

干旱半干旱地区藓结皮人工培养研究进展

王显蓉^{1,2}, 赵允格^{2*}, 王媛^{1,2}

(1. 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西 杨陵 712100;

2. 西北农林科技大学 水土保持研究所, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨陵 712100)

摘要:在干旱半干旱地区,以藓类植物为优势物种的生物结皮,在抗风蚀、水蚀及增强土壤肥力等方面发挥着重要的作用。近年来随着人们对干旱半干旱地区生态环境的重视,藓结皮人工培养及其在土壤沙漠化防控方面的应用备受关注。从藓类植物的繁殖生物学、生长发育特点、藓结皮形成的影响因素及后期维持能力等方面综述了藓结皮人工培养的研究现状及主要进展,研究表明在室内和野外环境可成功构建藓结皮,然而其后期维持能力较差;藓结皮形成影响因素的研究多于室内环境下完成,野外环境下影响因素研究少见。将室内和野外培养方法相结合,快速有效的培养藓结皮,是未来研究的重点。

关键词:藓结皮;生物特性;人工培养;条件;防风固沙

中图分类号:S718.52 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2014)06-0066-06

A Review on the Studies of Moss Crust Artificial Cultivation in Arid and Semi-arid Region

WANG Xian-rong^{1,2}, ZHAO Yun-ge^{2*}, WANG Yuan^{1,2}

(1. College of Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dry-land Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In arid and semi-arid areas, moss crust play important ecological roles, such as improving soil resistance to wind and water erosion and enhancing soil fertility. In recent years, many studies have focused on artificial culture of moss crusts and its application in desertification control. This paper reviewed the research status and achievements on artificial moss crust cultivation in recent decades from the the aspects of reproductive biology, characteristics of growth and development of mosses, factors that affect the formation of moss crust and maintenance ability. Researches demonstrated that moss crusts could be successfully constructed in indoor and outdoor environment. However, this kind of moss crust performs poorly in maintenance ability. The majority of research for factors that affect the formation of moss crust was conducted in indoor environment, the influence mechanism in outdoor was not entirely clear. The research should be focused on how to combine the indoor training methods with the field methods, and to cultivate the moss crusts successfully in a fast and effective way.

Key words: moss crust; biological characteristic; artificial cultivation; influence factor; review

生物土壤结皮(简称生物结皮)是由不同种类的苔藓、地衣、藻类、真菌、蓝藻等生物组分与薄瘠的土壤共同形成的一个复合生物土壤层^[1]。在干旱地

区,其盖度可以达到40%^[2]。作为干旱和半干旱地区非常重要且常见的地被覆盖物,生物结皮在干旱半干旱生态系统中起着无法替代的作用。生物结皮

收稿日期:2014-01-05 修回日期:2014-05-04

基金项目:国家自然科学基金(41271298)。

作者简介:王显蓉,女,硕士,研究方向:生物结皮人工培养。E-mail: ronger7470@126.com

*通信作者:赵允格,女,研究员,研究方向:生物土壤结皮及其生态功能、土壤水分、养分运移。E-mail: zyunge@ms.iswc.ac.cn

可以改善土壤孔隙结构^[3],增加土壤的稳定性^[4],有效缓解雨滴溅蚀和径流的冲刷作用^[5],促进荒漠地区的成土作用,影响维管束植物的萌发、定居和存活^[6]。在水分缺乏、营养贫瘠、高温等各种极端环境下,生物土壤结皮具有极强的生存能力,并逐步改善土壤质量和周围环境,在防治土壤侵蚀和防风固沙方面发挥着重要的作用^[7],对实现荒漠景观可持续性发展有着重要的意义。

在荒漠地区,生物结皮的形成和发展存在一个逐步演替的过程。一般认为,根据优势种的变化,生物结皮的演替一般需要经历藻结皮、地衣结皮和(或)藓结皮以及地衣及苔藓复合生物结皮等不同阶段^[8]。藓结皮作为生物结皮发育的较高级阶段,在结皮层容重、颗粒组成、田间持水量、土壤粘结力及土壤硬度等土壤物理属性^[9],抗冲性^[10]、水平方向稳定性^[11]以及抗雨滴溅蚀^[12]等方面的影响均较藻结皮有显著的提高。张元明^[13]等估测出古尔班通古特沙漠藓结皮盖度为41.34%,对于干旱半干旱地区整体藓结皮分布未见报道。因此,藓结皮的大面积繁殖将有助于荒漠生态系统的可持续发展。但自然条件下,生物结皮从无到藻结皮演替至藓结皮需要几十年甚至上百年的时间,这种发育速度很难满足人类固沙实践的需求,藓结皮的人工培养可能是实现荒漠地区结皮大面积繁殖的重要途径。目前,国内外就藓结皮人工培养方面已进行了一些研究,主要集中在藓类植物的繁殖生物学及生长发育特点,以及影响藓结皮形成的环境因素,如光照、温度及土壤水分与养分等方面。从苔藓植物生物学、繁殖学特征及当前有关藓结皮人工培养研究的进展3方面综述当前有关藓结皮的研究进展,分析当前藓结皮人工培养研究方面需进一步研究的问题,以期促进藓类植物结皮的人工修复研究,为藓结皮人工修复提供依据。

1 藓结皮人工培育理论基础

1.1 苔藓植物的生物学特性

苔藓植物属于最低等的高等植物,在全世界约有23 000种,中国约有2 800多种。苔藓植物门包括苔纲(Hepaticae)、藓纲(Musci)和角苔纲(Anthocerotae),其中藓纲包含近700属,约15 000种藓类植物^[14]。在荒漠地区,生物结皮中耐旱藓种主要以丛藓科(Pottiaceae)、紫萼藓科(Grimmiaceae)、真藓科(Bryaceae)和葫芦藓科(Funariaceae)为主^[2]。其中,真藓(*Bryum argenteum*)、长尖扭口藓(*Barbula ditrichoides*)、双齿墙藓(*Tortula bidentata*)、黑对

齿藓(*Didymodon nigrescens*)是固定沙丘优势藓种^[15]。目前的研究大多数集中于藓类植物,对苔类植物的研究十分少见。

藓类植物结构简单,仅包含茎和叶两部分,没有真正的根和维管束组织,依靠由细胞组成的红色丝状假根,伸入泥土,起固着作用,主要依靠植物体的表面来吸收生长发育所需的营养元素。其次,大多藓类植物属于变水植物,在干旱缺水状态下,仍可以继续保持旺盛的生命力,或以休眠状态度过严重干旱缺水期,遇水时迅速吸水而恢复生命力^[8]。藓类植物的这种变水特征及自身特殊的形态结构,如植物体呈垫状丛生,具有可以反射光照的毛状尖,叶片细胞壁疣状突起等特征,使其形成很强的耐旱能力,适应了干旱地区干旱缺水的气候特征,在干旱地区连片分布形成生物结皮,在防治土壤侵蚀和防风固沙方面发挥着重要的作用。

1.2 苔藓类植物繁殖特性

苔藓植物既可以有性繁殖也可以无性繁殖。虽然其结构简单,但是仍可以产生精子和卵子,脆弱的精子以水为介质从一个植株传播到另一个植株^[16]。在恶劣多变的外界环境中由于缺少这种有效的介质,营养繁殖占据明显优势。值得一提的是,近些年有研究表明,苔藓植物亦可以依靠风或者微小的节肢动物,如螨和跳虫等帮助苔藓精子散播^[17],但是具体如何散播尚不明确。苔藓植物茎、叶及幼配子体可以脱离老植株体生长成为新的植物体,亦可以从其原丝体、假根、匍匐茎上长出新植株^[18]。在气候干燥、高温少雨、多风的荒漠地区,营养繁殖方式显得更为重要。脱落的茎叶碎片在风力的作用下吹散到各处,再生长成为新的植株体,占领周围生境。因此,可以利用苔藓植物强大的营养繁殖特性通过接种苔藓植物茎叶碎片通过一定的人工培养措施,促进藓结皮的形成发育^[19]。如,陈彦芹^[20]等研究表明,藓类植物茎叶碎片接种后经约4~5 d便可出现配子体,田桂泉^[21]发现真藓主要依靠茎叶碎片传播和繁殖,再次表明藓类植物营养繁殖对藓类植物群落扩殖的重要性。尽管如此,就生物结皮人工培养而言,有关藓类植物繁殖特性及条件的研究仍显薄弱,特别是缺乏干旱地区不同耐旱藓种繁殖特性之间的对比研究,从而导致人工培养中藓种选择的不确定性。

2 藓结皮人工培养研究进展

2.1 接种材料及方法

人工培养藓结皮最初涉及的是接种材料,当前的研究多直接以野外自然发育的藓结皮作为接种材

料^[20-22],显然,这种做法由于破坏原生藓结皮而不可持续。但另一方面,可以通过藓类植物的组织培养获取接种材料。近些年,有关藓类植物组织培养的研究已有不少成果。高永超^[23]等总结了苔藓植物组织培养的影响因素,包括培养基组成、植物激素的添加、温度、pH、光照等。苔藓植物组织培养常用的培养基有 MS、Knop、Beneche、Nitsh 等,MS 培养基和 Knop 培养基适合于大多数的苔藓植物。潘一廷^[24]等在诱导小立碗藓(*Physcomitrella patens*)的愈伤组织时发现,葡萄糖是一重要影响因子,葡萄糖含量超过 4%不利于愈伤组织的诱导。苔藓植物组织培养适宜的温度通常在 25℃,光照强度为光照度为 40 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

有关藓结皮人工培养接种方法和接种量的研究,陈彦芹^[20]等对比了孢子繁殖法(孢子法)、植物碎片营养繁殖(断茎法)以及生物结皮团块粉碎(碎皮法)等接种方法对藓结皮形成的影响,结果表明,碎皮接种法更有利于藓结皮的形成发育,较适宜接种量为 500~750 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。田桂泉^[21]等用分株法和撒茎叶法人工培养真藓结皮,亦取得很好的结果。有关接种量仍需进一步研究。

2.2 藓结皮人工培养影响因素

2.2.1 水分和光照 影响藓类植物生长发育的因子很多,如水、光照、各种矿物质、pH 等。在相对阴暗潮湿的地方经常可以看到大片的苔藓群落,早在 20 世纪 70 年代,M. C. F. Proctor^[25]指出,水是影响苔藓植物生长发育最主要的因子。随后,胡仁亮^[26]总结大部分苔藓植物生长发育最适宜的相对湿度应大于 32%,最适温度在 10℃~21℃。陈彦芹^[20]等通过室内人工培养藓结皮发现,当土壤含水量低于 60%相对含水量时,藓的萌发受到抑制,当相对含水量达 100%,在近结皮面保持有一个相对高的空气湿度,藓结皮生长明显提高。赵小艳^[27]等通过失水复水过程得出双色真藓(*Bryum dichotomum*)、真藓和土生对齿藓(*Diymodon vioealis*)最适光合含水量分别为 82.14%~87.10%、80.04%~83.19%和 85.90%~89.19%。

苔藓植物属弱光照植物,适当的遮阴有利于其生长^[14,28],但仍需要一定的光照进行光合作用,苔藓植物一般仅在弱光或中等光照强度下才进行光合作用及其它代谢作用。目前有关光照对苔藓植物的生长发育及藓结皮的研究较少,赵允格^[29]等的研究表明,苔藓植物的光补偿点低于 10 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光饱和点为 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。孙俊峰^[28]等通过基质和遮阴与真藓群落繁殖效果

的关系研究表明,一定程度的遮阴处理可以有效提高藓丛的盖度。

2.2.2 温度 就群体而言,藓类植物生长发育的温度范围较为宽泛,能够忍受极端温度。苔藓植物既可以生活在根区温度超过 50℃下的温泉中,也可生活在常年均温低于 0℃的极地。但不同藓种繁殖适应的最佳温度并不相同^[18]。陈彦芹^[20]等研究表明,温度显著影响藓结皮的形成发育,17℃有利于藓结皮盖度和藓类植株密度的生长。当温度>17℃时,藓结皮盖度和藓类植株密度生长会受到抑制。沈蕾^[30]等研究发现,多蒴灰藓适合生长的温度为 20℃,60℃高温环境对其生长有明显的抑制作用。卜崇峰^[31]等以毛乌素沙地不同发育程度的藓结皮作为繁殖材料进行室内培育试验,当温度为 15℃,摄入 12 mL 低浓度 Knop 营养液时,藓结皮的生长发育状况最好,并给出了藓类植株生长拟合曲线。总之,大部分苔藓植物适宜的温度约在 20℃左右,在最初藓结皮的培养中,苔藓植物还很脆弱,仍需要提供较适宜苔藓生长的环境温度。

2.2.3 矿质元素及养分 N、P、K 等矿质元素是植物生长必需元素。对藓类植物而言,其获得营养元素的方式主要是通过叶片表面吸收大气中的营养元素,或通过降雨获得^[32]。在苔藓植物的组织培养中,已有部分研究尝试通过添加营养物质以促进植物生长^[28]。陈彦芹^[33]等研究表明,葡萄糖和硫酸镁的添加显著促进了藓结皮的发育,硝酸铵因浓度不同有所差异,低质量浓度的硝酸铵更有利于苔藓生长,高浓度反而会产生抑制作用,而磷酸二氢钾和硫酸镁对藓结皮的形成发育没有明显影响。徐杰^[34]等通过对耐旱藓种氨基酸和营养物质组成特征的分析,发现无论是草原区沙地还是草原化荒漠区沙丘上的生物结皮,N、P 营养元素并不是其生长的限制因子。而许书军^[35]的研究表明,有机质含量达到一定水平后,荒漠苔藓才能在藻结皮上大面积发育,占据主导优势。这可能是因为不同的发育阶段苔藓植物对营养元素的需求不同,且不同种类苔藓植物亦对营养元素的需求不同;同时,他们还发现激素的添加反而对刺叶墙藓(*Tortula desertom*)具有毒害作用。目前,由于藓类植物人工培养处于早期探索阶段,有关藓类植物的营养需求、喜好及吸收的方面研究相对较少,而苔藓植物种类繁多,各种生理特性亦有所不同,因此,有关藓结皮培养中营养物质的选择与添加仍有大量工作亟需展开。

2.2.4 基质及 pH 生物结皮是由隐花植物及其分泌物等与土壤形成的复合体,其生长基质必为土

壤。而土壤是否会构成苔藓植物生长发育的养分制约因素,一直备受争议。目前主要有两种观点,一部分研究者认为基质并不构成其制约因素^[36],因为苔藓植物是只有假根的非维管束植物,不能从基质中吸收各种养分,基质中丰富的营养物质并不能大量的转移到苔藓体内供其吸收利用。苔藓植物体内的重金属与其生长基质元素含量之间不存在相关性^[37],进一步说明了苔藓不能从基质中吸收营养。但是,还有部分学者认为,苔藓植物体内的元素除了来自于大气外,还主要来自于生长基质,如土壤、岩石、枯枝落叶层及树冠淋溶等^[38-39]。赵小艳^[27]等在室内培育双色真藓、真藓、土生对齿藓结皮,发现双色真藓更适应粘粒与有机质含量较高、保水性能较强的土壤类型,真藓更适应粗粒含量增加、表层透气性强的土壤,而有机质含量过高反而会严重影响土生对齿藓无性繁殖过程。以上两种观点的不同可能是由于苔藓种类不同,其生活习性,对环境的依赖程度,对营养元素的选择等方面有所差异,并且,不同的基质,其空隙度、保水保温能力亦有所不同,进而可能会影响苔藓植物的呼吸作用及其它代谢活动。

土壤和水体的 pH 均会影响各种营养元素的存在状态、转化和有效性。而不同 pH 条件对生物结皮的生长发育有何影响,研究结果较少。干旱半干旱地区土壤偏碱性,生长于此的丛藓科、葫芦藓科、真藓科等更适合于中性偏碱的环境。孙俊峰^[28]研究发现,真藓属植物更适合于中性偏碱的生长环境,同时,基质 pH 值的变化量在一定范围内与遮阴强度成极强烈的负相关。

综上,影响苔藓生长发育的各因子并不是独立存在,而是在不同的条件下表现为拮抗或协同作用。在荒漠地区,干旱强光照伴随着高温,三者共同作用影响着苔藓植物。当温度 $<45^{\circ}\text{C}$ 时,温度和脱水存在协同作用;当温度 $>45^{\circ}\text{C}$ 时,二者又表现为拮抗作用^[35]。苔藓植物在干燥状态下较湿润状态下更能忍受高温^[18]。不同的光照强度下,基质中 N 素的积累和消耗过程存在明显的差异,pH 值与遮阴强度成极强烈的负相关,有机质与遮阴强度成正相关^[28]。这些研究成果都说明上述影响因子之间存在一定联系,在藓结皮培养时更要注重彼此之间的相互作用。

2.3 人工藓结皮后期维持能力

藓结皮人工培养技术应包括两方面:一是成功构建出一定面积的藓结皮;二是藓结皮具有较强的后期维持能力,能在长时间内正常生长发育,发挥其防治土壤侵蚀和防风固沙功能。贾艳^[40]等在半固

定沙丘上用撒茎叶法培养以双色真藓和真藓为优势种的藓结皮,结果表明双色真藓的成活率高达 90%,培养 2 a 内藓结皮层盖度持续增加,随后藓结皮盖度呈明显下降趋势;同时,自然形成的结皮样地其盖度和密度均不如人工结皮层,进一步说明人工培养藓结皮具有明显优势,并且双色真藓以成活率高、繁殖速度快的特点,可以作为人工培养生物结皮的的优势藓种。田桂泉^[21]等在沙坡头地区成功培养出真藓结皮,但培养 3 个月后结皮开始衰退,11 个月后藓株全部死亡。孙俊峰^[28]以河沙为基质人工培养真藓结皮可保持 80% 以上的成活率,培养 180 d 后最高盖度保持在 63.3%。以上研究所用样地面积均为 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$,且培养时间均在半年以上,说明野外环境成功构建一定面积藓结皮技术具有可行性。就室内培养而言,室内培养周期均在 40~60 d 左右,研究者只说明短期培养周期内藓结皮的发育状况,对后期结皮的发育状况未见报道。在 40 d 以内,藓结皮的盖度和密度持续上升,而 40 d 以后藓结皮的盖度和密度如何变化未见说明^[33]。许书军^[35]在室内培养藓结皮,1 个月左右可形成 15 cm^2 的刺叶墙藓结皮,通过与野生刺叶墙藓结皮比较,发现人工结皮仍具有发达的假根能快速绑定沙粒,固定沙土表面。

在室内条件和野外环境下,均可以通过人工培养的方式培养出盖度和密度较高,具有同自然生长结皮一样能固定沙土表面的藓结皮,但这种结皮后期维持能力较差,且不同藓结皮在不同区域环境下维持时间差异较大。藓结皮生长发育最主要的影响因子是水分、光照和温度,成功构建藓结皮后如何改进生长环境,加强藓结皮的生存能力,是未来藓结皮人工培养研究的重点。

3 存在问题与展望

近年随着研究的不断深入,干旱半干旱地区生物结皮的各种生态功能逐步被挖掘。较多的研究趋向于生物结皮的培养。目前,生物结皮的培养研究分为藻结皮培养和藓结皮培养,其中藻结皮的人工培养比较成功^[41-42],而藓结皮的人工培养尚处于发展阶段,虽取得了诸多进展,但也存在一些问题需要进一步的研究和完善。人工培养藓结皮一是在室内培养箱条件下培养,构建藓结皮;二是在野外环境下,人工促进藓结皮的恢复。但如何将室内条件下构建的藓结皮成功移植到野外环境,及其后续管理和人工藓结皮的生态功能的评估都鲜有报道。

生物结皮必须以土壤为培养基质,形成复合生

物土壤层,当前有关藓结皮人工培养试验研究中,更多的是关于藓类组织培养方面的内容,只有少数研究采用土培,且培养时间较短,结皮面积小,无法真正实现藓结皮的生态功能。因此,在室内和野外环境下如何快速有效的培养出具有较强维持能力,真正起到防风固沙作用的藓结皮,尚缺乏行之有效的培养方法。同时,影响因素的探讨也多趋于室内环境,在野外人工培养过程中,各种影响因素对藓类植物萌发、生长的作用研究尚不够深入,具体到哪种因素如何影响尚无定论。到目前为止,有关生物土壤结皮的培养研究正为下一步大面积的人工培养和用于人为干扰地区的植被重建做准备,如何培养出能真正运到野外生态环境,发挥其防治土壤侵蚀等生态功能,且在后期仍具有很强生长发育能力的藓结皮,及其后期管理和生态功能评估是未来进一步关注的重要科学问题。尽快研究形成一套系统的、行之有效的培养模式,为改造荒漠,防治沙漠化,实现可持续发展提供支撑。

参考文献:

- [1] BELNAP J, HARPER K T, WARREN S D. Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: nitrogenase activity, chlorophyll content, and chlorophyll degradation [J]. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1994, 8(1): 1-8.
- [2] 李新荣,张元明,赵允格. 生物土壤结皮研究:进展、前沿与展望[J]. *地球科学进展*, 2009, 24(1): 11-24.
- [3] 孟杰,卜崇峰,张兴昌,等. 陕北水蚀风蚀交错区不同植被下生物结皮的发育特征研究[J]. *西北林学院学报*, 2011, 26(4): 41-46.
MENG J, BU C F, ZHANG X C, *et al.* Developmental characteristics of biological soil crust under different vegetation types in wind-water erosion crisscross region, northern Shaanxi Province, China [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2011, 26(4): 41-46. (in Chinese)
- [4] PATRICK E. Researching crusting soils: themes, trends, recent developments and implications for managing soil and water resources in dry areas [J]. *Progress in Physical Geography*, 2002, 26(3): 442-461.
- [5] BELNAP J. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrological cycles [J]. *Hydrological Processes*, 2006, 20(15): 3159-3178.
- [6] LI X R, ZHOU H Y, WANG X P, *et al.* The effects of sand stabilization and revegetation on cryptogamspecies diversity and soil fertility in Tengger Desert, Northern China [J]. *Plant and Soil*, 2003, 251(2): 237-245.
- [7] VESTE M. Importance of biological soil crusts for rehabilitation of degraded arid and semi-arid ecosystems [J]. *Science of Soil and Water Conservation*, 2005, 3(4): 42-47.
- [8] 张元明,曹同,潘伯荣. 干旱与半干旱地区苔藓植物生态学研究综述[J]. *生态学报*, 2002, 22(7): 1074-1079.
ZHANG Y M, CAO T, PAN B R. A review on the studies of bryophyte ecology in arid and semi-arid areas[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(7): 1074-1079. (in Chinese)
- [9] 高丽倩,赵允格,秦宁强,等. 黄土丘陵区生物结皮对土壤物理属性的影响[J]. *自然资源学报*, 2012, 27(8): 1316-1326.
GAO L Q, ZHAO Y G, QIN N Q, *et al.* Impact of biological soil crust on soil physical properties in the hilly Loess Plateau region, China [J]. *Journal of Natural Resources*, 2012, 27(8): 1316-1326. (in Chinese)
- [10] 冉茂勇,赵允格,陈彦芹. 黄土丘陵区生物结皮土壤抗冲性试验研究[J]. *西北林学院学报*, 2009, 24(3): 37-40.
RAN M Y, ZHAO Y G, CHEN Y Q. Experimental study on the soil anti-scourability of biological crust in the water erosion region in Loess Hilly Areas [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2009, 24(3): 37-40. (in Chinese)
- [11] 杨凯,赵允格,马昕昕. 黄土丘陵区生物土壤结皮层水稳性[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(1): 173-177.
YANG K, ZHAO Y G, MA X X. Water stability of biological soil crusts in hilly regions of Loess Plateau, northwest China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(1): 173-177. (in Chinese)
- [12] 秦宁强,赵允格. 生物土壤结皮对雨滴动能的响应及削减作用[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(9): 2259-2264.
QIN N Q, ZHAO Y G. Responses of biological soil crust to and its relief effect on raindrop kinetic energy [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(9): 2259-2264. (in Chinese)
- [13] 吴林,张元明. 以数码照相法估算生物土壤结皮盖度[J]. *中国沙漠*, 2013, 33(6): 1810-1815.
- [14] 曹同,高谦,付星,等. 苔藓植物的生物多样性及其保护[J]. *生态学杂志*, 1997, 16(2): 47-52.
- [15] 徐杰,白学良,杨持,等. 固定沙丘结皮层藓类植物多样性及固沙作用研究[J]. *植物生态学报*, 2003, 27(4): 545-551.
XU J, BAI X L, YANG C, *et al.* Study on diversity and binding-sand effect of moss on biotic crusts of fixed dunes [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(4): 545-551. (in Chinese)
- [16] 陈圆圆,郭水良,曹同. 藓类植物的无性繁殖及其应用[J]. *生态学杂志*, 2008, 27(6): 993-998.
- [17] ROSENSTIELT N, SHORTLIDGE E E, MELNYCHENKO A N, *et al.* Sex-specific volatile compounds influence microarthropod-mediated fertilization of moss [J]. *Nature*, 2012, 489(7416): 431-433.
- [18] 贾渝,吴鹏程. 苔藓植物生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [19] 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.
BAI X L, WANG Y, XU J, *et al.* Characteristics of reproduction and growth of mosses in the soil crust of fixed dunes in Shaotou area [J]. *Journal of Desert Research*, 2003, 23(2): 171-173. (in Chinese)
- [20] 陈彦芹,赵允格,冉茂勇. 黄土丘陵区藓结皮人工培养方法试验研究[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(3): 586-592.
CHEN Y Q, ZHAO Y G, RAN M Y. Experimental research on artificial culture method of moss crust in Hilly Loess Plat-

- eau region [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(3):586-592. (in Chinese)
- [21] 田桂泉,白学良,徐杰,等.腾格里沙漠固定沙丘藓类植物结皮层的自然恢复及人工培养试验研究[J].植物生态学报,2005,29(2):164-169.
TIAN G Q, BAI X L, XU J, *et al.* Experimental studies on natural regeneration and artificial cultures of moss crusts on fixed dunes in the Tengger Desert[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(1):164-169. (in Chinese)
- [22] 肖波,赵允格,邵明安.黄土高原侵蚀区生物结皮的人工培育及其水土保持效应研究[J].草地学报,2008,16(1):28-33
XIAO B, ZHAO Y G, SHAO M A. Artificial cultivation of biological soil crust and its effects on soil and water conservation in water-wind erosion crisscross region of Loess Plateau, China[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2008,16(1):28-33. (in Chinese)
- [23] 高永超,沙伟,张晗.苔藓植物的组织培养[J].植物生理学通讯,2002,38(6):607-610.
- [24] 潘一廷,施定基,杨明丽,等.小立碗藓愈伤组织诱导和培养[J].植物生理学通讯,2005,41(3):293-296.
- [25] PROCTOR M C F. An experiment on intermittent desiccation with *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl [J]. *Journal of Bryology*, 1972, 7(1):181-186.
- [26] 胡人亮.苔藓植物学[M].北京:高等教育出版社,1987.
- [27] 赵小艳,王铁娟,田桂泉.沙地与黄土丘陵区生物结皮层三种优势藓类植物繁殖生长与生理特性比较研究[D].呼和浩特:内蒙古师范大学,2011.
- [28] 孙俊峰.基质和遮阴与真藓群落繁殖效果的关系研究[D].雅安:四川农业大学,2005.
- [29] 赵允格,徐明祥, BELNAP J. 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释—以黄土丘陵区为例[J].生态学报,2010,30(17):4668-4675.
ZHAO Y G, XU M X, BELNAP J. Response of biocrusts, photosynthesis to environmental factors: a possible explanation of the spatial distribution of biocrusts in the Hilly Loess Plateau region of China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010,30(17):4668-4675. (in Chinese)
- [30] 沈蕾,郭水良,曹同,等.多蒴灰藓(苔藓植物门:藓纲)对短期极端温度的生理响应[J].植物研究,2011,31(1):40-48.
SHEN L, GUO S L, CAO T, *et al.* Physiological responses of *Hypnum fertile* Sendtn. (Musci: Hypnaceae) to short-term extreme temperature stress[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2011, 31(1):40-48. (in Chinese)
- [31] 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.
BU C F, YANG J Z, ZHANG X C. Cultivation experiment of moss plants from biological soil crusts in Mu Us Sandy Land[J]. *Journal of Desert Research*, 2011,31(4):937-941. (in Chinese)
- [32] ALEXANDE V. Nitrogen fixation by blue-green algae in polar and subpolar regions[C]// STEWART W D P. Nitrogen fixation by free-living micro-organisms. London: Cambridge Univ. Press,1975:175-188.
- [33] 陈彦芹,赵允格,冉茂勇.4种营养物质对藓结皮形成发育的影响[J].西北农林科技大学学报:自然科学版,2011,39(5):44-50.
CHEN Y Q, ZHAO Y G, RAN M Y. Influence of 4 nutrients on the development of moss crust[J]. *Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition*, 2011, 39(5):44-50. (in Chinese)
- [34] 徐杰,白学良,田桂泉,等.干旱半干旱地区生物结皮层藓类植物氨基酸和营养物质组成特征及适应性分析[J].生态学报,2005,25(6):1247-1255.
XU J, BAI X L, TIAN G Q, *et al.* Study on moss: the content of amino acid, the feature of nutritive elements and its resistance to draught in the biotic crusts in arid and semi-arid regions[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6):1247-1255. (in Chinese)
- [35] 许书军.典型荒漠苔藓人工繁殖特征与抗御干热环境胁迫的生理生化机制研究[D].上海:上海交通大学,2007.
- [36] 孙守琴,根绪,罗辑,等.苔藓植物对环境变化的响应和适应性[J].西北植物学报,2009,29(11):2360-2365.
SUN S Q, GEN X, LUO J, *et al.* Response and adaption of bryophytes to the changes of environmental factors[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(11):2360-2365. (in Chinese)
- [37] 王敏,曹同,俞鹰浩,等.苔藓与种子植物对不同化学元素富集能力的比较[J].上海师范大学学报:自然科学版,2007,36(5):67-73.
WANG M, CAO T, YU Y H, *et al.* Comparison study of adsorptive ability to different chemical elements between some bryophytes and seed plants[J]. *Journal of Shanghai Normal University: Natural Science*, 2007, 36(5):67-73. (in Chinese)
- [38] RAMBO T R, MUIR P S. Forest floor bryophytes of *Pseudotsuga menziesii*-*Tsuga heterophylla* stands in oregon: influences of substrate and overstory [J]. *The Bryologist*, 1998, 101(1):116-130.
- [39] 吴虹玥,包维楷,王安.苔藓植物的化学元素含量及其特点[J].生态学杂志,2005,24(1):58-64.
WU H Y, BAO W K, WANG A. Concentrations and characteristics of chemical elements in bryophytes [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005,24(1):58-64. (in Chinese)
- [40] 贾艳,白学良,单飞彪,等.藓类结皮层人工培养试验和维持机制研究[J].中国沙漠,2012,32(1):54-59.
JIA Y, BAI X L, SHAN F B, *et al.* Experiment of artificially culturing moss crust and its maintenance mechanism[J]. *Journal of Desert Research*, 2012, 32(1):54-59. (in Chinese)
- [41] 饶本强,刘永定,胡春香,等.人工藻结皮技术及其在沙漠治理中的应用[J].水生生物学报,2009,33(4):756-760.
RAO B Q, LIU Y D, HU C X, *et al.* The technology of man-made algal crust and its applications in control of desertification[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2009, 33(4):756-761. (in Chinese)
- [42] 许允霞,廖超英,孙长忠,等.黄土藻类回接之生境条件研究[J].西北林学院学报,2012,27(2):30-33.
XU Y X, LIAO C Y, SUN C Z, *et al.* Research on habitat conditions of loess algae tieback[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2012, 27(2):30-33. (in Chinese)