

DOI: 10.20103/j.stxb.202307051445

王春, 莫秋霞, 王鹤鸣, 陈祥舟, 牟泽锴, 鞠孟辰, 谢永生, 卜崇峰. 秦岭羽枝青藓生长的关键影响因子. 生态学报, 2024, 44(14): 6195-6207.

Wang C, Mo Q X, Wang H M, Chen X Z, Mu Z K, Ju M C, Xie Y S, Bu C F. Key factors influencing the growth of *Brachythecium plumosum* in Qinling Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(14): 6195-6207.

秦岭羽枝青藓生长的关键影响因子

王 春¹, 莫秋霞², 王鹤鸣³, 陈祥舟¹, 牟泽锴¹, 鞠孟辰^{1,4}, 谢永生^{1,5}, 卜崇峰^{1,5,*}

1 西北农林科技大学水土保持研究所, 杨凌 712100

2 西北农林科技大学资源环境学院, 杨凌 712100

3 西北农林科技大学水利与建筑工程学院, 杨凌 712100

4 杨凌职业技术学院水利工程学院, 杨凌 712100

5 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

摘要: 利用苔藓植物开展裸岩工程创面生态修复是一条低成本、高效益的潜在新途径, 巨量苔藓种源的供给是实现这种新措施工程化应用的根本前提, 而掌握特定藓种生长的发育特征及关键影响因子则是实现这一目标的首要任务。以秦岭地区石生优势藓种——羽枝青藓 (*Brachythecium plumosum*) 为研究对象, 利用野外原位观测、室内组织培养及养分施加试验, 通过观测生长指标 (主茎长、覆盖面积、分枝长和分枝数) 和形态变化, 了解其自然发育特征和不同繁殖体类型及养分供给模式对其生长发育的影响。结果表明: (1) 羽枝青藓通过特有的形态特征适应岩石表层环境。主茎生长时, 其侧边分枝同步发育, 且表现的较为密集。(2) 微生境显著影响羽枝青藓发育。与冠层间相比, 冠层下除光照强度降低幅度较大外 (15%—55%), 空气湿度、温度的变化幅度较小, 但羽枝青藓的生长速率提高 3 倍以上。(3) 羽枝青藓的茎和叶片都有发育为配子体的潜力, 但茎的再生能力优于叶片, 且二者的发育模式不同。接种茎的成活率达到 100%, 配子体由茎直接再生, 发育的原丝体未分化, 主要发挥定殖和养分吸收的作用; 叶片的成活率仅 3.3%, 发育过程中先产生原丝体, 再分化为配子体。(4) 长期营养液供给可能对岩石表层的苔藓生长产生负面影响。Hoagland 营养液在试验前期促进了羽枝青藓生长, 但也加剧了致病菌和藻类发育, 导致后期羽枝青藓发黄枯萎。总的来看, 羽枝青藓对逆境有较强的适应性, 对微环境变化敏感, 周围生长条件适宜时可快速向外扩张。不同的繁殖体和营养液供给模式都会对羽枝青藓的生长产生显著影响。开展羽枝青藓种源扩繁生产时应充分借鉴这些研究结果。

关键词: 秦岭地区; 羽枝青藓; 微环境; 繁殖体类型; 养分供给

Key factors influencing the growth of *Brachythecium plumosum* in Qinling Mountains

WANG Chun¹, MO Qiuxia², WANG Heming³, CHEN Xiangzhou¹, MU Zekai¹, JU Mengchen^{1,4}, XIE Yongsheng^{1,5}, BU Chongfeng^{1,5,*}

1 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A & F University, Yangling 712100, China

2 College of Resources and Environment, Northwest A & F University, Yangling 712100, China

3 College of Water Resources and Architectural Engineering, Northwest A & F University, Yangling 712100, China

4 College of Water Resources Engineering, Yangling Vocational & Technical College, Yangling 712100, China

5 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract: Using bryophytes for ecological restoration of bare rock engineering wound surfaces is an inexpensive, high-benefit, and potentially novel method. The key to realizing the engineering application of this new measure is a vast supply

基金项目: 国家自然科学基金项目 (42371058); 国家重点研发计划项目 (2017YFC0504703); 国家重点研发国际合作项目 (2016YFE0203400); 秦创原西部 (咸阳) 科技创业湾项目 (2022-747)

收稿日期: 2023-07-05; **网络出版日期:** 2024-05-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: buchongfeng@163.com

of moss inoculum. Mastering the developmental characteristics and important influencing elements of the specific moss species is the main objective of accomplishing this goal. Therefore, a study was carried out on *Brachythecium plumosum*, a dominant moss species on the rock surface in Qinling Mountains, to understand the natural developmental characteristics, the effects of different propagule types, and nutrient supply patterns on the growth and development of the moss by observing the growth index (stem length, branch length, cover area, and number of branch) and morphological changes. Field observations (in situ), indoor tissue culture, and nutrient application tests were used. The results showed that: (1) The unique morphological traits of *Brachythecium plumosum* allowed it to adapt to the rocky habitat. *Brachythecium plumosum* had densely lateral branches that formed simultaneously with the growth of the stem. (2) Microhabitats significantly influenced the development of the *Brachythecium plumosum*. Except a significant reduction in light intensity (15—55%), the undercanopy showed less variation in air humidity and temperature of the rock surface than the intercanopy. However, the growth rate of *Brachythecium plumosum* was more than 3 times higher under the canopy than in the intercanopy. (3) Both stems and leaves of *Brachythecium plumosum* had the potential to develop into gametophytes, but the development patterns were different and stems had a better capacity for regeneration than leaves. The gametophytes were regenerated directly from the stems, which had 100% survival rate. The developing protonema was not differentiated, which might play a role in attachment on the rock surface and nutrient uptake. Only 3.3% of the leaves survived, and the gametophytes differentiated from the protonema. (4) Long-term nutrient solution supply might have a negative impact on the moss growth on the rock surface. In the early stages of the experiment, the Hoagland nutrient solution promoted the growth of *Brachythecium plumosum* while simultaneously encouraging the development of pathogenic bacteria/pathomycete and algae, which caused the moss to wither or turn yellow. In sum, *Brachythecium plumosum* expanded quickly when the environmental conditions were suitable, which had good adaptability to adversity and was sensitive to microenvironmental changes. The development of *Brachythecium plumosum* was significantly influenced by the propagule types and nutrient supply patterns. These results offer an invaluable reference for the *Brachythecium plumosum* inoculum artificial propagation technique and ought to be completely considered in subsequent applications and studies.

Key Words: Qinling region; *Brachythecium plumosum*; microenvironment; propagule types; nutrient supply

秦岭地区生物多样性极为丰富,现有 3800 种种子植物和 580 种野生动物,同时还孕育着钒、重晶石和石灰石等 30 种矿产资源^[1-3]。该区地质地貌复杂、暴雨频繁,矿产资源开发产生了大量的高陡边坡,加剧了水土流失,导致滑坡、泥石流等自然灾害的发生风险^[4-5]。目前,生态修复治理的常见手段是工程措施与客土喷播植草相结合,即在裸岩创面人工构建简单的土壤-植被系统。这种措施普遍存在施工难度大、成本高、养护周期长以及易垮塌等诸多弊端^[6-9]。因此,寻找一种更经济有效的新方法来弥补传统措施的不足就显得非常迫切。

生物结皮具有固碳固氮、保持水土等多种生态功能,可在退化生态系统的修复演替中发挥重要作用^[10-13]。近年来,来自沙漠地区和黄土高原的研发工作显示,人工培育生物结皮是开展生态修复的一条有效途径^[6,14-17]。其中,苔藓植物抗逆性较强,与藻结皮相比有着更好的生态功能和美学价值,还可加速岩石表层风化,可能是湿润地区裸岩工程创面生态修复或景观绿化的一条潜在途径^[18-20]。然而,已有研发成果难以直接推演应用至湿润地区;同时,裸岩工程创面的生态修复需要巨量的苔藓结皮,这离不开种源的工厂化生产。显然,针对秦岭湿润区特有的苔藓结皮开展专门的探索势在必行,而探究优势藓种的生长发育规律和关键影响因子则是种源规模化扩繁的理论基础。

除光照、温度、水分等环境因子外,苔藓植物的生长还受养分及繁殖体类型的影响^[21-24]。岩石在风化过程中可释放 N、P、K、Ca、Mg 等矿质元素,但只有溶于水以离子状况存在时才能被植物吸收^[25-27]。岩石基质无法保持长期湿润,养分供给有限,这无疑限制了苔藓植物发育。Bu 等^[6]的研究结果也表明喷施营养液可促

进苔藓植物发育,但前提是保持生长基质表层湿润。因此,本研究认为提供一个长期充足且有效的养分环境可使苔藓植物一直保持生长状态,但事实是否如此还不得而知。此外,苔藓植物掉落的茎叶碎片都可发育为配子体,但不同部位的再生潜力存在差异,即不同的接种体种源会导致不同的生长发育特征,但具体存在哪些差异还不清楚^[24,28]。纵观文献,发现目前有关秦岭地区石生苔藓植物的研究多聚焦于分类及多样性特征^[29-31],关于藓类植物的生长生理认知较为匮乏,这极大限制了苔藓结皮在湿润区生态修复实践中发挥重要作用的可能性。

为此,本研究以秦岭北麓岩石表层的优势藓种——羽枝青藓(*Brachythecium plumosum*)为研究对象^[8],开展针对性的野外原位观测、室内组织培养和养分长期供给模拟试验,通过测定各生长指标(主茎长、分枝长、分枝数、盖度)及观察形态变化,主要探索3个方面的内容:1)秦岭岩石表层羽枝青藓的发育特征表现是什么?2)羽枝青藓的不同繁殖体会造成哪些生长发育差异?3)长期的营养液供给是否会对羽枝青藓发挥持续的促进作用?预期研究结果既可提高对羽枝青藓生长发育特征的认知,也能为今后的种源规模化扩繁提供有价值的指导。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

试验地位于秦岭北麓的车峪境内(107°39'—108°31'E,33°42'—34°14'N),属于暖温带大陆性季风气候。年平均气温为10℃,全年总辐射量为108.76 kcal/cm²,其中6月最高(13.32 kcal/cm²),而12月最低(6.05 kcal/cm²)。年平均降雨量为850.52 mm,夏季多暴雨(6—8月),容易发生洪涝灾害;秋季降雨强度小,但持续时间长。风速一般在8—15 m/s之间。千枚岩、粉砂岩、大理岩和变质火山岩是该地区主要的岩石类型。优越的成矿地质条件使其富含铁、铜、锌、金、建筑石等各种金属和非金属矿物^[32]。研究区植物资源丰富,有刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)、油松(*Pinus tabulaeformis* Carrière)、漆树(*Toxicodendron vernicifluum* (Stokes) F. A. Barkley)等人工林和冷杉(*Abies fabri* (Mast.) Craib)、云杉(*Picea asperata* Mast.)、铁杉(*Tsuga chinensis* (Franch.) E. Pritz.)等天然林。苔藓植物物种丰富,主要包括青藓科 Brachytheciaceae、丛藓科 Pottiaceae、真藓科 Bryaceae、提灯藓科 Mniaceae 和灰藓科 Hypnaceae 等^[33]。羽枝青藓隶属青藓科青藓属,雌雄同株,是亚热带常见的匍匐藓类植物,在国内外均有广泛分布。其茎长4—10 cm,具不规则分枝和束状假根,叶片长卵状披针形,叶面具2条褶皱,叶全缘或上部具细齿,常以近纯群形态存在,周围鲜有维管植物生长^[34-35](图1)。

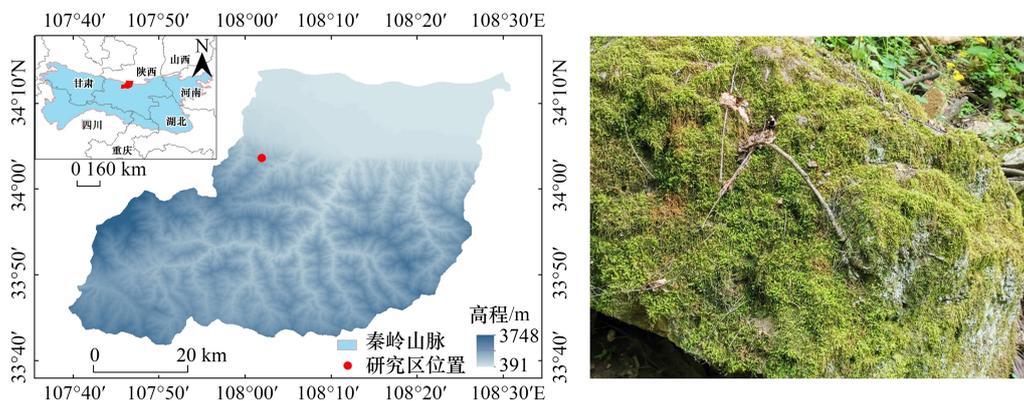


图1 研究区位置及概况

Fig.1 Location of the study area and overview

1.2 试验方法

1.2.1 羽枝青藓植株选取与生长观测

羽枝青藓茎匍匐且交织生长,选择单株生长的苔藓植株为观测对象可更清楚的观察其发育过程。因此,

在远离人群干扰的地方,分别于冠层下和冠层间选择 4 株发育良好、长势相近且独立生长的羽枝青藓作为 4 个重复,于生长季测定各植株的主茎长度、分枝长度、分枝数及覆盖面积,共计 77 d(2022-6-16—2022-8-31)。测定过程中同步记录冠层间和冠层下的光照强度(便携式光照照度计 AR823)、空气湿度和温度(分体式温湿度计 AR847)及观测期间的降雨量等。

每株苔藓的分枝长和主茎长用电子游标卡尺测量。覆盖面积用 Photoshop 18.0 软件测定,具体操作为:在观测开始前将各植株用方框标记,并测量各方框的边长,并在观测开始和结束时对每株苔藓拍照,拍照位置距离岩石表面约 10 cm。之后将照片导入 Photoshop 18.0 软件,用套索工具分别勾选苔藓植株与标记样框,得到它们所占的像素,应用公式(1)计算各植株在观测开始和结束时的实际覆盖面积。

$$\frac{S_{\text{moss}}}{S_{\text{box}}} = \frac{P_{\text{moss}}}{P_{\text{box}}} \quad (1)$$

式中, S_{moss} 和 S_{box} 代表苔藓植株和对应标记方框的实际面积, S_{box} 由测定的实际边长计算而来; P_{moss} 和 P_{box} 分别代表苔藓植株和对应标记方框在 Photoshop 18.0 软件中所占的像素。

分枝数为主茎上所有分枝的总和。用各生长指标的净增量(t_1-t_0)、增长率 $[(t_1-t_0)/t_0]$ 和变异系数 $[CV(\%)]$ 表征观测期内羽枝青藓的发育状况,其中 t_1 、 t_0 分别表示观测末期和初期各生长指标的观测值。 $CV = (SD/\text{Mean}) \times 100\%$,其中 SD 、 Mean 分别为冠层下或冠层间各生长指标净增量的标准偏差和平均值。

1.2.2 两类繁殖体的培育

将采集的羽枝青藓带回实验室用蒸馏水清洗,75%酒精消毒 30 s 后再用无菌蒸馏水冲洗 8—10 次,之后用灭菌的尖头镊子将叶片与茎分离,注意保持叶片的完整性。将剥离叶片的茎切割为约 2 mm 的茎段,随机选择 3 个均匀接种到灭菌的 Hoagland 固体培养基上(90 mm, Hoagland+10%琼脂),设 3 个重复,共计 9 个茎段。叶片结构简单,每个培养皿中接种 10 个叶片,设 3 个重复,共计 30 个叶片。

将接种好的培养皿密封后移入人工培养箱内。培养箱参数设置参考野外调查结果,具体为:温度 20℃,光照强度 1500—2000 lx,光照周期 16h/8h。接种完成后定期观察其发育状况,在第 30 天、60 天时测定茎、叶的成活率及发育的主茎数、分枝数、主茎长度及分枝长度。于第 45 天、60 天、75 天、90 天、108 天和 122 天时拍照用于测定盖度。

用主茎数、主茎长、分枝数、分枝长和成活率判断茎和叶片的发育潜力。将从茎或叶上直接发育的配子体定义为主茎,而从主茎上发育的配子体定义为分枝。主茎长或分枝长度用电子游标卡尺测量,当有弯曲时分段测量后再求和。成活率=成活的茎(叶)数/接种的茎(叶)数 $\times 100\%$,成活的判别标准是有原丝体或配子体发育^[36]。盖度用网格法测定(网格尺寸:5 mm \times 5 mm)^[37]。利用电子显微镜(Renyue H1605, China)和光学显微镜(Phenix XSP-06, China)进行拍照观察。

1.2.3 营养液供给试验

从野外采集原状岩石苔藓样品,带回实验室在人工培养箱进行闷养试验^[38],设计添加营养液和无营养液(CK)两个处理。具体操作方法为:将供试岩石样品分别置于盛有少量 Hoagland 营养液或蒸馏水的培养盒内,一个培养盒内只放置一块岩石,之后用盖子覆盖。该方法可通过蒸发作用保证培养盒内的空气湿度达到 95%以上,确保羽枝青藓进行正常的光合作用和其他生理活动。每个处理共 2 块供试岩石。上述准备工作完成后,将培养盒置于人工培养箱内,培养箱各参数与 1.2.2 一致。培育过程中定期观察各羽枝青藓及岩石表层的形态变化。

1.3 数据分析

所有绘图均在 Origin 2023b 中进行。采用 SPSS 软件进行 t 检验,分析冠层间与冠层下岩石表层温度、光照强度、空气湿度及羽枝青藓的主茎长、分枝长及分枝数在观测期内净增量的差异,数据表达为平均值 \pm 标准误差(Mean \pm SE)。

2 结果与分析

2.1 自然条件下羽枝青藓的生长特征与形态变化

2.1.1 冠层间及冠层下的环境差异

林间光照强度除 9:30 和 11:30 较高之外,其余时间均在 1000—6000 lx 范围内变化。而空气湿度高于 85%,岩石表层温度在 20—24℃ 之间。冠层遮阴可将光照强度降低 15%—55%,但对空气湿度和岩石表层温度的影响较小,变幅不超过 4%(图 2)。观测期内总降雨量为 209.31 mm,降雨间隔期最长为 20 d,降雨量最高达到 57.5 mm/d。

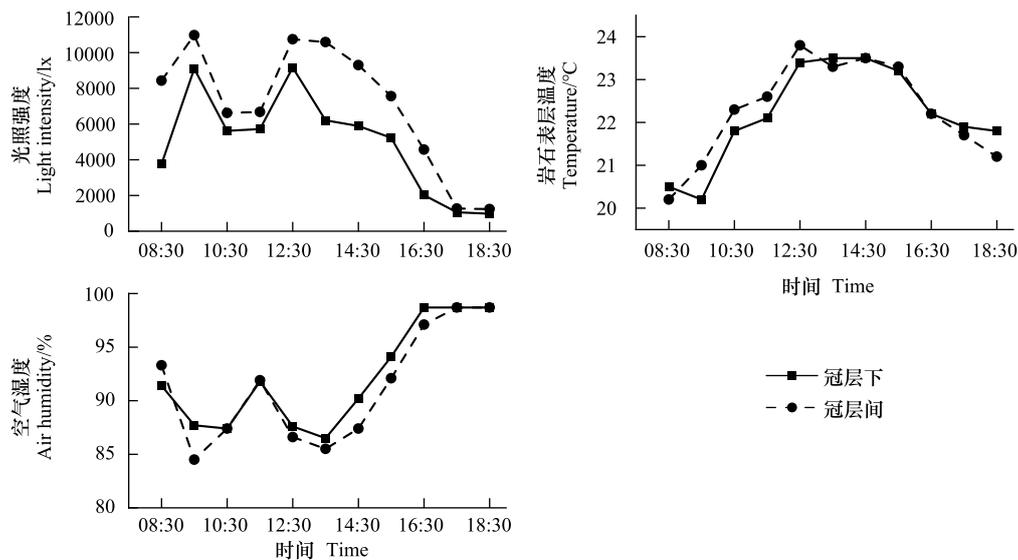


图 2 冠层下与冠层间各环境因子随时间的变化情况

Fig.2 Variation of every environmental factor over time in undercanopy and intercanopy

2.1.2 羽枝青藓形态变化

观测第 1 天,羽枝青藓的分枝沿主茎依次密集分布,大多不与岩石表面接触,而是形成一定夹角。77 d 后,冠层下的羽枝青藓明显向外扩张,平均分枝长度由刚开始的 5.06 mm 增长至 9.00 mm,与岩石表面的夹角减小,主茎上有次生茎发育,并逐步向四周扩散。冠层间羽枝青藓的形态变化较小,平均分枝长度由 3.18 mm 增长至 6.39 mm,有少量次生茎发育。植株周围有原丝体存在,但在发育过程中可能受外力作用而脱落,尤其是冠层间(图 3)。

2.1.3 各生长指标的增量变化

冠层下羽枝青藓各生长指标的增量均高于冠层间,植株面积、主茎长、分枝长和分枝数分别增加 346.32 mm²、21.97 mm、3.93 mm 和 35 株,是冠层间增长量的 3.3、3.5、1.2 倍和 2.1 倍(图 4)。冠层下各生长指标的变异系数低于冠层间(表 1)。

2.2 两类繁殖体的发育特征差异

2.2.1 以茎作为繁殖体时的发育特征

图 5 展示了茎段作为繁殖体时的发育过程及发育细节图,可以看出接种 18 d 后有原丝体及配子体发育,第 45 天时已较为明显。原丝体沿茎段呈簇状分布,大多呈棕色,边缘处呈翠绿色,有继续向外扩张的趋势。第 90 天时,接种茎段的原丝体萌发率达到 100%,绿丝体依次间隔分布在棕色轴丝体上,但均未分化为配子体。已有配子体从接种的茎段直接发育,萌发率为 88.7%。配子体萌发少的茎段被大量原丝体包裹,而发育

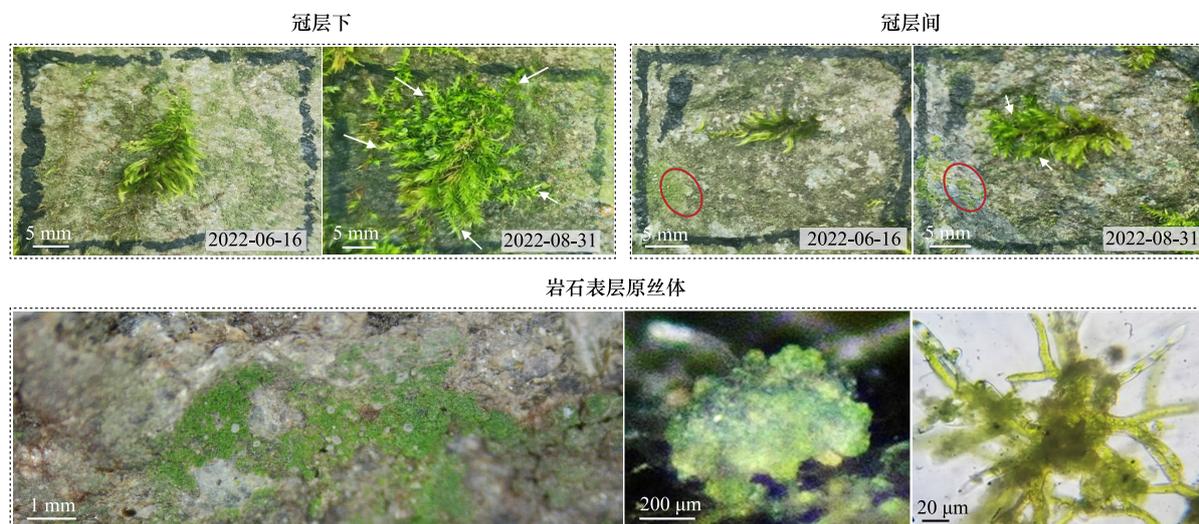


图3 冠层下和冠层间羽枝青藓在观测开始和结束时的形态状况及岩石表层发育的原丝体

Fig.3 Morphological of *Brachythecium plumosum* in undercanopy and intercanopy at the beginning and end of observation, and the protonema developed on the rock surface

箭头表示向外扩张的次生茎,红色圆圈内部的繁殖体到观测末期时脱落

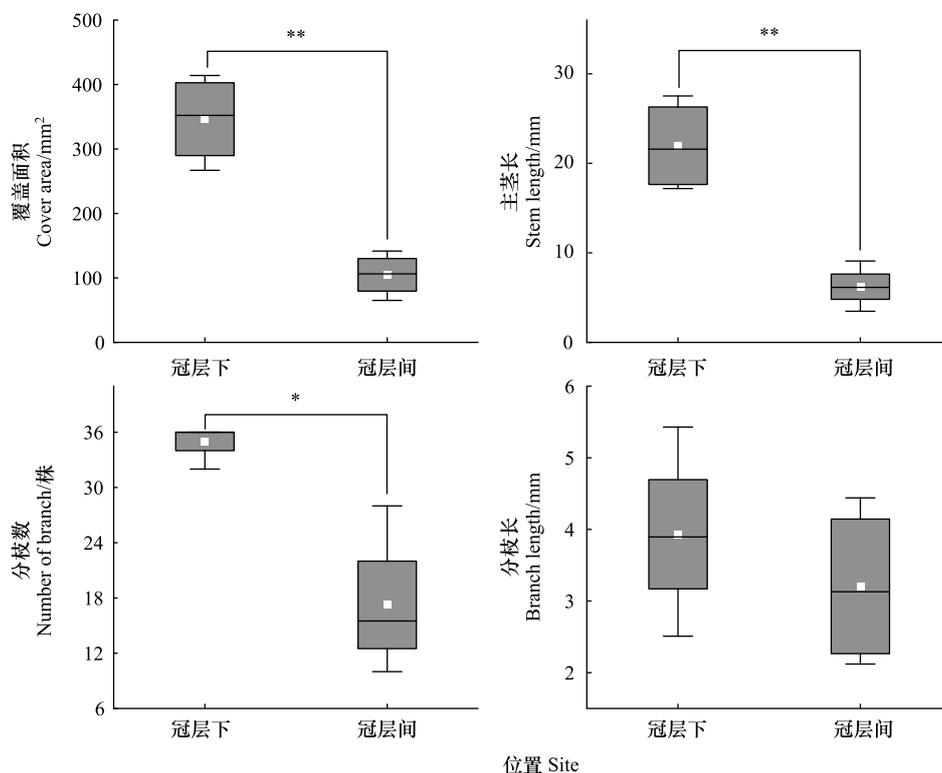


图4 观测期间冠层下和冠层间羽枝青藓各生长指标的净增量

Fig.4 Each growth indicator net increment of *Brachythecium plumosum* in undercanopy and intercanopy during the observation

* 表示差异显著 ($P < 0.05$), ** 表示差异极显著 ($P < 0.01$)

较多时未见这种现象。当配子体与培养基接触时,产生沿配子体依次分布、且末梢分叉的簇状假根;而不与培养基接触时,假根沿配子体间隔分布,且不分叉。

表 1 羽枝青藓各生长指标增量变化

Table 1 Changes in increment of each growth index of *Brachythecium plumosum*

生长指标 Growth index	评价指标 Evaluation index	研究位置 Study site	
		冠层下 Undercanopy	冠层间 Intercanopy
植株覆盖面积 Cover area	变异系数/%	19.76	31.34
	增长率/%	173.35	118.23
主茎长 Stem length	变异系数/%	23.26	36.87
	增长率/%	106.88	34.43
分枝长 Branch length	变异系数/%	30.36	34.89
	增长率/%	82.12	100.07
分枝数 Number of branch	变异系数/%	5.71	44.24
	增长率/%	104.84	75.59

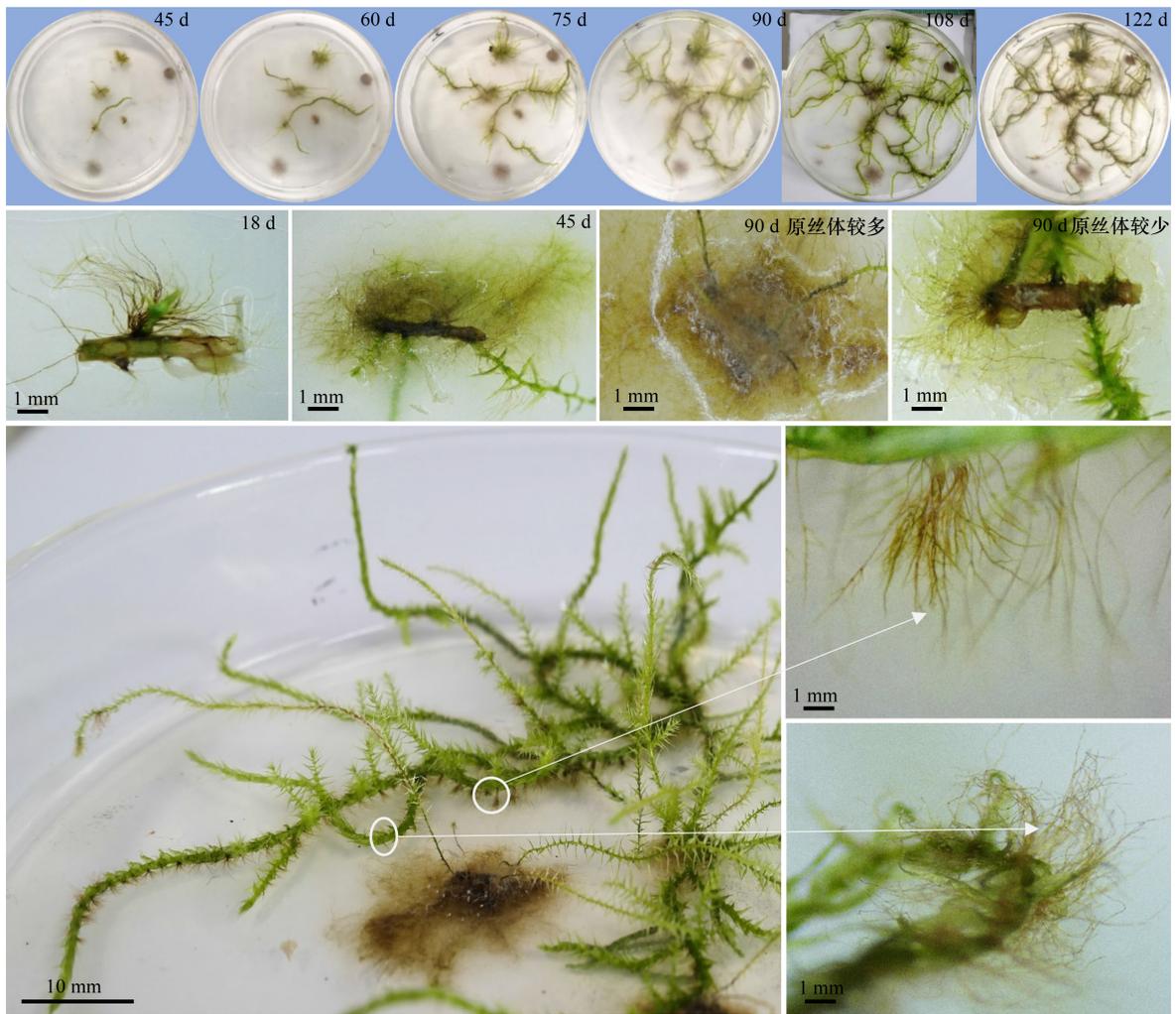


图 5 接种茎段的发育过程及发育细节图

Fig.5 Development process and details of inoculated stem segments

培养 60 d 后每个茎段平均可产生 4 个主茎和 7 个分枝,平均长度分别为 18.78 mm 和 4.57 mm;到第 90 天时,主茎和分枝的平均长度达到 27.02 mm 和 9.20 mm,平均分枝数增长到 24 个,主茎数基本无变化。盖度呈指数增长,由第 45 天的 6.8%增长至第 122 天时的 55.0%(图 6)。

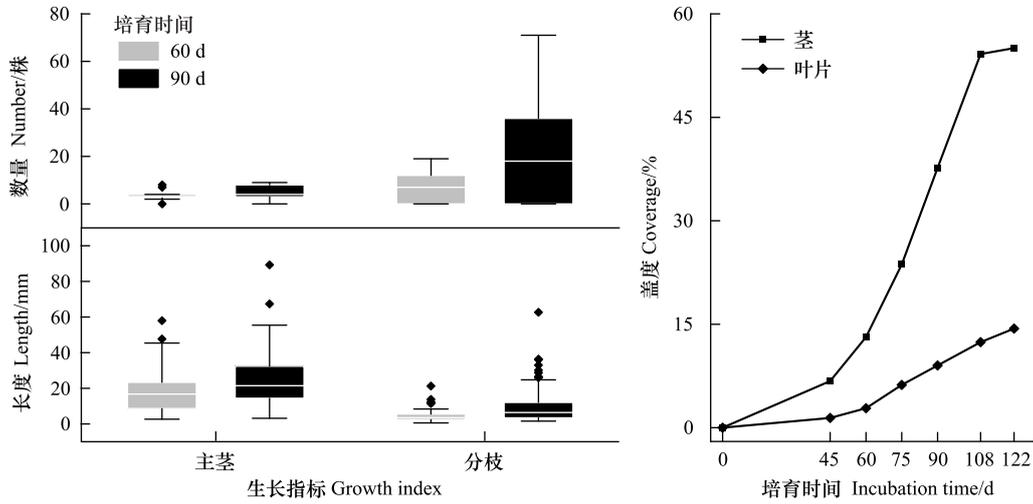


图6 接种茎段发育过程中分枝数、分枝长的差异及盖度随时间的变化情况

Fig.6 The difference of branch numbers, branch length and coverage over time during the development of inoculated stem segments

图中叶片相关的数据由成活的单株叶片测定而来

2.2.2 以叶片作为繁殖体时的发育特征

图7展示了叶片作为繁殖体时的发育过程及在第60天和第90天时发育的配子体的茎长差异。可以看出在第18天时接种的叶片因叶绿素分解而呈透明状态,到第25天时在一片叶片中发现原丝体,表明其成活率仅为3.3%。第36天时零星芽孢从原丝体上产生,到第55天已发育为明显可见的配子体,之后逐渐形成苔藓丛。产生的配子体很少与基质接触,上面有假根零星发育。原丝体结构与接种的茎产生的一致。主茎数在第90天时达到19个,平均长度由第60天的7.89 mm增长到15.92 mm,最长可达36.39 mm。分枝数较多且长度介于1.5—2.5 mm。到122天时,由该叶片产生的盖度接近15%(图6)。

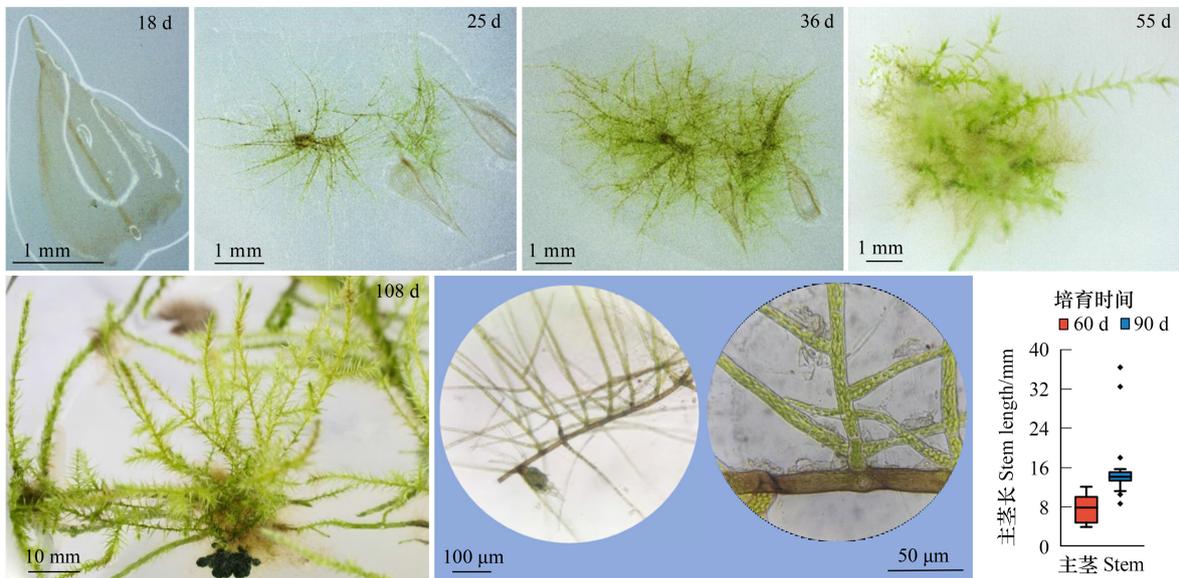


图7 叶片发育为配子体过程中的形态变化及主茎长度变化

Fig.7 Morphological changes and stem length changes during the development of leaves into gametophytes

2.3 营养液对羽枝青藓及岩石表层的影响

营养液供给充足时,岩石表层羽枝青藓茎长增加,在第54天时已见明显扩张趋势,之后两块岩石上的羽

枝青藓产生了不同变化。第一块岩石上的羽枝青藓在 13 d 后发黄干枯,周围有大量白色真菌,岩石表层及营养液被直链藻 (*Melosira*) 覆盖;更换营养液后新植株迅速发育,到第 115 天时长已超过 3 cm。而另一岩石上的苔藓植株虽未干枯,但部分被伪枝藻 (*Scytonema*) 覆盖,后期可能对其生长造成威胁。对照处理中有零星新的植株产生,但原有的植株有退化现象。显微镜下观察发现在有苔藓植株生长的周围有大量原丝体发育,条件适宜时转化为配子体;而在较远的岩石边缘有棕色、成网状的轴丝体产生,未见配子体发育(图 8)。

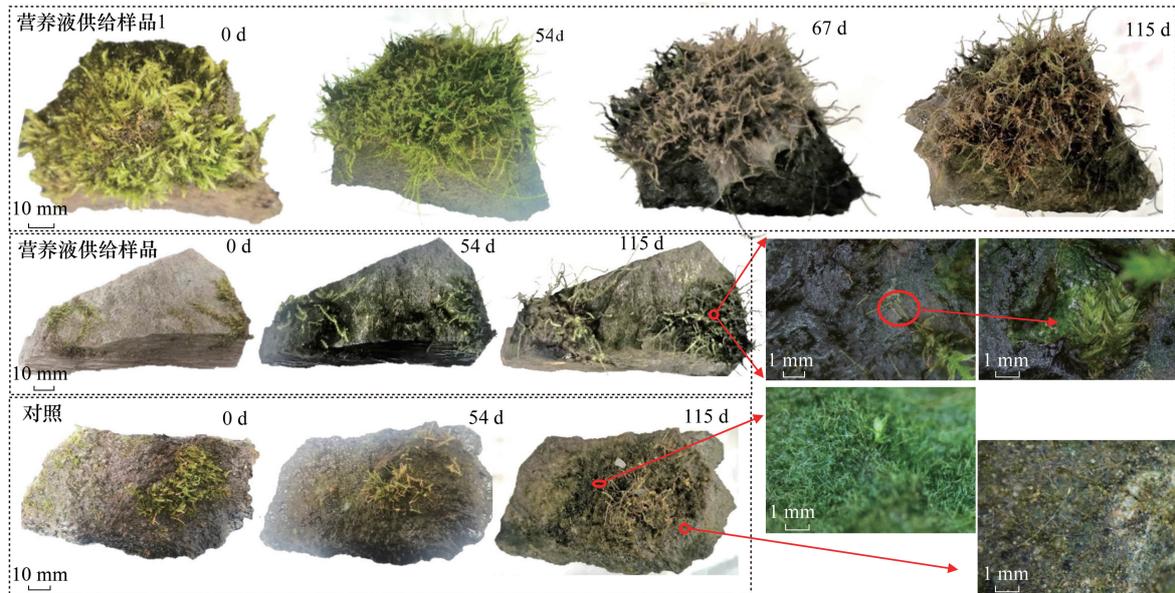


图 8 不同营养液供给模式下羽枝青藓及岩石表层随时间的变化情况

Fig.8 Changes of *Brachythecium plumosum* and rock surface over time under different nutrient solution supply models

3 讨论

3.1 羽枝青藓的形态特征及其对微环境变化的响应

羽枝青藓侧枝随主茎同步发育,该形态可帮助其应对对岩石表层的不利环境。羽枝青藓隶属青藓科青藓属,茎匍匐,长 4—10 cm,具束状假根,是典型的侧蒴藓类植物。在发育过程中,分枝沿主茎密集分布,部分与岩石表层形成一定夹角(图 3)。这种形态可有效利用太阳辐射并减少周围空气流动,降低了苔藓植株和岩石表层的水分蒸发速率。而分枝中存储的水分也可在岩石表层干燥时及时向下补充,维持周围适宜的微生境。因此,单株的羽枝青藓也具有一定的逆境适应能力。随着生长时间延长,盖度逐渐增加的羽枝青藓对逆境的适应能力持续增强,并产生次生茎向周围扩散,逐渐实现岩石表层的全覆盖。

秦岭岩石生境中,微环境对羽枝青藓发育可产生显著影响。本研究区植被盖度超过 70%,温度适宜且降水充足(77 d 内降雨量达到 209.31 mm),空气湿度维持在 80% 以上,是苔藓植物生长的绝佳生境。我们的研究表明冠层下羽枝青藓的覆盖面积和主茎的生长速率分别是冠层间的 3.5 倍和 3.3 倍,且变异系数较小。但两个区域除光照强度外(冠层下较冠层间降低 15%—55%),岩石表层温度和空气湿度的变幅不超过 4%。推测可能的原因有三点:1) 冠层遮阴延长了羽枝青藓的光合作用时间。大多数苔藓植物依赖液态水进行光合,但过量的液态水补给会堵塞叶片气孔,阻碍 CO_2 吸收,只有当叶片完全膨胀且外部水分含量较少时才可保持最大光合速率,而冠层遮阴可最大程度地延长这一有效过程^[39—40];2) 冠层遮阴延长了岩石表层微生物的生理活动时间。微生物是生物结皮的重要组成部分,可分泌脱落酸、生长素、细胞分裂素等有助于苔藓植物发育和提高其抗性的植物激素^[41—43]。微生物会在非生物胁迫下进入休眠状态,而冠层间岩石表层因接受更高的光照强度而更易干燥,因此微生物处于休眠状态的时间更长^[44—45];3) 降水穿透冠层时淋溶叶片表面的养

分元素,尤其是 K 和 P,为冠层下羽枝青藓的生长提供了更多的养分供给^[46-48]。很显然,保持岩面及苔藓植株湿润也对羽枝青藓的发育至关重要。

3.2 羽枝青藓不同繁殖体的生长差异机制

除孢子外,苔藓植物常通过破碎的植物体向外扩散,它们的细胞是全能的,都具有发育为配子体的潜力^[28,49]。在本试验中,接种的茎和叶片最终都产生了配子体,其中茎的成活率为 100%,配子体由茎直接发育而来;叶片的成活率仅有 3.3%,配子体由原丝体分化而来。造成这些差异的原因可能与发育位置及二者的结构差异有关。

植物叶腋处的腋生分生组织(Axillary Meristems, AMs)可通过产生腋芽进而发育为植物分枝^[50]。其中 AMs 来源于叶腋多能细胞群的细胞分化,受 SHOOT MERISTEMLESS(STM)基因调控,而过量的生长素会降低 STM 基因表达,从而抑制腋芽发育^[51-52]。因此,在本试验中接种的茎段可直接产生配子体可能有以下三个原因:1)接种的茎段长约 2 mm,虽然叶片被摘除,但叶腋部位的多能细胞群仍然存在;2)由表皮细胞、亚表皮细胞、薄壁细胞以及传导细胞等多层结构组成的茎对外界环境变化的抵抗力较强,绿叶素流失较少,保证了生长素的合成^[53];3)接种的茎段多为中间部位,消除了顶端优势的影响,存活细胞产生的生长素通过调控 STM 基因表达促使 AMs 形成,之后逐渐发育为配子体。茎上发育的原丝体未分化为配子体,这或许是苔藓植物内部的一种平衡机制,主要起帮助定殖及营养物质获取等功能,这对于野外初期的定殖非常重要^[54]。对于叶片而言,也可通过内源生长素的产生而促使其产生原丝体,进而发育为配子体,这与本试验结果一致^[55]。然而,本试验中的叶片成活率较低,仅一片叶片在 28 d 后产生原丝体。造成这一现象的原因主要是因为叶片结构简单,仅一层细胞结构,培育过程中叶绿素几乎全部光解,无法继续后续的生命活动,零星存活的细胞在条件适宜时产生原丝体,进而发育为配子体^[56]。

研究还发现羽枝青藓的假根形态、分布与配子体和生长基质表面是否接触有关。当二者接触时,假根沿主茎依次分布,且末端分有分叉形成,多存在于由茎直接产生的配子体上;而不接触时,假根在茎上间隔分布,末端不产生分叉,这与之前的研究结果一致^[57]。植物根系会为了适应周围环境而改变其结构,岩石表层坚硬难以定殖,假根的分叉及成簇出现增加了整体机械强度和对岩石的抓附能力,可以帮助苔藓在岩石表层更好的定殖^[58]。

3.3 长期营养液供给对羽枝青藓发育影响的动态差异

充足的营养液供给在前期促进了岩石表层羽枝青藓的发育,但在一定时间后转为抑制作用。养分是影响生物结皮发育的一个主要因素,虽然苔藓植物可从降水、扬尘及生长基质中吸收生长所需的养分,但施加营养液仍然可显著促进其发育^[6,59-60]。在试验中,羽枝青藓在无养分供给时生长缓慢,仅有零星植株发育;而当营养液供应充足时,在前期长势较好,配子体明显向外扩张。可见营养液对其发育产生了积极的促进作用,这与之前的研究结果一致。然而,羽枝青藓并未如预期的一般一直保持生长状态,而是在后期突然干枯发黄或被藻类覆盖,面临死亡威胁。这可能是因为充足的养分供应催生了大量的藻类和致病菌,其分泌的毒素对羽枝青藓的生长发育产生了毒害作用^[61-62]。虽然苔藓植物具有一定的抗菌性,但随着时间延长,积累的毒素到后期已达到整个岩石系统能承受的阈值^[63]。可见,在养护过程中,寻找一种既能有效促进苔藓植物发育,又能避免有害微生物威胁的营养液施加方式非常重要。

此外,对照处理中,虽然羽枝青藓配子体生长缓慢,但原丝体系统确广泛发育。Jang 等^[54]的研究表明原丝体尖端细胞具有营养吸收、固定和生长在基质界面的功能。因此,推测当养分供应不足时,原丝体逐渐向外扩张,从更远的地方吸收养分以供植株生长,确保自身种群延续。

3.4 羽枝青藓扩繁的实践启示

将羽枝青藓的茎和叶片作为两种不同的种源,探索各自发育的最佳条件,最大限度发挥其再生潜力,提高种源扩繁效率。种源不足是限制人工培育生物结皮生态修复实践的一个重要瓶颈。以少量自然苔藓作为种源,开展控制环境下的工程化生产是解决这一问题的根本出路。研究人员也在尝试探索室内扩繁的最优方

法^[8,64-68]。本试验结果表明,羽枝青藓的茎和叶片都可发育为配子体,但可能因光照过强,叶片极易失去叶绿素而丧失活性,造成一定浪费。因此,在后期研究中可考虑将叶片与茎分离,提供各自适宜的培养条件,或许能大大提高繁殖效率。

在人工培育过程中进行适当机械刺激,改变羽枝青藓的形态特征,提高单株苔藓植物对逆境的适应能力和再生能力。室内培育羽枝青藓时有徒长现象发生,即只长茎不分枝,且叶片稀疏,与野外自然发育的形态特征差异较大。该形态对水分的储存和维持能力较低,移植到野外时对养护措施要求较高。而有研究表明一定的机械刺激,如风流扰动,可有效抑制幼苗的徒长现象^[69]。因此,在后续研究中可以考虑进行适当机械刺激,促进羽枝青藓产生更多分枝,提高其对逆境的适应能力。

撒播种源时选择条带或棋盘状的布局方式,结合合理的养护措施,利用羽枝青藓在适宜条件下自身较快的繁殖特性向外扩张,减少种源用量。接种量过大会造成恢复效率降低和种源浪费^[70]。羽枝青藓在条件适宜时平均向外扩张速率可达到 10.38 mm/月,发育到一定程度后覆盖面积更是呈指数增长。因此,在人工扩繁过程中,撒播种源时可选择条带状或棋盘状格局,减少种源用量并提高扩繁效率。

4 结论

基于野外观测和室内试验,本研究明确了羽枝青藓的自然发育特征及不同繁殖体和长期营养供给对其发育的影响。适宜羽枝青藓发育的环境条件为:温度和光照强度分别在 20—24℃ 和 2000—6000 lx 之间、空气湿度>85%,且保持岩石表层和苔藓植株表层长期湿润。发育过程中羽枝青藓的分枝沿主茎密集分布,这种形态可改善岩石表层的微环境,提高其对逆境的适应能力。所以,一旦经环境筛选成功定殖,在条件适宜时羽枝青藓即可快速发育。羽枝青藓的茎和叶均可作为扩繁的材料,但二者的最佳培育条件不同。此外,长期营养液供给可促进羽枝青藓发育,但也存在随时间推移而被藻类和微生物胁迫的可能。建议后续研究中可通过细化接种材料、合理驯化、选择合适的种源布局方式及养护措施来提高室内扩繁效率、节省种源用量,以优化现有培育技术。

参考文献 (References):

- [1] Zhang Y B, Wang Y Z, Phillips N, Ma K P, Li J S, Wang W. Integrated maps of biodiversity in the Qinling Mountains of China for expanding protected areas. *Biological Conservation*, 2017, 210: 64-71.
- [2] 陕西省人民政府. 陕西省秦岭生态环境保护总体规划. 2020, 1-67.
- [3] 成功, 任宏涛, 陈嘉玥, 杨森, 龙凤, 管林森. 陕西秦岭地区珍稀野生动物保护研究现状及保护对策. *陕西林业科技*, 2020, 48(6): 74-79.
- [4] 邢永强. 小秦岭地区泥石流发生趋势研究. *中国水土保持*, 2007, 8: 20-23, 60.
- [5] Dong Y P, Shi X H, Sun S S, Sun J P, Hui B, He D F, Chong F B, Yang Z. Co-evolution of the Cenozoic tectonics, geomorphology, environment and ecosystem in the Qinling Mountains and adjacent areas, Central China. *Geosystems and Geoenvironment*, 2022, 1(2): 100032.
- [6] Bu C F, Li R X, Wang C, Bowker M A. Successful field cultivation of moss biocrusts on disturbed soil surfaces in the short term. *Plant and Soil*, 2018, 429(1): 227-240.
- [7] 赵茂强, 蒲婉秋, 刘文虎, 黄成敏. 岩石创面“植被-土壤”系统恢复: 影响因素与生态演替. *环境生态学*, 2020, 2(9): 1-11.
- [8] 陈祥舟, 卜崇峰, 王春, 莫秋霞, 王鹤鸣. 羽枝青藓切茎繁殖及其生长影响因子. *中南林业科技大学学报*, 2022, 42(6): 117-126.
- [9] Chen Z, Li W Y, Qiao O, Han Y, Shi J W, Li C J. The corrosiveness of artificial soil may lead to the collapse of eco-engineering projects on rock slopes in mining areas. *Ecological Engineering*, 2022, 181: 106673.
- [10] Bowker M A, Reed S C, Maestre F T, Eldridge D J. Biocrusts: the living skin of the earth. *Plant and Soil*, 2018, 429(1): 1-7.
- [11] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Eldridge D J, Bowker M A, Ochoa V, Gozalo B, Berdugo M, Val J, Singh B K. Biocrust-forming mosses mitigate the negative impacts of increasing aridity on ecosystem multifunctionality in drylands. *The New Phytologist*, 2016, 209(4): 1540-1552.
- [12] Ferrenberg S, Faist A M, Howell A, Reed S C. Biocrusts enhance soil fertility and *Bromus tectorum* growth, and interact with warming to influence germination. *Plant and Soil*, 2018, 429(1): 77-90.
- [13] Rodriguez-Caballero E, Belnap J, Büdel B, Crutzen P J, Andreae M O, Pöschl U, Weber B. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience*, 2018, 11(3): 185-189.
- [14] Antoninka A, Bowker M A, Reed S C, Doherty K. Production of greenhouse-grown biocrust mosses and associated cyanobacteria to rehabilitate dryland soil function. *Restoration Ecology*, 2016, 24(3): 324-335.

- [15] Chiquoine L P, Abella S R, Bowker M A. Rapidly restoring biological soil crusts and ecosystem functions in a severely disturbed desert ecosystem. *Ecological Applications*, 2016, 26(4): 1260-1272.
- [16] Deng S Q, Zhang D Y, Wang G H, Zhou X J, Ye C R, Fu T R, Ke T, Zhang Y R, Liu Y D, Chen L Z. Biological soil crust succession in deserts through a 59-year-long case study in China: how induced biological soil crust strategy accelerates desertification reversal from decades to years. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 141: 107665.
- [17] Wang C, Hill R L, Bu C F, Li B Y, Yuan F, Yang Y Z, Yuan S P, Zhang Z S, Cao Y X, Zhang K K. Evaluation of wind erosion control practices at a photovoltaic power station within a sandy area of northwest, China. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(4): 1854-1872.
- [18] Jackson T A. Weathering, secondary mineral genesis, and soil formation caused by lichens and mosses growing on granitic gneiss in a boreal forest environment. *Geoderma*, 2015, 251/252: 78-91.
- [19] Stark L R, Brinda J C, Greenwood J L. Propagula and shoots of *Syntrichia pagorum* (Pottiaceae) exhibit different ecological strategies of desiccation tolerance. *The Bryologist*, 2016, 119(2): 181-192.
- [20] 四川省林业和草原局. 九寨沟地震灾后裸岩边坡苔藓人工覆绿研究通过专家评价[EB/OL]. 2021. <https://www.forestry.gov.cn/main/4423/20211230/104656128382650.html>
- [21] 杨永胜, 冯伟, 袁方, 张朋, 叶菁, 卜崇峰. 快速培育黄土高原苔藓结皮的关键影响因子. *水土保持学报*, 2015, 29(4): 289-294, 299.
- [22] Glime J M. Bryophyte ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists, 2019, <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1>
- [23] Yang Y S, Zhang L, Chen X F, Wang W, Bu C F, Li Y N, Zhou H K. Effects of chemical substances on the rapid cultivation of moss crusts in a phytotron from the Loess Plateau, China. *International Journal of Phytoremediation*, 2019, 21(3): 268-278.
- [24] MacQuarrie I G, Maltzahn K E V. Correlations affecting regeneration and reactivation in *Splachnum ampullaceum* (L.) Hedw. *Canadian Journal of Botany*, 1959, 37(1): 121-134.
- [25] Zhu B, Wang T, You X, Gao M R. Nutrient release from weathering of purplish rocks in the Sichuan Basin, China¹. *Pedosphere*, 2008, 18(2): 257-264.
- [26] 龙偲, 陈中吉, 周运超, 张春来. 静水和滴水条件下碳酸盐岩溶解与主要元素释放规律初步研究. *中国岩溶*, 2015, 34(5): 452-459.
- [27] Wu Y W, Zhang J C, Wang L J, Wang Y X. A rock-weathering bacterium isolated from rock surface and its role in ecological restoration on exposed carbonate rocks. *Ecological Engineering*, 2017, 101: 162-169.
- [28] Warren S D, St Clair L L, Leavitt S D. Aerobiology and passive restoration of biological soil crusts. *Aerobiologia*, 2019, 35: 45-56.
- [29] 叶永忠, 袁志良, 尤扬, 李孝伟. 小秦岭自然保护区苔藓植物区系分析. *西北植物学报*, 2004, 24(8): 1472-1475.
- [30] 陈清. 秦岭地区苔类植物区系及拟大萼苔属植物研究[D]. 西安: 西北大学, 2008.
- [31] 陈云, 冯佳伟, 牛帅, 许宁, 韩军旺, 叶永忠, 袁志良. 小秦岭自然保护区苔藓植物群落数量分类、排序及多样性垂直格局. *生态学报*, 2017, 37(8): 2653-2664.
- [32] 《周至县志》编纂委员会. 周至县志. 西安: 三秦出版社, 1993.
- [33] 陈祥舟. 秦岭北麓石生苔藓的物种多样性与培育恢复[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [34] 杭伟, 戈玉莹, 刘浩宇, 江浩然, 张世航, 陶冶. 羽枝青藓和瘤柄匍灯藓对入侵植物种子萌发和幼苗生长的影响. *应用生态学报*, 2020, 31(7): 2271-2278.
- [35] 杨武, 郭水良, 方芳. 不同生境下十七种藓类植物叶的比较解剖学. *云南植物研究*, 2007, 29(4): 409-417.
- [36] 张梅娟, 沙伟. 东亚砂藓组织培养技术方法研究. *植物科学学报*, 2013, 31(6): 616-622.
- [37] 李新荣. 荒漠生物土壤结皮生态与水文学研究. 北京: 高等教育出版社, 2012.
- [38] Crouch M J C. Quantifying the Biotic Enhancement of Mineral Weathering by Moss. UK: The University of East Anglia, 2010.
- [39] Allan Green T G, Proctor M C F. Physiology of photosynthetic organisms within biological soil crusts: their adaptation, flexibility, and plasticity. Weber B, Büdel B, Belnap J. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. Cham: Springer, 2016: 347-381.
- [40] Stark L R. Ecology of desiccation tolerance in bryophytes: a conceptual framework and methodology. *The Bryologist*, 2017, 120(2): 130-165.
- [41] Pepe-Ranney C, Koechli C, Potrafka R, Andam C, Eggleston E, Garcia-Pichel F, Buckley D H. Non-cyanobacterial diazotrophs mediate dinitrogen fixation in biological soil crusts during early crust formation. *The ISME Journal*, 2016, 10(2): 287-298.
- [42] Rossi F, Li H, Liu Y D, De Philippis R. Cyanobacterial inoculation (cyanobacterisation): perspectives for the development of a standardized multifunctional technology for soil fertilization and desertification reversal. *Earth-Science Reviews*, 2017, 171: 28-43.
- [43] Saleem M, Hu J, Jousset A. More than the sum of its parts: microbiome biodiversity as a driver of plant growth and soil health. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2019, 50: 145-168.
- [44] Lennon J T, Jones S E. Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(2): 119-130.
- [45] Sokol N W, Slessarev E, Marschmann G L, Nicolas A, Blazewicz S J, Brodie E L, Firestone M K, Foley M M, Hestrin R, Hungate B A, Koch B J, Stone B W, Sullivan M B, Zablocki O, Pett-Ridge J. Life and death in the soil microbiome: how ecological processes influence biogeochemistry. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(7): 415-430.
- [46] Zhang Y M, Aradottir A L, Serpe M, Boeken B. Interactions of biological soil crusts with vascular plants. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. Cham: Springer International Publishing, 2016: 385-406.

- [47] Belnap J. Biological phosphorus cycling in dryland regions. Bünemann E, Oberson A, Frossard E. *Soil Biology*. Berlin, Springer, Heidelberg, 2011: 371-406.
- [48] 吴鹏程. 苔藓植物生物学. 北京: 科学出版社, 1998.
- [49] Warren S D, Clair L L, Stark L R, Lewis L A, Pombubpa N, Kurbessoian T, Stajich J E, Aanderud Z T. Reproduction and dispersal of biological soil crust organisms. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019, 7: 1-17.
- [50] 裴河欢, 万凌云, 潘丽梅, 韦树根, 龙海荣, 韦莹, 冀晓雯, 付金娥. 植物激素调控腋生分生组织发育的研究进展. *广西科学*, 2021, 28(5): 482-490.
- [51] Wang Y, Wang J, Shi B H, Yu T, Qi J Y, Meyerowitz E M, Jiao Y L. The stem cell niche in leaf axils is established by auxin and cytokinin in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2014, 26(5): 2055-2067.
- [52] Shi B H, Zhang C, Tian C H, Wang J, Wang Q, Xu T F, Xu Y, Ohno C, Sablowski R, Heisler M G, Theres K, Wang Y, Jiao Y L. Two-step regulation of a meristematic cell population acting in shoot branching in *Arabidopsis*. *PLoS Genetics*, 2016, 12(7): e1006168.
- [53] Roberts A W, Roberts E M, Haigler C H. Moss cell walls: structure and biosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, 2012, 3: 166.
- [54] Jang G, Dolan L. Auxin promotes the transition from chloronema to caulonema in moss protonema by positively regulating PpRSL1 and PpRSL2 in *Physcomitrella patens*. *New Phytologist*, 2011, 192(2): 319-327.
- [55] 倪伟平. 生长素在小立碗藓离体叶再生过程中作用的初探[D]. 上海: 华东师范大学, 2013.
- [56] Menand B, Yi K K, Jouannic S, Hoffmann L, Ryan E, Linstead P, Schaefer D G, Dolan L. An ancient mechanism controls the development of cells with a rooting function in land plants. *Science*, 2007, 316(5830): 1477-1480.
- [57] Odu E A. The adaptive importance of moss rhizoids for attachment to the substratum. *Journal of Bryology*, 1978, 10(2): 163-181.
- [58] Yamaura R, Tamaoki D, Kamachi H, Yamauchi D, Mineyuki Y, Uesugi K, Hoshino M, Suzuki T, Shimazu T, Kasahara H, Kamada M, Hanba Y T, Kume A, Fujita T, Karahara I. Three-dimensionally visualized rhizoid system of moss, *Physcomitrium patens*, by refraction-contrast X-ray micro-computed tomography. *Microscopy*, 2022, 71(6): 364-373.
- [59] Bowker M A, Belnap J, Davidson D W, Phillips S L. Evidence for micronutrient limitation of biological soil crusts: importance to arid-lands restoration. *Ecological Applications*, 2005, 15(6): 1941-1951.
- [60] Porada P. Process-based Modelling of Lichens and Bryophytes and their Role in Global Biogeochemical Cycles. Mainz: Johannes Gutenberg-University, 2013.
- [61] Sellner K G, Doucette G J, Kirkpatrick G J. Harmful algal blooms: causes, impacts and detection. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 2003, 30(7): 383-406.
- [62] Martínez-Abaigar J, Núñez-Olivera E, Matcham H W, Duckett J G. Interactions between parasitic fungi and mosses: pegged and swollen-tipped rhizoids in *Funaria* and *Bryum*. *Journal of Bryology*, 2005, 27(1): 47-53.
- [63] 汪庆, 罗宣. 苔藓植物的主要次生代谢产物与有害生物防治. *贵州科学*, 2001, 19(4): 93-100.
- [64] Antoninka A, Bowker M A, Chuckran P, Barger N N, Reed S, Belnap J. Maximizing establishment and survivorship of field-collected and greenhouse-cultivated biocrusts in a semi-cold desert. *Plant and Soil*, 2018, 429(1): 213-225.
- [65] Bowker M A, Antoninka A J, Chuckran P F. Improving field success of biocrust rehabilitation materials: hardening the organisms or softening the environment? *Restoration Ecology*, 2020, 28(S2): S177-S186.
- [66] Doherty K D, Grover H S, Bowker M A, Durham R A, Antoninka A J, Ramsey P W. Producing moss-colonized burlap fabric in a fog chamber for restoration of biocrust. *Ecological Engineering*, 2020, 158: 106019.
- [67] Giraldo-Silva A, Nelson C, Barger N N, Garcia-Pichel F. Nursing biocrusts: isolation, cultivation, and fitness test of indigenous cyanobacteria. *Restoration Ecology*, 2019, 27(4): 793-803.
- [68] 白雪强, 田畅, 李亚红, 鞠孟辰, 王春, 韦应欣, 卜崇峰. 外源添加物对沙地苔藓结皮扩繁发育的促进作用. *水土保持学报*, 2020, 34(6): 172-177, 184.
- [69] 刘正光. 风扰气流抑制番茄幼苗徒长的力学-生理-生长关联机理研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [70] Sorochkina K, Ayuso S V, Garcia-Pichel F. Establishing rates of lateral expansion of cyanobacterial biological soil crusts for optimal restoration. *Plant and Soil*, 2018, 429(1): 199-211.