徐香茹², 朱菲菲³, 王仁霞⁴, 潘纲⁵, 崔溢¹, 胡新娟¹,
穆斯塔法¹, 霍书豪^{1*}

1. 江苏大学食品与生物工程学院, 江苏 镇江 212013; 2. 江苏大学农业工程学院, 江苏 镇江 212013;
3. 江苏大学生命科学学院, 江苏 镇江 212013; 4. 河北省地质矿产勘查开发局第一地质大队, 河北 邯郸 056001;
5. 约克圣约翰大学, 英国 约克, YO31 7EX

摘要: 土壤藻是一类广泛存在于土壤中的微型生物。近年来, 关于土壤藻的研究取得了显著的进展。首先, 不同生境(荒漠、耕地、盐碱地、矿山、林地和冻原等)的土壤藻组成和丰度有所差异, 这反映了其对特定环境因子的适应能力, 但缺乏对多种生境的比较和综合。因此, 目前对于不同生境中土壤藻的多样性、功能和适应策略的对比等问题仍然知之甚少。而土壤藻对高温、高盐、干旱和强紫外辐射等非生物因子的响应是当前研究的热点, 一些研究已经揭示了土壤藻可以分泌一些营养物质来应对这些胁迫的适应机制, 这些分泌物既可以改善土壤环境, 还可以促进其他作物生长。文章总结了土壤藻的生理生态功能, 例如, 固氮作用可以吸收大气中的氮气并提高土壤藻的氮素含量, 固碳作用可以通过光合作用吸收大气中的二氧化碳从而增加土壤中的碳含量, 泌糖作用可以分泌胞外多糖提高土壤团聚性和吸附有害的重金属物质, 溶磷作用可以溶解土壤难溶的磷素并将其转化为可供植物直接吸收的磷素。未来, 可在不同土壤生境中, 筛选出其中的优势藻种, 通过富集培养再接种至土壤中, 探究它与其他土壤生物群落之间的相互关系, 以揭示其多样性、群落结构和适应机制的差异。随着全球气候变化的加剧, 土壤藻的研究可以为人们评估和预测土壤生态系统在未来气候变化下的响应和适应能力提供新线索。

关键词: 土壤藻; 藻结皮; 土壤生境; 土壤肥力; 生态功能

DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2023.10.016

中图分类号: Q948; Q945.79; X173

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2023) 10-1873-16

引用格式: 丁胜杰, 徐香茹, 朱菲菲, 王仁霞, 潘纲, 崔溢, 胡新娟, 穆斯塔法, 霍书豪, 2023. 不同生境中土壤藻类的分布特征与生理生态学功能研究[J]. 生态环境学报, 32(10): 1873-1888.

DING Shengjie, XU Xiangru, ZHU Feifei, WANG Renxia, PAN Gang, CUI Yi, HU Xinjuan, Mostafa, HUO Shuhao, 2023. Distribution characteristics and physiological and ecological functions of soil algae in different habitats [J]. Ecology and Environmental Sciences, 32(10): 1873-1888.

1 土壤藻类分布和组成

土壤藻在世界各地都很常见, 有土壤的地方, 就有藻的生长。土壤是研究陆生藻类的最佳生境, 耕地、盐碱地、林地、草原、荒漠、寒漠、滩涂等土壤生境已被广泛研究。不同质地的土壤由不同的藻类组成, 如粘土和沙子中的硅藻、砂土和壤土中的绿藻、几乎所有土壤中的蓝藻等(Lü et al., 2019; Cano-Díaz et al., 2020; Oliverio et al., 2020; Ye et al., 2020)。绿藻在森林生态系统中具有物种和数量上的优势, 其他种类的真核藻类和蓝藻只占少数。而蓝藻是草原生态系统的典型代表, 它以能量流动的形式发挥作用, 并与环境相互作用, 从而在生物和非生物成分之间创造清晰的生物结构和物质循环(Maltseva et al., 2021)。绿藻在酸性土壤中占主

导地位, 其中一部分原因可能是由于真核藻类进化出更具组织性超微结构一叶绿体, 能够进行光合作用。而蓝藻和硅藻在中性或碱性地区占主导地位(Trzcińska et al., 2008)。

1.1 荒漠藻

荒漠藻(desert algae)是土壤藻中的一个群体, 它们具有顽强生命力、较强的抗逆性、固氮作用和聚集能力, 能够在荒漠表层生存并改善荒漠土壤的理化性质。沙漠环境具有独特性, 如风沙肆虐、土壤贫瘠、紫外辐射强, 严重缺水、极端温度等。因此, 除了荒漠藻类和少数生物外, 大多数生物无法在这种恶劣的条件下生存(李玉领, 2017)。

在干旱环境中, 荒漠藻类很少单独出现, 它们往往与真菌、地衣和苔藓等共存, 从而进一步形成

基金项目: 国家自然科学基金项目(32370387; 21978120); 江苏省重点研发项目(BE2020405)

作者简介: 丁胜杰(1998年生), 男, 硕士研究生, 主要从事固氮蓝藻对土壤改良研究。E-mail: jshadsj@163.com

***通讯作者:** 霍书豪。E-mail: huo@ujs.edu.cn

收稿日期: 2023-06-29

生物土壤结皮 (biological soil crusts, BSCs)。在沙漠的早春, 当有一些降水时, 蓝藻和其他真核藻类通常会一起出现, 然后它们在沙子表面形成一层绿色结皮。由于这一时期结皮是潮湿的, 所有细小的无机矿物质颗粒可以保留在藻结皮表面。因此, 荒漠藻类可以与沙粒结合, 稳定松散的沙子, 使其开始具有成壤作用。其中, 丝状藻类由于其优势以及与沙粒结合稳定松散沙子的能力, 具有较高的成壤意义。

腾格里沙漠东南缘属于荒漠的地带, 地表广泛分布着藻类, 它们在沙区水文过程中发挥着重要作用 (李云飞等, 2020)。这里藻类主要有具鞘微鞘藻 (*Microcoleus vaginatus*)、隐头舟形藻 (*Navicula cryptocephala*)、爪哇伪枝藻 (*Scytonema javanicum*) 和隐鞘鞘丝藻 (*Lyngbya cryptovaginat*) 等。贵州的土壤类型以喀斯特石漠化为主, 人们从中发现的藻类主要有爪哇伪枝藻 (*Scytonema javanicum*)、具鞘微鞘藻 (*Microcoleus vaginatus*) 和隐鞘鞘丝藻 (*Lyngbya cryptovaginat*) 等 (Zheng et al., 2021)。表 1 总结了我国沙漠里几种固沙能力最强的藻类 (Dodds et al., 1995; Hu et al., 2002; 陈兰周等, 2003; 冯佳等, 2021)。

在以往对荒漠土壤的研究中, 大多数人都集中对蓝藻和绿藻的研究, 而忽视了土壤中实际存在的大量硅藻。马拉喀什坐落在撒哈拉大沙漠的边缘, 有人在该地区的土壤中鉴定出大量的硅藻 (Minaoui et al., 2021), 如拟端泥生藻 (*Luticola*)、小型异极藻 (*Gomphonema parvulum*)、碎片菱形藻 (*Nitzschia frustulum*)、隐头舟形藻 (*Navicula cryptocephala*)、偏肿桥弯藻 (*Cymbella naviculiformis*)、微尼海双眉藻 (*Halamphora veneta*)、谷皮菱形藻 (*Nitzschia palea*)、双尖菱板藻 (*Hantzschia amphioxys*) 和线形菱形藻 (*Nitzschia linearis*) 等。硅藻一般生活在有水的地方, 但在干旱地区也能生存, 可见其顽强的生命力。

尽管在不同的荒漠地区都可以发现大量的藻类, 但是也仅有少数种类在形成生物土壤结皮方面发挥着至关重要的作用。表 2 列出了几个荒漠地区

表 2 不同地区荒漠的代表藻类
Table 2 Algae representative of deserts in different regions

荒漠地理位置	代表藻类	参考文献
中国库布齐沙漠的东部边缘	爪哇伪枝藻 <i>Scytonema javanicum</i>	Wu et al., 2018
中国中卫县沙坡头沙漠	纤细席藻 <i>Phormidium tenue</i>	Xu et al., 2012
中国古尔班通古特沙漠	具鞘微鞘藻 <i>Microcoleus vaginatus</i>	Zhang et al., 2013
印度喜马拉雅邦的寒冷沙漠	球果节球藻 <i>Nodularia sphaerocarpa</i>	Kaushal et al., 2017
以色列内盖夫沙漠	拟色球藻属 <i>Chroococcopsis</i>	Baqué et al., 2013
阿曼北部	眉藻属 <i>Calothrix</i>	Abed et al., 2018
马斯喀特沙漠	伪枝藻属 <i>Scytonema</i>	
南美洲阿塔卡马沙漠	拟色球藻属 <i>Chroococcopsis</i>	Vitek et al., 2014
美国科罗拉多沙漠高原	克里藻属 <i>Klebsormidium</i>	Donner et al., 2017
美国沙漠土壤	<i>Xerochlorella olmae</i>	Mikhailyuk et al., 2020

特有的沙漠藻。

荒漠藻向周围土壤分泌各种胞外低分子量和聚合物物质, 如氨基酸、多肽、蛋白质、多糖、维生素等化合物。它们不仅保护藻类免受有毒物质或不利因素 (如干燥、抗生素、紫外线等) 的有害影响, 还会直接粘附在固体表面和其他基质上, 从而形成藻结皮 (Pentecost et al., 2000)。对于荒漠化的治理, 大多数是通过植树造林或草方格沙障, 而生物土壤结皮 (BSCs) 的作用往往被忽视。因此, 魏江春 (2005) 提出了“沙漠生物地毯工程”, 即通过结皮的形成、生长和发育及其固氮作用, 促进沙漠表面有机物的积累, 为生命力差的植物和土壤微生物的生长繁殖创造有利的条件, 这可以使以生物结皮为主导的沙漠生态建设和生物多样性演替进入良性循环。

目前, 国内外对 BSCs 与土壤水分入渗的关系主要有 3 种观点: 1) BSCs 可以增加土壤水分入渗; 2) BSCs 会减少土壤水分入渗; 3) BSCs 对土壤水分入渗没有明显的影响。因此, 近年来, 藻结皮在土壤水循环中的作用一直存在争议, 这一问题仍需进一步探讨 (麻云霞等, 2019)。龚萍等 (2022) 在对黄土高原和毛乌素沙地过渡区的研究发现, 由于有生物结皮的覆盖, 土壤含水量更高, 而且能有效

表 1 中国沙漠地区几种固沙藻类
Table 1 Several types of sand-fixing algae in desert areas in China

藻类	特点	作用
具鞘微鞘藻 <i>Microcoleus vaginatus</i>	单列丝状体藻, 末端细胞常具帽状体	与天然结皮下的砂粒和土壤颗粒结合, 在稳定土壤方面具有最强的凝聚力
爪哇伪枝藻 <i>Scytonema javanicum</i>	单列假分枝的丝体, 整条丝体宽度相等	生物结皮的先锋拓殖优势物种之一, 对生物结皮的形成和发育具有十分重要的作用
念珠藻 <i>Nostoc commune</i> Vauch.	具有异形胞念珠状的蓝藻	具有较强的抗逆性, 能够在干旱、紫外辐射、高温等极端环境中成为先锋物种, 为生态系统演替提供第一生产力

地促进沙质土壤水分更快地形成入渗稳定状态, 但是对降雨具有一定地拦截作用。Li et al. (2022a、b) 首先只研究了苔藓结皮与裸沙相对对土壤水分的影响, 表明生物结皮强烈阻碍了雨水向深层土壤的渗透, 从而在地表保留了更多的水分, 延长了润湿后的保水性, 增加了蒸发导致地表水分损失的可能性。后来, 他们又通过研究裸沙、蓝藻结皮、苔藓结皮、蓝藻-苔藓混合结皮对土壤水分和蒸发量的影响, 发现生物结皮由于其较高的土壤蒸发量, 可能会大大加剧表层土壤的水分损失。然而, 与裸地相比, 其较大的土壤水分和较低的土壤温度可能会部分抵消这些负面影响, 并可能对旱地表层土壤的水热平衡产生反馈效应。岳艳鹏等 (2022) 研究了毛乌素沙地裸沙与藻结皮对降水的影响, 结果表明, 藻结皮的存在导致降雨入渗深度降低和土壤水分蒸发量减少。而且, 随着结皮厚度增加, 降水入渗时间也延长, 从而导致地表径流和水土流失。因此, 为了解决土壤表层水下渗受阻的问题, 麻云霞等 (2022) 通过将树枝进行简单化的处理让其能够具有亲水和疏水的作用, 这样可以保证在不大面积破坏生物结皮的情况下, 有效地增加生物结皮下方土壤的含水量。

1.2 耕地藻

全球耕地区富含许多藻类, 包括蓝藻门、绿藻门、硅藻门和裸藻门等, 是许多藻类学者的研究重点, 尤其是稻田土壤藻, 它是许多学者关注的热点。例如, 海绵状念珠藻 (*Nostoc spongiaeforme*) 最初是从加利福利亚州北部的一片稻田中分离出来的单藻培养物 (Spencer et al., 2014)。稻田土壤表面以蓝藻和真核藻类为主, 藻类通过光合作用将氧气和有机质提供给土壤表面, 而有一些具有固氮活性的蓝藻可以提供氮素来丰富土壤。所以蓝藻既是几十年来重要的释氧光合原核生物之一, 也是稻田土壤里氮素的最终来源。目前, 稻田生态系统中固氮蓝藻的物种主要有念珠藻属 (*Nostoc*)、鱼腥藻属 (*Anabaena*)、单歧藻属 (*Tolypothrix*)、管链藻属 (*Aulosira*)、筒孢藻属 (*Cylindrosperum*)、伪枝藻属 (*Scytonema*) 和拟惠氏藻属 (*Westiellopsis*) 等 (Singh et al., 2018)。

在不同稻田生态系统中占主导地位的藻类有所不同。研究结果表明半干旱地中海气候的稻田里以绿藻为主, 主要分别为水网藻属 (*Hydrodictyon*)、双星藻属 (*Zygnema*) 和水绵属 (*Spirogyra*), 占藻类生物量的 95% 以上 (Aschonitis et al., 2013)。原因可能是在播种季节使用的化肥以及大气中丰富的 CO_2 造成的。而且稻田土壤还为藻类的生长提供了最优条件, 可以有效地固定其中的营养物质。

在印度东北部阿萨姆邦南部丘陵区水稻梯田农业生态系统中也呈现出藻类群落分布的多样性, 分属于 3 个类群: 蓝藻、绿藻和硅藻 (Borah et al., 2022)。蓝藻包括铜色鞘丝藻 (*Lyngbya aeruginosa*)、沼地微鞘藻 (*Microcoleus paludosus*) 和羊毛惠氏藻 (*Westiella lanosa*) 等; 绿藻包括凹凸鼓藻 (*Cosmarium impressulum*)、膨胀新月藻 (*Closterium tumidum*) 和小毛枝藻 (*Stigeoclonium tenue*) 等; 硅藻包括膨胀桥弯藻 (*Cymbella pusilla*)、纤细异极藻 (*Go-mphonema gracile*) 和宽阔舟形藻 (*Navicula latissima*) 等。由于该地区气候温和, 雨量充沛, 使得当地稻田藻种类如此丰富。

其中, 耕地藻类对农作物的生长也起到了促进作用, 主要原因是它们能合成和分泌多种生物活性物质, 如生长素、赤霉素、细胞分裂素等, 可以促进种子萌发和幼苗生长, 以及提高果实品质和作物产量。表 3 总结了一些微藻肥料对不同农作物生长的作用。图 1 则反映出藻类与植物共生有一定的积极作用 (Kollmen et al., 2022)。

1.3 盐碱地藻

盐碱地是一种独特的农业生态系统, 主要体现在盐度高、pH 值高、土壤结构和肥力差, 不能满足作物种子萌发、幼苗生长和生产的要求 (Zheng et al., 2018; Ma et al., 2022a)。因此, 可以先研究藻类的耐盐特性来筛选耐盐藻类, 然后解释藻类耐盐机制 (Guadie et al., 2017; Qu et al., 2021), 最后为高等植物的耐盐机理提供理论依据。目前, 蓝藻在盐碱土的改良中起着重要作用, 它不仅提高了土壤中氮、碳等营养物质的含量, 还有助于螯合土壤中有毒的钠离子 (Nisha et al., 2017)。根据大量学者的长期探索和研究, 蓝藻对盐碱土的作用机制可分为以下几个方面: 1) 渗透压调节; 2) Na^+/H^+ 和 $\text{Na}^+/\text{H}^+-\text{K}^+$ 反向载体系统; 3) 结合 N 的存在加强耐盐性; 4) pH 的调节 (Yang et al., 2020)。

有研究表明土壤盐分的增加会抑制土壤微生物的活性, 从而抑制氮的氨化和硝化作用, 降低氮的有效性 (Luo et al., 2017; Liu et al., 2022)。一般来说, 耐盐藻类可以通过调节植物和土壤来缓解植株的盐碱环境胁迫, 最终产量的增加也证实了藻类调节的有效性 (图 2) (Ma et al., 2022)。Nisha et al. (2017) 利用蓝藻作为生物肥料来修复盐碱地, 发现盐碱地土壤中总氮、总有机碳和有效磷含量显著增加, 同时也提高了农作物的产量。徐嘉男 (2018) 利用螺旋藻和紫球藻改良盐碱土, 发现螺旋藻可以使土壤有机质含量增加, 紫球藻分泌的可溶性多糖能够吸附土壤中的 Na^+ , 使可交换性钠含量、土壤碱化度和 pH 降低。Ma et al. (2022) 研究发现在盐碱

表 3 微藻肥料对不同农作物生长作用

Table 3 Role of microalgae fertilizers on the growth of different crops

农作物	藻类	作用	参考
番茄	小球藻 <i>Chlorella vulgaris</i>	促进嫩枝和根部生长	Bumandalai et al., 2019
	盐生杜氏藻 <i>Dunaliella salina</i> 、椭圆小球藻 <i>Chlorella ellipsoidea</i> 、隐状蓝藻 <i>Aphanothece</i> 、极大节螺旋藻 <i>Arthrospira maxima</i>	微藻-蓝藻制剂可以促进番茄的耐盐反应、养分吸收和生长, 尤其是在低盐度下生长的番茄	Mutale-joan et al., 2021
	钝顶螺旋藻 <i>Spirulina platensis</i> 、普通小球藻 <i>Chlorella vulgaris</i>	促进生长, 提高产量和叶片色素的含量	Dineshkumar et al., 2018b
洋葱	近具棘栅藻 <i>Scenedesmus subspicatus</i>	促进鳞茎早期根系生长, 提高鳞茎中糖和蛋白质的含量	Gemin et al., 2019
黄瓜	卷曲鱼腥藻 <i>Anabaena circinalis</i> 、四尾栅藻 <i>Scenedesmus quadricauda</i>	显著提高黄瓜的株高、叶片数、花芽数和茎粗	LÜ et al., 2020
		通过激活与 N, C 和次生代谢相关的关键酶来提高植物生长和叶片蛋白质含量	Puglisi et al., 2020
生菜	四尾栅藻 <i>Scenedesmus quadricauda</i>		
	鱼腥藻 <i>Anabaena</i>	水稻的生长、叶绿、叶面积、氮含量和蛋白质都显著提高	Priya et al., 2022
	栅藻 <i>ScenedesmusMeyen</i>	结果表明可以通过增加土壤中 N、P 和 K 的有效性, 从而提高了水稻产量和品质	Nayak et al., 2019
	普通小球藻 <i>Chlorella vulgaris</i> 、钝顶螺旋藻 <i>Spirulina platensis</i>	可以提高土壤的生物和化学性质, 从而对水稻的特性产生积极影响, 从而提高产量	Dineshkumar et al., 2018a
	长心卡帕藻 <i>Kappaphycus alvarezii</i> 、食用江蓠 <i>Gracilaria</i>	提高了水稻的发芽和秧苗活力, 可显著提高谷物的产量和质量	Layek et al., 2017
水稻	念珠藻 <i>Nostoc commune</i> Vauch、固氮鱼腥藻 <i>Anabaena azotica</i>	促进稻苗叶绿素合成、显著增加根的表面积和平均直径	兰彪等, 2022
	小球藻 <i>Chlorella</i> 、四链藻 <i>Tetrademus</i> 、钝顶节螺藻 <i>Arthrospira platensis</i>	可以促进生长和提高结果期的株高、鲜重、干重和叶片数以及产量	Refaay et al., 2021
	小球藻 <i>Chlorella vulgaris</i>	有利于种子萌发和幼苗生长, 提高种子中硒的浓度	Li et al., 2021

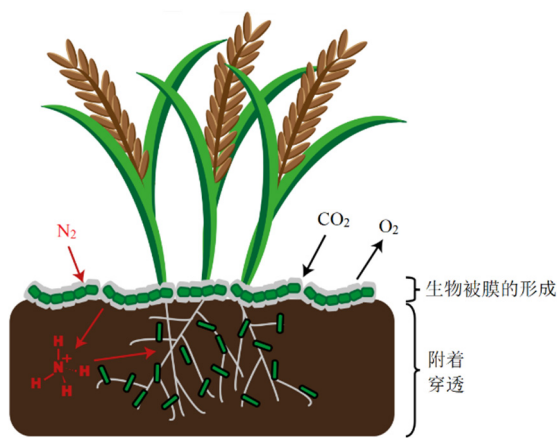


图 1 藻-植物共生以及对周围环境的影响
(修改自 Kollmen et al., 2022)

Figure 1 Algae-plant symbiosis and effects on the surrounding environment

条件下, 蛋白核小球藻对作物的萌发和植物生长具有促进作用。Zhou et al. (2023) 研究表明施加微藻藻液可以降低土壤 pH 值, 提高土壤有效氮含量。以上研究说明微藻可以改善盐碱土壤结构, 有助于重建盐碱土壤生物群落。微藻能有效降低土壤中 Na^+ 含量, 增强土壤肥力。同时微藻分泌的胞外多糖 (exopolysaccharides, EPS), 能有效吸附土壤中的 Na^+ , 从而降低了在土壤中被植物吸收利用的 Na^+ 含量 (Hachiya et al., 2017), 有利于植物的生长 (El

Arroussi et al., 2018)。因此, 微藻施用将是盐碱地改善土壤质量、促进植物生长的良好选择, 同时也为土壤微生物的固碳、固氮提供了新方向, 从而可以利用藻类来缓解土壤的盐碱化问题。

1.4 冻原土壤藻

冻原原本被称为苔原, 是因为典型的冻原一般都是以藓类和地衣占主导地位。但不可忽视的是, 冻原土壤还有丰富的藻类。

极地地区的特点是气温低、季节性明显 (冬季有长时间的黑暗, 而夏季则有持续的光照)、液态水稀少和太阳辐射强等。很早之前, 有研究发现陆生丝状绿藻克里藻属 (*Klebsormidium*) 表现出对生长和光合作用的低光需求、狭盐特性和较高的耐干旱性, 所以它能广泛存在于干旱和半干旱生境中。最近, Borchhardt et al. (2020) 在北极和南极的几个岛屿的生物结皮中发现了克里藻属 (*Klebsormidium*) 能够改善和稳定极地的土壤。

虽然北极大部分高地被极地沙漠或半沙漠占据, 植被覆盖率很低, 但在位于生物量极低的斯瓦尔巴群岛高原上, 却存在比较丰富的藻类 (Pushkareva et al., 2019)。其中, 蓝藻以聚球藻属 (*Synechococcus*)、*Arthronema africanum* 和 *Microcoleus rushforthii* 等为主, 绿藻以玫瑰拟衣藻 (*Chloromonas rosae*)、胶球藻 (*Coccomyxa subellipsoidea*) 和裂丝藻属 (*Stichococcus*) 为主,

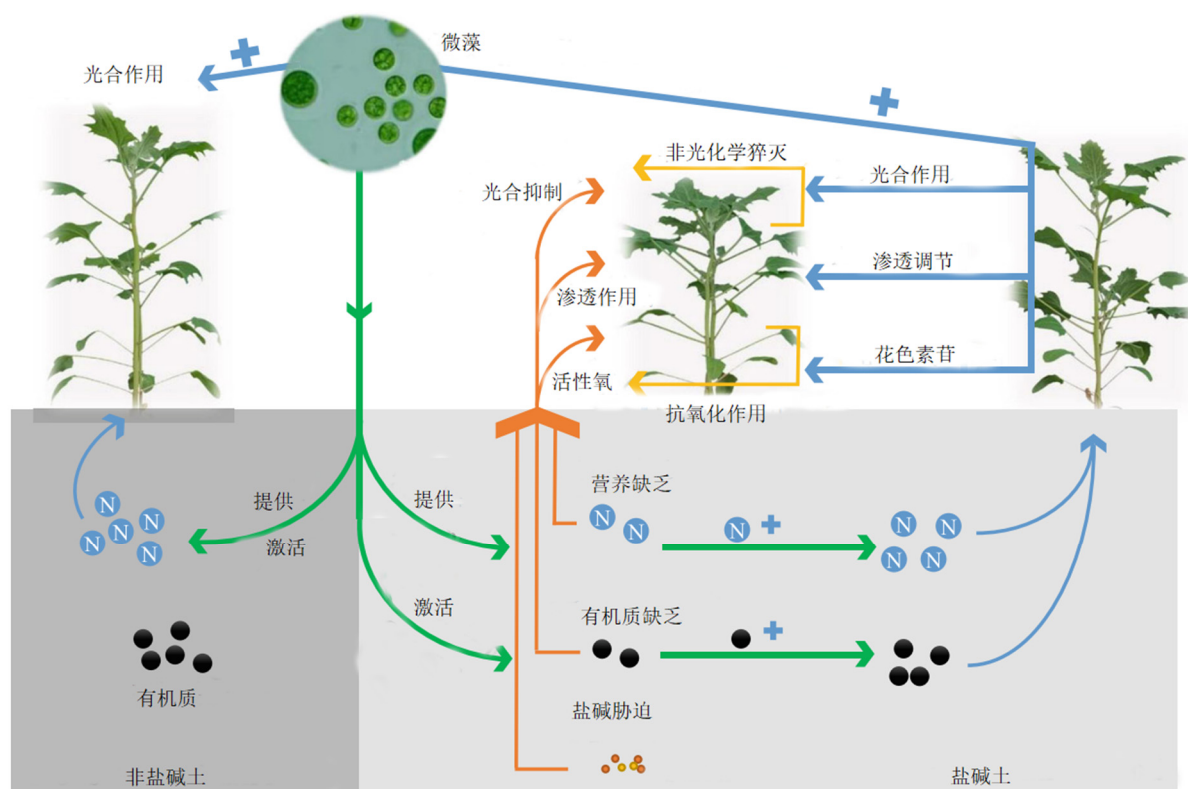


图2 微藻对非盐碱地和盐碱地作物的影响机制 (修改自 Ma et al., 2022b)

Figure 2 Mechanisms of microalgae effects on non-saline and saline soil crops

黄藻以柯氏异球藻 (*Heterococcus chodatii*)、拟丝黄丝藻 (*Tribonema ulotrichoides*) 和 *Botrydiopsis constricta* 为主。

Dorokhova (2019) 在位于俄罗斯斯摩棱斯克州的冰碛平原上发现种类繁多的绿藻, 而硅藻和蓝藻种类较少。同样, Novakovskaya et al. (2022) 在俄罗斯中西部的乌拉尔山脉苔原生境中发现了 15 种蓝藻: 勃氏眉藻 (*Calothrix braunii*)、墙壁眉藻 (*Calothrix parietina*)、土栖飞氏藻 (*Fischerella muscicola*)、湖泊微鞘藻 (*Microcoleus lacustris*)、普通念珠藻 (*Nostoc commune*)、点形念珠藻 (*Nostoc punctiforme*)、*Potamolinea aeruginosaerulea*、贺氏伪枝藻 (*Scytonema hofmanni*)、乳突真枝藻 (*Stigonema mamillosum*)、小型真枝藻 (*Stigonema minutum*)、眼点真枝藻 (*Stigonema ocellatum*)、*Symplocastrum friesii* 和小单歧藻 (*Tolypothrix tenuis*) 和 3 种绿藻: *Leptosira polychloris*、*Pleurastrum terricola*、*Sporotetras polydermatica*。同样是极地冻原土壤, 但藻类的主体却各有差异, 其原因可能受土壤 pH、气候等因素的影响。

1.5 林地土壤藻

林地土壤是林业生产发展的重要物质基础。除了大气提供一些物质外, 林地植物积累的大部分光、热、营养、水和空气都依赖于林地土壤的供应,

从而可以让植物进行各种生命活动。许多人都发现林地土壤藻类群的种类组成和结构都有其独特的特点 (Maltseva et al., 2017; Maltsev et al., 2018)。

在松林土壤中, Myers et al. (2003) 发现以衣藻属 (*Chlamydomonas*)、小球藻属 (*Chlorella*)、绿球藻属 (*Chlorococcum*)、克里藻属 (*Klebsormidium*) 和丝藻属 (*Ulothrix*) 等绿藻为主, 也有少量的蓝藻未被定量, 主要为颤藻属 (*Oscillatoria*)、席藻属 (*Phormidium*) 和聚球藻属 (*Synechococcus*) 等, 之所以数量很少可能是因为土壤的 pH 值比较低。Novakovskaya et al. (2022) 在俄罗斯中西部的乌拉尔山脉林地土壤中发现了几种特有的藻类包括蓝藻: 隐球藻属 (*Aphanocapsa*)、聚球藻属 (*Synechococcus*); 褐藻: *Botrydiopsis eriensis*、*Characiopsis minutissima*; 硅藻: 舟形藻属 (*Navicula*)、北方羽纹藻 (*Pinnularia borealis* Eer); 绿藻: 普通小球藻 (*Chlorella vulgaris*)、拟衣藻属 (*Chloromonas*); 轮藻: 软克里藻 (*Klebsormidium flaccidum*)。

绿藻的光合作用是真核生物中种类最多、最成功的主要群体之一。在德国北部的森林土壤中, Glaser et al. (2018) 发现绿藻占主导地位, 其中最多的是杆裂丝藻 (*Stichococcus bacillaris*)。而蓝藻却只有一种, 即具鞘微鞘藻 (*Microcoleus*)。

vaginatus), 其原因在于土壤的 pH 值极低。外界条件也会对各个地区的微藻种类有影响。例如, 白俄罗斯切尔诺贝利附近的森林土壤曾遭受过大火燃烧。Dvornik et al. (2021) 后来对土壤微藻进行鉴定, 发现绿藻种类最多, 其次是褐藻, 而蓝藻和硅藻的种类最少。其原因是森林遭受大火后, 部分营养物质可能会从灰烬中渗透到土壤里, 改变了土壤的 pH、营养物质和水分等因素, 从而会影响和刺激不同藻类的生长。

1.6 矿山等生境土壤藻

矿山包括煤矿、金属矿、非金属矿、建材矿和化学矿等。而尾矿是选矿中分选作业的产物之一, 它的有用组分含量极低。但在尾矿土壤中却发现大量藻类, 这些藻类改善了土壤的理化性质(Williams et al., 2019)。Song et al. (2014) 在铜尾矿的样品中发现蓝藻的种类最多, 其次是硅藻和绿藻。其中, 绿藻大多为单细胞藻类, 主要有皱纹织线藻(*Plectonema rugosum*)、土生绿球藻(*Chlorococcum humicola*)、佛氏藻(*Fritschiiella tuberosa*)、拟胶丝藻属(*Gloeotilopsis*)和椭圆卵囊藻(*Oocystis elliptica*)等。此外, 还有一些潜在的固氮蓝藻如鱼腥藻属(*Anabaena*)、念珠藻属(*Nostoc*)、鞘丝藻属(*Lyngbya*)、伪枝藻属(*Scytonema*)和真枝藻属(*Stigonema*)。

Cabala et al. (2010) 在波兰南部密西西比河谷式铅锌矿床的土壤中发现微藻以绿藻为主, 它们具有单细胞、丝状和群体等形态, 主要有杆裂丝藻(*Stichococcus bacillaris*)、*Stichococcus chlorelloides*、脆性裂丝藻(*Stichococcus fragilis*)、*Ulotrix* sp. 和 *Oocystis* sp. 等。从结构上看, 丝状绿藻占主导地位。其次, 蓝藻主要有丝状形态的念珠藻属(*Nostoc*)、颤藻属(*Oscillatoria*)和席藻属(*Phormidium*)。硅藻只有北方羽纹藻(*Pinnularia borealis* Eer)。该矿区之所以会以绿藻为主, 其原因可能是该地有一个垃圾场, 而垃圾在长久放置后会产生酸性物质, 导致土壤 pH 值降低。Sommer et al. (2020) 在德国萨克森-安哈尔特州的钾尾矿堆放场中发现了陆生微藻主要以蓝藻为主, 绿藻其次。从组织结构上看, 蓝藻以丝状为主, 绿藻以单细胞为主, 其原因可能是钾尾矿堆放区的土壤处于极端的盐碱化环境下。Maltsev et al. (2022) 在铁矿土壤中发现蓝藻、绿藻和硅藻的数量都差不多, 所以可以推测出该地土壤 pH 呈中性或弱酸性。因此, pH 值对矿山土壤中藻类的分布有一定的影响。

尾矿对自然环境也造成了很大的危害, 如粉尘、植被破坏和坍塌滑坡等。目前, 对尾矿修复主要集中于污泥法、客土法和生物治理法等, 但这些

方法都存在一些缺陷。而尾矿的环境与荒漠有些类似, 因此可以将利用藻结皮治理荒漠的方法借鉴到尾矿中。周素航等(2019)首先研究衣藻、念珠藻和具鞘微鞘藻对不同尾矿土壤的理化性质的影响。结果发现纯尾矿基质中藻类生长缓慢, 因此需要对纯尾矿基质进行改善。但 3 种藻对土壤中营养成分的累积有积极作用, 促进了土壤的改良。徐连满等(2020)又通过基质改良来研究对藻结皮的生长影响, 发现分别添加适宜海藻酸钠溶液和有效微生物溶液对藻结皮形成起到积极作用, 这对改善和修复尾矿土壤提供了一种新方法。

2 土壤藻应对非生物因子生理响应

与其他生物物种相比, 微藻具有在高温、低水势和辐射下生存的能力, 对特定环境的适应性很强。此外, 它们能够以自养、异养或混合营养的形式生长, 这使它们成为不同生态系统的良好定居者。大多数公认的蓝藻和绿藻都能够忍受长时间的不活动并在有利的条件下恢复生长(Novakovskaya et al., 2022)。蓝藻产生的胞外多糖, 在降低盐分和保持水分方面发挥重要作用, 有助于改善土壤的养分动态。因此, 蓝藻在提高植物对于干旱和盐分胁迫的适应方面发挥重要作用, 这使得它在干旱和盐分胁迫的应用中正变得越来越重要(Gr et al., 2021)。以下总结了 4 种非生物因子胁迫下对土壤藻的理化活性的变化, 具体概括如表 4 所示。

2.1 干旱

包艳丽(2011)通过对沙化区中藻类的抗旱性进行了研究, 结果表明水分胁迫会造成荒漠藻类细胞膜透性的增加, MDA 质量摩尔浓度的上升, 保护酶的活性发生变化等。杨红(2015)通过研究干旱时间对具鞘微鞘藻的影响, 结果表明干旱会影响蓝藻生理生化活性, 导致光合作用、呼吸作用下降, 甚至会引起藻体死亡。而且, 蓝藻对干旱具有一定的抵抗作用, 短期内可以通过合成类胡萝卜素等保护色素清除因干旱而积累的氧自由基, 免受 MDA 造成的膜伤害, 但长期干旱仍会对藻体造成不可逆损伤。

2.2 紫外辐射

紫外辐射对藻类的主要影响机制包括细胞活力受损、活性氧产生、DNA 损伤、营养物质利用变化等。谢作明(2006)利用电泳和生理生化技术, 研究了紫外线(Ultraviolet, UV)辐射对荒漠藻的生理特性和生化组分的影响。结果表明 UV-A 和 UV-B 对荒漠藻的作用具有显著差异, UV-A 在一定程度上促进荒漠藻的生长与发育, 而 UV-B 显著抑制荒漠藻的生长与发育。在 UV-B 辐射下, 藻细胞内

表 4 非生物因子对藻的理化活性变化
Table 4 Changes in physicochemical activities of abiotic factors on algae

非生物因子	理化活性变化	参考文献
干旱	光合作用、呼吸作用下降, 短期内合成类胡萝卜素等保护色素免受丙二醛 (Malondialdehyde, MDA) 造成的膜伤害	杨红, 2015
	游离脯氨酸的含量和可溶性蛋白的含量都呈现出先上升后下降的趋势。保护酶活性降低, MDA 质量摩尔浓度呈现下降的趋势	包艳丽, 2011
紫外辐射	UV-A 促进荒漠藻的生长和发育, UV-B 抑制荒漠藻的生长和发育	谢作明, 2006
温度	降低藻的光合色素含量, 减少藻的净光合速率	饶本强等, 2011a
	低温导致生物量和光合活性的显著降低, 提高了细胞内可溶性蛋白的含量, 但是对丙二醛的含量影响不大, 且明显降低了细胞膜的相对透性, 但促进了胞外多糖的合成	王伟波等, 2010
	高温促进了叶绿素和藻胆素含量的增加, 但类胡萝卜素和伪枝藻素含量在低温和高温下相对较低	
	低温可以增强藻对干旱胁迫下的生存能力	Rippin et al., 2019
盐度	高盐浓度下会破坏藻的细胞。高盐浓度降低了藻的生物量、叶绿素含量和光合作用活性, 但同时增加了自由基氧物种的产生以及类脂和类胡萝卜素的含量。在高盐浓度下会释放活性氧来威胁藻的细胞	Bazzani et al., 2021

脂肪颗粒和淀粉多糖颗粒数量增加。增强的 UV-B 导致藻体光合色素藻胆蛋白和叶绿素含量的减少, 但诱导紫外保护色素的合成。苏延桂等 (2011) 通过腾格里沙漠人工植被区藻结皮为研究对象, 研究表明紫外辐射的增强通过降低荒漠藻结皮的光合色素含量, 减少了结皮的净光合速率, 从而对荒漠区藻结皮的生产力产生影响。同时, 藻类细胞中较高的类胡萝卜素和藻蓝素可以吸收 UV-B, 淬灭活性氧, 减少对藻类光合系统和 DNA 的损伤。此外, 细胞中较高的类胡萝卜素可以提高藻类的光利用效率, 促进其产生 ATP 和其他物质, 如抗氧化酶、核苷酸和蛋白质, 以修复藻类细胞中受损的器官。

2.3 温度变化

王伟波等 (2010) 研究了不同温度条件培养对爪哇伪枝藻生长特性的影响, 结果表明叶绿素和藻胆素含量大体上随着培养温度的升高而升高, 但是其类胡萝卜素和伪枝藻素含量在低温和高温培养条件下相对较低。饶本强等 (2011a) 利用低温对爪哇伪枝藻进行胁迫, 结果表明低温胁迫导致伪枝藻生物量和光合活性的显著降低, 而且明显提高了细胞内可溶性蛋白的含量, 但是对丙二醛的含量影响不大, 且明显降低了细胞膜的相对透性。此外, 低温还促进了伪枝藻胞外多糖的大量合成。因此, 可以推论出荒漠藻类可能通过积累碳水化合物或分泌胞外聚合物来提高其对寒冻胁迫的耐受性。Rippin et al. (2019) 发现低温条件的适应增强了两种克里藻 *Klebsormidium dissectum* 和 *Klebsormidium flaccidum* 对干旱胁迫的适应能力。

2.4 盐度

很少有藻类能够耐受高盐度的变化, 在极端盐度条件下保持最优生长。Hinojosa-Vidal et al. (2018) 研究长时间处于高盐浓度下对 *Trebouxia* sp. 的影响, 结果表明 *Trebouxia* sp. 处于极端盐分条件时, 细胞结构会受到一定程度的影响, 但是其暴露于

5M NaCl 72 h 后, 它的叶绿素含量损失有限和光合活性仍然存在。由于盐碱环境, 杜氏盐藻 (*Dunaliella salina*) 的细胞可以改变其形态、生长和色素以适应压力。Li et al. (2019) 研究发现尽管 *D. salina* 习惯于盐环境, 但高盐度会通过释放活性氧来威胁藻的细胞, 从而提高相对电导率。同时, *D. salina* 保存了大量的甘油, 以防止高盐度的危害。Bazzani et al. (2021) 研究发现当衣藻在高盐度胁迫下, 其改变了代谢速度, 降低了生物量的产生、叶绿素含量和光合作用活性, 但也同时增加了自由基氧物种的产生以及类脂和类胡萝卜素的含量。盐度在一定程度上影响藻类细胞的渗透压、漂浮性、养分吸收和光合氧演化。渗透压影响细胞生理, 最终导致细胞质膜破裂, 失去细胞内容物和细胞损伤。藻类在低盐度条件下的生长速度低于高盐度条件下的生长速度, 这可能与渗透压胁迫有关, 渗透压胁迫导致部分细胞含量损失, 与其他盐度相比生长迟缓。低盐度会抑制藻类的光合活性, 降低其放氧速率。刘太坤等 (2022) 通过对藻类与土壤颗粒胶结状态的微观结构发现土壤藻在应对盐碱胁迫和改善土壤结构稳定性方面具有优良性能。因此, 在盐碱地区人工藻结皮可以减少许多盐碱物质在土壤中的积聚, 更加有效地改善盐渍化农田土壤, 从而促进农业的可持续发展。

3 土壤藻的生态功能

在农业生态系统中, 土壤与藻是相辅相成的。土壤是支持藻类定植的重要生态属性, 营养物质慢慢从土壤中释放出来, 并与灌溉水混合。藻类首先从土壤和水中吸收营养物质 (Perera et al., 2018), 然后藻类通过释放细胞代谢物来增加土壤孔隙度 (Kumar et al., 2018)。在农业环境中, 微藻提高土壤肥力, 有助于植物生长和保护, 并为减少对化肥和农药的依赖提供了另一种选择 (Prasanna et al.,

2015a) (表 5)。Castro et al. (2020) 研究表明将微藻作为生物肥料可以改善和恢复土壤肥力以及提高作物生产力。因此,微藻有利于土壤养分的循环,增加所需养分 (Prasanna et al., 2015b), 产生植物激素 (Gheda et al., 2014) 等生物活性物质, 形成根丛 (Bharti et al., 2019) 或保护植物免受植物病原体和害虫的侵害 (Roberti et al., 2015), 促进植物生长 (Alvarez et al., 2021)。微藻既可以通过光合作用固定 CO₂ 来捕获碳, 还可以通过产生 O₂ 增加土壤的含氧量, 促进土壤结构形成, 有效调节土壤的 pH 值, 改良土壤板结的难题。一部分特殊的藻类不仅可以通过本身的固氮或固碳作用固定一些其他的微量元素进入土壤中, 满足农作物的生长。还能产生丰富的胞外多糖 (EPS) 来改善土壤结构 (Wang et al., 2015; Chamizo et al., 2018; Renuka et al., 2018) (图 3)。

3.1 固氮作用

藻类作为生态系统中重要的初级生产者, 即使在低氮条件下也能适应广阔的生境 (Borah et al., 2022)。蓝藻, 如鱼腥藻属 (*Anabaena*)、念珠藻属 (*Nostoc*) 和伪枝藻属 (*Scytonema*) 等, 它们都具有特殊细胞, 称为异形胞 (heterocyst), 能固定大气中将近 65% 的氮, 所以被认为是生物肥料, 能够满足土壤微观和宏观动植物的需要 (Babu et al., 2015)。Sosa-Quintero et al. (2022) 研究发现蓝藻如伪枝藻属 (*Scytonema*) 和眉藻属 (*Calothrix*) 能够还原乙炔, 而其他藻类如微鞘藻属 (*Microcoleus*) 和席藻属 (*Phormidium*) 不能做到这一点, 这表明具有异形胞的丝状蓝藻是唯一能够固定 N 的藻类。其固氮能力如公式 (1) 所示 (Esteves-Ferreira et al., 2018):

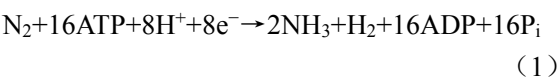


表 5 微藻在农业系统作用
Table 5 The role of microalgae in agricultural systems

微藻作用	研究结果	参考文献
增加土壤有机质和提高土壤生物活性	外源物质如微藻可以改变土壤水溶性有机碳 (water soluble organic carbon, WSOC) 和土壤溶解性有机质 (soil dissolved organic matter, SDOM) 的含量, 从而增强土壤的腐殖化和生物活力 在水稻土中, 微藻存在于土壤-水表面和水稻根际。它们的生长有助于土壤中 CO ₂ 的固定和有机质的积累等	Song et al., 2022 Naveed et al., 2018
土壤肥料	绿藻 <i>Asterarcys quadricellulare</i> 作为肥料增加了洋葱的鳞茎直径和产量, 增加了叶片中的叶绿素、类胡萝卜素、氨基酸和硝酸还原酶的活性, 以及鳞茎中的游离氨基酸和总糖含量 在干旱土地上, 藻类可以通过提供一些营养物质来促进微生物活动和提高植物生长	Cordeiro et al., 2022 Al-Maliki et al., 2020
生物刺激剂	两种绿藻莱茵衣藻和小球藻对玉米根的刺激能力很有效, 从而促进了玉米的生长 从微藻和蓝藻中获得的 18 种粗制生物提取物对番茄的生长、叶绿素含量、养分吸收和代谢物谱的生物刺激作用很明显 将来自 3 种微藻中的粗多糖提取物通过灌溉施用于番茄, 发现它们对枝条的根长、节数和根干重有很大影响	Martini et al., 2021 Mutale-joan et al., 2020 Rachidi et al., 2020
稳定土壤结构	成功的蓝藻接种会导致蓝藻生物结皮的形成, 其原因是蓝藻可以分泌的胞外多糖 (EPS), 可将松散的沙土形成一个稳定的状态 蓝藻除了在土壤表面形成保护层外, 它本身还能通过分泌胞外多糖和在土壤颗粒之间形成了牢固的结合, 从而提高了沙子抵御风力的能力和沙土的稳定性 念珠藻 (<i>Nostoc commune</i> Vauch.) 产生的 EPS 不仅可以改善胁迫条件, 还可以提高土壤稳定性	Mugnai et al., 2020 Kheirfam et al., 2020 Román et al., 2021
防止害虫和病菌的侵害	部分藻类具有独特的产生氰化氢 (HCN) 的能力, 已被发现对土壤中的病原真菌、杂草、昆虫、白蚁和线虫的生长具有抑制作用 螺旋藻和微拟球藻提取物中含有很高的绿原酸, 因此可以有效地对抗禾谷镰刀菌病 斜生栅藻、小球藻和稻田鱼腥藻单独或联合使用明显减少了土壤中的根结线虫	Schrawat et al., 2022 Scaglioni et al., 2019 Hamouda et al., 2017

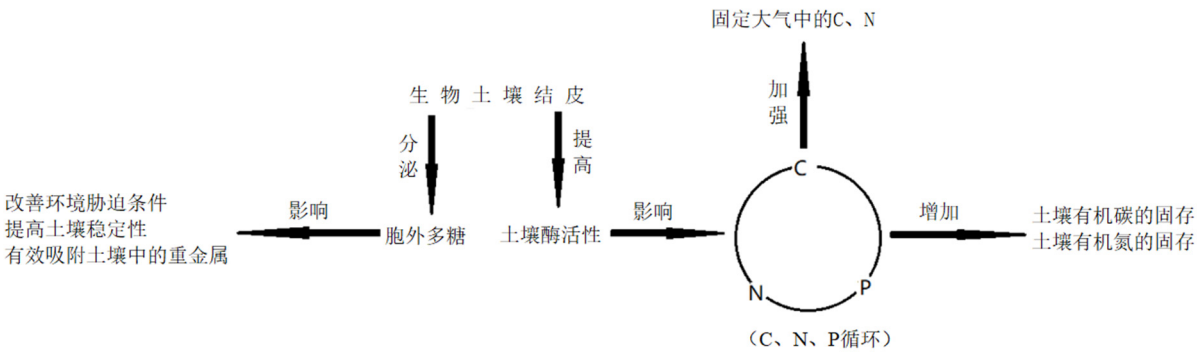


图 3 生物土壤结皮的对土壤生态功能的影响

Figure 3 Effects of biological soil crust on soil ecological function

蓝藻通过生物固氮和不同形式的氮相互转化和动员酶促反应来提供氮肥。固氮蓝藻的应用被称为“藻化”,不但改善了土壤和植物的氮素状况,而且减少了化学氮肥的使用 (Etesami et al., 2016; Prasanna et al., 2016)。其中,很大一部分原因是因为蓝藻不与植物竞争氮素的需求,并且不影响土壤氮素的有效性 (Renuka et al., 2016)。Maltseva et al. (2021) 在土壤恢复生态系统中发现发菜 (*Nostoc flagelliforme*) 可以固定环境中的氮素来提高土壤肥力和促进植物生长。最重要的是绿藻和蓝藻都参与生长激素、多糖、抗菌化合物等代谢物的产生,在植物定殖、土壤中微生物和真核生物群落的增殖中发挥着重要作用。Pan et al. (2022) 发现将固氮鱼腥藻 (*Anabaena azotica*)、小单歧藻 (*Tolypothrix tenuis*) 和蛋白核小球藻 (*Chlorella pyrenoidosa*) 混合应用会影响了土壤氮素的转化,特别是硝酸盐含量降低,而可溶性有机氮含量增加。

土壤藻类是植物群落中重要的光营养成分。土壤藻类不仅广泛分布在土壤颗粒中,还有与其他可以产生孢子的生物一起裸露在地表,并最终形成 BSCs (Borchhardt et al., 2017; Colesie et al., 2018)。其中,蓝藻和真核藻类是 BSCs 的重要功能组成部分,因为它们有助于土壤中有有机物和氮的积累,并且可以改善土壤的空气和水分状况,所以对决定土壤的微生物活动和结构以及防止土壤被侵蚀具有一定的生态意义 (Schulz et al., 2016; Glaser et al., 2017)。

硅藻是硅藻纲中分布最广、种类最多的一类微藻。它们通常被认为是生活在水体之中。然而,它也可以在土壤、苔藓、湿墙和岩石等各种陆地生态系统中生存和繁殖。硅藻是土壤微藻群落的重要组成部分,它们在 C 和 N 等养分循环和土壤生产力中发挥着关键作用。而且,有研究表明陆地硅藻对土壤中的硅通量有很大的贡献 (Puppe et al., 2017; Wanner et al., 2020)。将经过处理的废水去灌溉土壤,可以提供 N、P、K 和其他矿物质等有机质和营养物质。Zhang et al. (2020) 研究表明这些有机质和营养物质可能对土壤藻类群落产生有利影响,包括硅藻,并为其生长和多样性提供有利条件。

荒漠藻类主要以光合自养方式生存,其生长的生境条件是非常恶劣的。荒漠藻在漫长的进化过程中,形成了一套对极端环境的适应机制,能够在贫瘠、干旱、强光辐射、盐碱和较大的温度变化下的荒漠环境中生存繁衍 (饶本强等, 2011bb)。蓝藻在荒漠土壤中具有很强的拓殖作用,它的生命活动改善沙层表面的营养条件和生态因子,尤其是当积累了一定的氮素以后,环境适应性较差的地衣、苔

藓才开始在上面生长、繁殖,再进一步形成生物结皮,因此蓝藻在治理荒漠化的过程中有着相当重要的作用。藻类在荒漠土壤中可以改变土壤的物质循环,增加土壤的氮和碳含量,促进矿物质的矿化,从而加速土壤的演替过程 (Elbert et al., 2012)。

3.2 泌糖作用

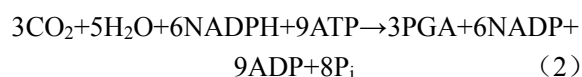
微藻虽小,但具有复杂的生命代谢活动,并且可分泌各种代谢组分,当外部环境条件改变使其受到胁迫压力时,微藻会释放大量的胞外多糖。由蓝藻产生的胞外多糖具有特殊的理化性质和生物活性,是最重要的分泌物之一 (Uhliarikova et al., 2020)。一方面,胞外多糖将土壤颗粒粘合在一起并在长时间的干旱中存活,从而能提高土壤的稳定性。用微藻接种土壤是一种广泛研究改善土壤质量和生产力的生物技术方法。Gao et al. (2019) 通过研究旱地蓝藻发菜的潜在作用。这是因为发菜是一种具有代表性的富含多糖的物种,所以对于干旱胁迫表现出显著的抗性,而且它还具有很强的 pH 缓冲性能,这其中最主要的原因还是由于 EPS 的作用,这可以保护细胞免受酸损害,即 pH 在 4—6 左右,这也是世界上普遍的雨水酸度范围。Kheirfam et al. (2020) 通过研究发现蓝藻除了在土壤表面形成保护层外,它本身还能通过分泌胞外多糖和在土壤颗粒之间形成了牢固的结合,从而提高了沙子抵御风力的能力和沙土的稳定性。Román et al. (2021) 通过扫描电子显微镜 (SEM) 图像还揭示了念珠藻 (*Nostoc commune* Vauch.) 产生的 EPS 将土壤颗粒结合在一起,形成稳定的有机矿物层,可提高土壤中的聚集体稳定性和土壤渗透阻力。因此,微藻产生的 EPS 不仅可以改善胁迫条件,还可以提高土壤稳定性。

另一方面,微藻分泌的 EPS 是一种独特的杂多糖,表现出阴离子性质,具有良好的吸附重金属能力,在提高对重金属毒性的耐受性方面发挥着至关重要的作用 (Potnis et al., 2021)。有人研究都发现一些蓝藻和真核藻类都会产生胞外多糖,在金属胁迫条件下的生存中起着重要的作用,这些 EPS 会导致土壤和水界面中金属的固定和转化 (Huertas et al., 2014; Zhang et al., 2015)。这是由于微藻的细胞壁由蛋白质、脂类和含有羧基 ($-\text{COOH}$)、羟基 ($-\text{OH}$)、磷酸盐 (PO_3)、氨基 ($-\text{NH}_2$) 和巯基 ($-\text{SH}$) 等官能团的多糖组成。这些官能团能提供负电荷,产生对金属的结合能力。而且,微藻还能分泌粘性鞘,可以有效吸附镉和砷等重金属,从而减少这些金属的毒性作用 (Naveed et al., 2018)。除了多糖对金属的吸附作用外,Ammar et al. (2022) 发现藻类肽链与重金属结合产生有机金属复合物,进入液泡并调节细胞

质中的重金属浓度。主要表现为植物螯合素是酶促产生的肽,而金属硫蛋白是由基因编码的多肽。III类金属硫蛋白也称为植物螯合剂。II类和III类金属硫蛋白存在于藻类中,但I类金属硫蛋白在藻类中不存在。 Cd^{2+} 、 Ag^{+} 、 Zn^{2+} 、 Hg^{2+} 、 Au^{2+} 、 Pb^{2+} 和 Bi^{3+} 等重金属可以刺激III类金属硫蛋白的合成。III类金属硫蛋白肽分子在藻类中至关重要,因为它们的存在有助于它们在高浓度重金属中生存。

3.3 固碳作用

微藻固碳技术就是利用微藻将 CO_2 转化为生物质的技术。微藻大多是光合自养微生物,可直接利用太阳能(图4)(夏昇等,2020),且其固定 CO_2 的效率是其他植物的10—50倍,尤其是它们的生长周期短和环境适应能力强(龙菲平等,2022)。它们的固氮方式如公式(2)所示(Veaudor et al., 2020):



Sandoval Pérez et al. (2016)通过研究发现土壤里面的碳促进了微生物活性和养分转化,所以在富含微藻的土壤里的矿化速率是裸露土壤的两倍。此外,土壤中含有化学复杂性较低的腐殖质,这些腐殖质能与土壤藻上的粘土颗粒相结合,从而形成有利于土壤碳固存的化合物(Montaño et al., 2016)。Naveed et al. (2018)在水稻土壤中发现微藻存在于土壤-水表面和水稻根际。而结果就是由于稻田土壤长期处于淹水状态,所以能够为藻类提供光照、温度和营养,从而有助于土壤中 CO_2 的固定。在半干旱荒漠地区,荒漠藻增加荒漠土壤的碳储量,减少土壤碳排放,可以改变荒漠生态系统的碳循环格局。Xu et al. (2022)表明BSCs可以增强土

壤里的酶活性,而且BSCs固定大气 CO_2 和储存C的能力可能受到土壤N、P循环的影响,这对研究荒漠和草原生态系统的C循环具有重要意义。在土壤 CO_2 净交换方面研究发现与裸露土壤相比,含有微藻的土壤可以使 CO_2 的净通量增加一倍,其原因是土壤水分和温度刺激了微藻的代谢过程(Sosa-Quintero et al., 2022)。

3.4 解磷作用

磷是植物生长发育所需的矿物质元素之一(Fu et al., 2020),在植物的细胞分裂、能量转移、信号传导、呼吸作用、光合作用以及豆科植物固氮过程中均发挥着重要作用,具有重要的营养和生理功能,能够参与许多代谢反应(Billah et al., 2019)。

蓝藻,由于其长期以来已知的固定 N_2 的能力,所以常被人们通常用作氮肥。但最近,Yandigeri et al. (2011)开始利用蓝藻溶解土壤中的固定磷,评估了两种蓝藻繁育拟惠氏藻(*Wstielloopsis proiflica*)和多变鱼腥藻(*Anabaena variabilis*)对磷矿粉和磷酸三钙的增溶能力。周期监测表明,两株蓝藻均能显著提高速效磷的含量。Seema et al. (2013)研究发现蓝藻中包括鱼腥藻属(*Anabaena*)、勃氏眉藻(*Calothrix braunii*)、念珠藻属(*Nostoc*)、伪枝藻属(*Scytonema*)都具有解磷能力。因此,蓝藻和解磷细菌一样,具有动员结合磷酸盐的能力,它开始被认为是一种固氮溶磷的生物肥料(Alvarez et al., 2021)。据报道,蓝藻对土壤中固定的无机磷酸盐(PO_3^{4-})具有溶解作用,尤其是土壤中不溶性的不溶性 $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ 、 FePO_4 、 AlPO_4 和羟基磷灰石($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$)(Vaishampayan et al., 2001; Yandigeri et al., 2011)。而蓝藻和真核微藻都可能通过矿化土壤中的有机磷即养分释放,从而在土壤磷

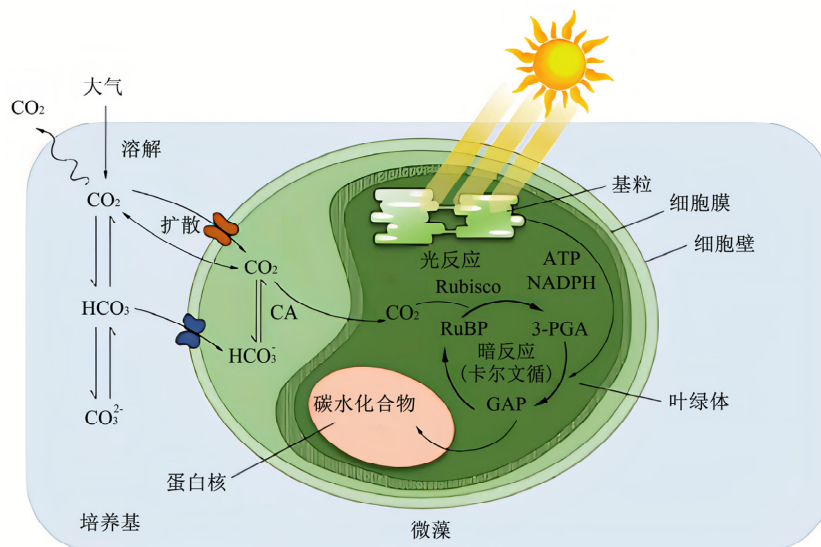


图4 微藻光合固碳机理(修改自夏昇等,2020)

Figure 4 Mechanism of photosynthetic carbon fixation in microalgae

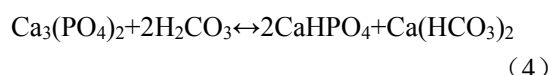
循环中发挥重要作用。到目前为止, 尽管对农业中使用的有益性状的研究更侧重于蓝藻而非真核微藻, 但有关真核微藻类的报告正在出现, 以促进整体植物生长 (Schreiber et al., 2018; Puglisi et al., 2020; Rachidi et al., 2020)。

据报道, 解磷微生物可以从不溶性矿物中释放磷酸盐的各种机制包括有机酸的产生、螯合剂的合成、铁离子的异化还原和酶促溶解, 或同时使用多种方法 (Yandigeri et al., 2011; Tian et al., 2021)。其中, 关于蓝藻溶解磷的机制, Mandal et al. (1999) 给出了解释, 蓝藻可以通过合成改变 Ca^{2+} 螯合剂的 pH, 或释放碳酸和有机酸, 或两者的组合, 溶解结合的 PO_4^{3-} , 其反应公式为 (3)、(4):

Ca^{2+} 螯合剂:



碳酸和有机酸:



蓝藻的分解也加剧了土壤的还原条件, 并刺激 Fe^{3+} -P 还原为更可溶的 Fe^{2+} -P。这也导致形成具有螯合性质的各种有机化合物, 其可与 Al 和 Fe 形成螯合物, 从而释放磷。当水溶性肥料形式的磷施用于土壤, 特别是富含铁和铝的红土土壤时, 它会迅速转化为不溶性形式, 如 FePO_4 、 AlPO_4 、 $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ 、 $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$ 等, 但是植物无法使用, 蓝藻的溶解作用可能会导致它们重新转化为可用形式。蓝藻可以积累磷, 特别是从富磷中积累, 并以无机磷酸盐或聚磷酸盐的长链形式储存 (Mukherjee et al., 2016)。这些磷可能会通过老藻类细胞的渗出、自溶或微生物分解过程逐渐释放给作物使用。因此, 蓝藻作为富含磷的生物质具有作为缓释磷肥的潜力 (Solovchenko et al., 2016)。

4 展望

藻类可以通过光合作用吸收土壤中容易浸出的矿物质养分, 形成细胞物质, 在不同土壤生境中繁殖, 为土壤积累有机质, 特别是它们可以定居在裸露、贫瘠的土地或侵蚀地区, 产生新的有机质, 这对将来改善全球贫瘠土壤提供理论依据。随着全球人口的增长, 粮食问题也越来越受到关注, 而土壤藻类可以积累有机物质, 刺激微生物的活动, 增加土壤中的氧含量。同时还能防止无机盐流失, 减少水土流失。某些固氮蓝藻还可以固定空气中的游离氮, 在提高土壤肥力方面发挥重要作用, 这对现代农业的发展提供了帮助。虽然许多研究者对土壤藻的研究已在多方面取得了很多有价值的研究成

果, 但还是存在许多不足及问题: 1) 近年来全球气候变化急剧变化, 土壤藻未来可以为我们评估和预测土壤生态系统在气候变化下的响应和适应能力。2) 未来的研究应当致力于进一步探索土壤藻在各种生境中的多样性和功能。通过利用高通量测序和分子生态学技术, 可以更全面地了解土壤藻的物种组成、群落结构和分布规律, 以及其在土壤生态系统中的功能和生态位。3) 深入研究土壤藻对不同环境因子的适应机制。对于土壤藻在高温、高盐、干旱和强紫外辐射等非生物胁迫条件下的生存策略和抗逆能力进行深入研究, 可以揭示其生态适应机制和调控网络。4) 探索土壤中的藻类与其他微生物 (如细菌和真菌) 之间存在相互作用机制和生态功能从而全面认识土壤微生物群落的结构和功能。

参考文献:

- ABED R M M, PALINSKA K A, KÖSTER J, 2018. Characterization of microbial mats from a desert wadi ecosystem in the Sultanate of Oman [J]. *Geomicrobiology Journal*, 35(7): 601-611.
- AL-MALIK S, EBREESUM H, 2020. Changes in soil carbon mineralization, soil microbes, roots density and soil structure following the application of the arbuscular mycorrhizal fungi and green algae in the arid saline soil [J]. *Rhizosphere*, 14: 100203.
- ALVAREZ A L, WEYERS S L, GOEMANN H M, et al., 2021. Microalgae, soil and plants: A critical review of microalgae as renewable resources for agriculture [J]. *Algal Research*, 54: 102200.
- AMMAR E E, AIOUB A A A, ELESAWY A E, et al., 2022. Algae as bio-fertilizers: Between current situation and future prospective [J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 29(5): 3083-3096.
- ASCHONITIS V G, LEKAKIS E H, PETRIDOU M C, et al., 2013. Nutrients fixation by algae and limiting factors of algal growth in flooded rice fields under semi-arid mediterranean conditions: Case study in Thessaloniki plain in Greece [J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 96: 1-13.
- BABU S, PRASANNA R, BIDYARANI N, et al., 2015. Analysing the colonisation of inoculated cyanobacteria in wheat plants using biochemical and molecular tools [J]. *Journal of Applied Phycology*, 27: 327-338.
- BAQUÉ M, VIAGGIU E, SCALZI G, et al., 2013. Endurance of the endolithic desert cyanobacterium *Chroococcidiopsis* under UVC radiation [J]. *Extremophiles*, 17: 161-169.
- BAZZANI E, LAURITANO C, MANGONI O, et al., 2021. *Chlamydomonas* responses to salinity stress and possible biotechnological exploitation [J]. *Journal of Marine Science and Engineering*, 9(11): 1242.
- BHARTI A, PRASANNA R, KUMAR G, et al., 2019. Co-cultivation of cyanobacteria for raising nursery of chrysanthemum using a hydroponic system [J]. *Journal of Applied Phycology*, 31: 3625-3635.
- BILLAH M, KHAN M, BANO A, et al., 2019. Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: Keys for sustainable agriculture [J]. *Geomicrobiology Journal*, 36(10): 904-916.
- BORAH D, ROUT J, NOORUDDIN T, 2022. Distribution and diversity of algal communities in rice terrace agroecosystem of a hilly district of southern Assam, north-east India [J]. *Tropical Ecology*, 63: 75-93.
- BORCHHARDT N, BAUM C, MIKHAILYUK T, et al., 2017. Biological soil crusts of Arctic Svalbard-water availability as potential controlling factor for microalgal biodiversity [J]. *Frontiers in Microbiology*, 8: 01485.

- BORCHHARDT N, GRÜNDLING-PFAFF S, 2020. Ecophysiological response against temperature in *Klebsormidium* (Streptophyta) strains isolated from biological soil crusts of Arctic and Antarctica indicate survival during global warming [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 153.
- BUMANDALAI O, TSERENNADMID R, 2019. Effect of *Chlorella vulgaris* as a biofertilizer on germination of tomato and cucumber seeds [J]. *International Journal of Aquatic Biology*, 7(2): 95-99.
- CABALA J, RAHMONOV O, JABLONSKA M, et al., 2010. Soil algal colonization and its ecological role in an environment polluted by past Zn-Pb mining and smelting activity [J]. *Water, Air, & Soil Pollution*, 215(1): 339-348.
- CANO-DÍAZ C, MAESTRE F T, ELDRIDGE D J, et al., 2020. Contrasting environmental preferences of photosynthetic and non-photosynthetic soil cyanobacteria across the globe [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 29(11): 2025-2038.
- CASTRO J D S, LÚCIACALJURI M, FERREIRA J, et al., 2020. Microalgae based biofertilizer: A life cycle approach [J]. *Science of The Total Environment*, 724: 138138.
- CHAMIZO S, MUGNAI G, ROSSI F, et al., 2018. Cyanobacteria inoculation improves soil stability and fertility on different textured soils: Gaining insights for applicability in soil restoration [J]. *Frontiers in Environmental Science*, 6: 00049.
- COLESIE C, GREEN T G A, RAGGIO J, et al., 2018. Summer activity patterns of Antarctic and high alpine lichendominated biological soil crusts—Similar but different? [J]. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 48(3): 449-460.
- CORDEIRO E C N, MÓGOR Á F, AMATUSSI J D O, et al., 2022. Microalga biofertilizer triggers metabolic changes improving onion growth and yield [J]. *Horticulturae*, 8(3): 223.
- DINESHKUMAR R, KUMARAVEL R, GOPALSAMY J, et al., 2018a. Microalgae as bio-fertilizers for rice growth and seed yield productivity [J]. *Waste and Biomass Valorization*, 9: 793-800.
- DINESHKUMAR R, SUBRAMANIAN J, ARUMUGAM A, et al., 2018b. Exploring the microalgae biofertilizer effect on onion cultivation by field experiment [J]. *Waste and Biomass Valorization*, 11: 77-87.
- DODDS W, GUDDER D, MOLLENHAUER D, 1995. The ecology of *Nostoc* [J]. *Journal of Phycology*, 31(1): 2-18.
- DONNER A, RYŠÁNEK D, MIKHAILYUK T, et al., 2017. Ecophysiological traits of various genotypes of a green key alga in biological soil crusts from the semi-arid Colorado Plateau, USA [J]. *Journal of Applied Phycology*, 29: 2911-2923.
- DOROKHOVA M F, 2019. Biodiversity of algae and cyanobacteria in soils of Moscow [C]//Urbanization: Challenge and opportunity for soil functions and ecosystem services: Proceedings of the 9th SUITMA congress 9. Springer International Publishing: 135-144.
- DVORNIK A, SHAMAL N, BACHURA Y, et al., 2021. Post-fire redistribution of ¹³⁷Cs and algal communities in contaminated forest soils in Belarus [J]. *Journal of Environmental Radioactivity*, 227: 106505.
- EL ARROUSSI H, BENHIMA R, ELBAOUCHI A, et al., 2018. *Dunaliella salina* exopolysaccharides: A promising biostimulant for salt stress tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. *Journal of Applied Phycology*, 30: 2929-2941.
- ELBERT W, WEBER B, BURROWS S, et al., 2012. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen [J]. *Nature Geoscience*, 5(7): 459-462.
- ESTEVES-FERREIRA A A, INABA M, FORT A, et al., 2018. Nitrogen metabolism in cyanobacteria: Metabolic and molecular control, growth consequences and biotechnological applications [J]. *Critical Reviews in Microbiology*, 44(5): 541-560.
- ETESAMI H, ALIKHANI H A, 2016. Co-inoculation with endophytic and rhizosphere bacteria allows reduced application rates of N-fertilizer for rice plant [J]. *Rhizosphere*, 2: 5-12.
- FU D G, WU X N, DUAN C Q, et al., 2020. Different life-form plants exert different rhizosphere effects on phosphorus biogeochemistry in subtropical mountainous soils with low and high phosphorus content [J]. *Soil and Tillage Research*, 199: 104516.
- GAO X, LIU L T, LIU B, 2019. Dryland cyanobacterial exopolysaccharides show protection against acid deposition damage [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(23): 24300-24304.
- GEMIN L G, MÓGOR Á F, DE OLIVEIRA AMATUSSI J, et al., 2019. Microalgae associated to humic acid as a novel biostimulant improving onion growth and yield [J]. *Scientia Horticulturae*, 256: 108560.
- GHEDA S F, AHMED D A, 2014. Improved soil characteristics and wheat germination as influenced by inoculation of *Nostoc khlmani* and *Anabaena cylindrica* [J]. *Rendiconti Lincei*, 26: 121-131.
- GLASER K, BAUMANN K, LEINWEBER P, et al., 2018. Algal richness in BSCs in forests under different management intensity with some implications for P cycling [J]. *Biogeosciences*, 15(13): 4181-4192.
- GLASER K, BAUMANN K, LEINWEBER P, et al., 2017. Algal diversity of temperate biological soil crusts depends on land use intensity and affects phosphorus biogeochemical cycling [J/OL]. *Biogeosciences Discuss*: 1-24. [2017-09-27]. <https://doi.org/10.5194/bg-2017-365>.
- GR S, YADAV R K, CHATRATH A, et al., 2021. Perspectives on the potential application of cyanobacteria in the alleviation of drought and salinity stress in crop plants [J]. *Journal of Applied Phycology*, 33(6): 3761-3778.
- GUADIE A, TIZAZU S, MELESE M, et al., 2017. Biodecolorization of textile azo dye using *Bacillus* sp. strain CH12 isolated from alkaline lake [J]. *Biotechnology Reports*, 15: 92-100.
- HACHIYA T, SAKAKIBARA H, 2017. Interactions between nitrate and ammonium in their uptake, allocation, assimilation, and signaling in plants [J]. *Journal of Experimental Botany*, 68(10): 2501-2512.
- HAMOUDA R A, EL-ANSARY M S M, 2017. Potential of plant-parasitic nematode control in banana plants by microalgae as a new approach towards resistance [J]. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 27(2): 165-172.
- HINOJOSA-VIDAL E, MARCO F, MARTINEZ-ALBEROLA F, et al., 2018. Characterization of the responses to saline stress in the symbiotic green microalga *Trebouxia* sp. TR9 [J]. *Planta*, 248(6): 1473-1486.
- HU C X, LIU Y D, SONG L R, et al., 2002. Effect of desert soil algae on the stabilization of fine sands [J]. *Journal of Applied Phycology*, 14(4): 281-292.
- HUERTAS M J, LOPEZ-MAURY L, GINER-LAMIA J, et al., 2014. Metals in cyanobacteria: Analysis of the copper, nickel, cobalt and arsenic homeostasis mechanisms [J]. *Life*, 4(4): 865-886.
- KAUSHAL S, SINGH Y, KHATTAR J I S, et al., 2017. Phycobiliprotein production by a novel cold desert cyanobacterium *Nodularia sphaerocarpa* PUPCCC 420.1 [J]. *Journal of Applied Phycology*, 29(4): 1819-1827.
- KHEIRFAM H, ASADZADEH F, 2020. Stabilizing sand from dried-up lakebeds against wind erosion by accelerating biological soil crust development [J]. *European Journal of Soil Biology*, 98: 103189.
- KOLLMEN J, STRIETH D, 2022. The beneficial effects of cyanobacterial co-culture on plant growth [J]. *Life*, 12(2): 223.
- KUMAR D, KASTANEK P, ADHIKARY S P, 2018. Exopolysaccharides from cyanobacteria and microalgae and their commercial application [J]. *Current Science*, 115(2): 234-241.
- LAYEK J, DAS A, IDAPUGANTI R G, et al., 2017. Seaweed extract as organic bio-stimulant improves productivity and quality of rice in eastern Himalayas [J]. *Journal of Applied Phycology*, 30(1): 547-558.

- LI J, LENS P N L, FERRER I, et al., 2021. Evaluation of selenium-enriched microalgae produced on domestic wastewater as biostimulant and biofertilizer for growth of selenium-enriched crops [J]. *Journal of Applied Phycology*, 33(5): 3027-3039.
- LI L, ZHANG X, HE N, et al., 2019. Transcriptome profiling of the salt-stress response in the halophytic green alga *Dunaliella salina* [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 37(5-6): 421-435.
- LI S L, BOWKER M A, XIAO B, 2022a. Impacts of moss-dominated biocrusts on rainwater infiltration, vertical water flow, and surface soil evaporation in drylands [J]. *Journal of Hydrology*, 612(Part B): 128176.
- LIS, XIAO B, 2022b. Cyanobacteria and moss biocrusts increase evaporation by regulating surface soil moisture and temperature on the northern Loess Plateau, China [J]. *Catena*, 212: 106068.
- LIU X, LU X, ZHAO W Q, et al., 2022. The rhizosphere effect of native legume *Albizia julibrissin* on coastal saline soil nutrient availability, microbial modulation, and aggregate formation [J]. *Science of The Total Environment*, 806(Part 2): 150705.
- LÜ J P, GUO B W, FENG J, et al., 2019. Integration of wastewater treatment and flocculation for harvesting biomass for lipid production by a newly isolated self-flocculating microalga *Scenedesmus rubescens* SX [J]. *Journal of Cleaner Production*, 240: 118211.
- LÜ J P, LIU S F, FENG J, et al., 2020. Effects of microalgal biomass as biofertilizer on the growth of cucumber and microbial communities in the cucumber rhizosphere [J]. *Turkish Journal of Botany*, 44(2): 167-177.
- LUO J Y, ZHANG S, ZHU X Z, et al., 2017. Effects of soil salinity on rhizosphere soil microbes in transgenic Bt cotton fields [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 16(7): 1624-1633.
- Ma C, CUI H L, REN C G, et al., 2022. The seed primer and biofertilizer performances of living *Chlorella pyrenoidosa* on *Chenopodium quinoa* under saline-alkali condition [J]. *Journal of Applied Phycology*, 34(3): 1621-1634.
- MA C, CUI H L, REN C G, et al., 2022a. The seed primer and biofertilizer performances of living *Chlorella pyrenoidosa* on *Chenopodium quinoa* under saline-alkali condition [J]. *Journal of Applied Phycology*, 34(3): 1621-1634.
- MA C, LEI C Y, ZHU X L, et al., 2022b. Saline-alkali land amendment and value development: Microalgal biofertilizer for efficient production of a halophytic crop-*Chenopodium quinoa* [J]. *Land Degradation & Development*, 34(4): 956-968.
- MALTSEV Y, MALTSEVA I, 2018. The influence of forest-forming tree species on diversity and spatial distribution of algae in forest litter [J]. *Folia Oecologica*, 45(2): 72-81.
- MALTSEV Y, MALTSEVA S, MALTSEVA I, 2022. Diversity of cyanobacteria and algae during primary succession in iron ore tailing dumps [J]. *Microbial Ecology*, 83(2): 408-423.
- MALTSEVA I A, MALTSEV Y I, 2021. Diversity of cyanobacteria and algae in dependence to forest-forming tree species and properties rocks of dump [J]. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 18(3): 545-560.
- MALTSEVA I A, MALTSEV Y I, SOLODENKO A N, 2017. Soil algae of the oak groves of the steppe zone of Ukraine [J]. *International Journal on Algae*, 19(3): 215-226.
- MANDAL B, VLEK P L G, MANDAL L N, 1999. Beneficial effects of blue-green algae and *Azolla*, excluding supplying nitrogen, on wetland rice fields: A review [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 28(4): 329-342.
- MARTINI F, BEGHINI G, ZANIN L, et al., 2021. The potential use of *Chlamydomonas reinhardtii* and *Chlorella sorokiniana* as biostimulants on maize plants [J]. *Algal Research*, 60: 102515.
- MIKHAILYUK T, HOLZINGER A, TSARENKO P, et al., 2020. *Dictyosphaerium*-like morphotype in terrestrial algae: What is *Xerochlorella* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta)?¹ [J]. *Journal of Phycology*, 56(3): 671-686.
- MINAOU F, HAKKOUZ Z, DOUMA M, et al., 2021. Diatom communities as bioindicators of human disturbances on suburban soil quality in arid Marrakesh Area (Morocco) [J]. *Water, Air, & Soil Pollution*, 232: 1-19.
- MONTAÑO N M, AYALA F, BULLOCK S H, et al., 2016. Almacenes y flujos de carbono en ecosistemas áridos y semiáridos de México: Síntesis y perspectivas [J]. *Terra Latinoamericana*, 34(1): 39-59.
- MUGNAI G, ROSSI F, CHAMIZO S, et al., 2020. The role of grain size and inoculum amount on biocrust formation by *Leptolyngbya ohadii* [J]. *Catena*, 184: 104248.
- MUKHERJEE C, CHOWDHURY R, SUTRADHAR T, et al., 2016. Parboiled rice effluent: A wastewater niche for microalgae and cyanobacteria with growth coupled to comprehensive remediation and phosphorus biofertilization [J]. *Algal Research*, 19: 225-236.
- MUTALE-JOAN C, RACHIDI F, MOHAMED H A, et al., 2021. Microalgae-cyanobacteria-based biostimulant effect on salinity tolerance mechanisms, nutrient uptake, and tomato plant growth under salt stress [J]. *Journal of Applied Phycology*, 33(6): 3779-3795.
- MUTALE-JOAN C, REDOUANE B, NAJIB E, et al., 2020. Screening of microalgae liquid extracts for their bio stimulant properties on plant growth, nutrient uptake and metabolite profile of *Solanum lycopersicum* L [J]. *Scientific Reports*, 10(1): 2820.
- MYERS P E, DAVIS J S, 2003. Recolonization of soils by algae in a northcentral Florida pine forest after controlled fire and soil sterilization [J]. *Nova Hedwigia*, 76(1-2): 207-219.
- NAVEED S, DONG B, ZHANG C, et al., 2018. Microalgae and their effects on metal bioavailability in paddy fields [J]. *Journal of Soils and Sediments*, 18(3): 936-945.
- NAYAK M, SWAIN D K, SEN R, 2019. Strategic valorization of de-oiled microalgal biomass waste as biofertilizer for sustainable and improved agriculture of rice (*Oryza sativa* L.) crop [J]. *Science of The Total Environment*, 682: 475-484.
- NISHA R, KIRAN B, KAUSHIK A, et al., 2017. Bioremediation of salt affected soils using cyanobacteria in terms of physical structure, nutrient status and microbial activity [J]. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 15: 571-580.
- NOVAKOVSKAYA I V, PATOVA E N, DUBROVSKIY Y A, et al., 2022. Distribution of algae and cyanobacteria of biological soil crusts along the elevation gradient in mountain plant communities at the northern Urals (Russian European Northeast) [J]. *Journal of Mountain Science*, 19(3): 637-646.
- OLIVERIO A M, GEISEN S, DELGADO-BAQUERIZO M, et al., 2020. The global-scale distributions of soil protists and their contributions to belowground systems [J]. *Science Advances*, 6(4): 8787.
- PAN Y, BORJIGIN S, LIU Y, et al., 2022. Role of key-stone microbial taxa in algae amended soil for mediating nitrogen transformation [J]. *Science of The Total Environment*, 823: 153547.
- PENTECOST A, WHITTON B, 2000. The ecology of cyanobacteria. Their diversity in time and space [M]. Dordrecht: Kluwer Academic Press: 257-279.
- PERERA I, SUBASHCHANDRABOSE S R, VENKATESWARLU K, et al., 2018. Consortia of cyanobacteria/microalgae and bacteria in desert soils: An underexplored microbiota [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(17): 7351-7363.
- POTNIS A A, RAGHAVAN P S, RAJARAM H, 2021. Overview on cyanobacterial exopolysaccharides and biofilms: Role in bioremediation [J]. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 20(3): 781-794.
- PRASANNA R, BABU S, BIDYARANI N, et al., 2015a. Prospecting cyanobacteria-fortified composts as plant growth promoting and biocontrol agents in cotton [J]. *Experimental Agriculture*, 51(1): 42-65.
- PRASANNA R, HOSSAIN F, BABU S, et al., 2015b. Prospecting

- cyanobacterial formulations as plant-growth-promoting agents for maize hybrids [J]. *South African Journal of Plant and Soil*, 32(4): 199-207.
- PRASANNA R, KANCHAN A, RAMAKRISHNAN B, et al., 2016. Cyanobacteria-based bioinoculants influence growth and yields by modulating the microbial communities favourably in the rhizospheres of maize hybrids [J]. *European Journal of Soil Biology*, 75: 15-23.
- PRIYA H, DHAR D W, SINGH R, et al., 2022. Co-cultivation approach to decipher the influence of nitrogen-fixing cyanobacterium on growth and N uptake in rice crop [J]. *Current Microbiology*, 79(2): 53.
- PUGLISI I, LA BELLA E, ROVETTO E I, et al., 2020. Biostimulant effect and biochemical response in lettuce seedlings treated with a *Scenedesmus quadricauda* extract [J]. *Plants*, 9(1): 123.
- PUPPE D, HÖHN A, KACZOREK D, et al., 2017. How big is the influence of biogenic silicon pools on short-term changes in water-soluble silicon in soils? Implications from a study of a 10-year-old soil-plant system [J]. *Biogeosciences*, 14(22): 5239-5252.
- PUSHKAREVA E, WILMOTTE A, LÁSKA K, et al., 2019. Comparison of microphototrophic communities living in different soil environments in the High Arctic [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7: 393.
- QU D H, SHOW P L, MIAO X L, 2021. Transcription factor ChbZIP1 from alkaliphilic microalgae *Chlorella* sp. BLD enhancing alkaline tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(5): 2387.
- RACHIDI F, BENHIMA R, SBABOU L, et al., 2020. Microalgae polysaccharides bio-stimulating effect on tomato plants: Growth and metabolic distribution [J]. *Biotechnology Reports*, 25: e00426.
- REFAAY D A, EL-MARZOKI E M, ABDEL-HAMID M I, et al., 2021. Effect of foliar application with *Chlorella vulgaris*, *Tetrademus dimorphus*, and *Arthrospira platensis* as biostimulants for common bean [J]. *Journal of Applied Phycology*, 33(6): 3807-3815.
- RENUKA N, GULDHE A, PRASANNA R, et al., 2018. Microalgae as multi-functional options in modern agriculture: Current trends, prospects and challenges [J]. *Biotechnology Advances*, 36(4): 1255-1273.
- RENUKA N, PRASANNA R, SOOD A, et al., 2016. Exploring the efficacy of wastewater-grown microalgal biomass as a biofertilizer for wheat [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(7): 6608-6620.
- RIPPIN M, BORCHHARDT N, KARSTEN U, et al., 2019. Cold acclimation improves the desiccation stress resilience of polar strains of *Klebsormidium* (Streptophyta) [J]. *Frontiers in Microbiology*, 10: 1730.
- ROBERTI R, GALLETTI S, BURZI P L, et al., 2015. Induction of defence responses in zucchini (*Cucurbita pepo*) by *Anabaena* sp. water extract [J]. *Biological Control*, 82: 61-68.
- ROMÁN J R, RONCERO-RAMOS B, RODRÍGUEZ-CABALLERO E, et al., 2021. Effect of water availability on induced cyanobacterial biocrust development [J]. *Catena*, 197: 104988.
- SANDOVAL PÉREZ A L, CAMARGO-RICALDE S L, MONTAÑO N M, et al., 2016. Biocrusts, inside and outside resource islands of *Mimosa luisana* (Leguminosae), improve soil carbon and nitrogen dynamics in a tropical semiarid ecosystem [J]. *European Journal of Soil Biology*, 74: 93-103.
- SCAGLIONI P T, PAGNUSSATT F A, LEMOS A C, et al., 2019. *Nannochloropsis* sp. and *Spirulina* sp. as a source of antifungal compounds to mitigate contamination by *Fusarium graminearum* species complex [J]. *Current Microbiology*, 76(8): 930-938.
- SCHREIBER C, SCHIEDUNG H, HARRISON L, et al., 2018. Evaluating potential of green alga *Chlorella vulgaris* to accumulate phosphorus and to fertilize nutrient-poor soil substrates for crop plants [J]. *Journal of Applied Phycology*, 30(5): 2827-2836.
- SCHULZ K, MIKHAILYUK T, DRESSLER M, et al., 2016. Biological soil crusts from coastal dunes at the Baltic Sea: Cyanobacterial and algal biodiversity and related soil properties [J]. *Microbial Ecology*, 71(1): 178-193.
- SEEMA B SHARMA, RIYAZ Z SAYYED, TRIVEDI M H, et al., 2013. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils [J]. *SpringerPlus*, 2(1): 587.
- SEHRAWAT A, SINDHU S S, GLICK B R, 2022. Hydrogen cyanide production by soil bacteria: Biological control of pests and promotion of plant growth in sustainable agriculture [J]. *Pedosphere*, 32(1): 15-38.
- SINGH A K, SINGH P P, TRIPATHI V, et al., 2018. Distribution of cyanobacteria and their interactions with pesticides in paddy field: A comprehensive review [J]. *Journal of Environmental Management*, 224: 361-375.
- SOLOVCHENKO A, VERSCHOOR A M, JABLONOWSKI N D, et al., 2016. Phosphorus from wastewater to crops: An alternative path involving microalgae [J]. *Biotechnology Advances*, 34(5): 550-564.
- SOMMER V, KARSTEN U, GLASER K, 2020. Halophilic algal communities in biological soil crusts isolated from potash tailings pile areas [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 46.
- SONG P, LI J, LIANG Y H, et al., 2022. Research of the influences of utilization of sediment and exogenous materials on the changes of SDOM and WSOC of soil [J]. *Ecological Indicators*, 136: 108689.
- SONG Y S, SHU W S, WANG A D, et al., 2014. Characters of soil algae during primary succession on copper mine dumps [J]. *Journal of Soils and Sediments*, 14(3): 577-583.
- SOSA-QUINTERO J, GODÍNEZ-ALVAREZ H, CAMARGO-RICALDE S L, et al., 2022. Biocrusts in mexican deserts and semideserts: A review of their species composition, ecology, and ecosystem function [J]. *Journal of Arid Environments*, 199: 104712.
- SPENCER D F, LINQUIST B A, 2014. Reducing rice field algae and cyanobacteria abundance by altering phosphorus fertilizer applications [J]. *Paddy and Water Environment*, 12(1): 147-154.
- TIAN J, GE F, ZHANG D Y, et al., 2021. Roles of phosphate solubilizing microorganisms from managing soil phosphorus deficiency to mediating biogeochemical P cycle [J]. *Biology*, 10(2): 158.
- TRZCIŃSKA M, PAWLIK-SKOWROŃSKA B, 2008. Soil algal communities inhabiting zinc and lead mine spoils [J]. *Journal of Applied Phycology*, 20(4): 341-348.
- UHLLARIKOVA I, MATULOVA M, CAPEK P, 2020. Structural features of the bioactive cyanobacterium *Nostoc* sp. exopolysaccharide [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 164: 2284-2292.
- VAISHAMPAYAN A, SINHA R P, HADER D P, et al., 2001. Cyanobacterial biofertilizers in rice agriculture [J]. *The Botanical Review*, 67(4): 453-516.
- VEAUDOR T, BLANC-GARIN V, CHENEBAULT C, et al., 2020. Recent advances in the photoautotrophic metabolism of cyanobacteria: Biotechnological implications [J]. *Life*, 10(5): 71.
- VITEK P, JEHLICKA J, ASCASO C, et al., 2014. Distribution of scytonemin in endolithic microbial communities from halite crusts in the hyperarid zone of the Atacama Desert, Chile [J]. *Fems Microbiology Ecology*, 90(2): 351-366.
- WANG R F, PENG B, HUANG K Y, 2015. The research progress of CO₂ sequestration by algal bio-fertilizer in China [J]. *Journal of CO₂ Utilization*, 11: 67-70.
- WANNER M, BIRKHOFER K, FISCHER T, et al., 2020. Soil testate amoebae and diatoms as bioindicators of an old heavy metal contaminated floodplain in Japan [J]. *Microbial Ecology*, 79(1): 123-133.
- WILLIAMS W, CHILTON A, SCHNEEMILCH M, et al., 2019. Microbial biobanking-cyanobacteria-rich topsoil facilitates mine rehabilitation [J]. *Biogeosciences*, 16(10): 2189-2204.
- WU L, ZHU Q H, YANG L, et al., 2018. Nutrient transferring from wastewater to desert through artificial cultivation of desert cyanobacteria [J]. *Bioresource Technology*, 247: 947-953.
- XU H K, ZHANG Y J, SHAO X Q, et al., 2022. Soil nitrogen and climate

- drive the positive effect of biological soil crusts on soil organic carbon sequestration in drylands: A meta-analysis [J]. *Science of The Total Environment*, 803: 150030.
- XU Y H, ROSSI F, COLICA G, et al., 2012. Use of cyanobacterial polysaccharides to promote shrub performances in desert soils: A potential approach for the restoration of desertified areas [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 49: 143-152.
- YANDIGERI M S, YADAVA A K, SRINIVASAN R, et al., 2011. Studies on mineral phosphate solubilization by cyanobacteria *Westiellopsis* and *Anabaena* [J]. *Microbiology*, 80(4): 552-559.
- YANG Y J, LIU L, SINGH R P, et al., 2020. Nodule and root zone microbiota of salt-tolerant wild soybean in coastal sand and saline-alkali soil [J]. *Frontiers in Microbiology*, 11: 2178.
- YE S S, GAO L, ZHAO J, et al., 2020. Simultaneous wastewater treatment and lipid production by *Scenedesmus* sp. HXY2 [J]. *Bioresource Technology*, 302: 122903.
- ZHANG B C, ZHANG Y M, SU Y G, et al., 2013. Responses of microalgal-microbial biomass and enzyme activities of biological soil crusts to moisture and inoculated *Microcoleus vaginatus* gradients [J]. *Arid Land Research and Management*, 27(3): 216-230.
- ZHANG S Y, ZHAO F J, SUN G X, et al., 2015. Diversity and abundance of arsenic biotransformation genes in paddy soils from southern China [J]. *Environmental Science & Technology*, 49(7): 4138-4146.
- ZHANG Y K, OUYANG S Q, NIE L J, et al., 2020. Soil diatom communities and their relation to environmental factors in three types of soil from four cities in central-west China [J]. *European Journal of Soil Biology*, 98: 103175.
- ZHENG H, WANG X, CHEN L, et al., 2018. Enhanced growth of halophyte plants in biochar-amended coastal soil: Roles of nutrient availability and rhizosphere microbial modulation [J]. *Plant, Cell & Environment*, 41(3): 517-532.
- ZHENG Z H, XIONG K N, RONG L, et al., 2021. Effects of biological crust on soil properties under different karst rocky desertification habitats [J]. *Polish Journal of Environmental Studies*, 30(4): 3405-3418.
- ZHOU L X, LIU W, DUAN H J, et al., 2023. Improved effects of combined application of nitrogen-fixing bacteria *Azotobacter beijerinckii* and microalgae *Chlorella pyrenoidosa* on wheat growth and saline-alkali soil quality [J]. *Chemosphere*, 313: 137409.
- 包艳丽, 2011. 青藏高原东缘沙化区生物结皮中荒漠藻抗旱生理特性的研究[D]. 兰州: 兰州理工大学.
- BAO Y L, 2011. Study on physiological characteristics of drought resistance of desert algae in biological crusts of sandy areas on the eastern edge of the Qinghai Tibet Plateau [D]. Lanzhou: Lanzhou University of Technology.
- 陈兰周, 刘永定, 李敦海, 2003. 荒漠藻类及其结皮的研究[J]. *中国科学基金*, 17(2): 28-31.
- CHEN L Z, LIU Y D, LI D H, 2003. Research on desert algae and their crusts [J]. *Chinese Science Foundation*, 17(2): 28-31.
- 冯佳, 李博, 2021. 助友为乐——漫话共生藻[J]. *生命世界* (4): 16-19.
- FENG J, LI B, 2021. Helping friends for joy: A random talk on symbiotic algae [J]. *Life World*, (4): 16-19.
- 龚萍, 党晓宏, 蒙仲举, 等, 2022. 生物结皮对沙质土壤含水量和水分入渗的影响[J]. *干旱区资源与环境*, 36(9): 120-125.
- GONG P, DANG X H, MENG Z J, et al., 2022. The effect of biological crust on water content and infiltration in sandy soil [J]. *Resources and Environment in Arid Areas*, 36(9): 120-125.
- 兰彪, 贾佳欢, 孙广仁, 2022. 微藻生物肥对稻苗生长的影响[J]. *山西农业科学*, 50(3): 391-397.
- LAN B, JIA J H, SUN G R, 2022. Effect of microalgae bio fertilizer on rice seedling growth [J]. *Agricultural science of Shanxi*, 50(3): 391-397.
- 李玉领, 2017. 沙蒿胶-微藻联合固沙效果的试验研究[D]. 衡阳: 南华大学.
- LI Y L, 2017. Experimental study on the effect of sand fixation by sason seed gum-microalgae combination [D]. Hengyang: University of South China.
- 李云飞, 都军, 张雪, 等, 2020. 腾格里沙漠东南缘不同类型生物土壤结皮对土壤有机碳矿化的影响[J]. *生态学报*, 40(5): 1580-1589.
- LI Y F, DU J, ZHANG X, et al., 2020. Effects of different types of biological soil crust on soil organic carbon mineralization in the southeast edge of Tengger Desert [J]. *Journal of Ecology*, 40(5): 1580-1589.
- 刘太坤, 高班, 谢作明, 等, 2022. 人工藻结皮对河套平原盐碱土理化性质和酶活性的影响[J]. *水土保持研究*, 29(4): 133-139.
- LIU T K, GAO B, XIE Z M, et al., 2022. Effects of artificial algae crust on the physicochemical properties and enzyme activity of saline alkali soil in the Hetao Plain [J]. *Soil and Water Conservation Research*, 29(4): 133-139.
- 龙菲平, 迟庆雷, 2022. 微藻生物固碳技术研究和应用情况[J]. *智能建筑与智慧城市* (4): 126-129.
- LONG F P, CHI Q L, 2022. Research and application of microalgae biological carbon fixation technology [J]. *Intelligent Buildings and Smart Cities* (4): 126-129.
- 麻云霞, 李钢铁, 郭欣宇, 等, 2022. 干旱沙漠地区防止微型生物结皮截流降水下渗的方法[P]. 内蒙古自治区: CN111567175B.
- MA Y X, LI G, GUO X Y, et al., 2022. Methods for preventing precipitation infiltration of micro biological crust interception in arid desert areas [P]. Inner Mongolia: CN111567175B.
- 麻云霞, 王月林, 李钢铁, 等, 2019. 生物地毯治沙工程——生物结皮现状的研究进展[J]. *草地学报*, 27(3): 531-538.
- MA Y X, WANG Y L, LI G G, et al., 2019. Biological carpet desertification control project-research progress on the current status of biological crust [J]. *Journal of Grassland*, 27(3): 531-538.
- 饶本强, 刘永定, 2011b. 荒漠生态系统中的先行者——荒漠藻类[J]. *生物学通报*, 46(5): 7-10.
- RAO B Q, LIU Y D, 2011b. Pioneers in desert ecosystems -Desert algae [J]. *Biology Bulletin*, 46(5): 7-10.
- 饶本强, 吴沛沛, 李敦海, 等, 2011a. 低温驯化和外源糖对爪哇伪枝藻冷胁迫的影响[J]. *生态科学*, 30(2): 128-134.
- RAO B Q, WU P P, LI D H, et al., 2011a. The effects of low-temperature domestication and exogenous sugars on cold stress in *Scytonema javanicum* [J]. *Ecological Science*, 30(2): 128-134.
- 苏延桂, 李新荣, 赵昕, 等, 2011. 紫外辐射增强对不同发育阶段荒漠藻结皮光合作用的影响[J]. *中国沙漠*, 31(4): 889-893.
- SU Y G, LI X R, ZHAO X, et al., 2011. The effect of enhanced ultraviolet radiation on the photosynthesis of desert algal crusts at different developmental stages [J]. *Desert of China*, 31(4): 889-893.
- 王伟波, 饶本强, 沈银武, 等, 2010. 几种固沙荒漠藻的温度适应性[J]. *水生生物学报*, 34(3): 489-494.
- WANG W B, RAO B Q, SHEN Y W, et al., 2010. Temperature adaptability of several sand fixing desert algae [J]. *Journal of Aquatic Biology*, 34(3): 489-494.
- 魏江春, 2005. 沙漠生物地毯工程——干旱沙漠治理的新途径[J]. *干旱区研究*, 22(3): 287-288.
- WEI J C, 2005. Desert biological carpet project: A new approach to drought desert management [J]. *Arid Area Research*, 22(3): 287-288.
- 夏昇, 叶文帆, 富经纬, 等, 2020. 燃煤烟气微藻固碳减排技术现状与展望[J]. *煤炭科学技术*, 48(1): 108-119.
- XIA Y, YE W F, FU J W, et al., 2020. Current status and prospects of carbon fixation and emission reduction technology by microalgae in coal fired flue gas [J]. *Coal Science and Technology*, 48(1): 108-119.
- 谢作明, 2006. 荒漠藻类对紫外辐射的响应及其结皮形成的研究[D]. 武汉: 中国科学院研究生院 (水生生物研究所).
- XIE Z M, 2006. Research on the response of desert algae to ultraviolet

- radiation and their crust formation [D]. Wuhan: Graduate School of Chinese Academy of Sciences (Institute of Hydrobiology).
- 徐嘉男, 2018. 耐盐碱水高效固碳微藻种选育[D]. 青岛: 青岛科技大学.
- XU J N, 2018. Breeding of efficient carbon fixation microalgae species resistant to saline alkali water [D]. Qingdao: Qingdao University of Science and Technology.
- 徐连满, 秦志娇, 郝喆, 等, 2020. 基质改良对铁尾矿藻类结皮性能影响的试验研究[J]. 安全与环境学报, 20(6): 2440-2449.
- XU L M, QIN Z J, HAO Z, et al., 2020. Experimental study on the effect of matrix improvement on the algal crusting performance of iron tailings [J]. Journal of Safety and Environment, 20(6): 2440-2449.
- 杨红, 2015. 具鞘微藻对干旱胁迫的响应机理[D]. 武汉: 武汉理工大学.
- YANG H, 2015. Response mechanism of *Microcoleus vaginatus* to drought stress [D]. Wuhan: Wuhan University of Technology.
- 岳艳鹏, 成龙, 孙迎涛, 等, 2022. 毛乌素沙地生物结皮覆盖区土壤水分收支变化特征[J]. 应用生态学报, 33(7): 1861-1870.
- YUE Y P, JACKIE C, SUN Y T, et al., 2022. Characteristics of soil water budget changes in biological crust covered areas of Maowusu sandy land [J]. Journal of Applied Ecology, 33(7): 1861-1870.
- 周素航, 徐连满, 郝喆, 等, 2019. 藻类结皮改良尾矿基质的实验研究[J]. 环境科学导刊, 38(1): 52-57.
- ZHOU S H, XU L M, HAO Z, et al., 2019. Experimental study on improving tailings matrix with algae crust [J]. Environmental Science Journal, 38(1): 52-57.

Distribution Characteristics and Physiological and Ecological Functions of Soil Algae in Different Habitats

DING Shengjie¹, XU Xiangru², ZHU Feifei³, WANG Renxia⁴, PAN Gang⁵, CUI Yi¹, HU Xinjuan¹, Mostafa¹, HUO Shuhao^{1*}

1. School of Food and Bioengineering, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, P. R. China;

2. School of Agricultural Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, P. R. China;

3. School of Life Sciences, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, P. R. China;

4. The First Geological Brigade of Hebei Provincial Bureau of Geological and Mineral Exploration and Development, Handan 056001, P. R. China;

5. York St. John University, York, United Kingdom, YO31 7EX

Abstract: Soil algae are microscopic organisms widely found in soil. In recent years, research on soil algae has made remarkable progress. This review focuses on the study of soil algae in different habitats (i.e., deserts, croplands, saline soils, mines, forests and tundra). These habitats vary in composition and abundance, reflecting the adaptive capacity of soil algae to specific environmental factors. However, there is a lack of comparison and synthesis across multiple habitats, leading to a poor understanding of the diversity, function, and comparative adaptive strategies of soil algae. Additionally, the response of soil algae to abiotic factors, such as high temperature, high salt, drought and strong ultraviolet radiation has become a hot topic of research. Some studies have revealed that soil algae can secrete nutrients to cope with these stress conditions, improving the soil environment and protecting the growth of other crops. Finally, the physiological and ecological functions of soil algae are summarized, including the following: nitrogen fixation, which can absorb atmospheric nitrogen and increase the nitrogen content of soil algae; carbon fixation, which can absorb atmospheric carbon dioxide through photosynthesis to increase the carbon content of the soil; sugar secretion, which can secrete extracellular polysaccharides to increase soil aggregation and adsorption of harmful heavy metals; and phosphorus solubilization, which can dissolve the insoluble phosphorus of the soil algae and convert it into phosphorus that can be directly absorbed by plants. Phosphorus solubilization can dissolve the insoluble phosphorus of soil algae and convert it into phosphorus that can be directly absorbed by plants. Looking forward, future research should focus on screening dominant algal species in different soil habitats and inoculating the soil through enrichment culture to explore their interrelationships with other soil biomes and reveal the differences in their diversity, community structure and adaptive mechanisms. With the intensification of global climate change, the study of soil algae can provide new clues for us to assess and predict the response and adaptive capacity of soil ecosystems under future climate change. Therefore, summarizing the above discussion, the review can provide some references for people to study and utilize soil algae to improve the soil environment, enhance crop growth, and cope with the challenges of various harsh environments.

Keywords: soil algae; algal crust; soil environment; soil fertility; ecological function