

芽孢杆菌与植物生长调节剂在苔藓 结皮种源扩繁中的作用

王清玄^{1,2}, 鞠孟辰³, 卜崇峰^{1,3}

(1. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100;

2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 西北农林科技大学 水土保持研究所 陕西 杨凌 712100)

摘 要: [目的] 研究芽孢杆菌与植物生长调节剂对苔藓结皮生长发育的影响, 为提高苔藓结皮种源扩繁效率提供科学依据。[方法] 选择芽孢杆菌(胶质芽孢杆菌/巨大芽孢杆菌)与生长调节剂(噻苯隆)2 种因素, 设计双因素完全试验, 观测温室条件下苔藓结皮的覆盖度、株高度和株密度。[结果] ①只添加胶质芽孢杆菌处理的苔藓生长状况最优, 相比对照组(未添加芽孢杆菌及生长调节剂)分别提高了苔藓覆盖度(+18.9%)、株高度(+0.85 mm)和株密度(+15.44 株/cm²); ②添加巨大芽孢杆菌能提高苔藓株密度(+5.76 株/cm²), 但会减小其株高度(-0.78 mm), 对盖度则无显著影响; ③生长调节剂 TDZ 减小了苔藓植物覆盖度(-11.78%)、株高度(-3.33 mm), 对株密度影响不显著; ④芽孢杆菌与生长调节剂存在交互作用, 巨大芽孢杆菌+TDZ 处理增大了苔藓株密度(+9.79 株/cm²), 且高于只添加巨大芽孢杆菌处理(+3.67 株/cm²), 胶质芽孢杆菌+TDZ 处理增加苔藓株密度(+4.3 株/cm²)但弱化了胶质芽孢杆菌的促进作用(-11.14 株/cm²)。[结论] 功能性微生物与生长调节剂对苔藓结皮生长发育具有显著影响, 在今后苔藓结皮种源扩繁实践中应加以考虑和借鉴。

关键词: 苔藓结皮; 种源扩繁; 芽孢杆菌; 生长调节剂; 生长发育

文献标识码: B

文章编号: 1000-288X(2019)05-0166-06

中图分类号: S157.9, S154, S184

文献参数: 王清玄, 鞠孟辰, 卜崇峰. 芽孢杆菌与植物生长调节剂在苔藓结皮种源扩繁中的作用[J]. 水土保持通报, 2019, 39(5): 166-171. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2019.05.023; Wang Qingxuan, Ju Mengchen, Bu Chongfeng. Effects of *Bacillus* and a plant growth regulator for provenance propagation of moss biocrusts[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2019, 39(5): 166-171.

Effects of *Bacillus* and a Plant Growth Regulator for Provenance Propagation of Moss Biocrusts

Wang Qingxuan^{1,2}, Ju Mengchen³, Bu Chongfeng^{1,3}

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water

Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049,

China; 3. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: [Objective] The effects of *Bacillus* and a plant growth regulator on the growth and development of moss biocrusts were studied in order to provide a scientific basis for improving the provenance propagation efficiency of moss biocrusts. [Methods] A two-factor complete experiment was designed to observe the coverage, height, and density of moss biocrusts under greenhouse conditions by selecting *Bacillus* (*B. mucilaginosus*/*B. megaterium*) and growth regulator (Thidiazuron, TDZ) as the two variables. [Results] ① The growth status was optimal after the addition of *B. mucilaginosus*, which increased the coverage (+18.9%), height (+0.85 mm), and density (+15.44 strains/cm) compared to the control group (no

收稿日期: 2019-05-30

修回日期: 2019-06-09

资助项目: 国家重点研发项目课题“边坡工程安全防控与生态还绿技术”(2017YFC0504703); 国家重点研发国际合作项目“人工促进生物土壤结皮快速固沙技术”(2016YFE0203400-05); 杨凌示范区产学研用协同创新重大项目“生物结皮的种源扩繁与生态综合护坡技术产业化”(2017CXY-08)”(2017CXY-08); 中央高校优秀青年科研业务专项基金项目“人工培育苔藓结皮的关键影响因子”(2014YQ006)

第一作者: 王清玄(1993—), 男(汉族), 陕西省榆林市人, 硕士研究生, 研究方向为生物土壤结皮。E-mail: 1915215556@qq.com。

通讯作者: 卜崇峰(1977—), 男(汉族), 陕西省榆林市人, 博士, 研究员, 博士生导师, 主要从事生物土壤结皮与水土保持工程的研发工作。E-mail: buchongfeng@163.com。

Bacillus and growth regulator). ② After the addition of *B. megaterium*, the density of moss biocrusts increased (+5.76 strains/cm²); however, the height decreased (-0.78 mm) and the coverage was not significantly changed. ③ Treatment with TDZ reduced the coverage (-11.78%) and height (-3.33 mm); however, it had no significant effect on the density of moss biocrusts. ④ The growth status of BSC was significantly affected by the interaction of *Bacillus* and TDZ. The combination treatment of *B. megaterium* and TDZ increased the density of moss biocrusts (+9.79 strains/cm²) and was higher than that of the treatment where only *B. megaterium* was added (+3.67 strains/cm²). Additionally, the combined treatment of *B. mucilaginosus* and TDZ increased the density of moss biocrusts (+4.3 strains/cm²); however, it weakened the positive effect of *B. mucilaginosus* (-11.14 strains/cm²). [Conclusion] The effects of functional microorganisms and a growth regulator on the growth and development of moss biocrusts are very significant, which should be considered during the practice of provenance propagation of moss biocrusts.

Keywords: moss biocrusts; provenance propagation; *Bacillus*; growth regulator; growth and development

生物结皮是由苔藓植物、地衣、藻类、真菌和细菌等与土壤颗粒形成的复合体,广泛分布于干旱、炎热和贫瘠的环境中^[1]。作为生物结皮的一种主要形式,苔藓结皮有着多种水土保持功能与生态功能^[2-4],对植被恢复与重建具有积极意义^[5],应用前景十分广阔。研究表明,通过一定的技术措施实现野外人工快速恢复苔藓结皮是完全可行的^[6-7],然而,工程化推广时遇到了生物结皮种源需求难以满足的瓶颈问题。初步的种源扩繁试验显示,营造适宜的环境条件、采取适合的培养基(培养液),能够实现生物结皮种源的快速扩繁^[8-9]。不过,由于目前进行种源扩繁的实践中存在培育周期长、株高度低于自然发育的苔藓、培育后期易发生衰败和退化等问题,严重阻碍了扩繁的速度与有效性,使得生物结皮的种源供给不足成为限制这一技术推广应用的瓶颈。

土壤微生物是苔藓结皮的重要组成部分,通过改善表土结构、提高表土养分提供适宜苔藓植物生长的表土微环境^[10]。芽孢杆菌是一类可促进多种植物生长发育的微生物^[11],在荒漠地区约占土壤微生物的 50%,是促进生物结皮形成与发育的重要微生物^[12]。将其引入苔藓结皮的种源扩繁过程中,可能会对其生长发育有一定的促进作用。苔藓植物茎叶碎片有很强的繁殖能力,在环境适宜时,其茎叶碎片细胞经分裂和分化形成小植物体,进而产生大量的新植物体^[13]。研究表明,多种植物生长调节剂能通过诱导植物愈伤组织及增强光合作用等方式促进苔藓结皮的生长发育^[14-15]。目前,苔藓结皮种源扩繁的研究仍主要集中在对环境因子与营养物质等方面。对生长调节剂的应用虽有大量研究,但主要集中在组织培养与高度可控的培养箱环境下,温室环境下的培育研究还有待进一步加强。

本研究在温室培育实验中引入芽孢杆菌、生长调节剂两种因子,观测不同处理作用下苔藓结皮的覆盖度、株高度和株密度的变化,探讨两种因子对温室苔

藓种源扩繁的影响,以期为苔藓种源室内快速扩繁提供技术支持。

1 材料与方法

1.1 种源采集与制备

苔藓结皮样品于 2018 年 6 月 17 日采自陕西省延安市砖窑湾镇贾居沟(109°08'—109°14' E, 36°42'—36°48' N, 海拔 1 003~1 203 m)深处人为干扰较少地区,优势苔藓种为土生对齿藓(*Didymodon vinealis*),伴生有丛生真藓(*Bryum caespiticium*)等。用小铲取上部 1 cm 较为完整、株高度大于 5 mm 的发育良好的苔藓结皮。将采集好的结皮置于干燥阴暗处晾干。剔除杂质后用粉碎机粉碎至长度分布在 0.01~2 mm 的茎叶碎片,即为扩繁试验所用种源。

1.2 扩繁培育环境

使用西北农林科技大学的科研温室。试验开始前,在温室的顶部加装反光膜,南北向挂搭遮光布,并定时开启湿帘、定期洒水,调节温室内温度与光照强度到适合苔藓生长发育的水平。控制基质含水率在 15%~30%(由于基质较薄,体积含水量日动态变化以浇水后达到约 100% 的峰值,后随水分蒸发逐渐降低至 10%~30% 间时,需要再次补水)。使用角铁搭建多层支架,下铺吊顶板,保证层间受光均匀,架高 2 m,长 2.4 m,宽 1.2 m。经测定,整个培育周期内温度最大值为 35 °C,光照最大值 2.60×10⁴ lux。

1.3 试验设计与布置

本试验考虑芽孢杆菌(巨大芽孢杆菌 *Bacillus megaterium*, BMe; 胶质芽孢杆菌 *Bacillus mucilaginosus*, BMu)和生长调节剂(TDZ)两个因素。设计完全试验,共 6 个处理,重复 4 次,共计 24 个样品。使用下部带孔的方形 30 cm×30 cm×2 cm 接种盘,将土工布垫于接种盘底部,其上按照处理均匀覆盖添加了胶质芽孢杆菌(1 g/kg 基质)或巨大芽孢杆菌(1 g/kg 基质)的泥炭土基质 3~4 mm,使用高雾化度的

喷头喷水浸湿。按 300 g/m^2 将等量长度为 $0.01 \sim 2 \text{ mm}$ 茎叶碎片均匀撒播在基质表面,并在相应处理均匀喷洒生长调节剂 TDZ(1 mg/L)稀释液 200 ml 。播种后于培养环境内随机摆放。每 15 d 喷洒 Hoagland 营养液(2.1 L/m^2)一次,并记录当日苔藓覆盖度、株高度和株密度。试验于 2018 年 8 月 17 日启动,2018 年 10 月 17 日结束,历时两个月。

1.4 观测指标与方法

1.4.1 苔藓覆盖度 按照五点取样法在接种盘内选 5 个点。参考专利隐花植物盖度野外测定样框^[16],自制 $10 \text{ cm} \times 10 \text{ cm}$ 正方形网格板,网格尺寸 $2.5 \text{ cm} \times 2.5 \text{ cm}$,共计 16 个网格。观测每个网格下苔藓覆盖度,求和后除以网格板面积,即为该样框下苔藓覆盖度。

1.4.2 苔藓株高度 用电子游标卡尺随机测量接种盘内 15 株苔藓,每株重复测量 3 次。

1.4.3 苔藓株密度 按照五点取样法在接种盘内选 5 个点,使用 1.3.1 中自制网格板,观测每个网格下苔藓株数,求和后除以网格板面积,即为该样框下苔藓株密度。

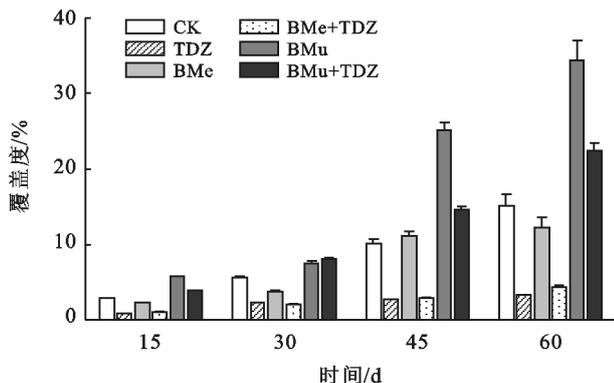
1.5 数据处理

使用 Excel 2016 对数据进行预处理,使用 R 3.4.1 进行巴特莱特方差齐性检验,并使用 SPSS 20.0 进行数据的方差分析与 Tukey HSD 多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同添加物对苔藓覆盖度的影响

图 1 为不同处理在 60 d 内苔藓覆盖度的变化情况。可以看到,在整个培育期内,苔藓覆盖度增长速度先慢后快,第 15 d 与第 30 d 所测数据差异很小,平均增幅仅为 2.09%。此后苔藓覆盖度增速明显变快,不同处理间差异更加明显。此外,TDZ, BMe+TDZ 两种处理的差异在 4 次观测中盖度均较为接近;添加巨大芽孢杆菌与空白对照两种处理的盖度差异不大。



注:TDZ 为生长调节剂; BMe 为巨大芽孢杆菌; BMu 为胶质芽孢杆菌。下同。

图 1 苔藓结皮覆盖度变化情况

对苔藓覆盖度数据进行正态性检验与方差齐性检验,结果均不显著($p > 0.05$),表明该组数据满足方差分析的前提假设。60 d 结皮盖度方差分析结果(见表 1)显示,芽孢杆菌、生长调节剂对覆盖度均有显著的影响($p < 0.05$)。其中芽孢杆菌的 F 值(21.32)大于生长调节剂(13.76),表明前者解释了更多部分的差异,对生物结皮盖度的影响大于后者。

多重比较结果显示不同处理的苔藓覆盖度由小到大分别为:TDZ(3.33%) = BMe + TDZ(4.33%) < BMe(12.22%) = CK(15.11%) < BMu + TDZ(22.44%) < BMu(34.44%)。1 mg/L 的 TDZ 对苔藓覆盖度有显著地负效应,相比于空白对照,盖度减少了 11.8%。BMu 处理与 CK 相比盖度提高了 127.93%,但 BMe 处理与 CK 无明显差异。

表 1 苔藓结皮覆盖度的方差分析

项目	平方和	自由度	均方	F	p
芽孢杆菌	0.47	2	0.23	21.32	<0.001
生长调节剂	0.15	1	0.15	13.76	0.001
误差	0.55	50	0.01		

2.2 不同添加物对苔藓株高度的影响

图 2 为不同处理在 60 d 内苔藓株高度的变化情况。在整个培育期内,不同处理下苔藓株高度的变化呈现出多种模式。第一个 15 d 内 BMu 处理株高度最大,达到 0.89 mm 。第二个 15 d 内 BMu 处理株高度几乎没有变化,此时 CK 处理株高度增长幅度最大,达到 1.90 mm 。此后的两个 15 d 各处理株高度均有大幅增长,其中 TDZ 与 BMe+TDZ 处理株高度远小于其他处理。

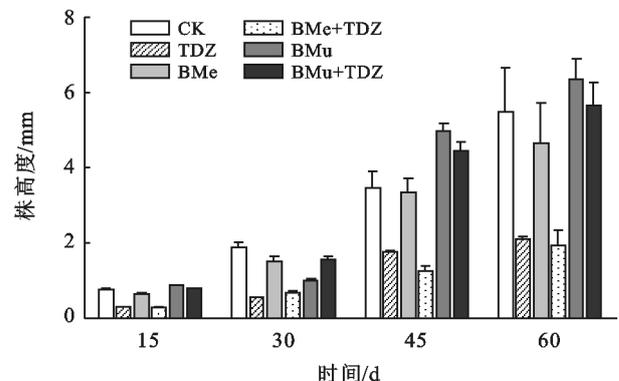


图 2 苔藓株高度变化情况

对苔藓株高度数据进行巴特莱特方差齐性检验, $p = 0.6$,表明各处理苔藓株高的主要差异来自处理。60 d 苔藓株高度的方差分析结果(见表 2)显示:功能性微生物、生长调节剂对覆盖度均有显著的影响

($p < 0.05$)。其中芽孢杆菌的 F 值(5.70)小于生长调节剂(10.57),表明两种因素中生长调节剂对苔藓株高度的影响更大。

培育 60 d 后,不同处理间苔藓株高度由小到大分别为: $BMe+TDZ(1.94 \text{ mm}) < TDZ(2.12 \text{ mm}) < BMe(4.67 \text{ mm}) < CK(5.48 \text{ mm}) < BMu+TDZ(5.66 \text{ mm}) = BMu(6.33 \text{ mm})$ 。1 mg/L 生长调节剂 TDZ 对苔藓株高度有显著的负效应,与 CK 相比 TDZ 处理的株高度降低了 61.26%。BMe 与 CK 处理无显著差异。BMu 处理的株高度最高,达到了 6.33 mm,比最低的 BMe+TDZ 处理多生长 4.39 mm。

表 2 苔藓株高度的方差分析

项目	平方和	自由度	均方	F	p
芽孢杆菌	0.74	2	0.37	5.70	0.006
生长调节剂	0.69	1	0.69	10.57	0.002
误差	3.24	50	0.07		

2.3 不同添加物对苔藓株密度的影响

图 3 为不同处理在 60 d 内苔藓株密度的变化情况。BMu 处理在第 15 d 观测时株密度最大(2.44 株/cm²),CK 最小(0.28 株/cm²)。至培育第 30 d, BMe+DZ 处理株密度最大,达到 4.60 株/cm²,而 CK 与 TDZ 处理几乎无变化。第 30 d 至第 45 d 期间, BMu 处理株密度由 2.90 株/cm² 增至 14.95 株/cm²,远高于其他处理。此外, BMe 处理株密度小于 BMu 处理,但添加 TDZ 后二者大小关系相反,表明 TDZ 与 BMe 间存在一定的相互作用。

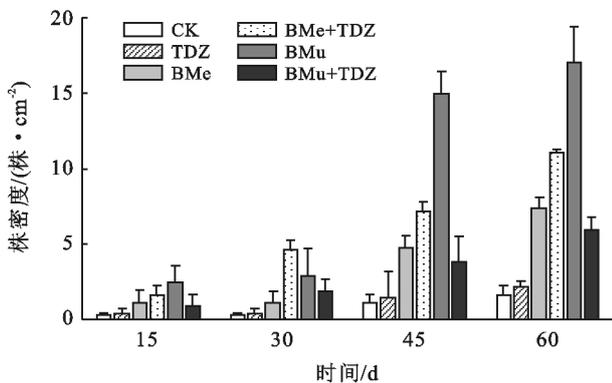


图 3 苔藓结皮株密度变化情况

巴特莱特齐性检验 p 值为 0.20,满足方差分析的前提假设。方差分析结果表明(见表 3),芽孢杆菌及二者交互作用均对苔藓结皮株密度有极显著($p < 0.001$)的影响,其 F 值分别为 16.90 和 10.30。生长调节剂的影响不显著($F=2.67, p=0.11$)。

培育 60 d 后,各处理株密度由小到大分别为:

$CK(1.61 \text{ 株/cm}^2) = TDZ(2.19 \text{ 株/cm}^2) < BMu+TDZ(5.91 \text{ 株/cm}^2) = BMe(7.37 \text{ 株/cm}^2) < BMe+TDZ(11.04 \text{ 株/cm}^2) < BMu(17.05 \text{ 株/cm}^2)$ 。可以发现,除 TDZ 处理外其他 4 种处理株密度均显著大于 CK 组。相比 BMu 处理, BMu+TDZ 的株密度减少了 65.34%,差异达到极显著水平,表明 1 mg/L 浓度 TDZ 会减弱 BMu 的正效应。与之相反, BMe+TDZ 处理较 BMe 处理株密度增加 49.73%,表明施加 TDZ 强化了 BMe 对苔藓株密度生长的促进作用。而 BMe+TDZ 与 BMu+TDZ 处理株密度均显著高于 TDZ 处理,表明芽孢杆菌能促进 TDZ 在苔藓株密度方面的增长。

表 3 苔藓结皮株密度的方差分析

项目	平方和	自由度	均方	F	p
芽孢杆菌	901.37	2	450.69	16.90	< 0.001
生长调节剂	71.27	1	71.27	2.67	0.110
交互作用	549.18	2	274.59	10.30	< 0.001
误差	1280.08	48	26.67		

3 讨论

3.1 芽孢杆菌对苔藓结皮的影响

芽孢杆菌显著地促进了温室苔藓结皮的生长发育。具体表现为:胶质芽孢杆菌和巨大芽孢杆菌都能显著提高苔藓株密度,前者还能促进苔藓覆盖度、株高度的发育。这可能与芽孢杆菌自身特性及适宜的培育方式有关。在培养期内定期喷洒 Hoagland 营养液势必会使添加的芽孢杆菌大量繁殖,其解体后自身累积的营养元素通常以可溶性的阳离子状态存在^[17],而本次培育过程中定期补水也有利于这些离子持续溶解,延长了苔藓植物可吸收的时间。此外,本试验所使用的培育基质泥炭土富含大量的营养元素,而芽孢杆菌作为根际微生物的一种,被证实能够通过其在生命活动时产生的多种代谢物质将土壤中的矿物钾、固定钾溶解为植物可直接吸收利用的形态^[18]。因此推断可能是施加的芽孢杆菌将泥炭土中的营养元素活化,转化为可供苔藓植物直接吸收的形态。

本试验中,巨大芽孢杆菌对苔藓结皮的影响并不全都是积极的:其显著地降低了苔藓的株高度,对盖度的影响也不显著。这与胶质芽孢杆菌的效应截然不同,具体原因可能由以下两方面所致。首先,两种微生物的特性有所差异。胶质芽孢杆菌能够通过分泌胞外代谢物、固氮作用来促进作物生长与抗病抗旱能力^[19],而巨大芽孢杆菌的研究中未有类似的结论。

丁玲等^[20]研究胶质/巨大芽孢杆菌对印度芥菜生长的影响,其结果与本研究一致:相同浓度下胶质芽孢杆菌对印度芥菜生长的促进作用显著优于巨大芽孢杆菌。其次,高浓度施用微生物会对植物起抑制作用。柳艳艳等^[21]研究表明,0.1 g/kg 浓度巨大芽孢杆菌对油菜产量和根系生长有显著促进作用,但 1 g/kg 浓度时会抑制油菜生长。这与本研究结果一致:施用 1 g/kg 巨大芽孢杆菌后,苔藓的株高度显著小于未施用巨大芽孢杆菌处理。这种微生物固有属性的差异和施用量的不同可能是添加胶质芽孢杆菌的处理在苔藓覆盖度、株高度方面优于添加巨大芽孢杆菌处理的原因。

3.2 生长调节剂对苔藓结皮的影响

本试验所选择的生长调节剂 TDZ 对苔藓结皮表现出显著的负效应:除与巨大芽孢杆菌共同添加能显著增大苔藓株密度外,其余含 TDZ 的处理均显著减小了苔藓的盖度、株高度与株密度。这与 Yang 等^[22]的结论相反,该研究同样施用 1mg/L 的 TDZ,培育结束后显著增大了苔藓的覆盖度、株高度、株密度及生物量。这可能与 TDZ 的施用浓度有关。生长调节剂能对苔藓结皮生长发育有显著的影响^[23],但生长调节剂的施用浓度会显著改变其对苔藓的效应。研究表明,4-D,KT,IBA,NAA,TDZ 和 6BA 这 4 种植物生长调节剂随着施用浓度的提高对苔藓结皮生长发育的影响均表现出由促进转为抑制的趋势^[15]。骆华容等^[24]研究有类似的结果,发现施用不同浓度的植物激素对苔藓生长的影响有显著不同,高浓度可能会抑制苔藓正常生长发育。其他植物的研究也有类似的结论:0.02 mg/L 的 TDZ 施用量对毛萼紫薇种子出苗率提高最大,但随着浓度升高反而会降低种子出苗率^[25]。

此外,环境条件可能会间接改变 TDZ 对苔藓结皮影响的效果。TDZ 在一定情况下会造成植物体内矿物质或其他代谢物质的积累超过正常水平,使植物进入了逆境胁迫状态导致生长发育受阻^[26]。本研究的培养期处在 8—9 月,温室环境温度高,水分蒸发速度很快,还进行定期补水。这种干湿交替可能造成接种盘内 TDZ 浓度期性的上升与下降,若此过程中 TDZ 浓度超过苔藓的适用范围,则可能导致上述研究中的逆境胁迫现象,造成施加 TDZ 的处理其生长状况显著低于未施加的处理。因此,本研究的结果仅适用于夏季温室特定的光温水条件,在其他培养环境下植物生长调节剂对苔藓生长发育的影响程度尚需更多针对性的研究。

3.3 苔藓结皮种源扩繁技术的优化

本研究验证了芽孢杆菌以及芽孢杆菌+TDZ 对黄土区优势苔藓种培育有明显的促进作用,但有关芽孢杆菌与生长调节剂的水平设置存在不足。今后尚需从不同浓度、不同菌种等方面做进一步设计,观测相关的生理化学指标,探讨相关作用的机理机制,最终形成一套完善的种源扩繁的生物添加技术。

杨永胜等^[27]在人工气候室培育苔藓结皮,各处理培育 60 d 后苔藓覆盖度、株高度普遍高于本试验,这种差异可能与培育期间的温度有关。适宜苔藓生长的大致温度范围在 15 °C~30 °C^[28-29]。本试验培育期为 8—9 月,当地室外温度长期处于 30 °C 以上,尽管采取了遮荫与开启湿帘等方法,但由于所使用温室面积较小(28.8 m²),湿帘的调控能力有限,温室内温度在正午仍长期处于 30~35 °C,水分蒸发极为迅速。而杨永胜试验设置温度为 20/10 °C(昼/夜)。在高温环境下进行定期的补水与施加营养液,可能会导致苔藓发育过程中频繁发生失水—复水过程,阻碍其正常生理活动的持续有效进行^[30]。因此,后续研究应避免高温强光照的夏季,并选择更大面积的温室,确保培育环境均质且稳定。

4 结论

本研究表明,在温室条件下,胶质芽孢杆菌显著促进了苔藓结皮覆盖度、株高度与株密度的增长,巨大芽孢杆菌显著促进了苔藓结皮株密度的增长,而 1 g/kg 浓度生长调节剂 TDZ 则表现出显著的负作用。我们认为,构建稳定、适生的环境条件,并适量添加芽孢杆菌与生长调节剂,能够实现苔藓结皮种源的快速扩繁。

[参 考 文 献]

- [1] Eldridge D J, Greene R S B. Microbiotic soil crusts: A review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia [J]. Soil Research, 1994, 32 (3): 389-415.
- [2] 王登富,王智慧,张朝晖. 废弃卡林型金矿区结皮苔藓植物蓄水作用和成土功能研究[J]. 水土保持通报, 2012, 32(4): 56-61.
- [3] 李莉,孟杰,杨建振,等. 不同植被下生物结皮的水分入渗与水土保持效应[J]. 水土保持学报, 2010, 24(5): 105-109.
- [4] 李林,赵允格,王一贺,等. 不同类型生物结皮对坡面产流特征的影响[J]. 自然资源学报, 2015, 30(6): 1013-1023.
- [5] 孟杰,卜崇峰,赵玉娇,等. 陕北水蚀风蚀交错区生物结皮对土壤酶活性及养分含量的影响[J]. 自然资源学报,

- 2010,25(11):1864-1874.
- [6] 李茹雪. 撒播苔藓结皮培育恢复技术研究[D]. 陕西 杨陵:西北农林科技大学,2017.
- [7] Bu Chongfeng, Li Ruxue, Wang Chun, et al. Successful field cultivation of moss biocrusts on disturbed soil surfaces in the short term[J]. *Plant and Soil*, 2018,429(1/2):227-240.
- [8] 杨延哲,张侃侃,杨永胜,等. 毛乌素沙地苔藓结皮的野外人工培育技术[J]. *水土保持通报*,2016,36(2):165-170.
- [9] 卜崇峰,杨建振,张兴昌. 毛乌素沙地生物结皮层藓类植物培育试验研究[J]. *中国沙漠*,2011,31(4):937-941.
- [10] Bowker M A, Belnap J, Bala Chaudhary V, et al. Revisiting classic water erosion models in drylands; The strong impact of biological soil crusts[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008,40(9):2309-2316.
- [11] 刘国红. 芽孢杆菌的分类鉴定及其相关属的分类系统演变研究[D]. 福建 福州:福建农林大学,2009.
- [12] 张元明,王雪芹. 荒漠地表生物土壤结皮形成与演替特征概述[J]. *生态学报*,2010,30(16):4484-4492.
- [13] 白学良,王瑶,徐杰,等. 沙坡头地区固定沙丘结皮层藓类植物的繁殖和生长特性研究[J]. *中国沙漠*,2003,23(2):171-173.
- [14] 陈静文. 苔藓植物的组织培养:小立碗藓、真藓、小蛇苔[D]. 上海:上海师范大学,2006.
- [15] 杨永胜. 黄土高原苔藓结皮的快速培育及其对逆境的生理响应研究[D]. 陕西 杨陵:中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心),2015.
- [16] 李新荣,贾荣亮,何明珠,等. 隐花植物盖度野外测定样框[P]. 甘肃:CN101915565A,2010-12-15.
- [17] 陈阳,朱天辉,朴春根,等. 解磷芽孢杆菌的筛选及其解磷能力的测定[J]. *贵州林业科技*,2008,36(2):17-24.
- [18] 张爱民,李乃康,赵钢勇,等. 土壤中解磷、解钾微生物研究进展[J]. *河北大学学报:自然科学版*,2015,35(4):442-448.
- [19] 田稼,吴小杰,孙超,等. 胶质芽孢杆菌(*Bacillus mucilaginosus*)的研究进展[J]. *中国土壤与肥料*,2017(6):15-22.
- [20] 丁玲. 巨大/胶质芽孢杆菌与柠檬酸联合强化植物修复铅锌镉污染的土壤[D]. 河北 保定:河北大学,2017.
- [21] 柳艳艳,骆洪义,王凤忠,等. 巨大芽孢杆菌(BM002)生物有机肥对油菜生长发育的影响[J]. *山东农业科学*,2012,44(7):63-66.
- [22] Yang Yongsheng, Zhang Li, Chen Xingfang, et al. Effects of chemical substances on the rapid cultivation of moss crusts in a phytotron from the Loess Plateau, China[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2019,21(3):268-278.
- [23] 王铖. 桧叶白发藓的引种与繁殖栽培研究[D]. 上海:华东师范大学,2015.
- [24] 骆华容,沈彦会,蔡静如,等. 植物激素对4种苔藓植物生长繁殖的影响[J]. *现代园艺*,2017(9):17-20.
- [25] 李冰,林茂,唐庆,等. 不同生长调节剂对毛萼紫薇种子萌发的影响[J]. *中国热带农业*,2018(4):65-68.
- [26] 徐晓峰,黄学林. TDZ:一种有效的植物生长调节剂[J]. *植物学通报*,2003,38(2):227-237.
- [27] 杨永胜,冯伟,袁方,等. 快速培育黄土高原苔藓结皮的关键影响因子[J]. *水土保持学报*,2015,29(4):289-294,299. [知网]
- [28] 赵允格,许明祥, Jayne Belnap. 生物结皮光合作用对光温水的响应及其对结皮空间分布格局的解译:以黄土丘陵区为例[J]. *生态学报*,2010,30(17):4668-4675.
- [29] 张侃侃. 毛乌素沙地苔藓结皮的人工培育技术[D]. 陕西 杨陵:西北农林科技大学,2012.
- [30] Doherty K D, Bowker M A, Antoninka A J, et al. Biocrust moss populations differ in growth rates, stress response, and microbial associates[J]. *Plant and Soil*, 2018,429(1/2):187-198.