

黄土丘陵区 6 种侧蒴藓类植物营养繁殖特征

孙 会¹, 赵允格², 高丽倩², 魏玉清^{1*}, 郝正刚¹

(1 北方民族大学 生物科学与工程学院, 银川 750021; 2 西北农林科技大学 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:侧蒴藓类植物是苔藓植物中体型较大的类群, 形态结构复杂, 在水土保持、水源涵养等方面有巨大的应用潜力。该研究以黄土丘陵区 6 种常见侧蒴藓类植物为材料, 采用人工气候室培养, 研究了不同侧蒴藓类植物营养繁殖特征及种间差异。结果显示: (1) 6 种侧蒴藓类植物具有较强的繁殖能力, 平均 10 d 和 17 d 均萌发新配子体和原丝体; 营养繁殖中, 6 种藓新配子体萌发时间早于原丝体, 其中青藓 (*Brachythecium albicans*) 的新配子体萌发最早, 镰叶灰藓 (*Hypnum bambergeri*) 萌发最晚。 (2) 6 种藓新配子体的发枝长度、发枝数量在培养过程中均呈先增加后平稳的趋势, 发枝长度在萌发后第 21 天均趋于平稳, 发枝数量在第 28 天时均趋于平稳; 藓盖度除柳叶藓 (*Amblystegium serpens*) 在培养结束前继续增加外其余藓种在生长 42 d 后趋于平稳, 其中青藓的发枝长度、发枝数量、盖度增幅最明显, 分别较萌发前增加 4.73 mm、1.53 条、46.22%。 (3) 6 种藓盖度、新配子体发枝长度及发枝数量的增长速率差异显著, 其中青藓 3 个指标的增长速率均显著高于其他藓种 ($P < 0.05$), 分别为 $0.97\% \cdot d^{-1}$ 、 $0.24 mm \cdot d^{-1}$ 和 $0.101 条 \cdot d^{-1}$ 。发枝长度增加速率最慢的是鳞叶藓 (*Taxiphyllum taxirameums*), 为 $0.17 mm \cdot d^{-1}$ 、发枝数量增加速率最慢的是镰叶灰藓, 为 $0.041 条 \cdot d^{-1}$ 、盖度增加速率最慢的是荫地绢藓 (*Entodon caliginosus*), 为 $0.46\% \cdot d^{-1}$ 。结果表明, 黄土丘陵区 6 种常见侧蒴藓类植物通过人工培养均可进行营养繁殖, 但营养繁殖存在种间差异, 其中青藓的营养繁殖能力优势显著。本研究明确了侧蒴藓类植物营养繁殖特征及人工培养的可能性, 可为该藓类植物在水土保持及生态恢复中的应用提供科学依据。

关键词:侧蒴藓类植物; 人工培养; 发枝长度; 发枝数量; 藓盖度; 生长速率

中图分类号: Q949.35; Q945.5

文献标志码: A

Vegetative Propagation Characteristics Six Pleurocarpous Mosses from Hilly Loess Plateau Region

SUN Hui¹, ZHAO Yunge², GAO Liqian², WEI Yuqing^{1*}, HAO Zhenggang¹

(1 College of Biological Science and Engineering, North Minzu University, Yinchuan 750021, China; 2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Pleurocarpous mosses, a group of bryophytes with large size, have complex morphological structure and play important roles in soil and water conservation. In this study, vegetative propagation of six species of pleurocarpous mosses that collected from the typical Hilly Loess Plateau region were investigated

收稿日期: 2018-08-28; 修改稿收到日期: 2018-10-31

基金项目: 国家自然科学基金(41571268); 国家民委北方民族大学生态学一流学科 2018 年度建设经费; 北方民族大学生物科学与工程学院 2018 年度研究生创新项目

作者简介: 孙 会(1989—), 男, 研究生, 主要从事植物逆境生理研究。E-mail: sunhui21412@163.com

* 通信作者: 魏玉清, 博士, 教授, 主要从事植物逆境生理研究。E-mail: weiyuqing@162.com

by artificial cultivation experiment, so as to determine their characteristics and inter-specific differences. The results showed that: (1) the six species of moss exhibited strong regenerative capacities. The germination times of the new gametophyte and protonema averaged out to 10th and 17th day of cultivation, respectively. Furthermore, the germination time of gametophyte of the six mosses was earlier than that of proteome. Among the six mosses, *Brachyhecyum albicans* was the first one that germinated gametophyte and *Hypnum bambergeri* was the last one. (2) During cultivation period, the branch length, branch number and coverage of the six mosses showed an increasing trend along with the increasing of cultivation time, and stabilized, thereafter. The branch length and number of the six mosses tended to be stable in the 21st and 28th day after germination, respectively. Coverage of the six mosses, except *Amblystegium serpens*, whose coverage continued to increase, began to stabilize after 42-day cultivation. *B. albicans* showed the largest increase of branch length, branch number and coverage, which were 4.73 mm, 1.53 and 46.22%, respectively. (3) The average rate of coverage, branch length and branch number showed significant differences between moss species. The three indices of *B. albicans* are 0.97% · d⁻¹, 0.24 mm · d⁻¹ and 0.101 shoot · d⁻¹, respectively. They are significantly higher than those of other species ($P < 0.05$). The slowest rate of branch length, branch number and coverage were observed in *Taxiphyllum taxirameums* (0.17 mm · d⁻¹), *Hypnum bambergeri* (0.041 shoot · d⁻¹) and *Entodon caliginosus* (0.46% · d⁻¹). The results showed a strong reproductive and artificial cultivation capacity of the six species of common pleurocarpous moss from Hilly Loess Plateau region. Further, *B. albicans* showed an advantage over other species. This is as earlier report on the reproductive and cultivation capacity on the pleurocarpous mosses in the region, which may provide support for the application of such moss species in soil and water conservation and ecological restoration.

Key words: pleurocarpous mosses; artificial cultivation; branch length; branch number; coverage; growth rate

苔藓是最低等的高等植物,是很多生态系统中的先锋物种,被誉为生态系统的拓荒者。其中,侧蒴藓类是苔藓植物门中形体较大、形态结构较复杂的一种类群^[1]。侧蒴藓类以匍匐的形态密集分布,能够在基质上形成紧密交织状的覆盖层,具有强大的吸水能力,在水土保持和水源涵养中起着重要作用^[2]。研究表明,中国贺兰山云杉林下侧蒴藓类饱和持水量为 2 kg · hm⁻²;长白山高山冻原植被的苔藓层持水量为 3~5 kg · m⁻²,在雨后可吸收 3 mm 左右的雨水,并通过缓慢向土壤中释放水分来维持湿润环境^[3-4]。同时,发育良好的藓类植物能够减少雨滴对土壤的打击而减少土壤侵蚀^[5-6],具有显著的水土保持功能。此外,苔藓植物在 CO₂ 固定、营养物质循环与贮存等方面也有重要的生态功能^[7]。研究表明,在寒温带针叶林中藓类植物是主要的生产者,年净产量达 200~900 g · m⁻²^[8],而在温带森林中藓类植物的年固碳量可达 200 g · m⁻²^[9],中国长白山云冷杉暗针叶林中苔藓植物生物量达 5~6 t · hm⁻²^[10]。因此,苔藓植物及其生态功能一直是为人们所关注的重要课题,特别是近年来,随着人们对退化生态系统及其恢复的重视,很多学者就苔藓植物的多样性、生态适应性、生态功能及其人工培养等展开不少研究。

纵观已有研究,可见研究者多关注于苔藓植物的分布、分类、多样性^[11-12]及其生物学特性和进化特征等^[13-14]。而关于苔藓植物的应用研究,特别是其在水土保持及生态恢复方面的应用研究起步相对较晚,主要研究了人工培养对其生长发育及其水土保持功能的影响^[15]。已有研究表明,经人工接种并赋予一定的抚育措施可加快苔藓植物的生长发育及其生态功能的恢复,在退化生态系统恢复方面具有巨大的潜力^[16]。然而,目前已有研究主要针对形态较小的顶生蒴藓^[16-18]。侧蒴藓类是苔藓植物门中广泛分布的种群,具有体型大、材料易于获取等优势,已有研究表明,侧蒴藓类具有很好的人工栽培潜力。如杜宝明等以大灰藓为对象,研究了不同光照对其培养的影响,结果表明 60% 的遮光有利于其盖度增加且盖度高达 93% 以上^[19]。但是目前国内研究对侧蒴藓类人工培养的关注较少,更缺乏不同藓种的对比研究,限制了侧蒴藓类植物的应用。

黄土丘陵区苔藓植物种类丰富,主要以温带性种类为主,其中青藓科 (Brachytheciaceae)、丛藓科 (Pottiaceae)、灰藓科 (Hypnaceae)、真藓科 (Bryaceae)、羽藓科 (Thuidiaceae)、柳叶藓科 (Amblystegiaceae)、紫萼藓科 (Grimmiaceae)、金发藓科 (Polytrichaceae) 等所占比重较大^[20,21]。笔者也通

过调查发现黄土丘陵区厚角绢藓(*Entodon concin-nus*)、柳叶藓(*Amblystegium serpens*)、青藓(*Brachythecium albicans*)、鳞叶藓(*Taxiphyllum taxirameums*)、镰叶灰藓(*Hypnum bambergeri*)、荫地绢藓(*Entodon caliginosus*)等广泛分布,是研究区的常见藓种。因此,本研究以黄土丘陵区常见 6 种侧蒴藓类植物(具体见 1.1 供试材料)为对象,通过室内培养,采用切茎撒播法,对比研究了 6 种侧蒴藓类植物营养繁殖及生长发育过程,以期为藓类植物在水土保持及生态恢复中的应用提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料

研究采用典型黄土丘陵区陕西省安塞县纸坊沟流域的厚角绢藓、青藓和富县子午岭林区的荫地绢藓、柳叶藓、鳞叶藓、镰叶灰藓 6 种侧蒴藓类植物为实验材料,样品在第二作者的协助下并参考苔藓植物图鉴等书籍资料进行鉴定^[22-27],其形态特征见表 1。

1.2 样品采集与处理

1.2.1 采样区概况 供试侧蒴藓类植物主要采自位于典型黄土丘陵区的陕西省安塞县纸坊沟流域和富县子午岭林区。纸坊沟流域(E109°19'30",N36°51'30")属暖温带半干旱气候,年辐射总量为 493 kJ·cm⁻²,年均气温 8.8℃,≥0℃的积温 3 733.5℃;多年年均降水量为 549 mm,降水年内分布不均,多暴雨,7~9 月份的降水量占全年降水的 60%左右,年蒸发量大于 1 463 mm。该流域主要优势植物种为刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、丁香(*Syringa oblata*)、狼牙刺(*Sophora viciifolia*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)、铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、芡蒿(*Artemisia giraldii*)等。

富县子午岭林区(E109°08'~109°11',N36°04'~36°05')地貌类型属梁状黄土丘陵沟壑区,海拔高程 920~1 683 m,相对高差 100~150 m,沟谷密度 4.5 km·km⁻²。年均气温 9℃,多年平均降雨量 577 mm,多集中在 7、8、9 三个月,占全年降雨的 60%以上,属于暖温带半湿润气候。主要树种有山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphyl-la*)、辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、榆树(*Ulmus pumila*)和杜梨(*Pyrus betulaeifolia*)等。林下草灌覆盖度达 90%以上,主要有绣线菊(*Spiraea salici-folia*)、胡枝子(*Lespedeza buergeri*)、栒子叶柳

(*Salix karelinii*)、黄刺玫、山桃(*Prunus davidi-ana*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、铁杆蒿、白草(*Pennisetum centrasiatricum*)、羽茅(*Achnatherum sibiricum*)、野菊(*Dendranthema indicum*)等,林下枯枝落叶层厚度 2~5 cm。阴坡及半阴坡的森林长势较阳坡好,梁峁顶部多早生草灌植被,局部有散生的杜梨分布。

在安塞纸坊沟采样区,侧蒴藓类植物主要分布在沟坡的刺槐林下,盖度约为 10%左右,以青藓科和绢藓科为主。在富县子午岭林区,侧蒴藓类植物主要分布在针叶林的云杉和油松林及阔叶林的辽东栎林下,以灰藓科、绢藓科、羽藓科、柳叶藓科等分布为主。

1.2.2 样品采集 供试藓样品采于 2017 年 9 月 12~15 日,其中厚角绢藓和青藓采自安塞县纸坊沟流域,荫地绢藓、柳叶藓、镰叶灰藓和鳞叶藓采自富县任家台子午岭林区。同一藓种采集时选取长势相近,生境相似的作为实验材料,采样后装入透气档案袋后统一装入黑色塑料袋(避光),样品于阴凉处风干带回实验室,在 17℃环境中避光保存以备用。

1.3 研究方法

1.3.1 接种及培养方法 将采集到的 6 个藓种绿色部分用灭菌剪刀剪成 4~5 mm 长的节段作为接种材料。接种量 70 g·m⁻²,采用切茎少量多次撒播方法进行接种,撒播后用平整的小木板轻压使其与基质充分接触。采用白色塑料盒(242 mm×168 mm×50 mm)为培养容器,以过 0.25 mm 河沙和采自陕北安塞的黄绵土按质量比 1:1 混合,按 1.35 g·m⁻³的容重填装,培养基厚度约 4 cm。按田间持水量的 80%控制培养基的含水量^[36],待沙土完全被水浸湿开始接种。接种后,置于 AGC~D003N 型人工气候室(温度 17℃,光照 4 500~5 500 Lx,光周期昼 12 h/夜 12 h,空气湿度 60%~70%进行培养,期间每天观察培养基含水量的变化并及时补水,确保培养基含水量保持在田间持水量的 80%。以不接种为对照,重复 3 次。

培养基所用黄绵土的理化属性:有效氮 25.64 mg·kg⁻¹、速效磷 3.93 mg·kg⁻¹、有机质 0.66 g·kg⁻¹、全氮 24.50 g·kg⁻¹、全磷 46.12 g·kg⁻¹、速效钾 46 mg·kg⁻¹、容重 1.32 g·m⁻³、pH 8.76。

1.3.2 观测指标与方法 自培养之日起,每天观测新配子体的萌发情况,当新萌发的配子体长度 1 mm,记为新配子体开始萌发时间。在观测配子体萌发的同时,用解剖针采取接种配子体和培养基表

表 1 供试 6 个藓种的形态特征

Table 1 Morphological characteristics of the six pleurocarpous mosses

藓种 Moss species	植物体 Moss plant	茎 Stem	叶片 Leaf	毛尖 Hairpointed
厚角绢藓 <i>E. concinnus</i>	植物体大形,密集平铺成垫状生长,黄绿色有光泽 Large, in dense, flat mats, yellow-green, lustrous	茎匍匐,规则羽状分枝,短枝圆柱形,先端尖锐 Creeping, regularly pinnate, branches short, terete-foliate, tapering	叶密生,干燥时紧贴,潮湿时松散倾立。茎叶阔长圆卵形,内凹,基部不外延,先端钝圆,叶缘平滑 Crowded, stem leaves oblong-ovate, concave, base not decurrent, apex rounded-obtuse, margins smooth	无 No
阴地绢藓 <i>E. caliginosus</i>	植物体稍细弱,密集交织成垫状生长,黄绿色或棕色,有光泽 Relatively slender, soft, in dense, mats, yellow-green or brown, lustrous	茎匍匐,规则羽状分枝,枝短,圆条形,先端渐尖 Creeping, regularly pinnate, branches short, terete-foliate, gradually tapering	叶密生,干燥时紧贴,潮湿时松散倾立,茎叶阔长圆卵形,先端钝圆,常呈兜形,叶缘平滑 Crowded, stem leaves oblong-ovate, apex rounded-obtuse, usually cucullate, margins smooth	无 No
柳叶藓 <i>A. serpens</i>	植物体细弱,密集或稀疏丛生,绿色或黄绿色 Slender, soft, densely or loosely caespitose, green or yellow-green	茎匍匐,不规则分枝,分枝直立或倾立上升 Creeping, irregularly branched, branches erect-or oblique-ascending	茎叶与枝叶同形,干燥时直立潮湿时倾立,卵状披针形或披针形,不下延,先端渐成长叶尖,叶缘平展 Stem and branch leaves similar, oblong-lanceolate or lanceolate, base not decurrent, apex gradually acute, margins plane	短 Short
鳞叶藓 <i>T. taxirameum</i>	数株丛集成片状,暗绿色微带红褐色,略有光泽 Dark green, with a reddish cast, slightly lustrous	茎匍匐,不规则羽状分枝 Creeping, irregularly pinnate	叶 2 列,长卵状阔披针形,渐尖;中肋二出,甚短或缺失;叶边具细齿 Two rows of leaves, oblong-lanceolate, apex acuminate, costa double and short or ecostate, margins serrulate	长 Long
瓣叶灰藓 <i>H. bambergieri</i>	植物体中等大小,有光泽,棕黄色或黄绿色,垫状生长 Medium-sized, lustrous, brownish yellow or yellow-green, in mats	匍匐到上升,3—8 cm 长,不规则分支到亚羽状分枝,无透明表皮,皮细胞不增大,具弱中轴 Creeping to ascending, 3—8 cm, irregularly branched to subpinnate, hyalodermis absent, epidermal cell not enlarged, central strand weak	茎叶与枝叶相似,密集镰刀形或拳卷偏向一侧,内凹,平滑,长卵圆形或长披针形,叶缘平展 Stem and branch leaves similar, closely falcate or circinate-secund, concave, smooth, long-oval or long-lanceolate, margins plane	长 Long
青藓 <i>B. albicans</i>	植物体较大,密集平铺成片生长,黄绿色或带白绿色,稍具光泽 Relatively large, in dense, flat turfs, yellow-green or pale green, slightly lustrous	茎匍匐,不规则分枝,茎长短不齐,生叶枝条呈圆柱形 Creeping, irregularly branched, stems short or long, branches with leaves terete-foliate	叶密生,紧密覆瓦状排列,茎叶与枝叶同形,干燥时直立紧贴于茎,潮湿时倾立,卵状披针叶,基部略收缩,稍下延,先端渐尖,叶缘平滑 Crowded, closely imbricate, stem and branch leaves similar, ovate-lanceolate, base narrowly decurrent, apex gradually tapered, margins smooth	长 Long

面可能萌发的原丝体用显微镜观察鉴定,一旦确定是原丝体,即认为其开始萌发并记录萌发时间。新配子体开始萌发后,每盘用大头针标记 20 个接种体,测量其新发枝数量和发枝长度,每 7 天观测记录 1 次,至萌发的新配子体变化趋于稳定时停止(本研究共观测 7 次)。用 10 cm×10 cm 样方观测藓盖度,每培养盘观测 3 个样方。

1.4 统计分析

用 SPSS 19.0 对各藓种的发枝数量、发枝长度和盖度以及新配子体和原丝体的萌发时间进行正态分布检验(Kolmogorov-Smirnov test),并采用 ANOVA 进行方差分析($P<0.05$)。用 Sigmaplot.v10.0 作图。

2 结果与分析

2.1 不同藓种新配子体和原丝体萌发时间

6 种供试藓接种材料的节段在接种 1 d 后均可充分吸水进入复活状态。复活后的接种材料均在叶腋部位萌发产生新配子体,但不同藓种新配子体开始萌发的时间差异显著(表 2),表现为,青藓最易萌发新配子体,用时 7 d,其次为厚角绢藓,用时 9 d,镰叶灰藓最慢,用时 13 d。

各藓种均于接种材料周边的基质表面部位衍生出原丝体,且不同藓种原丝体萌发时间差异显著,而对照未发现侧蒴藓类植物的生长发育。6 个藓种中,鳞叶藓最易萌发原丝体,用时 14 d,其次为荫地绢藓,柳叶藓最慢,用时 22 d。原丝体萌发后,由原丝体产生配子体托,由配子体托发育成新的配子体,这个过程需要 4~5 d 的时间。发育形成的新配子体的周边可继续生长原丝体,如此反复可产生大量的原丝体和新配子体。另外,供试 6 种藓均表现为新

配子体萌发时间早于原丝体萌发时间,且开始萌发的新配子体都开始于配子体接种材料,后由原丝体萌发新配子体。6 种侧蒴藓类植物新配子体萌发时间平均先于原丝体萌发的时间为 6.5 d。其中相差最大的是柳叶藓,为 12 d,相差最小的是镰叶灰藓,为 3 d。6 种侧蒴藓类植物新配子体萌发的快慢顺序依次为:青藓>厚角绢藓>荫地绢藓=柳叶藓>鳞叶藓>镰叶灰藓。其中,萌发时间最早的青藓 7 d,与镰叶灰藓和鳞叶藓差异显著($P<0.05$)。萌发时间最晚的镰叶灰藓用时 13 d。而原丝体的萌发时间快慢顺序依次为:鳞叶藓>荫地绢藓>镰叶灰藓>青藓=厚角绢藓>柳叶藓。其中,萌发时间最早的是鳞叶藓,为 14 d,与其他藓种存在显著性差异($P<0.05$),萌发最晚的是柳叶藓 22 d,与其他藓种差异显著。

2.2 不同藓种新配子体发枝长度

培养条件下,6 种侧蒴藓类植物发枝长度变化如图 1 所示。可见,从开始萌发后第 7 天到培养结束的整个过程中,6 个藓种的发枝长度均呈先增加后趋于平稳的趋势。其中,在第 7 天到 21 天是 6 个藓种发枝长度快速增加期,平均增长速率 $1.40\text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$,21 d 后趋于平稳。在前期快速增加过程中,增加速度最快的是荫地绢藓,增加值为 4.74 mm,其次为青藓,增加值为 4.33 mm,镰叶灰藓增加最慢,增加值仅为 2.76 mm。待到培养结束即第 49 天时,发枝长度最长的是青藓,为 11.94 mm,其次是荫地绢藓,为 10.20 mm,最短的是镰叶灰藓,为 8.17 mm。从整个观测过程来看,青藓的发枝长度具

表 2 6 种侧蒴藓类植物新配子体和原丝体萌发时间

Table 2 Germination time of the new gametophyte and protonema of six pleurocarpous mosses

藓种 Moss species	萌发时间 Germination time/d	
	新配子体 Gametophyte	原丝体 Protonema
厚角绢藓 <i>E. concinnus</i>	9±2.00ab	17±1.00b
荫地绢藓 <i>E. caliginosus</i>	10±2.00ab	15±2.00b
柳叶藓 <i>A. serpens</i>	10±2.00ab	22±1.73c
鳞叶藓 <i>T. taxirameums</i>	11±2.65a	14±2.00a
镰叶灰藓 <i>H. bambergeri</i>	13±2.00a	16±1.00b
青藓 <i>B. albicans</i>	7±1.73b	17±2.00b

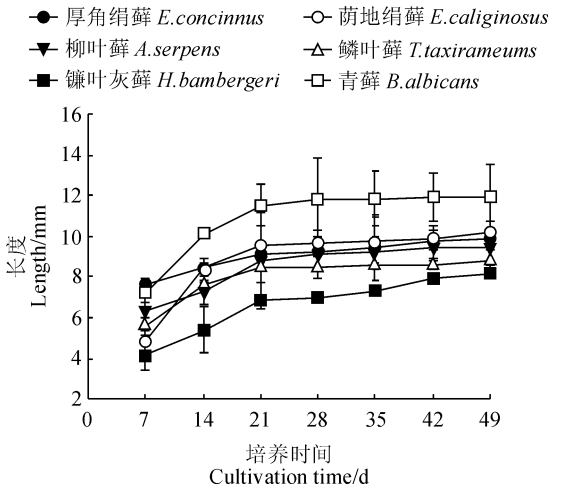


图 1 6 种侧蒴藓类植物发枝长度变化
Fig. 1 Variation of new shoot length of the six pleurocarpous mosses

有明显的优势。荫地绢藓的发枝长度变化最大,由开始到最后的 变化值为 5.35 mm,其次为青藓,变化值为 4.73 mm,变化最小的是厚角绢藓,变化值 仅为 2.25 mm。厚角绢藓的发枝长度在开始萌发的 1 周内快速接近最大值(9.90 mm),在接下来 7 周的 培养过程中,发枝长度的变化仅为 2.25 mm。而镰叶灰藓在整个观测过程中的发枝长度变化 最小。

2.3 不同藓种发枝数量

人工培养条件下黄土丘陵区常见 6 种藓发枝数 量的变化如图 2 所示。从图中可以看出,从开始观 测到观测周期结束,6 种藓发枝数量均有不同程度 增加,主要表现为前期的增加到后期趋于稳定。青 藓在整个培养过程中的发枝数量最多,平均为 4.97 条,具有明显的优势,由开始萌发的第 7 天到第 21 天缓慢增加,增加速率为 0.029 条 · d⁻¹,第 21 天到 28 天是快速增加期增加速率为 0.129 条 · d⁻¹,之后趋于稳定。其次为厚角绢藓,但优势不明显,从开 始萌发的第 7 天到 14 天有一个快速增加期,增加速 率为 0.04 条 · d⁻¹,之后趋于稳定。镰叶灰藓的发 枝数量最少,为 2.05 条,且在整个培养过程中变化 幅度最小。到培养结束,发枝数量由多到少的顺序 依次为青藓 4.97 条>厚角绢藓 2.68 条>柳叶藓 2.57 条>鳞叶藓 2.52 条>荫地绢藓 2.28 条>镰 叶灰藓 2.05 条。

2.4 培养期不同藓种盖度变化

培养条件下黄土丘陵区常见 6 种侧蒴藓类植物 盖度变化见图 3,由图可见在培养周期结束后,藓盖

度由大到小的顺序依次为青藓 48.89% > 柳叶藓 39.56% > 镰叶灰藓 30.22% > 鳞叶藓 26.67% > 厚角绢藓 24.00% > 荫地绢藓 22.26%。6 个藓 种在开始萌发的第 7 天到 21 天以接近 0.67% 的相 似增长速率增长,第 21 天到第 49 天培养结束的过 程中增长速率有所不同,其中青藓的增长速率显著 加快,最快的增长速率出现在第 21 天到 28 天,为 2.16% · d⁻¹,第 21 天到 42 天是快速上升期,上升 速率为 1.54% · d⁻¹,之后趋于稳定。柳叶藓在培 养过程中一直缓慢增加,平均增长速率为 0.94% · d⁻¹,除此之外其余藓种至培养周期结束均趋于稳 定。在培养期盖度增长速率最低的是荫地绢藓,平 均增长速率为 0.40% · d⁻¹,其增长速率在整个培 养过程中相对稳定。

2.5 不同藓种生长速率的变化

培养条件下黄土丘陵区 6 种侧蒴藓类植物的生 长速率见表 3,其中发枝长度、发枝数量和盖度的平 均速率最大的均为青藓,分别为 0.24 mm · d⁻¹、 0.101 条 · d⁻¹、0.97% · d⁻¹,且均与其他藓种差异 显著($P<0.05$)。荫地绢藓发枝长度的增加速率仅 次于青藓,与鳞叶藓和镰叶灰藓差异显著($P< 0.05$)。发枝长度的平均变化速率最小的是鳞叶藓, 为 0.17 mm · d⁻¹,与荫地绢藓也差异显著($P< 0.05$)。从发枝数量平均变化速率可知,镰叶灰藓的 变化速率最小,仅有该物种与青藓存在显著差异($P < 0.05$),而其余藓种与青藓差异不显著($P > 0.05$)。盖度平均变化速率仅次于青藓的是柳叶藓, 但与青藓差异不显著($P>0.05$),最小的是荫地绢 藓,与青藓存在显著差异($P>0.05$)。

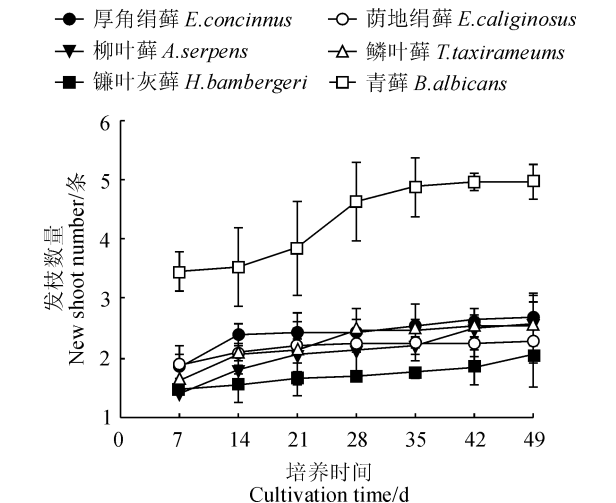


图 2 6 种侧蒴藓类植物发枝数量

Fig. 2 Variation of new shoot number of the six pleurocarpous mosses

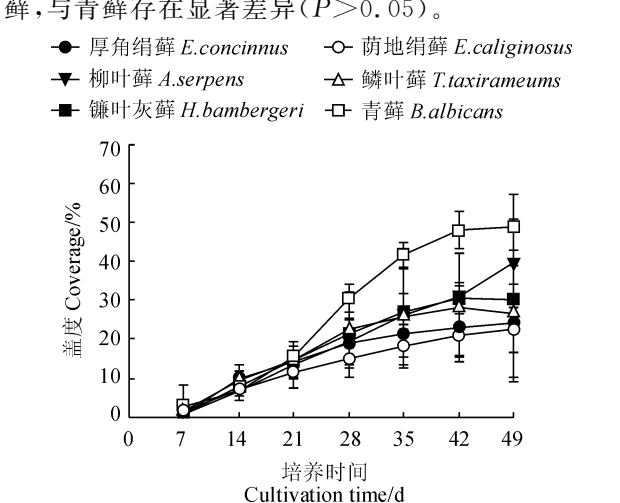


图 3 6 种侧蒴藓类植物盖度的变化

Fig. 3 Variation of coverage of the six pleurocarpous mosses

表 3 6 种侧蒴藓类植物生长速率变化

Table 3 Variation of growth rate of the six pleurocarpous mosses from the typical Hilly Loess Plateau region

藓种 Moss species	发枝长度 New shoot length (mm · d ⁻¹)	发枝数量 New shoot number(shoot · d ⁻¹)	盖度 Coverage(% · d ⁻¹)
厚角绢藓 <i>E. concinnus</i>	0.20±0.01bc	0.048±0.084b	0.49±0.31b
荫地绢藓 <i>E. caliginosus</i>	0.21±0.01b	0.050±0.013b	0.46±0.12b
柳叶藓 <i>A. serpens</i>	0.19b±0.02c	0.043±0.010b	0.81±0.23ab
鳞叶藓 <i>T. taxirameums</i>	0.17±0.01c	0.045±0.008b	0.54±0.33b
镰叶灰藓 <i>H. bambergeri</i>	0.19±0.01c	0.041±0.003b	0.62±0.08ab
青藓 <i>B. albicans</i>	0.24±0.73a	0.101±0.005a	0.97±0.17a

3 讨 论

侧蒴藓类体型较大,结构较为复杂^[1],且具有水源涵养、水土保持等多种生态功能^[2],并在环境监测、医药、园林绿化、农业等方面也有着重要作用^[26],因此被人们所重视。从开发利用的角度看,筛选藓类材料并研究其繁殖能力和方法将是今后研究的重点^[27]。

苔藓植物的配子体是由原丝体、假根、茎、枝、叶 5 部分组成。苔藓植物的繁殖主要依靠配子体进行,并且形式多样^[28]。本研究通过对黄土丘陵区常见的 6 种侧蒴藓类植物采用配子体繁殖的方式进行繁殖能力的对比,发现在培养过程中,6 种侧蒴藓类植物均有新生配子体和原丝体的萌发,均表现出新生配子体先于原丝体出现。这可能是因为接种材料的配子体茎叶碎片具有极强的繁殖能力,茎的叶腋细胞经分裂、分化先产生小枝株,之后由新生小植株经细胞分裂产生原丝体原基,由原基产生原丝体的先后顺序决定的^[29]。到培养结束的第 49 天 6 种侧蒴藓类植物的发枝长度、发枝数量和藓盖度均有明显变化,其中发枝长度最长的可达 11.94 mm(青藓),最短的也可达 8.83 mm(鳞叶藓);发枝数量亦有明显的变化,其中平均最大发枝数量为青藓的 4.97 条,最小发枝数量为镰叶灰藓(2.05 条)。盖度的变化也很明显,最大盖度为青藓的 48.89%,最小盖度为荫地绢藓的 22.67%,说明 6 种侧蒴藓类植物均可通过人工培养的方式进行繁殖,且具有很好的效果,具备应用潜力。

已有学者就该区的顶生蒴藓进行了不少人工培养研究,如杨永胜等研究了陕北安塞县的土生对齿藓(*Didymodon vinealis*)的人工培养,结果表明,在与本研究相同的培养条件下以接种量为 250 g · m⁻²,经过 60 d 的培养藓结皮的盖度仍不到 30%,

培养 50 d 藓结皮的盖度不到 25%。盖度的平均增长速率不到 0.5% · d⁻¹^[30]。陈彦芹以该区短叶扭口藓(*Barbula unguiculata*)为对象,在与本研究相同条件下进行人工培养,结果表明,经过 30 d 的培养,藓盖度为 9.8%、藓株高 0.8 mm,盖度的平均增长速率为 0.33% · d⁻¹^[16]。本研究中 6 种侧蒴藓类植物在接种量为 70 g · m⁻² 经过 49 d 的人工培养,盖度最高可达 48.89%(青藓),增长速率最高为 0.97% · d⁻¹,最小盖度为 22.6%(荫地绢藓),增长率为 0.46%。植株高度最高为 11.94 mm(青藓),最低为 8.17 mm(镰叶灰藓)。可见,侧蒴藓类的人工培养潜力相对于顶生蒴藓具有明显的优势。

另一方面,本研究结果表明,培养条件下,不同侧蒴藓类物种的营养繁殖存在明显种间差异。新生配子体的萌发和原丝体出现的时间,在培养过程中发枝长度、发枝数量和苔藓盖度的变化趋势有所不同,其中青藓的培养优势最为明显;该物种在培养过程中发枝长度、发枝数量和盖度变化均表现出明显的优势,生长速率(发枝长度、发枝数量、盖度的增长速率)高于其他藓种,且差异显著。培养周期结束青藓的发枝长度、发枝数量与盖度也均为最高。而镰叶灰藓在发枝长度和发枝数量增加量最小,盖度增加量最小的是荫地绢藓,其余藓种在 3 个观测指标中趋于两者之间。从生长速率来看,鳞叶藓和镰叶灰藓分别在发枝长度和发枝数量的生长速率变化最慢,在盖度的生长速率上变化最慢的是荫地绢藓。6 种侧蒴藓类植物繁殖能力存在差异,可能与来自不同生境的不同藓种有关,其中厚角绢藓和青藓采自陕西北部的安塞县纸坊沟流域,该地区采样点林下郁闭度为 15%~20%、年均气温 8.8℃、年均降雨量为 549 mm,而镰叶灰藓、柳叶藓、镰叶灰藓、鳞叶藓采自陕西北部的富县子午岭林区,该地区采样点林下郁闭度为 30%~70%、年均气温 9℃、年均降

雨量 576 mm。采自不同生境的不同藓种对光、温、水的需求有所不同^[2, 31-35],这可能是造成不同藓种在相同培养条件下结果存在差异的原因。此外,不同藓种的形态特征和生理特性与其生态环境有关,其营养繁殖特征的差异可能还与其生物学特性有关^[36-39],这可能也是造成其繁殖能力差异的原因之一。

4 结 论

对黄土丘陵区 6 种常见侧蒴藓类植物进行人工培养,通过对新生配子体和原丝体的萌发时间、发枝数量、发枝长度和盖度变化进行观测,得到以下结果:

参考文献:

[1] 李秀芹. 河北省侧蒴藓类植物研究[D]. 石家庄:河北师范大学, 2002.

[2] 吴玉环, 黄国宏, 高 谦, 等. 苔藓植物对环境变化的响应及适应性研究进展[J]. 应用生态学报, 2001, **12**(6): 943-946.
WU Y H, HUANG G H, GAO Q, *et al.* Research advance in response and adaptation of bryophytes to environmental change [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, **12**(6): 943-946.

[3] 白学良, 赵连梅, 孙 维, 等. 贺兰山苔藓植物物种多样性、生物量及生态学作用的研究[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 1998, **29**(1): 118-124.
BAI X L, ZHAO L M, SUN W, *et al.* A preliminary study on the species diversity, phytomass and ecological effect of bryophytes in Helan Mountain, China[J]. *Journal of Inner Mongolia University (Natural Science Edition)*, 1998, **29**(1): 118-124.

[4] 郭水良, 谢小伟, 曹 同. 长白山苔藓植物研究进展与展望[J]. 吉林林业科技, 2002, **31**(5): 1-10.
GUO S L, XIE X W, CAO T. Advance and prospect of researches on bryophytes in Changbai Mountain of northeast China [J]. *Jilin Forestry Science and Technology*, 2002, **31**(5): 1-10.

[5] 陈奇伯, 张洪江, 解明曙. 森林枯落物及其苔藓层阻延径流速度研究[J]. 北京林业大学学报, 1996, **18**(1): 1-5.
CHEN Q B, ZHANG H J, XIE M S. Study on runoff velocity retardation by forest litter and moss[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 1996, **18**(1): 1-5.

[6] ZHAO Y G, QIN N Q, WEBER B, *et al.* Response of biological soil crusts to raindrop erosivity and underlying influences in the hilly Loess Plateau region, China[J]. *Biodiversity and*

(1)黄土丘陵区 6 种侧蒴藓类植物在人工培养条件下原丝体和新配子体均可萌发,且新配子体的萌发时间早于原丝体,新配子体发枝长度、发枝数量、藓盖度从萌发开始到培养周期结束均有明显的增加。6 种藓均可进行人工培养,且与该地区顶生蒴藓的人工培养相比均表现出较好的培养潜力。

(2)黄土丘陵区常见 6 种侧蒴藓类植物的繁殖能力具有种间差异,其中青藓在发枝长度、发枝数量、藓盖度的生长速率增加最为明显,且与其余藓种存在显著性差异。青藓的营养繁殖能力,具有显著的优势。研究结果可为藓类植物在水土保持、水源涵养及修复退化的生态系统等方面应用提供科学依据。

Conservation, 2014, **23**: 1 669-1 686.

[7] 吴玉环, 程国栋, 高 谦. 苔藓植物的生态功能及在植被恢复与重建中的作用[J]. 中国沙漠, 2003, **23**(3): 215-220.
WU Y H, CHENG G D, GAO Q. Bryophyte's ecology functions and its significances in revegetation[J]. *Journal of Desert Research*, 2003, **23**(3): 215-220.

[8] CHAPIN F S, OECHEL W C, CLEVE K V, *et al.* The role of mosses in the phosphorus cycling of an Alaskan black spruce forest[J]. *Oecologia*, 1987, **74**(2): 310-315.

[9] LIETH H. Primary productivity of the major vegetation units of the world[J]. *Ecology Study*, 1975, **14**(2): 203-214.

[10] 叶 吉, 郝占庆, 戴冠华. 长白山暗针叶林苔藓植物生物量的研究[J]. 应用生态学报, 2014, **15**(5): 737-740.
YE J, HAO Z Q, DAI G H. Bryophyte biomass in dark coniferous forest of Changbai Mountain [J]. *China Journal of Applied Ecology*, 2014, **15**(5): 737-740.

[11] 吴鹏程. 苔藓植物生物学[M]. 北京:科学出版社, 1998.

[12] BELLAND R J. Multivariate study of moss distributions in relation to environment in the Gulf of St. Lawrence region Canada [J]. *Canadian Journal of Botany*, 2005, **83**(3): 243-263.

[13] 刚永运. 几种药用苔藓植物的培养及生物学特性研究[D]. 北京:首都师范大学, 2001.

[14] 周 政. 梵净山生物协同进化与适应世界遗产价值研究-以苔藓植物及树干附生苔藓的螨类为例[D]. 贵阳:贵州师范大学, 2017.

[15] 余 韵. 黄土丘陵区人工培育生物结皮对坡面水蚀的影响研究[D]. 南昌:江西农业大学, 2014.

[16] 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 Edion.), 2011, **39**(5): 44-50.
- [17] 卜崇峰, 蔡强国, 张兴昌, 等. 黄土结皮的发育机理与侵蚀效应研究[J]. 土壤学报, 2009, **46**(1): 16-23.
- BU C F, CAI Q G, ZHANG X C, *et al.* Mechanism and erosion effect of development of soil crust of loess[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2009, **46**(1): 16-23.
- [18] 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): 23-29.
- BAI X L, WANG Y, XU J, *et al.* Characteristics of reproduction and growth of mosses in the soil crust of fixed dunes in Shapotou Area[J]. *Journal of Desert Research*, 2003, **23**(2): 23-29.
- [19] 杜宝明. 大灰藓(*Hypnum plumaeforme*)的栽培和抗旱性研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2011.
- [20] 巨 斌. 中国藓类植物部分类群地理分布格局及其分布区预测的研究[D]. 上海: 上海师范大学, 2014.
- [21] 吴鹏程, 贾 渝. 中国苔藓植物的地理分区及分布类型[J]. 植物资源与环境学报, 2006, **15**(1): 1-8.
- WU P C, JIA Y. The regionalization and distribution types of the bryophytes in China[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2006, **15**(1): 1-8.
- [22] 白学良. 贺兰山苔藓植物彩图志[M]. 银川: 宁夏人民出版社, 2014: 369-441.
- [23] 白学良. 贺兰山苔藓植物[M]. 银川: 宁夏人民出版社, 2009: 211-258.
- [24] 《中国高等植物彩色图鉴》编委会. 中国高等植物彩色图鉴第一卷苔藓植物[M]. 北京: 科学出版社, 2015: 174-219.
- [25] 张 力. 中国常见植物野外识别手册: 苔藓册[M]. 北京: 商务印书馆出版社, 2016: 196-324.
- [26] SAXENA DK, HARINDER S. Uses of bryophytes [J]. *Resonance*, 2004, **9**(6): 56-65.
- [27] 朱瑞良, 王幼芳, 熊李虎. 苔藓植物研究进展(I)——我国苔藓植物研究现状与展望[J]. 西北植物学报, 2002, **22**(2): 444-451.
- ZHU R L, WANG Y F, XIONG L H. Progress in bryological research I. Status and prospects of bryological research in China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2002, **22**(2): 444-451.
- [28] SHAW J. A new approach to the experimental propagation of bryophytes [J]. *Taxon*, 1986, 35: 671-675.
- [29] 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**(1): 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]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2005, **29**(1): 164-169.
- [30] 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]. 西安: 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心, 2015.
- [31] SCHONBECK M W, BEWLEY J D. Responses of the moss *Tortula ruralis* to desiccation treatments. II. Variations in desiccation tolerance [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1981, **59**(59): 2 707-2 712.
- [32] 赵建成. 绿色流苏藓的形态特征与地理分布[J]. 干旱区研究, 1993, **10**(1): 49-52.
- ZHAO J C. A preliminary study on the morphological characters and geographical distribution of *Grossidium chlornotos* (Brid). Limpr[J]. *Arid Zone Research*, 1993, **10**(1): 49-52.
- [33] 田桂泉, 白学良, 徐杰, 等. 固定沙丘生物结皮层藓类植物形态结构及其适应性研究[J]. 河套大学学报, 2009, **25**(2): 249-255.
- [34] RINCON E, GRIME J P, RINCON E. An analysis of seasonal patterns of bryophyte growth in a natural habitat [J]. *Journal of Ecology*, 1989, **77**(1): 447-455.
- [35] PROCTORM C F. Physiological ecology: Water relation, light and temperature responses, carbon balance[M]// In A. J E Smith (ed) Bryophyte Ecology. London: Chapman and Hall, 1982, 333-382.
- [36] COTT G A W. Desert bryophytes[C]// In: Smith A J E(ed) Bryophyte Ecology. Chapman and Hall, London, 1982, 105-122.
- [37] MCCALL K K, MARTIN C E. Chlorophyll concentrations and photosynthesis in three forest understory mosses in northeastern Kansas [J]. *Bryologist*, 1991, **94**(1): 25-29.
- [38] 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): 1 129-1 134.
- 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): 1 129-1 134.
- [39] 吴鹏程. 苔藓植物生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 23-148.

(编辑: 潘新社)