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

田桂泉^{1,2} 白学良^{1*} 徐 杰¹ 王先道¹

(1 内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021) (2 内蒙古河套大学生化系, 临河 015000)

摘 要 通过藓类结皮层的自然恢复和人工培养藓类植物促进结皮层形成试验, 研究了腾格里沙漠固定沙丘生物结皮层形成过程中优势成分真藓 (*Bryum argenteum*) 的繁殖生物学特性, 结果表明: 藓类结皮层人工去除后在 3 ~ 4 年内 70% 的样方基本恢复, 在此过程中真藓主要靠茎叶碎片传播和繁殖; 通过分株法、撒茎叶法培养的真藓在 1 个月长满整个样地, 主要通过如下方式繁殖——茎的碎片连续分枝可产生小植株, 茎、叶均可产生原丝体, 由原丝体发育产生小植株, 小植株又可再生原丝体, 如此反复产生新植物体, 这一过程是野外人工促进生物结皮层形成过程中真藓主要的繁殖途径。与室内培养中真藓的繁殖特性相比较, 野外培养的真藓在繁殖过程中产生的原丝体较粗壮, 分枝多, 但在两种条件下的繁殖特性相同, 能够揭示该地区自然条件下藓类植物萌发和定居的繁殖机理。该研究为人工促进生物结皮层形成及治理受损结皮层提供了实验依据。

关键词 腾格里沙漠 藓类结皮层 自然恢复 人工培养 繁殖

EXPERIMENTAL STUDIES ON NATURAL REGENERATION AND ARTIFICIAL CULTURES OF MOSS CRUSTS ON FIXED DUNES IN THE TENGGER DESERT

TIAN Gui-Quan^{1,2} BAI Xue-Liang^{1*} XU Jie¹ and WANG Xian-Dao¹

(1 College of Life Science, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China)

(2 Department of Biology and Chemistry, Hetao University, Linhe, Inner Mongolia 015000, China)

Abstract Soil microbiotic crusts cover extensive portions of the arid and semiarid regions of the world. Moss is one of the major components of the crusts. The reproduction and establishment of the mosses are crucial to the formation of moss crusts. Although many laboratory experiments have indicated that mosses can reproduce through spores, gemmae and fragmentation, the process of the dispersal and reproduction in natural conditions is not well understood in moss crusts.

Bryum argenteum is the dominant species of moss crusts in the Shapotou region (37°27' N, 104°57' E) of the Tengger Desert. To examine characteristics of natural reproduction and establishment, 10 quadrats (10 cm × 10 cm) were established on different positions of fixed dunes and the moss crust removed. These 10 quadrats were observed for three consecutive years and the species establishment and their coverage measured. In the third year, 2 quadrats (1 m × 1 m) were established in a crust-absent area, and two different experiments were conducted, one on broadcast planting and the other on offshoots. The reproductive process was observed under the microscope, and the morphological indicators of new individuals measured. The results were compared with results from indoor experiments using the same methods.

Our results showed that 70% of the quadrats (i.e., 7 of the 10 quadrats) recovered within 3 – 4 years. The quick recovery was most likely due to dispersal and reproduction of leaf and stem fragments of *B. argenteum*. Results from the artificial reproduction experiment showed that new plants occupied the uncovered space of the quadrats within one month. There were two main forms of reproduction: 1) stems continually branched and produced young plants; 2) young plants and the fragments of the stems and leaves repeatedly and extensively reproduced protonema which developed into a large number of new plants. The reproductive characteristics were identical between the two experiments although the protonema in the field was more robust and had more branches than the ones indoors.

This research reveals the reproductive mechanism of the establishment of mosses in natural conditions in this region, and provides experimental evidence for the formation of moss crusts on fixed dunes.

Key words Tengger desert, Moss crusts, Natural restoration, Artificial culture, Reproduction

沙丘表面结皮层的形成,是流沙固定程度的主要标志之一,而结皮层的形成是大气降尘和生物综合作用的结果。藓类植物是固定沙丘结皮层的优势成分,其体形微小,具有极强的耐旱、耐寒和无性繁殖能力(吴鹏程,1998; Schofield, 1985; Lee & Stewart, 1971)。藓类结皮层一旦形成,由于植物体含有抗腐蚀的类似木质素的化合物(Erikson & Miksche, 1974)不易被微生物分解,随着植物体的生长和降尘作用将会逐年增厚,对防风固沙、防止土壤侵蚀、改善土壤肥力、改变土壤水分状况等方面具有重要的生态学作用(徐杰等,2003; Balnap, 1998; Beymer & Klopatek, 1991; 李新荣等,2000; Li *et al.*, 2000)。关于藓类结皮层的形成和发育,许多学者从物种组成、结构、影响分布的因子和受干扰后的恢复时间等方面进行了研究(王世冬等,2001; 张元明等,2002; Kidron, 2000; Anderson *et al.*, 1982; Belnap, 1993),而对藓类植物在生物结皮层形成过程中的繁殖生物学机理研究较少。尽管藓类植物常以孢子、芽胞和植物体连续分枝方式繁殖已为许多实验室培养所证实(吴鹏程,1998; Duckett, 1994; Vashistha & Chopra, 1987; Sharma & Chopra, 1986),但在野外自然条件下,藓类植物以何种方式传播和繁殖,还未有确切定论,因此,我们对结皮层破坏后的自然恢复和人工培养藓类植物促进结皮层形成进行了试验,目的是结合实验室内开展的沙坡头地区固定沙丘结皮层藓类植物繁殖特性的研究(白学良等,2003),揭示自然条件下生物结皮层形成中藓类植物的繁殖机理,探索人工促进结皮层形成及治理受损结皮层新的试验途径。

1 研究区自然概况

研究区位于宁夏中卫县境内的沙坡头地区,腾格里沙漠东南缘,地理坐标为 37°27' N, 104°57' E。年平均气温 9.6 °C,绝对最高气温 38.1 °C,夏季最高地表温度可达 74 °C,最低气温 -25.1 °C。年平均降水量 186.2 mm,多集中于 7~9 月。年蒸发量约为 3 000 mm,干燥度 2.5,年平均相对湿度仅 43%,无霜期 150~180 d,环境条件十分恶劣。本区天然植被以花棒(*Hedysarum scoparium*)和沙米(*Agriophyllum squarrosum*)等为主,盖度约 1%。人工固沙区各年代植被变化在 25%~36%之间,主要以柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、花棒、中间锦鸡儿(*C. intermedia*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)小画眉草(*Eragrostis poaeoides*)等

为主(李新荣等,1998)。土壤生物结皮(Soil microbiotic crust)广泛存在于该地区,真藓(*Bryum argenteum*)是一种广幅性藓类,适合生长于各种生境,是组成藓类层片、大面积生长的主要优势成分,其盖度在各年代固定沙丘上变化在 5.63%~19.15%之间,平均 12.3%,占藓类植物总盖度的 99.77%(徐杰等,2003)。

2 研究方法

2.1 样地及材料的选择

结皮层的自然恢复和人工培养藓类植物促进结皮层形成试验在腾格里沙漠中国科学院沙坡头试验站 1956 和 1964 年人工植被区进行。我们选取占藓类植物总盖度 99.77%的真藓作为自然恢复和人工培养的代表种,取自沙坡头地区 1956 年人工固定沙丘藓类植物结皮层,样方为 10 cm × 10 cm。

2.1.1 结皮层的自然恢复试验

于 1998 年 9 月在固定沙丘藓类结皮层盖度较高的背阴坡中部、下部和丘间低湿地上,通过人工去除藓类结皮层的方式设立 10 个 100 cm² 样地,连续观察并记录藓类植物和被子植物的侵入过程,第三年拍照。

2.1.2 野外人工培养藓类植物促进结皮层形成试验

于 2001 年 8 月进行,选取相邻的两个 1 m × 1 m 受损结皮层空白样地,分别采用撒茎叶法(Broadcast planting)和分株法(Offshoots)培养(赖明洲,1995; 白学良等,2003)。撒茎叶法:将真藓植物体揉成碎片,撒在 1 m × 1 m 的样方表面,用薄沙土覆盖,喷水后用塑料薄膜覆盖保存水分,不定期喷水并连续观察结果,显微照相。分株法:将藓类结皮层切成 1 cm × 1 cm 的小块,栽培于 1 m × 1 m 样方土壤中,喷水后用塑料薄膜覆盖保存水分,不定期喷水并连续观察结果,显微照相。

2.2 室内和野外培养的真藓的形态和繁殖特性比较

室内培养真藓采用撒茎法和分株法,两种培养条件下真藓的繁殖过程及形态学数量指标在显微镜下观察、拍照、测定,每一个指标测定 40~50 个数值,用 *t* 检验来检查不同培养条件下产生的个体形态差异是否显著。通过与野外培养实验结果比较,目的是揭示在自然条件下藓类植物在生物结皮层形成过程中的繁殖机理。

3 结果分析

3.1 结皮层的自然恢复过程及真藓的传播和繁殖方式

从 1998 年 9 月开始,我们在样地连续观察藓类植物和被子植物的侵入过程。藓类植物的侵入是一个连续过程,从 1999 年真藓侵入到 2001 年有 7 个小样地恢复了藓类结皮层,达到了去除以前的藓类植物盖度,在 3~4 年时间内的恢复率为 70%,沙丘间低湿地带和背阴坡下部的藓类结皮层全部恢复,第三年发现样方中有被子植物小画眉草和雾滨藜生长,(表 1,图 1:1~2)。

在美国犹他州的冷沙漠灌木群落,放牧破坏后生物结皮的恢复时间至少需要 14~18 年,其中地衣和苔藓在生物结皮中的相对盖度增加了 1 倍(Anderson *et al.*, 1982);而生态功能在干扰后的完全恢复可能需要更长的时间(Belnap, 1993)。与国外的研究结果相比,在我们的小面积实验中结皮层的自然恢复速度很快,从环境因子来分析,首先是由于实验样地得到有效的保护,排除了大强度的干扰,其次由于样地设在真藓发育较好、盖度较大的固定沙丘上;而另一方面,真藓极强的无性繁殖能力对恢复进程起决定性作用。沙坡头地区气候炎热、干燥、多风,藓类植物极少产生孢子和芽胞,因此,真藓利用孢子和芽胞的传播和繁殖而实现藓类结皮层快速恢复的可能性极小,而主要以邻近区域真藓的茎叶碎片进行传播和繁殖,快速占领被干扰后的生境。

3.2 野外人工培养藓类植物真藓的繁殖特性

野外采用撒茎叶法和分株法培养真藓促进结皮层形成试验,两种方法培养 7 d 后,真藓全部成活,1 个月后长满样地,生长 3 个月后开始衰退,到 2002 年 7 月样地内生长的植株全部死去。在培养中发现,茎叶碎片具有极强的繁殖能力,茎的叶腋细胞经分裂、分化并连续分枝产生小植株;茎的叶腋细胞和叶基部细胞具有潜在分生能力,经细胞分裂产生原丝体原基,由原基产生原丝体,由原丝体产生配子托(Gametophores),由配子托发育成正常的植物体,再由新植物体产生原丝体,如此反复产生大量的原丝体、配子托和新植物体(图 1:3~6),由于原丝体产生大量的分枝,可以同时产生大量的新植物体,迅速扩大个体数量,这一繁殖特性是藓类植物结皮层能够尽快恢复,人工培养的藓类植物能够迅速占满整个样地的根本原因。

3.3 不同培养条件下真藓形态、繁殖比较

野外培养的真藓在繁殖过程中产生的原丝体较粗,直径达 $(26.50 \pm 4.45) \mu\text{m}$,且分枝多,发育形成的新植物体短而粗,叶片间距离小,叶细胞较短而宽,细胞壁厚,毛尖较长;室内培养的真藓(白学良等, 2003)的茎叶碎片产生的原丝体较纤细,直径仅为 $(14.85 \pm 1.48) \mu\text{m}$,且分枝少,发育形成的新植物体长而细,叶片间距离大,叶片细胞狭长菱形,细胞壁薄,毛尖较短(表 2, 图 1:4~8)。两种培养条件真藓的繁殖特性完全相同,由于植物体的连续分枝和原丝体的外延生长特性,使野生条件下藓类植物

表 1 真藓的恢复及维管植物的侵入
Table 1 The restoration of *Bryum argenteum* and the invasion of vascular plants

时间 Times	不同位置样地盖度(平均值±标准偏差) Plots coverage of different position (Mean±SD)			维管植物 Vascular plants	
	背阴坡中部(3) The middle of shady slope	背阴坡下部(3) The down of shady slope	丘间低地(4) The inter-dune depression	种(10) Species	数量(10) Numbers
实验时 At experiment time	0.40±0.03	0.55±0.04	0.68±0.03	—	—
一年 After one year	0.03±0.004	0.05±0.01	0.12±0.02	—	—
两年 After two years	0.11±0.02	0.25±0.06	0.34±0.04	—	—
三年 After three years	0.15±0.04	0.54±0.05	0.66±0.05	E	11
				B	22

括号内为样方数 Values in bracket are quadrats numbers E: 小画眉草 *Eragrostis poaeoides* B: 雾冰藜 *Bassia dasyphylla* SD: Standard deviation

图 1 藓类结皮层的自然恢复及不同人工培养条件下真藓的繁殖特性
Fig. 1 The natural restoration of mosses crusts and the reproductive characteristics of *Bryum argenteum* in different artificial culture conditions
1~2. 藓类结皮层的自然恢复及一年生草本植物的侵入 The natural restoration of mosses crusts and the invasion of annual herbaceous plants (×0.5) 3~6. 野外培养的真藓 *Bryum argenteum* cultured in the field 3. 新生枝 Innovation(×20) 4. 原丝体 Protonema (×50) 5. 配子托和原丝体 Gametophore and protonema (×50) 6. 幼植物体 Young plant(×20) 7~8. 室内培养的真藓 *Bryum argenteum* cultured indoors 7. 配子托和原丝体 Gametophore and protonema (×50) 8. 幼植物体 Young plant(×50)

表 2 不同培养条件下真藓形态特征比较(均值 ± 标准偏差)
Table 2 Comparison of *Bryum argenteum* morphology under different culture conditions (Mean ± SD)

培养条件 Culture conditions	形态特征 Morphology character								
	植株高度 Plant height (mm)	节间距离 Internodal distance (mm)	茎直径 Stem diameter (mm)	叶片长 Leaf length (mm)	叶片宽 Leaf wide (mm)	叶细胞长 Leaf cell length (μm)	叶细胞宽 Leaf cell wide (μm)	叶毛尖长 Leaf acumen length (mm)	原丝体直径 Protonema diameter (μm)
室内 Indoor	11.08 ± 1.64 *	0.46 ± 0.04 *	0.12 ± 0.01	0.57 ± 0.03	0.30 ± 0.02 *	65.84 ± 5.22 *	12.66 ± 1.67	0.33 ± 0.03	14.85 ± 1.48
野外 Outdoor	7.96 ± 1.55	0.17 ± 0.03	0.15 ± 0.01 *	0.66 ± 0.03 *	0.23 ± 0.03	55.10 ± 3.09	19.07 ± 1.82 *	0.55 ± 0.05 *	26.5 ± 4.45 *

* : 差异显著 Significant difference ($p < 0.05$)

常呈簇生状态。藓类植物的假根很细弱,叶片很薄,固着和保水能力差,其特殊的繁殖方式形成的簇生种群增强了对风蚀和水蚀的抗性,提高了毛细管系统的持水力,减小了空气在叶片表面的运动,因而减少了水分的蒸发,对适应高温、干旱和多风的沙漠气候,实现种群的定居具有决定性的作用。

4 结 论

1) 在受损结皮层的自然恢复实验中,发育良好、未受干扰的藓类植物结皮层在 3 ~ 4 年内达到 70% 的恢复率,恢复速度较快,主要依靠结皮层中真藓茎、叶碎片进行传播和克隆繁殖。随风吹走的茎叶碎片首先在光照、温度适宜,风速较小、降尘积累较快,水分条件较好的沙丘间的低湿地带繁殖生长并形成结皮层,随后从丘间的低湿地带,沿固定沙丘背阴坡向上,逐步扩大其分布范围。

2) 野外及室内培养的真藓形态和大小有显著差异,是真藓在不同环境条件的生态变异。在两种条件下真藓繁殖特性完全相同,能够充分揭示生物结皮层形成过程中藓类植物萌发和定居的繁殖生物学机理,即由茎的连续分枝,茎、叶碎片及新植物体连续反复产生原丝体的方式快速扩大种群数量,以簇生状态增强对于干旱气候的适应性。

3) 人工培养的藓类植物生长快,成活率高,但维持差,生长 3 ~ 4 个月后衰退并死亡,其原因可能与培养方法有关,如改进培养技术,增强物种的抗性锻炼,人工培养藓类植物促进结皮层的形成是治理受损结皮层的有效途径,可为探索生物结皮层大面积培养提供前期的基础试验依据。

参 考 文 献

Anderson DC, Harper KT, Rushforth SR (1982). Recovery of cryptogamic soil crusts from grazing on Utah Winter Ranges. *Journal of Range Management*, 35, 355 – 359.

Bai XL (白学良), Wang Y (王瑶), Xu J (徐杰), Li XR (李新荣), Zhang JG (张景光) (2003). Characteristics of reproduction and growth of mosses in the soil crust of fixed dunes in Shapotou Area. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 23, 171 – 173. (in Chinese with English abstract)
Belnap J (1993). Recovery rates of cryptobiotic crusts: inoculant use and assessment methods. *Great Basin Naturalist*, 53, 89 – 95.
Belnap J (1998). Vulnerability of desert biological soil crust to wind erosion. *Journal of Arid Environments*, 39, 133 – 142.
Beymer RJ, Klopatek JM (1991). Potential contribution of carbon by microphytic crusts in pinyon-juniper woodlands. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 5, 187 – 198.
Duckett JG (1994). Studies of protonemal morphogenesis in mosses. VI. The foliar rhizoids of *Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb. function as organs of attachment. *Journal of Bryology*, 118, 239 – 252.
Erikson M, Miksche GE (1974). On the occurrence of lignin or polyphenols in some mosses and liverworts. *Phytochemistry*, 13, 2295 – 2299.
Kidron GJ (2000). Microclimate control upon sand microbiotic crusts, Western Negev Desert, Israel. *Geomorp*, 36 (1 – 2), 1 – 15.
Lai MZ (赖明洲) (1995). *Study Manual of Bryology* (苔藓植物研究手册). National University of Taiwan Publishers, Taiwan, 145 – 157. (in Chinese)
Lee JA, Stewart GR (1971). Desiccation injury in mosses. I. Intraspecific differences in the effect of moisture stress on photosynthesis. *New Phytologist*, 70, 1061 – 1068.
Li XR (李新荣), Zhang JG (张景光), Liu LC (刘立超), Chen HS (陈怀顺), Shi QH (石庆辉) (2000). Plant diversity in the process of succession of artificial vegetation types and environment in an arid desert region of China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 257 – 261. (in Chinese with English abstract)
Li XR, Zhang JG, Wang XP, Liu LC, Xiao HL (2000). Study on soil microbiotic crust and its influences on sand-fixing vegetation in arid desert region. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 42, 965 – 970.

Li XR (李新荣), Shi QH (石庆辉), Zhang JG (张景光), Liu LC (刘立超), Chen HS (陈怀顺) (1998). A study on biodiversity in the succession process of artificial vegetation in Shapotou region. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 18 (Suppl.), 23 – 29. (in Chinese with English abstract)

Schofield WB (1985). *Introduction to Bryology*. Macmillan Publishing Company, New York.

Sharma P, Chopra RN (1986). *In vitro* production and behaviour of protonemal gemmae in *Hyophila involuta* (Hook.) Jaeg. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 60, 137 – 141.

Vashistha BD, Chopra RN (1987). *In vitro* studies on spore germination, protonemal differentiation and bud formation in three Himalayan mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 62, 121 – 136.

Wang SD (王世冬), Bai XL (白学良), Yong SB (雍世鹏) (2001). Preliminary research on Bryoflora in Shapotou area. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 21, 244 – 249. (in Chinese with English abstract)

Wu PC (吴鹏程) (1998). *Bryological Biology* (苔藓植物生物学). Science Press, Beijing, 210 – 232. (in Chinese)

Xu J (徐杰), Bai XL (白学良), Yang C (杨持), Zhang P (张萍) (2003). Study on diversity and binding-sand effect of moss on biotic crusts of fixed dunes. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 545 – 551. (in Chinese with English abstract)

Zhang YM (张元明), Cao T (曹同), Pan BR (潘伯荣) (2002). A study on bryophyte associated with formation of soil crust in south fringe of Gurbantunggut Desert Xinjiang. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 22, 18 – 23. (in Chinese with English abstract)

责任编辑：陈小勇 责任编辑：张丽赫