

DOI: 10.11686/cyxb2024327

http://cyxb.magtech.com.cn

郭龙欣, 张铭洋, 杨永胜, 等. 外源添加物对三江源高寒草甸苔藓结皮快速培育的影响. 草业学报, 2025, 34(7): 132-144.

GUO Long-xin, ZHANG Ming-yang, YANG Yong-sheng, *et al.* Effects of exogenous additives on the rapid cultivation of moss crusts in alpine meadows of the Three-River-Source region, China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(7): 132-144.

## 外源添加物对三江源高寒草甸苔藓结皮快速培育的影响

郭龙欣<sup>1,2</sup>, 张铭洋<sup>1,3</sup>, 杨永胜<sup>1\*</sup>, 庞博<sup>1</sup>, 张振华<sup>1,4</sup>, 张秀娟<sup>2</sup>

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 青海 西宁 810008; 2. 长江大学园艺园林学院, 湖北 荆州 434025; 3. 中国科学院大学, 北京 100039; 4. 青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站, 青海 西宁 810008)

**摘要:**为探究三江源地区高寒草甸苔藓结皮快速培育方式,利用正交试验与完全组合试验相结合的设计方法,研究了养分因子、菌类和植物生长调节剂噻苯隆(TDZ)3类外源添加物对苔藓结皮生长发育过程的影响。结果表明:1)养分因子碳(C)添加显著抑制苔藓结皮株高,氮(N)、磷(P)的添加对苔藓结皮盖度和高度具有显著影响;2)菌类和TDZ添加均对苔藓结皮株高具有显著影响( $P < 0.05$ ),其中TDZ对结皮盖度具有一定抑制作用;3)TDZ与放线菌的交互作用在苔藓结皮培育过程中具有一定积极影响;4)快速培育三江源高寒草甸的最佳因子组合为巨大芽孢杆菌( $1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 基质)+蒸馏水,在人工气候室条件下培育70 d,苔藓结皮盖度、密度、株高及叶绿素a含量分别达到90.35%, 31.39株 $\cdot \text{cm}^{-2}$ , 1.86 mm和7.39  $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ 。综上,三江源地区苔藓结皮培育过程中受到外源因素影响较大,且在添加巨大芽孢杆菌条件下长势较好,研究结果为该地区退化高寒草甸苔藓结皮快速培育提供一定参考。

**关键词:**三江源;苔藓结皮;养分因子;菌类;植物生长调节剂

## Effects of exogenous additives on the rapid cultivation of moss crusts in alpine meadows of the Three-River-Source region, China

GUO Long-xin<sup>1,2</sup>, ZHANG Ming-yang<sup>1,3</sup>, YANG Yong-sheng<sup>1\*</sup>, PANG Bo<sup>1</sup>, ZHANG Zhen-hua<sup>1,4</sup>, ZHANG Xiu-juan<sup>2</sup>

1. *Key Laboratory of Plateau Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China*; 2. *College of Horticulture and Landscape Architecture, Yangtze University, Jingzhou 434025, China*; 3. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China*; 4. *Qinghai Haibei National Field Research Station of Alpine Grassland Ecosystem, Xining 810008, China*

**Abstract:** Establishment of moss crusts plays an important role in the conservation and restoration of alpine meadows in the Three-River-Source region. This research investigated methods for more rapid moss crust establishment. An orthogonal, full factorial experimentally design was used to investigate the effects of nutrient factors, a companion fungus and the plant growth regulator thidiazuron (TDZ) on the growth of moss crusts. It was found that: 1) The addition of the nutrient factor carbon (C) significantly inhibited the height of the moss crust, and the addition of nitrogen (N) and phosphorus (P) had significant effects on the coverage and height of the moss crust. 2) Fungus addition and TDZ supplementation resulted in significant increase in plant height of the moss crust ( $P < 0.05$ ), and

收稿日期: 2024-08-27; 改回日期: 2024-10-30

基金项目: 中国科学院青海省人民政府三江源国家公园联合研究专项(LHZX-2021-01)和青海省应用基础研究项目(2022-ZJ-716)资助。

作者简介: 郭龙欣(2000—), 女, 江西吉安人, 在读硕士。E-mail: 13797399897@163.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: ysyang@nwipb.cas.cn

TDZ had an inhibitory effect on crust cover; 3) The interaction of TDZ with actinomyces had some positive effects on the cultivation of moss crust; 4) In the complete combination experiment, the optimal factor combination for rapid cultivation of alpine meadow in the Three-River-Source region was *Bacillus megaterium* ( $1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  substrate) + distilled water. After 70 days growth in an artificial climate chamber under this treatment the moss crust cover was 90.35%, plant density was  $31.39 \text{ plants} \cdot \text{cm}^{-2}$ , plant height was 1.86 mm and chlorophyll a content was  $7.39 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ , respectively. In conclusion, the moss crust cultivation process in the Three-River-Source region was greatly affected by exogenous factors, and the growth was better with the addition of *B. megaterium*, which accelerated the establishment moss crust in this experiment.

**Key words:** the Three-River-Source region; moss crust; nutrient factors; fungus; plant growth regulator

苔藓结皮是由苔藓(Bryophyta)植物假根黏结地表土壤颗粒物形成的有机复合体,处于生物土壤结皮正向演替的高级阶段<sup>[1]</sup>。不仅存在于干旱和半干旱地区,在高寒地区也广泛分布<sup>[2]</sup>。作为生态演替的先锋植物,苔藓具有独特的形态特征和生理结构,能够在干旱、养分瘠薄的严寒环境中生存<sup>[3]</sup>,形成对高寒草甸水土保持<sup>[4]</sup>、物质循环、土壤固氮等生态过程<sup>[5]</sup>具有重要作用的苔藓结皮。在面临严峻退化形势的高寒草甸恢复和重建过程中具有重要作用<sup>[6]</sup>。三江源地区近几十年来面临气候变化、放牧等干扰,高寒草甸发生了不同程度的退化,退化高寒草甸的恢复与重建工作在持续开展中<sup>[7]</sup>。然而,自然条件下形成发育较稳定的苔藓结皮过程极为缓慢,可能需要几十年甚至几个世纪<sup>[8]</sup>。为最大限度地发挥苔藓结皮的诸多生态功能,科研工作者尝试通过一系列人工培育的方式,以期加快苔藓结皮形成的速度。

在苔藓结皮培育过程中,苔藓植物不仅受到光照、水分、温度等环境因子影响,还受到繁殖体类型和养分因子等的影响<sup>[9]</sup>。研究发现,在极端环境中,苔藓植物无性繁殖具有明显的优势,其茎叶碎片具有极强的繁殖能力<sup>[10]</sup>,因此在人工培育试验中应用广泛。高寒草甸区的苔藓植物养分来源有土壤、降水、大气,其中,大气被认为是苔藓矿质养分的主要来源<sup>[11]</sup>。但在培育苔藓过程中,多通过人为添加适量营养物质、微生物、植物生长调节剂改变土壤养分状况,影响苔藓植物的生长和养分积累。对大灰藓(*Hypnum plumaeforme*)的研究表明氮元素对其覆盖度和植株绿度影响较大,钾元素则对其覆盖度具有较大影响<sup>[12]</sup>。

菌类添加因其低成本、可降低化肥施用量等优点<sup>[13]</sup>,在人工培育苔藓结皮过程中具有重要的研究价值。同时,微生物是苔藓结皮的重要组分,是影响苔藓结皮生长发育的关键因子<sup>[14]</sup>。巨大芽孢杆菌具有很强的解磷作用,能够通过自身代谢或与其他生物协同作用将固定态磷转化为植物可利用的可溶态磷,参与土壤磷循环,增加土壤细菌和真菌的丰富度,促进苔藓植物生长发育<sup>[15]</sup>。植物生长调节剂噻苯隆(thidiazuron, TDZ)作为一种人工合成的高效生物调节剂,能够调节植物的离体形态发生,在植物组织培养快繁体系中得到广泛应用<sup>[16]</sup>。来自黄土高原的研究发现植物生长调节剂对苔藓结皮生长发育具有显著影响<sup>[17]</sup>,对植物愈伤组织形成和光合作用具有促进作用<sup>[18]</sup>。然而,不同生境内不同种类苔藓的繁殖生物学特征各异,目前对苔藓结皮的研究主要集中在黄土高原、毛乌素沙区及腾格里沙漠等低海拔地区<sup>[9-10, 19]</sup>,而对于海拔较高且环境十分恶劣的三江源地区<sup>[20]</sup>苔藓结皮的研究相对较少。

因此,本研究拟采用正交试验和完全组合试验相结合的设计方法,以三江源苔藓结皮为试验对象,利用光照培养箱,快速培育苔藓结皮,通过定期测定苔藓植株的生长指标(株密度、株高度、盖度),判断苔藓结皮的变化特征,系统地研究不同浓度养分因素碳(carbon, C)、氮(nitrogen, N)、磷(phosphorus, P)、钾(potassium, K)、植物生长调节剂(TDZ)以及菌类(放线菌、巨大芽孢杆菌)对三江源高寒草甸苔藓结皮发育的影响,探讨影响三江源地区苔藓结皮快速培育的关键因子。为实现三江源地区野外自然条件下苔藓结皮的培育提供理论依据,这对三江源地区退化高寒草甸的恢复和水土保持工作具有重要的现实意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料与接种材料的制备

苔藓结皮样品采样地点为青海省海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(简称海北站, 37°37' N, 101°19' E, 海拔 3200 m)。利用小铲铲取 0.5~2.5 cm 厚苔藓结皮层, 装入纸箱带回实验室自然阴干, 人工挑出肉眼可见的杂质。经鉴定, 供试苔藓结皮主要包括叶藓科、牛毛藓科、丛藓科和真藓科植物, 细分为对叶藓 (*Distichium capillaceum*)、土生对齿藓 (*Didymodon vinealis*)、黄色真藓 (*Bryum pallescens*)、细叶对齿藓 (*Didymodon perobtus*) 等, 其中以对叶藓和土生对齿藓为优势种。

培养基土壤采自青海省果洛州玛沁县。采样过程中剔除表层 0~5 cm 厚土层, 掘取 5~20 cm 的下伏土层, 运回实验室过 2 mm 筛, 并在 105 °C 下杀菌烘干备用。取一部分培养基土壤测定养分含量, 其中, 土壤全氮 5.28 g·kg<sup>-1</sup>, 全钾 0.96 g·kg<sup>-1</sup>, 有机碳 45.95 g·kg<sup>-1</sup>, 全磷 0.30 g·kg<sup>-1</sup>。

将阴干的苔藓放入多功能粉碎机(2500A, 中国永康)中 35000 r·min<sup>-1</sup> 粉碎 40 s, 制得接种材料种子土备用。

### 1.2 试验设计与方法

试验采用正交法与完全组合试验相结合, 正交试验考虑碳、氮、磷、钾(C、N、P、K)4个因素, 每个因素设置3个水平, 设计4因素3水平正交表, 共得到9个处理, 每个处理3个重复(表1)。按比例施入葡萄糖、尿素(总氮=46.4%)、粒状重过磷酸钙[有效磷(P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>)=44%]、硫酸钾(氧化钾含量=50%), 确保C、N、P、K纯量养分需求。此外, 专门设置一盆培育样品, 使用酒精燃烧法<sup>[21]</sup>测定表层土壤含水量。

选取上述养分因素正交试验末期各指标均表现较优的2种组合(简称最优组合)与菌类: 放线菌(1 g·kg<sup>-1</sup>基质)、巨大芽孢杆菌(1 g·kg<sup>-1</sup>基质), 以及植物生长调节剂噻苯隆 TDZ(1 mg·L<sup>-1</sup>)进行完全组合试验, 共8个处理, 每个处理3个重复(表2)。通过动态测定苔藓结皮的盖度、株密度、株高以及生物量, 明确室内条件下快速培育三江源区苔藓结皮的最优组合。另设置4盆培育样品, 用于专门测定0~5 cm 土壤含水量。试验开始时, 每隔3 d 测定表层土壤含水量, 试验后期, 每隔5 d 测定1次, 使土壤表层含水量维持在50%左右。

### 1.3 培育过程与方法

在培育盒(长: 18 cm; 宽: 12 cm; 高: 5 cm, 底部均匀分布8个直径为0.5 cm的小孔)底部铺一层已消毒的纱布。将制备好的培养基土壤装入培育盒, 厚度保持在4 cm, 再将接种材料(种子土)按照试验设计平铺至基质土壤, 厚度为0.5 cm。粒状重过磷酸钙在培育材料制作期间与种子土混匀后施入, 菌类在此期间与上层2 cm 基质土混匀施入。将制备好的培育材料放置盆中, 沿盆壁向盆中加去离子水至与培育盒外沿齐平, 当培育盒中土壤表面全部湿润之后, 立即取出并放置在暗处4 h后, 施加其他养分因素以及植物生长调节剂(TDZ)。其中, 葡萄糖、尿素、硫酸钾溶于45 mL水中喷洒施入, 植物生长调节剂(TDZ)配置浓度为1 mg·L<sup>-1</sup>, 喷洒施入45 mL, 为使土壤表层含水量一致, 施用粒状重过磷酸钙的处理组需喷洒45 mL蒸馏水。

使用光照培养箱(MGC-250BP-2, 上海)在特定环境条件下(温度: 昼/夜 20 °C/10 °C, 空气湿度: 90%, 光照周期: 12 h, 表层土壤含水量 45%~50%, 光照强度为 4800 lx)进行培育。主要利用喷壶进行喷洒浇水, 一次约 45 mL。根据测定的含水量适当调整浇水含量和时间, 使表层土壤含水量维持在设定范围(50%)。试验开始时, 每隔 3 d 测定表层土壤含水量, 试验后期, 每隔 5 d 测定 1 次。使用酒精燃烧法<sup>[21]</sup>快速测定土壤表层含水量。经测

表 1 L<sub>9</sub>(3<sup>4</sup>)正交表及各因素用量

Table 1 L<sub>9</sub>(3<sup>4</sup>) orthogonal Table and dosages of each factor (g·m<sup>-2</sup>)

试验号 Test numbers	因素1 碳 Factor 1 carbon	因素2 氮 Factor 2 nitrogen	因素3 磷 Factor 3 phosphorus	因素4 钾 Factor 4 potassium
1	0	0	0	0
2	5	0	20	10
3	10	0	10	20
4	10	10	20	0
5	0	10	10	20
6	5	10	0	20
7	5	20	10	0
8	10	20	0	10
9	0	20	20	20

定,在正交试验中土壤表层含水量维持在50.54%左右,完全组合试验过程中苔藓结皮土壤表层含水量维持在50.48%左右。

#### 1.4 观测指标及方法

定期测定盖度、密度、高度。盖度采用点针样框法<sup>[18]</sup>,网格规格为1 cm×1 cm;网格焦点下有苔藓则记为1,无则记为0,至盖度趋于稳定时结束测量。密度测定是在每个培养盒中均匀选取6个1 cm×1 cm小框,计算小框内的苔藓株数,其均值则是一个培育盒中苔藓密度<sup>[18]</sup>;高度测定用电子游标卡尺(SR44,广东)随机测量培养盒内20株(数量低于20株则全部测量)苔藓植株的高度,取均值得出株高度,二者均测至试验结束。因苔藓植物矮小,采集苔藓植物生物量较为困难,参考前人文献<sup>[2]</sup>,本试验利用叶绿素a含量来表示生物量,具体测定过程参照前人研究<sup>[18]</sup>。

#### 1.5 数据分析

采用Excel对试验数据进行统计分析和作图,通过SPSS 26.0对苔藓结皮培育末期盖度、密度、株高和生物量进行单因素方差分析(One-way ANOVA,  $P=0.05$ )和多因素方差分析判断不同处理之间的差异显著性,以及不同外源添加物对苔藓结皮的快速培育影响是否显著,通过比较不同处理组的均值判断正负影响。

## 2 结果与分析

### 2.1 养分添加对苔藓结皮生长发育的影响

随着培育时间的增加,在第15天已有苔藓植株长出,至培育第92天苔藓结皮已达到大面积覆盖。不同处理的苔藓结皮盖度随培育时间的增加整体表现出快速增长趋势(图1A),在第58天,无外源添加物的处理1苔藓结皮盖度比处理4、7、8和9分别高出13.74%、31.60%、26.41%和42.29%。培育第58天后,处理1和3较其他处理组的增速减缓。至培育末期(92 d)(图1B),处理1、2和3的苔藓结皮盖度较高,分别达到97.98%、93.53%和95.82%,三者无显著差异。根据不同处理组均值比较,结合多因素方差分析结果(表3),C、N、P、K的添加对苔藓结皮盖度均具有一定抑制作用,其中,N、P影响显著( $P<0.05$ ),C、K无显著影响。

苔藓结皮密度随着培育时间的增加呈快速的的增长趋势(图2A),至第78天,处理1(无外源添加物)苔藓结皮密度比添加N肥各处理组(4、5、6、7、8、9)依次高出33.75%、30.21%、34.17%、44.17%、44.17%、57.71%。至培育末期第92天(图2B),未添加氮的处理1、2和3苔藓结皮密度均达到较高水平,分别为29.50、27.61、27.89株·cm<sup>-2</sup>,与其他处理组差异显著( $P<0.05$ )。结合多因素方差分析结果表明(表4),N、P、K的添加均对苔藓结皮密度具有抑制作用,且影响显著( $P<0.05$ )。

养分添加试验中各处理组苔藓结皮株高在35~58 d增速达到最大(图3A),其中处理1(无外源添加物)苔藓植株高度在第58天较其他添加氮肥处理组(4、5、6、7、8、9)依次高出72.25%、67.66%、73.42%、10.16%、95.18%、39.15%。第58天后处理组3苔藓结皮株高依旧保持较高增速,至第78天后趋于平稳。培育末期(第92天)(图3B)未添加N肥的处理组1、2、3苔藓结皮株高均高于其他各处理组,其中处理1和处理3达到显著水平( $P<0.05$ ),分别为2.57和2.43 mm。根据不同处理组均值比较,结合多因素方差分析(表5),结果表明C、N养分对苔藓结皮株高具有显著负面影响( $P<0.05$ ),而P、K对株高无显著影响。

表2 完全组合试验表

Table 2 Complete combination test table

处理 Treatments	养分因素 Nutrient factors	菌类 Bacteria	植物生长调节剂 Plant growth regulator
1	A	C	E
2	A	D	E
3	A	C	F
4	A	D	F
5	B	C	E
6	B	D	E
7	B	C	F
8	B	D	F

注: A代表正交试验中的处理3(碳:10 g·m<sup>-2</sup>;氮:0 g·m<sup>-2</sup>;磷:10 g·m<sup>-2</sup>;钾:20 g·m<sup>-2</sup>), B代表正交试验中的处理1(无外源养分添加), C代表放线菌(1 g·kg<sup>-1</sup>基质), D代表巨大芽孢杆菌(1 g·kg<sup>-1</sup>基质), E代表植物生长调节剂噻苯隆1 mg·L<sup>-1</sup>, F代表蒸馏水。

Note: A represents treatment 3 (carbon: 10 g·m<sup>-2</sup>; nitrogen: 0 g·m<sup>-2</sup>; phosphorus: 10 g·m<sup>-2</sup>; potassium: 20 g·m<sup>-2</sup>) in orthogonal test, B represents treatment 1 (no exogenous additives) in orthogonal test, C represents *Streptomyces* (1 g·kg<sup>-1</sup> substrate), D represents *Bacillus megaterium* (1 g·kg<sup>-1</sup> substrate), E represents plant growth regulator thidiazuron (TDZ) 1 mg·L<sup>-1</sup>, F represents distilled water.

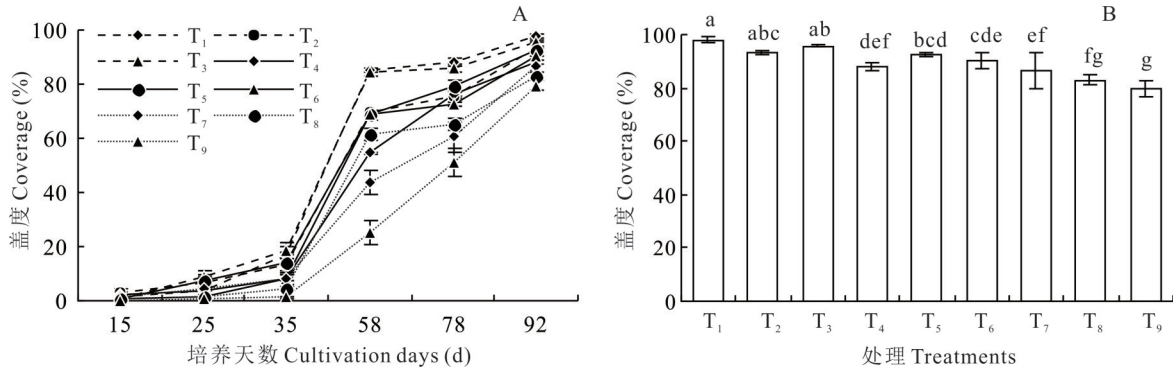


图1 正交试验不同培育天数苔藓结皮盖度动态变化(A)和培育末期苔藓结皮盖度(B)

Fig. 1 Dynamic changes of moss crust coverage in different cultivation days of orthogonal experiment (A) and moss crust coverage at the end of cultivation (B)

不同处理组分别表示 Different treatments represent: T<sub>1</sub> (C: 0 g·m<sup>-2</sup>; N: 0 g·m<sup>-2</sup>; P: 0 g·m<sup>-2</sup>; K: 0 g·m<sup>-2</sup>); T<sub>2</sub> (C: 5 g·m<sup>-2</sup>; N: 0 g·m<sup>-2</sup>; P: 20 g·m<sup>-2</sup>; K: 10 g·m<sup>-2</sup>); T<sub>3</sub> (C: 10 g·m<sup>-2</sup>; N: 0 g·m<sup>-2</sup>; P: 10 g·m<sup>-2</sup>; K: 20 g·m<sup>-2</sup>); T<sub>4</sub> (C: 10 g·m<sup>-2</sup>; N: 10 g·m<sup>-2</sup>; P: 20 g·m<sup>-2</sup>; K: 0 g·m<sup>-2</sup>); T<sub>5</sub> (C: 0 g·m<sup>-2</sup>; N: 10 g·m<sup>-2</sup>; P: 10 g·m<sup>-2</sup>; K: 20 g·m<sup>-2</sup>); T<sub>6</sub> (C: 5 g·m<sup>-2</sup>; N: 10 g·m<sup>-2</sup>; P: 0 g·m<sup>-2</sup>; K: 20 g·m<sup>-2</sup>); T<sub>7</sub> (C: 5 g·m<sup>-2</sup>; N: 20 g·m<sup>-2</sup>; P: 10 g·m<sup>-2</sup>; K: 0 g·m<sup>-2</sup>); T<sub>8</sub> (C: 10 g·m<sup>-2</sup>; N: 20 g·m<sup>-2</sup>; P: 0 g·m<sup>-2</sup>; K: 10 g·m<sup>-2</sup>); T<sub>9</sub> (C: 0 g·m<sup>-2</sup>; N: 20 g·m<sup>-2</sup>; P: 20 g·m<sup>-2</sup>; K: 20 g·m<sup>-2</sup>)。不同小写字母表示不同处理组间差异显著(P<0.05)。下同。Different lowercase letters indicated significant differences among different treatment groups (P<0.05). The same below.

表3 正交试验养分因子对苔藓结皮盖度影响的多因素方差分析

Table 3 Multi-factor analysis of variance for the effect of nutrient factors on the coverage of moss crusts in orthogonal experiment

养分因子 Nutrient factors	平方和 Sum of squares	自由度 Degrees of freedom	均方 Mean square	F统计量 F-statistic	P值 P-value
碳 Carbon (C)	0.001	2	0.000	0.449	0.645
氮 Nitrogen (N)	0.073	2	0.036	45.352	0.000
磷 Phosphorus (P)	0.010	2	0.005	6.449	0.008
钾 Potassium (K)	0.002	2	0.001	1.255	0.309

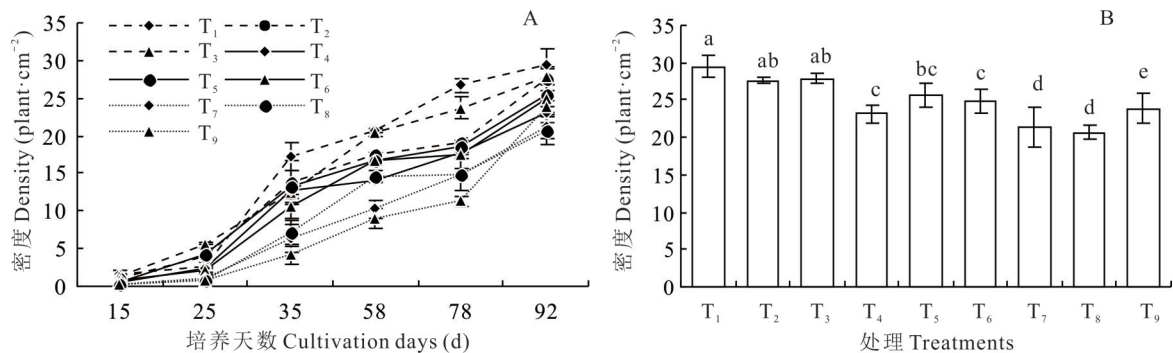


图2 正交试验不同培育天数苔藓结皮密度动态变化(A)和培育末期苔藓结皮密度(B)

Fig. 2 Dynamic changes of moss crust density in different cultivation days (A) and moss crust density at the end of cultivation (B) in orthogonal experiment

2.2 外源添加物组合对苔藓结皮生长发育的影响

根据正交试验末期各处理组高度、密度和盖度的水平选择最优组合:B(无外源添加物)和A(C:10 g·m<sup>-2</sup>;N:0 g·m<sup>-2</sup>;P:10 g·m<sup>-2</sup>;K:20 g·m<sup>-2</sup>)作为养分变量。通过完全组合试验分析不同外源添加物的组合对苔藓结皮各生长指标的影响。

表 4 正交试验各养分因素对苔藓密度影响的多因素方差分析

Table 4 Multi-factor variance analysis of the effects of nutrient factors on the density of moss crust in orthogonal experiment

养分因子 Nutrient factors	平方和 Sum of squares	自由度 Degrees of freedom	均方 Mean square	F 统计量 F-statistic	P 值 P-value
碳 Carbon (C)	7.431	2	3.716	1.944	0.172
氮 Nitrogen (N)	320.118	2	160.059	83.738	0.000
磷 Phosphorus (P)	43.190	2	21.595	11.298	0.001
钾 Potassium (K)	13.780	2	6.890	3.605	0.048

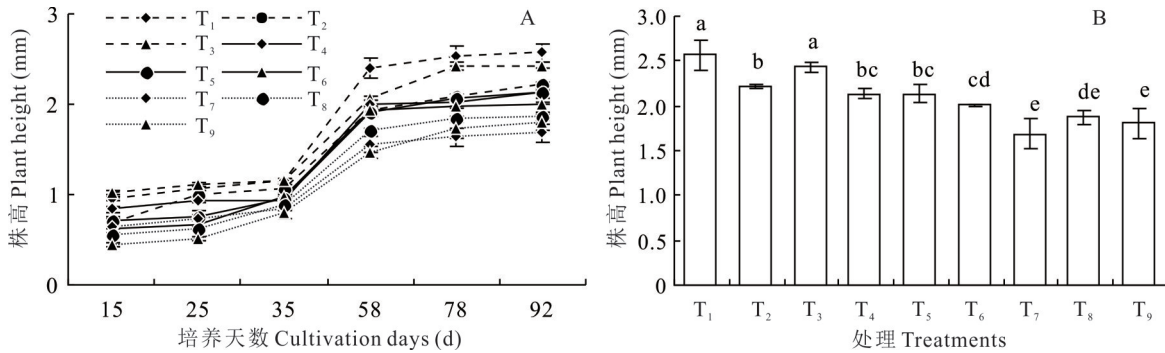


图 3 正交试验不同培育天数苔藓结皮株高动态变化(A)和培育末期苔藓结皮株高(B)

Fig. 3 Dynamic changes of plant height of moss crusts in different cultivation days (A) and plant height of moss crusts at the end of cultivation (B) in orthogonal experiment

表 5 各养分因素对苔藓结皮株高影响的多因素方差分析

Table 5 Multi-factor variance analysis of the effects of nutrient factors on the plant height of moss crust

养分因子 Nutrient factors	平方和 Sum of squares	自由度 Degrees of freedom	均方 Mean square	F 统计量 F-statistic	P 值 P-value
碳 Carbon (C)	0.214	2	0.107	9.237	0.002
氮 Nitrogen (N)	1.725	2	0.863	74.610	0.000
磷 Phosphorus (P)	0.044	2	0.022	1.891	0.180
钾 Potassium (K)	0.017	2	0.008	0.729	0.496

随培育时间的增加,苔藓结皮盖度逐渐增加。8个处理中苔藓结皮盖度的增长趋势均在10~30 d内较为缓慢,30~70 d内呈快速增长趋势(图4A)。含B(无养分添加)组合的处理5、6、7、8苔藓结皮盖度在各个时间段均高于含A(添加C、P、K养分)处理组1、2、3、4,至培育末期第70天(图4B),后者盖度表现出显著差异,前者则无显著差异。根据不同处理组均值比较,对苔藓结皮盖度进行方差分析(表6),结果表明,A(添加养分)、C(菌类添加放线菌)、E(植物生长调节剂TDZ)对苔藓结皮盖度均具有抑制作用,其中A和E达到显著水平( $P < 0.05$ )。菌类放线菌或巨大芽孢杆菌与植物生长调节剂TDZ的交互作用对苔藓结皮盖度均具有显著正向影响,A(添加养分)与植物生长调节剂TDZ的交互作用对苔藓结皮盖度具有显著负面影响( $P < 0.05$ )。

随着培育时间的增加,完全组合试验苔藓结皮密度增长速度先缓后急(图5A)。在10~30 d内,有养分添加的处理1、2、3、4苔藓结皮密度相比无养分添加的处理5、6、7、8以较慢的速度匀速增长,在培育的30~40 d内,8种处理的苔藓结皮密度增长速度均达到最高,40~70 d内,各处理的苔藓结皮密度增长速度均放缓,在整个培育期间,无养分添加处理5、6、7、8的苔藓结皮密度明显高于有养分添加处理1、2、3、4。试验末期(图5B),处理8苔藓结皮密度最高,达到 $31.39 \text{株} \cdot \text{cm}^{-2}$ ,相较于苔藓结皮密度最低的处理2高出47.93%。根据不同处理组均值比较,结合多因素方差分析结果(表7)显示,添加养分对苔藓结皮密度有显著抑制作用( $P < 0.05$ ),而菌类种类和植物生长调节剂对三江源苔藓结皮密度影响不显著( $P > 0.05$ ),且各因素的交互作用影响均不显著。

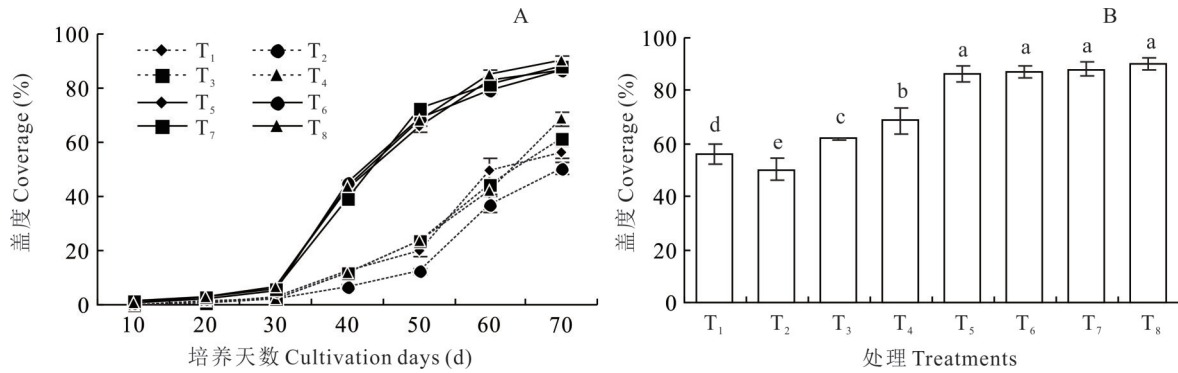


图4 完全组合试验不同培育天数苔藓结皮盖度动态变化(A)和培育末期苔藓结皮盖度(B)

Fig. 4 Dynamic changes of moss crust coverage in different cultivation days (A) and moss crust coverage at the end of cultivation (B) in complete combination experiment

不同处理组分别表示: T<sub>1</sub>(养分: A组合有养分添加; 菌类: C放线菌 1 g·kg<sup>-1</sup>; 植物生长调节剂: E 1 mg·L<sup>-1</sup>噻苯隆); T<sub>2</sub>(养分: A组合有养分添加; 菌类: D巨大芽孢杆菌 1 g·kg<sup>-1</sup>; 植物生长调节剂: E 1 mg·L<sup>-1</sup>噻苯隆); T<sub>3</sub>(养分: A组合有养分添加; 菌类: C放线菌 1 g·kg<sup>-1</sup>; 植物生长调节剂: F蒸馏水); T<sub>4</sub>(养分: A组合有养分添加; 菌类: D巨大芽孢杆菌 1 g·kg<sup>-1</sup>; 植物生长调节剂: F蒸馏水); T<sub>5</sub>(养分: B组合无养分添加; 菌类: C放线菌 1 g·kg<sup>-1</sup>; 植物生长调节剂: E 1 mg·L<sup>-1</sup>噻苯隆); T<sub>6</sub>(养分: B组合无养分添加; 菌类: D巨大芽孢杆菌 1 g·kg<sup>-1</sup>; 植物生长调节剂: E 1 mg·L<sup>-1</sup>噻苯隆); T<sub>7</sub>(养分: B组合无养分添加; 菌类: C放线菌 1 g·kg<sup>-1</sup>; 植物生长调节剂: F蒸馏水); T<sub>8</sub>(养分: B组合无养分添加; 菌类: D巨大芽孢杆菌 1 g·kg<sup>-1</sup>; 植物生长调节剂: F蒸馏水)。下同。 Different treatments represent: T<sub>1</sub> (nutrients: A combination has nutrients added; fungi: C actinomyces 1 g·kg<sup>-1</sup>; plant growth regulator: E 1 mg·L<sup>-1</sup> thidiazuron); T<sub>2</sub> (nutrients: A combination has nutrients added; bacteria: D *B. giganteum* 1 g·kg<sup>-1</sup>; plant growth regulator: E 1 mg·L<sup>-1</sup> thidiazuron); T<sub>3</sub> (nutrients: A combination has nutrients added; fungi: C actinomyces 1 g·kg<sup>-1</sup>; plant growth regulator: F distilled water); T<sub>4</sub> (nutrients: A combination has nutrients added; bacteria: D *B. giganteum* 1 g·kg<sup>-1</sup>; plant growth regulator: F distilled water); T<sub>5</sub> (nutrient: B combination without nutrient addition; fungi: C actinomyces 1 g·kg<sup>-1</sup>; plant growth regulator: E 1 mg·L<sup>-1</sup> thidiazuron); T<sub>6</sub> (nutrients: B combination without nutrients added; bacteria: D *B. giganteum* 1 g·kg<sup>-1</sup>; plant growth regulator: E 1 mg·L<sup>-1</sup> thidiazuron); T<sub>7</sub> (nutrient: B combination without nutrient addition; fungi: C actinomyces 1 g·kg<sup>-1</sup>; plant growth regulator: F distilled water); T<sub>8</sub> (nutrient: B combination without nutrient addition; bacteria: D *B. giganteum* 1 g·kg<sup>-1</sup>; plant growth regulator: F distilled water). The same below.

表6 完全组合试验外源添加物对苔藓结皮盖度的多因素方差分析

Table 6 Multi-factor analysis of variance of exogenous additives on moss crust coverage in complete combination experiment

外源添加物 Exogenous additives	平方和 Sum of squares	自由度 Degrees of freedom	均方 Mean square	F统计量 F-statistic	P值 P-value
养分因子 Nutrient factors	0.498	1	0.498	476.550	0.000
菌类 Fungus	0.000	1	0.000	0.372	0.550
植物生长调节剂 Plant-growth regulator	0.031	1	0.031	30.087	0.000
养分因子×菌类 Nutrient factors×fungus	0.000	1	0.000	0.093	0.764
菌类×植物生长调节剂 Fungus×plant-growth regulator	0.008	1	0.008	6.202	0.023
养分因子×植物生长调节剂 Nutrient factors×plant-growth regulator	0.014	1	0.014	10.914	0.004

苔藓植物株高随时间增加呈快速增长趋势(图6A),第30天后,未添加养分处理组5、6、7、8均高于添加养分处理组1、2、3、4。至培育第70天(图6B),处理8苔藓植物株高最高(1.86 mm),且与其他7个处理组差异显著( $P < 0.05$ )。根据不同处理组均值比较,结合多因素方差分析结果(表8)表明添加养分、菌类和TDZ对苔藓植物株高均具有显著抑制作用,然而,放线菌或巨大芽孢杆菌与TDZ的交互作用对苔藓植物株高具有显著促进作用( $P < 0.05$ )。

为观察不同外源添加物组合对苔藓植物生物量的影响,在完全组合试验末期,对苔藓植物叶绿素a含量进行测定,以代表生物量(图7)。处理8叶绿素a含量显著高于其他处理组,达到7.39  $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ ,相较于有养分添加的处理4高出49.75%。根据不同处理组均值比较,结合多因素方差分析(表9),结果显示,添加养分与添加TDZ对

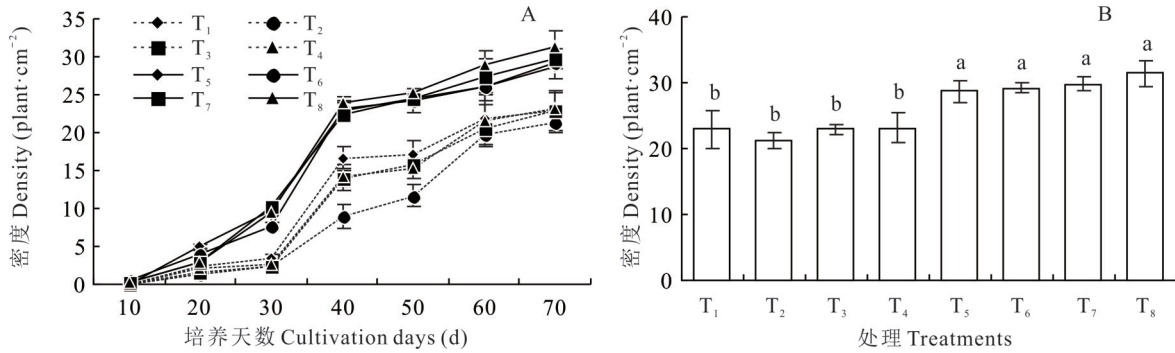


图 5 完全组合试验不同培育天数苔藓结皮密度动态变化(A)和培育末期苔藓结皮密度(B)

Fig. 5 Dynamic changes of moss crust density in different cultivation days in complete combination experiment (A) and moss crust density at the end of cultivation (B)

表 7 完全组合试验苔藓结皮密度影响因素的多因素方差分析

Table 7 Multi-factor analysis of variance of the factors affecting the density of moss crusts in complete combination experiment

外源添加物 Exogenous additives	平方和 Sum of squares	自由度 Degrees of freedom	均方 Mean square	F 统计量 F-statistic	P 值 P-value
养分因子 Nutrient factors	314.216	1	314.216	116.817	0.000
菌类 Fungus	0.138	1	0.138	0.051	0.823
植物生长调节剂 Plant-growth regulator	10.454	1	10.454	3.887	0.065
养分因子×菌类 Nutrient factors×fungus	4.318	1	4.318	1.605	0.222
菌类×植物生长调节剂 Fungus×plant-growth regulator	3.511	1	3.511	1.305	0.269
养分因子×植物生长调节剂 Nutrient factors×plant-growth regulator	0.721	1	0.721	0.268	0.611

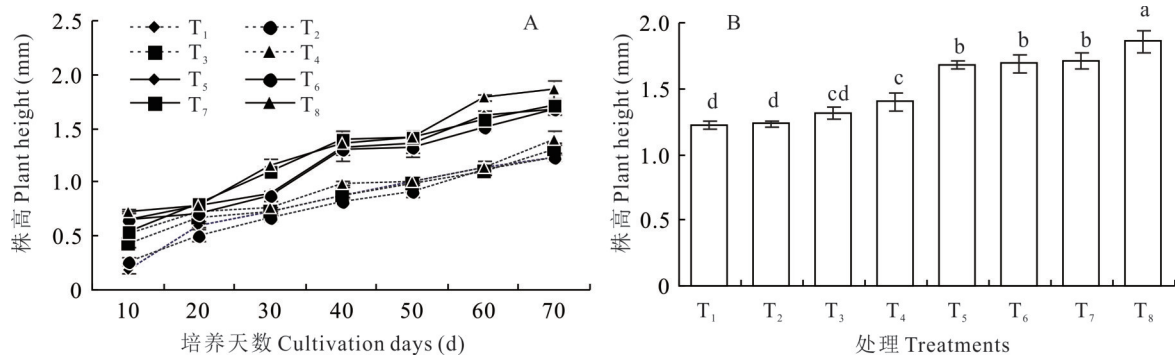


图 6 完全组合试验不同培育天数苔藓植物株高动态变化(A)和培育末期苔藓植物株高(B)

Fig. 6 Dynamic changes of plant height of moss crusts in different cultivation days in complete combination experiment (A) and plant height of moss crusts at the end of cultivation (B)

苔藓植物生物量均具有显著负面影响,放线菌和巨大芽孢杆菌与 TDZ 的交互作用则对苔藓植物生物量具有显著正向影响( $P < 0.05$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 养分因素对苔藓结皮生长发育的影响

正交试验结果表明养分因素对苔藓结皮盖度、密度和高度均有显著影响,其中不同养分因素对苔藓结皮生长发育的作用不同。氮元素是生物化学反应酶、细胞复制和大分子蛋白质的重要组成元素<sup>[22]</sup>,在苔藓结皮生长发育

表8 苔藓结皮株高影响因素的多因素方差分析

Table 8 Multi-factor analysis of variance for the factors affecting moss crusts height

外源添加物 Exogenous additives	平方和 Sum of squares	自由度 Degrees of freedom	均方 Mean square	F统计量 F-statistic	P值 P-value
养分因子 Nutrient factors	1.175	1	1.175	398.250	0.000
菌类 Fungus	0.022	1	0.022	7.527	0.014
植物生长调节剂 Plant-growth regulator	0.083	1	0.083	28.081	0.000
养分因子×菌类 Nutrient factors×fungus	0.001	1	0.001	0.420	0.525
菌类×植物生长调节剂 Fungus×plant-growth regulator	0.021	1	0.021	7.331	0.015
养分因子×植物生长调节剂 Nutrient factors×plant-growth regulator	0.002	1	0.002	0.525	0.479

过程中不可或缺。但本研究结果表明,无氮添加培养下的高寒草甸苔藓结皮盖度、密度、株高等生长指标表现均高于有氮添加试验组,这与刘军等<sup>[23]</sup>认为氮元素的添加有利于生物结皮的生长发育有一定差异,主要是由于:1)试验材料的差异,后者的试验材料生物结皮主要成分为藻结皮,苔藓植物占比较低;2)土壤酶活性在土壤C、N、P的转化和迁移过程中起重要作用<sup>[24]</sup>,本试验中基质土经过高温杀菌后酶活性降低,苔藓结皮对于外源添加养分利用率降低;3)苔藓植物自身具有较强的耐瘠薄能力,少量养分就可使其正常

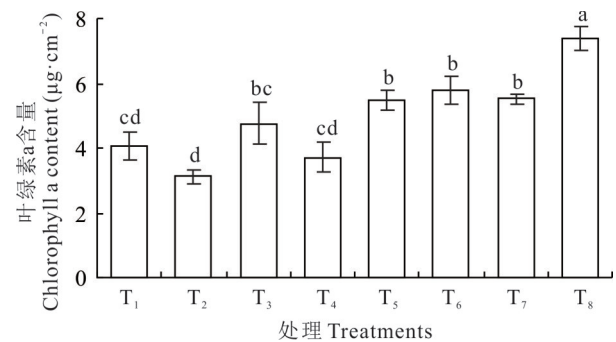


图7 试验末期各处理叶绿素a含量

Fig. 7 The content of chlorophyll a in each treatment at the end of the experiment

表9 苔藓结皮叶绿素a含量影响因素的多因素方差分析

Table 9 Multi-factor analysis of variance on factors affecting the content of chlorophyll a of moss crusts

外源添加物 Exogenous additives	平方和 Sum of squares	自由度 Degrees of freedom	均方 Mean square	F统计量 F-statistic	P值 P-value
养分因子 Nutrient factors	27.094	1	27.094	56.057	0.000
菌类 Fungus	0.010	1	0.010	0.022	0.885
植物生长调节剂 Plant-growth regulator	3.197	1	3.197	6.615	0.020
养分因子×菌类 Nutrient factors×fungus	0.001	1	0.001	0.420	0.525
菌类×植物生长调节剂 Fungus×plant-growth regulator	0.021	1	0.021	7.331	0.015
养分因子×植物生长调节剂 Nutrient factors×plant-growth regulator	0.002	1	0.002	0.525	0.479

生长<sup>[25]</sup>,而本试验所使用的基质土具有一定肥力,人为添加氮元素使得氮元素过量引起净光合速率降低<sup>[26]</sup>,进而抑制高寒草甸苔藓结皮的生长发育。

完全组合试验中,在均不添加N的养分对照试验中不同处理间有无养分添加同样呈较大的差异。苔藓植物密度的变化容易引起生物结皮土壤理化特性的改变,进而对土壤微生物多样性和数量产生影响<sup>[27]</sup>,本试验结果显示磷添加对苔藓结皮密度和盖度表现出显著影响,主要表现为较高浓度的磷添加对苔藓结皮盖度和密度具有一定的抑制作用,这可能是由于土壤中磷含量与各种酶活性关系较为密切<sup>[28]</sup>,二者相互影响。钾添加对苔藓结皮密度具有显著抑制作用,可能是由于钾肥和氮肥在苔藓植物代谢过程中具有一定的互补作用,在比例不合适的情况下会阻碍苔藓植株的生长,进而影响苔藓结皮密度<sup>[29]</sup>。此外,本试验结果显示碳添加对株高表现出显著影响,

Yang等<sup>[30]</sup>的研究结果指出试验中补充含碳元素的葡萄糖溶液在浓度过高条件下会抑制苔藓结皮的生长发育,这表明苔藓结皮在快速培育过程中对土壤养分的需求量具有一定的阈值。来自黄土高原地区的研究认为氮元素和碳元素的添加有利于生物结皮的生长发育<sup>[9,18]</sup>,表明该阈值可能还受到不同生境的影响,且具体的影响程度还需进一步探究。

### 3.2 菌类及植物生长调节剂对苔藓结皮生长发育的影响

白雪强等<sup>[14]</sup>研究发现,菌类添加对苔藓结皮的生理指标有显著的积极作用,对结皮的生长指标无显著影响。而在本研究中,巨大芽孢杆菌、放线菌分别与养分的交互作用对苔藓结皮的生长指标株高具有显著负面影响,引起这一差异的主要原因是二者的研究地点不同,且试验设置有所差异,本试验中添加的放线菌和巨大芽孢杆菌均参与土壤磷循环,能够分泌磷酸酶,二者通过矿化作用将有机磷化合物转化为无机磷化合物,对苔藓植株的生长发育具有较大影响<sup>[15]</sup>,但由于养分的添加,可能引起菌类的过度繁殖,与苔藓植物竞争可用养分,进而抑制苔藓植物的生长<sup>[31]</sup>。试验结果表明,菌类和TDZ的交互作用对苔藓植物生长指标盖度和密度具有显著的促进作用,这可能是由于菌类所产生的植物生长激素与苯基脲类衍生物TDZ具有一定的协同作用<sup>[16]</sup>,二者共同作用提高植物激素浓度,对苔藓植物的盖度和密度起到促进作用。低浓度的TDZ能够诱导愈伤组织和芽的产生,Sanago等<sup>[32]</sup>的研究结果表明TDZ对植物的影响机制是诱导植物在生长初期进入逆境胁迫状态,以促进植物在逆境中恢复再生,这一过程中植株常出现矮化现象,本研究结果与其一致。由于本试验TDZ浓度设置较为单一,还需深入研究以确定适合苔藓植物生长发育的浓度范围,为三江源地区恢复退化高寒草甸野外培育苔藓结皮工作提供一定的参考。

### 3.3 三江源苔藓结皮快速培育的可行性

本研究结果显示正交试验处理1(对照组)中培育第58天苔藓结皮的盖度接近90%,密度和株高均表现出较高水平。表明在自然条件下,三江源地区土壤养分供给能够快速培育出较高质量的苔藓结皮,苔藓植物作为寡营养型植物,能从营养含量较低的环境中吸收并累积养分<sup>[33]</sup>,养分添加促使土壤养分过高反而会抑制其生长,因此不建议在培育过程中额外添加养分。菌类和未添加植物生长调节剂TDZ的完全组合试验处理8[巨大芽孢杆菌( $1\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 基质)+蒸馏水]的结果表现最优,主要是因为TDZ常用于提高苔藓植物的抗逆性,在黄土高原等极端干旱环境中生物结皮的培育应用广泛<sup>[34]</sup>。而在本研究培育过程中,尽管巨大芽孢杆菌和TDZ的协同作用对苔藓植物的盖度和密度具有一定促进作用,但三江源地区属于高寒半湿润气候,分冷暖两季,雨热同季<sup>[35]</sup>,试验中模拟三江源地区野外暖季气候条件<sup>[36]</sup>,该环境下对苔藓结皮抗逆性要求较低,所以TDZ对苔藓植株生长发育的促进作用不显著,甚至具有一定的抑制作用。因此,建议在三江源地区野外培育苔藓结皮时适量添加巨大芽孢杆菌以促进苔藓植物的快速生长。

## 4 结论

本研究通过室内模拟三江源地区野外环境快速培育苔藓结皮,判断养分、菌类和植物生长调节剂TDZ这三类外源添加物对苔藓结皮生长发育的影响。研究发现N添加对该地区苔藓结皮生长具有抑制作用,养分过量反而不利于其生长。苔藓结皮的各项生长指标在添加放线菌和TDZ的处理组表现水平平均低于未添加处理组,尽管放线菌和巨大芽孢杆菌与TDZ的协同作用对苔藓植物生长具有一定积极影响,但其促进作用不及单独添加巨大芽孢杆菌,表明适量添加巨大芽孢杆菌有助于三江源地区野外快速培育苔藓结皮的实现。同时也说明了三江源地区外源添加物促进苔藓结皮快速培育的可行性,并为三江源地区野外苔藓结皮快速培育提供了一定基础数据和理论依据。

### 参考文献 References:

- [1] Weber B, Büdel B, Belnap J. Biological soil crusts: an organizing principle in drylands. Berlin: Springer, 2016. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0>.
- [2] Fang S B, Zhang X S. Impact of moss soil crust on vegetation indexes interpretation. Spectroscopy and Spectral Analysis, 2011,

- 31(3): 780—783.  
房世波, 张新时. 苔藓结皮影响干旱半干旱植被指数的稳定性. 光谱学与光谱分析, 2011, 31(3): 780—783.
- [3] Yang X W, Zhao Y G, Xu M X. Variation of morphological structure of dominant species in moss crusts in hilly Loess Plateau region. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(2): 370—377.  
杨雪伟, 赵允格, 许明祥. 黄土丘陵区藓结皮优势种形态结构差异. 生态学杂志, 2016, 35(2): 370—377.
- [4] Li Y, Bao W K, Bongers F, *et al.* Drivers of tree carbon storage in subtropical forests. Science of the Total Environment, 2019, 654(2019): 684—693.
- [5] Zhang Y M, Wang X Q. Summary on formation and developmental characteristics of biological soil crusts in desert areas. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(16): 4484—4492.  
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. 生态学报, 2010, 30(16): 4484—4492.
- [6] Ma L H, Meng X C, Wang G Q, *et al.* Effects of short-term addition of moss crusts on vegetation and soil of artificial grassland in the Tibetan Plateau. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(5): 1348—1358.  
马云花, 孟宪超, 王贵强, 等. 苔藓结皮短期添加对青藏高原人工草地植被和土壤的影响. 草地学报, 2024, 32(5): 1348—1358.
- [7] Guo L X, Yang Y S, Zhang X J, *et al.* Responses of soil stoichiometries and enzyme activities to alpine meadow degradation in the headwaters of Three Rivers. Journal of Glaciology and Geocryology, 2023, 45(5): 1640—1651.  
郭龙欣, 杨永胜, 张秀娟, 等. 三江源高寒草甸土壤化学计量特征及酶活性对不同退化程度的响应. 冰川冻土, 2023, 45(5): 1640—1651.
- [8] Fang S B, Feng L, Liu H J, *et al.* Responses of biological soil crusts (BSC) from arid-semiarid habitats and polar region to global climate change. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3312—3321.  
房世波, 冯凌, 刘华杰, 等. 生物土壤结皮对全球气候变化的响应. 生态学报, 2008, 28(7): 3312—3321.
- [9] Wang C, Mo Q X, Wang H M, *et al.* Key factors influencing the growth of *Brachythecium plumosum* in Qinling Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(14): 6195—6207.  
王春, 莫秋霞, 王鹤鸣, 等. 秦岭羽枝青藓生长的关键影响因子. 生态学报, 2024, 44(14): 6195—6207.
- [10] Tian G Q, Bai X L, Xu J, *et al.* Morphological and structural properties as well as adaptation of mosses in microbiotic soil crusts on fixed dunes. Journal of Desert Research, 2005, 25(2): 107—113.  
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. 中国沙漠, 2005, 25(2): 107—113.
- [11] Wu Y H, Cheng G D, Gao Q. Bryophyte's ecology functions and its significances in revegetation. Journal of Desert Research, 2003, 23(3): 9—14.  
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. 中国沙漠, 2003, 23(3): 9—14.
- [12] Yang S Y, Wang X R, Chen H M, *et al.* Effects of phosphorus and potassium on growth physiology and nutrient elements of *Hypnum plumaeforme*. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2024, 32(2): 198—208.  
杨铄渊, 王秀荣, 陈洪梅, 等. 磷和钾对大灰藓植株生长生理和营养元素的影响. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(2): 198—208.
- [13] Lv A Y, Wang Y Q, Shen A L, *et al.* Application effects of 6 kinds of microbial fertilizers on different crops. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2004, 16(4): 49—51.  
吕爱英, 王永歧, 沈阿林, 等. 6种微生物肥料在不同作物上的应用效果. 河南农业科学, 2004, 16(4): 49—51.
- [14] Bai X Q, Tian C, Li Y H, *et al.* Promoting effect of exogenous additives on propagation of moss biocrusts in sand-land. Journal of Soil and Water Conservation, 2020, 34(6): 172—177.  
白雪强, 田畅, 李亚红, 等. 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.
- [15] Zhang H J, Liu J Z, Wu Y H. Effects of combined application of algae and bacteria on paddy soil phosphorus availability and microbial community. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(5): 1369—1377.  
张慧洁, 刘俊琢, 吴永红. 藻、菌配合施用对水稻土磷有效性及微生物群落的影响. 土壤学报, 2022, 59(5): 1369—1377.
- [16] Xu X F, Huang X L. TDZ: an efficacious plant growth regulator. Chinese Bulletin of Botany, 2003, 20(2): 227—237.  
徐晓峰, 黄学林. TDZ:一种有效的植物生长调节剂. 植物学通报, 2003, 20(2): 227—237.
- [17] Wang Q X, Ju M C, Bu C F. Effects of *Bacillus* and a plant growth regulator for provenance propagation of moss biocrusts. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2019, 39(5): 166—171.  
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. 水土保持通报, 2019, 39(5): 166—171.

- [18] Yang Y S, Feng W, Yuan F, *et al.* Key influential factors of rapid cultivation of moss crusts on Loess Plateau. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2015, 29(4): 289–294.  
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. *水土保持学报*, 2015, 29(4): 289–294.
- [19] Zhang Q H, Lv J, Ma Y, *et al.* Microbial community structure and potential function of algal crusts in different regions of Gurbantunggut Desert, Xinjiang, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(14): 6317–6330.  
张清杭, 吕杰, 马媛, 等. 古尔班通古特沙漠不同区域藻类结皮微生物结构和潜在功能研究. *生态学报*, 2024, 44(14): 6317–6330.
- [20] Nie X Q, Wang D, Zhou G Y, *et al.* Characteristics of soil microbial community structure in Three Rivers Source Regions alpine wetlands. *Chinese Journal of Soil Science*, 2023, 54(6): 1401–1408.  
聂秀青, 王冬, 周国英, 等. 三江源地区高寒湿地土壤微生物群落特征. *土壤通报*, 2023, 54(6): 1401–1408.
- [21] Chen W W, Chen H X, Bi J, *et al.* Reliability of different methods for rapid measurement of soil moisture content. *Journal of Central South University (Science and Technology)*, 2020, 51(8): 2152–2161.  
谌文武, 陈浩鑫, 毕骏, 等. 不同方法快速测定土的含水率的可靠性研究. *中南大学学报(自然科学版)*, 2020, 51(8): 2152–2161.
- [22] Yin F H, Li X L, Dong Y S, *et al.* Effect of elevated CO<sub>2</sub> on ecosystem and C-N coupling in arid and semiarid region. *Advances in Earth Science*, 2011, 26(2): 235–244.  
尹飞虎, 李晓兰, 董云社, 等. 干旱半干旱区CO<sub>2</sub>浓度升高对生态系统的影响及碳氮耦合研究进展. *地球科学进展*, 2011, 26(2): 235–244.
- [23] Liu J, Zhang Y Q, Feng W, *et al.* Influences of exogenous additives on culture of biological soil crusts. *Journal of Beijing Forestry University*, 2016, 38(5): 100–107.  
刘军, 张宇清, 冯薇, 等. 几种外源添加剂对生物土壤结皮培育的影响. *北京林业大学学报*, 2016, 38(5): 100–107.
- [24] Yu C Y, Zhang H B, Zhao X, *et al.* Effects of moss crusts on soil enzyme activities and contents of soil carbon, nitrogen and phosphorus in a karst rocky desertification area of Guizhou. *Chinese Journal of Soil Science*, 2023, 54(5): 1137–1147.  
余春娅, 张恒彬, 赵鑫, 等. 贵州喀斯特石漠化地区苔藓结皮对土壤酶活性及碳氮磷含量的影响. *土壤通报*, 2023, 54(5): 1137–1147.
- [25] Chen Y Q, Zhao Y G, Ran M Y. Influence of nutrients on the development of moss crust. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2011, 39(5): 44–50.  
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. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2011, 39(5): 44–50.
- [26] Bu C F, Wu S F, Yang Y S, *et al.* Identification of factors influencing the restoration of cyanobacteria-dominated biological soil crusts. *PLoS One*, 2014, 9(3): e90049.
- [27] Ji X H, Wu N, Zhang B C, *et al.* Effect of moss density on soil microbes of biological soil crust. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 2013, 31(4): 408–413.  
吉雪花, 吴楠, 张丙昌, 等. 苔藓密度对生物结皮土壤微生物的影响. *石河子大学学报(自然科学版)*, 2013, 31(4): 408–413.
- [28] Qiu X K, Dong Y J, Wan Y S, *et al.* Effects of different fertilizing treatments on contents of soil nutrients and soil enzyme activity. *Soils*, 2010, 42(2): 249–255.  
邱现奎, 董元杰, 万勇善, 等. 不同施肥处理对土壤养分含量及土壤酶活性的影响. *土壤*, 2010, 42(2): 249–255.
- [29] Wang W N, Lu J W, He Y Q, *et al.* Effects of N, P, K fertilizer application on grain yield, quality nutrient uptake and utilization of rice. *Chinese Journal of Rice Science*, 2011, 25(6): 645–653.  
王伟妮, 鲁剑巍, 何予卿, 等. 氮、磷、钾肥对水稻产量、品质及养分吸收利用的影响. *中国水稻科学*, 2011, 25(6): 645–653.
- [30] Yang Y S, Zhang L, Chen X F, *et al.* 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.
- [31] Li X Y, Zhao B Q, Li X H, *et al.* Effects of different fertilization systems on soil microbe and its relation to soil fertility. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(8): 1591–1599.  
李秀英, 赵秉强, 李絮花, 等. 不同施肥制度对土壤微生物的影响及其与土壤肥力的关系. *中国农业科学*, 2005, 38(8): 1591–1599.
- [32] Sanago M H, Murch S J, Slimmon T Y, *et al.* Morphoregulatory role of thidiazuron: morphogenesis of root outgrowths in

- thidiazuron-treated geranium (*Pelargonium hortorum* Bailey). *Plant Cell Reports*, 1995, 15(3/4): 205–211.
- [33] Wu Y H, Huang G H, Gao Q, *et al.* Research advance in response and adaptation of bryophytes to environmental change. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(6): 943–946.  
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. *应用生态学报*, 2001, 12(6): 943–946.
- [34] Zhou W J, Bu C F, Wei Y X. Microbial community composition and diversity characteristics of lithophytic moss biocrusts of Qinling Mountains. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(9): 1600–1610.  
周雯娟, 卜崇峰, 韦应欣. 秦岭石生苔藓结皮的微生物群落组成和多样性特征. *西北植物学报*, 2022, 42(9): 1600–1610.
- [35] Lu H, Cong J, Liu X, *et al.* Plant diversity patterns along altitudinal gradients in alpine meadows in the Three River Headwater Region, China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(7): 197–204.  
卢慧, 丛静, 刘晓, 等. 三江源区高寒草甸植物多样性的海拔分布格局. *草业学报*, 2015, 24(7): 197–204.
- [36] Li J M, Cai H, Cheng Q, *et al.* Characterizing the evapotranspiration of a degraded grassland in the Sanjiangyuan Region of Qinghai Province. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(3): 223–233.  
李婧梅, 蔡海, 程茜, 等. 青海省三江源地区退化草地蒸散特征. *草业学报*, 2012, 21(3): 223–233.