

生物土壤结皮生态修复功能研究及对石漠化治理的启示

罗征鹏, 熊康宁, 许留兴

(贵州师范大学 喀斯特研究院/国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心, 贵阳 550001)

摘 要:西南喀斯特地区作为中国喀斯特的核心地带,因大面积出露的碳酸盐岩、地质地貌、气候等因素导致了水土流失严重、土壤贫瘠、植被覆盖率低、生物多样性减少、土地石漠化等突出问题生态严重退化,补植林草等常规治理手段难以实施,亟待切实可行的治理手段;针对以上问题,综述了西南喀斯特地区生态退化问题并阐述生物土壤结皮在荒漠环境中的生态修复功能与研究成果,认为生物土壤结皮作为荒漠生境中的演替先锋,在土壤系统、水文过程、生物系统等方面都具有积极的生态修复功能,拓殖生物土壤结皮可作为石漠化地区生态修复的新手段。

关键词:生物土壤结皮;喀斯特;生境修复;石漠化治理

中图分类号:Q948.11

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2020)01-0394-11

Study on the Role of Biological Soil Crust in Ecological Restoration and Its Enlightenment to the Control of Rocky Desertification

LUO Zhengpeng, XIONG Kangning, XU Liuxing

(Institute of Karst Science, State Key Engineering Technology Research Center for Karst Rocky Desertification Rehabilitation, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China)

Abstract: The southwest karst is the core area of karst, China. Due to the large area of exposed carbonate, altitude difference, geomorphology and climate factors, the ecosystems are very fragile. The main problems of karst ecosystems in southwest China are serious soil erosion, soil degradation, biodiversity degradation and rocky desertification. In view of the above issues, the conventional measurements such as replanting forest and grass are difficult to implement. As a pioneer in the desert habitat, biological soil crust has the positive function of ecological restoration in soil system, hydrology system and biological system. In this paper, the problem of ecological degradation in Karst area of southwest China and ecological restoration function of biological soil crust have been reviewed, base on this, we hope these reviews will benefit to stable and sustainable development of ecosystem and ecological remediation in the karst area.

Keywords: biological soil crust; karst; eco-environmental remediation; controlling rocky desertification

喀斯特(Karst)即岩溶,是指流水对可溶性岩石(碳酸盐岩、石膏等)进行以化学溶蚀作用和机械作用共同影响的地质现象,以及由这些现象所形成的一系列地质地貌的总称。在 20 世纪 80 年代末到 90 年代初期,我国南方对喀斯特山地地区因陡坡开垦坡耕地而导致的水土流失问题等研究中,部分学者提出了“石山荒漠化”、“石质荒漠化”等概念。对于基岩裸露的裸岩山地(石山),需将自然形成的裸岩景观与人力驱动如陡坡开垦而导致的土壤流失以致经济、生态功能受损的基岩裸露的坡地区分,后者才能称之为石漠化^[1],现今被称为喀斯特石漠化(Karst Rocky Desertification)。

中国南方喀斯特石漠化以亚热带季风气候为主,以云贵高原为中心向四周辐射,以广泛出露的可溶性岩石为载体,强烈的人类活动干扰为蔓生的温床,导致了水土流失严重、植被盖度低、基岩裸露面积大、生产力大幅受限的地表类似荒漠化的退化过程^[2]。

早在 20 世纪 30 年代国外就出现了生物土壤结皮(Biological Soil Crust, BSC)的初步研究,但直至 90 年代初期才逐渐兴起对生物土壤结皮的深入性研究,并受到各方前所未有的重视^[3-9],随着研究的深入,生物土壤结皮对宏观环境和微观环境的影响也逐渐被挖掘并加以利用;如能与土壤表面紧密结合,增

收稿日期:2018-03-30

修回日期:2019-03-03

资助项目:国家“十三五”重点研发计划课题“喀斯特高原石漠化综合治理生态产业模式与技术集成示范”(2016YFC0502607);贵州省研究生教育创新计划项目“贵州省熊康宁喀斯特环境研究生导师工作室”(黔教教研 GZS 字[2016]04 号)

第一作者:罗征鹏(1992—),男,湖南邵阳人,硕士研究生,主要从事喀斯特生物土壤结皮研究。E-mail:396768435@qq.com

通信作者:熊康宁(1958—),男,四川忠县人,教授,博导,主要从事喀斯特地貌与洞穴、世界自然遗产、石漠化治理研究。E-mail:xiongkn@163.com

加表层壤细粒、粉粒含量,改良土壤表层理化性质;优秀的固氮能力,向土壤供给额外养分;影响入渗、径流、有效持水性等;加速岩石风化,提高成壤速率、促进元素富集;构成独特的土壤种子库,促使种子与幼苗萌发、抵抗外来入侵等意义被逐步挖掘。由于生物土壤结皮在恶劣生境中具有抗逆性,而链接干旱、半干旱生境中各因子的独特作用,被称之为荒漠的生态系统工程师^[10]。随着喀斯特石漠化程度不断加重尤其是中—强度石漠化难以用常规方案治理,研究、应用生物土壤结皮变得愈发重要。本文综述了中国南方喀斯特地区生态环境所面临的主要问题,并针对这些亟待改善的问题,总结了生物土壤结皮在相关领域的研究进展,如土壤系统、生物系统、水文过程、元素循环方面的意义,以期对喀斯特石漠化修复、治理提供新的理论和技术支撑。

1 生物土壤结皮的生态功能

基于西南喀斯特石漠化特殊生境,生物土壤结皮对恶劣生态环境修复具有重要意义。本文于中国知网检索库中检索到 186 篇生物土壤结皮相关研究文献,检索式为:篇名=“生物土壤结皮”、篇名=(“喀斯特”并含“结皮”或者“石漠化”并含“结皮”),文献类型为期刊,检索时间截止日期为 2018 年 1 月 19 日。

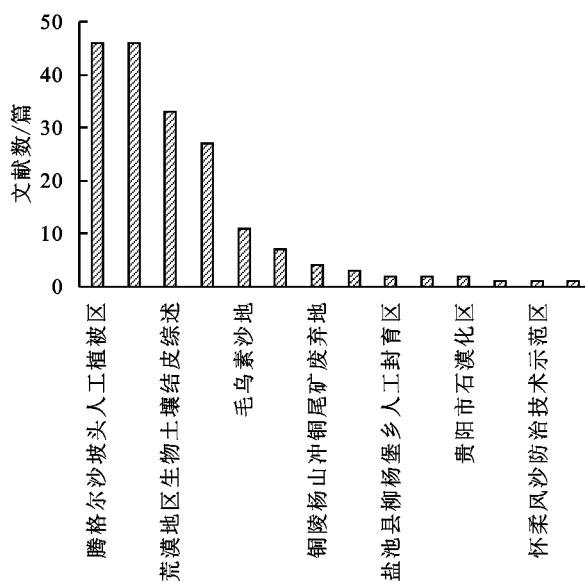


图 1 中国生物土壤结皮研究分布地域范围

通过对收集文献的研究地域分布进行分析可知我国现阶段生物土壤结皮的主要研究区为干旱区中的荒漠生境,沙坡头人工植被区与黄土高原为主要研究区;荒漠生境的研究主要关注点集中在固沙、土壤水文过程、土壤微生物与植被演替,这对加快喀斯特石漠化地区生态系统的修复具有重要意义。而喀斯特地区研究较少仅检索到 2 篇结皮相关文献,生物土

壤结皮在喀斯特地区有着相当大的研究空间。

1.1 生物土壤结皮与土壤系统

1.1.1 生物土壤结皮对土壤侵蚀的影响 得益于生物土壤结皮(后简称为 BSC)的组分构成与发育方式,广泛分布于各种环境中类型迥异的 BSC 对增加土壤抗侵蚀性都得到了不同程度的证实^[11-13]。在演替的最初阶段,蓝藻还未出现且生境条件恶劣的发育早期,一些低营养细菌如芽孢杆菌就能以其所具有的黏质外壁分泌出的大量黏液(胞外多糖)与矿物、土壤微粒进行胶结作用,Tisdall 等^[14]也证实了菌类的菌丝体能黏结 $<0.25\text{ mm}$ 的颗粒使之胶结成为稳定的 $>0.25\text{ mm}$ 的微团聚体,使得细粒相互粘黏形成球状表面团聚^[15],因这些粘结质所具有的“韧性”在受到较小的外力干扰时也可继续延展不被破坏,从而得以获得一定的抗干扰、侵蚀能力;Issal 等的念珠藻接种试验也验证了这一过程,随着蓝藻的不断发育,其胞外聚合物(EPS)逐渐将临近分散的矿物颗粒粘聚在一起,在发育至第 4~6 周时已覆盖全土壤表面,而这种黏粒团聚结构在接种后的 300 d 与 365 d 时稳定性分别提高了 18%和 66%^[16];之后由于大量胞外聚合物的存在逐渐形成一层有机层,这层有机层具有吸附、捕捉大气中散落的大气降尘的作用,随着这些被捕获的物质不断补充填补进入有机层表面的孔隙中与粘结质再次进行胶结作用,最终形成了一层比较致密的无机质层,进一步提高了结皮表面的密度及强度。随后蓝藻大量出现,土壤细粒间的团聚机制与强度发生了变化,微生物的黏聚力逐渐减弱,而成束存在的藻类藻丝体互相缠绕,这种机械缠缚力开始成为细粒聚合的主要控制力,使得 BSC 抵抗风蚀、冲蚀的能力得到进一步巩固^[17],在对抗强降雨等雨水冲刷时,能有效的延缓和减弱径流的发生及程度,减少水土流失带来的损失。

1.1.2 生物土壤结皮对土壤养分的影响 BSC 的存在可以增进大气—土壤圈间各因子的交互能力,能显著改变土壤内各种植物所需的矿物含量、吸收有效性。结皮演替进程的初步阶段是以藻类为先锋出现,随着蓝藻结皮的形成,碱解氮和有机质的含量显著增加,接着固氮地衣开始拓殖并逐步改善土壤理化性质,最后苔藓出现且盖度逐渐增加,土壤有机质和碱解氮含量再次上升^[18],为后续的植株提供定殖条件^[19],研究表明^[20]在结皮存在的地区,土壤中植物生长所必须的元素如氮、钾、镁、钙、磷、锰等含量明显增加,例如氮含量的增加是由于某些藻类、细菌等的固氮作用^[21],将大气中的分子氮转化为了铵盐。Rogers 等^[22]也曾报道这些因结皮而被固定的氮、碳由藻类分泌的如

蛋白质、多糖物质等次级代谢物迅速地释放到周围环境中,其拓殖下的土壤系统含氮量提高了 200%是荒漠环境中植物氮元素的重要来源之一^[23],且被释放的养分大约可占总数的 70%并能被高等植物^[24]或苔藓类及微生物群落有效地吸收、利用。

BSC 具有的固氮、呼吸、分解、矿化作用直接或间接地影响着荒漠环境碳循环,在干旱一半干旱地区中对元素循环与能量迁移做出的贡献尤为显著。此外,结皮的存在可以降低土壤中的碳氮比,因而使微生物分解速率得到提升,部分生物体得以更加有效、快速地利用环境中的养分^[25]。结皮中所具有光合作用的生物体能提高周围土壤的 pH 值,使胞外聚合物多数显现为酸性,如人工或自然结皮中的具鞘微鞘藻胞外聚合物电荷分布 88.5%为酸性成分,78%为高分子量的酸性蛋白糖,糖醛酸总量达 8%^[26],因这些呈负电性的组分存在,有利于与土壤中的镁、钙、铜、锰等正电离子进行结合,这也加快了土壤中矿物质的分解。与此同时,通过各类试验证实,镁、钙、钾、锰和磷的含量被一致认为在有结皮发生的环境中增高,虽然铁等元素被发现在有结皮生长的土壤中浓度偏低,但是在该区域中物植株内这些元素的浓度得到了提升,可见 BSC 使植物根系对这些元素的吸收更为有效,这是由于存在一种物质(含铁细胞)它将铁螯合在多糖里,而锌、铜、钴、锰等元素则可以与螯合物形成稳定的化合物,大量的微生物都可以从中获取养分。

1.1.3 生物土壤结皮对土壤酶活性的影响 土壤酶作为土壤系统中最为重要的有机成分之一,其态势变化可作为土壤肥力与土质状况的有效指标^[27]。土壤酶主要来自植物、土壤动物与土壤微生物,但由于干旱一半干旱荒漠生境中水分条件较为苛刻,而在一些严重的石漠化地区生态系统已经开始退化,不仅水分受限且植物、土壤资源也非常薄弱,土壤酶受到严重影响。BSC 作为荒漠生境中的演替先锋其对土壤酶的影响正逐渐得到关注,我国腾格里沙漠东南缘的研究^[28]显示 BSC 中的某些组分如蓝藻等与土壤酶活性存在密不可分的联系,这些组分的存在可提高土壤脲酶、脱氢酶、过氧化氢酶和蔗糖酶的活性。一些学者在西班牙南部的阿尔梅里亚西南部荒漠区的研究显示^[29],不论早期发育的蓝藻为主的 BSC 或后续发育的地衣结皮,均能改善该区土壤酶活性的问题且有 BSC 拓殖的土地上所有土壤酶的活性都显著高于裸地,同时我国黄土丘陵区^[30]与铜陵铜尾矿废弃地^[31]的研究也支持这一观点。值得注意的是,在多数相关文献中都提到 BSC 对土壤酶活性的影响通常只局限于结皮层、结皮亚层的较表层的土壤中,并随着土层

厚度的加深土壤酶活性逐渐降低,体现了一定的垂直分带性;但即便如此,结皮拓殖后的深层土壤酶活性依然要明显高于裸地。

1.2 生物土壤结皮与水文过程

BSC 的拓殖能够改善土质使土壤粗砂粒含量降低并大幅提高黏粉粒、细沙含量^[32],使得土壤层对水分的调蓄能力提升;而对凝结水的捕获能力也是 BSC 影响水文过程的一个重要环节,对于干旱一半干旱地区,任何形式的水分补给对该生态系统及生境状况都非常重要^[33],虽然较降水相比,凝结水水量较小,但却能支持一些浅根植物与小动物存活与活动^[34],即使在水分较为匮乏的生境中一部分的光合作用与固氮作用也能得到保留;同时,凝结水在一定程度上也减少了土壤水分的损失并在一定时间内使浅层土壤能保持稳定的湿度^[35]。

1.2.1 生物土壤结皮对土壤含水量及凝结水的影响

在干旱一半干旱的荒漠环境中,水分下渗作用迅速而裸露的地表无法长时间保存由雨水补给的水分,即使在雨后浅层土壤也立刻回到近干旱的状态,而 BSC 的拓殖使得这一水循环过程得到改善,促使了荒漠环境中浅层土壤中有效水分的含量,也间接地影响了以往的植被格局^[36]。研究结果表明^[37],是否有 BSC 的发生对土壤持水性差异确实有着巨大影响,BSC 覆盖的土壤持水性能达到 6.8%~36%,而裸露的土壤只能保持 2.1%~3.8%。同时,BSC 对凝结水的捕获能力也得到了各方研究者的认可^[38],干旱区中的 BSC 在旱季脱水时也能从凝结水中汲取水分重新激活生物活性进行光合、呼吸、固氮作用。

1.2.2 生物土壤结皮对径流、入渗的影响 通过对 BSC 长达一个世纪的研究,人们对 BSC 在荒漠环境中的生态意义已作出了肯定,但直至今日,BSC 所具备的生态水文学价值尚无定论。有研究认为 BSC 的存在能够增加入渗并有效地防止了径流的产生^[39],而在有冻结情况出现的寒区荒漠环境中 BSC 的存在可以增加入渗提高土壤的含水量,因而可减少地表的径流产生^[40];也有一些研究持相反的态度^[41],在热带沙漠地区,因某些 BSC 光滑的表面下渗作用则会减少而增加径流量^[42];而一些研究则认为存在某些地区的 BSC 对入渗基本没有影响^[43]。造成这种差异的原因,可能是影响 BSC 在环境中水文作用的因素太过复杂繁多,诸如 BSC 类型差异、土壤性质、孔隙度、裂隙度、微地形、粗糙度、保水性等诸多因素。

1.3 生物土壤结皮与生物系统

1.3.1 生物土壤结皮对土壤动物、昆虫的影响 在恶劣的生境系统中:荒漠环境,受到诸如气候、湿度、

水分、土壤等非生物因素的限制,导致植被匮乏、土壤食物链受胁迫,然而 BSC 中的地衣、藻类、苔藓等先锋植物可以扮演土壤初级生产者的角色,这种初级生产者可作为土壤生物、昆虫的食物,通过它们的取食、分解成为土壤养分循环重要的一环,扮演了土壤食物链中不可或缺的角色。在分解过程中,早期由酵母和细菌执行,其可被线虫和原生动物所取食,后期则主要依赖于真菌,因它被线虫、跳虫和螨所取食^[44]而增加了如土壤线虫(Shannon-Weaver)多度和属的丰富度、多样性指数、富集指数和结构指数^[45],对于其他物种而言,我国人工固沙区 BSC 的培植为荒漠沙蜥建立了富足的生存条件,而来自国外的研究^[46]也表明蚂蚁采食来自苔藓的蒴果,可见在这些受到环境严重胁迫的荒漠系统中,BSC 中的隐花植物组分所于生物系统中具备的生态意义与高等植物相近^[47]。

1.3.2 生物土壤结皮对维管束植物及种子库的影响

在一些 BSC 拓殖的地区,常见有次生矿物与 BSC 组分分布一致并伴随着 BSC 的拓殖大量出现,证明 BSC 对矿物有着显著的侵蚀作用,从而在这种风化环境中,土壤质地、土壤表面粗糙度、温度、微地形、有效含水量、有机质含量、碳氮比等生境条件均发生一定的变化,表明 BSC 对土壤质地、养分具有优秀的改造性,以此直接或间接地影响着维管束植物的定殖、发育^[48-49]。需要注意的是,依然有一部分的研究称 BSC 的存在干扰了某些维管束植物的发育^[50],或是认为 BSC 的发生与植物丰度、盖度没有联系^[51]。产生这些分歧的原因可能是由于研究条件、生境条件、BSC 类型等差异所引起的,所以在讨论具体生境中不同 BSC 对维管束植物带来何种影响时应该对问题、条件进行具体的讨论^[52-53]。

与此同时,BSC 也通过影响植物种子库的方式来控制萌发、定居的种子数量,早期已有研究认为 BSC 提高了维管束植物种子的生存和繁殖能力^[54],而近期研究主要集中在不同类型的 BSC 因种子捕获能力差异所带来的不同情况,当不同组分的 BSC 发生时,会因自身特性造成微地形的改变,这种改变就是决定 BSC 捕获种子能力的关键。研究表明^[55],苔藓类 BSC 种子库量与 BSC 的拓殖年限正相关,随着苔藓类 BSC 拓殖年限的增长,土表被改造的更加粗糙,这种粗糙的土表状况有利于种子的捕获,同时也利于捕获水分、大气降尘、有机质为种子萌发提供更高的土壤肥力,而在藻类 BSC 上的结果却恰恰相反,随着藻类 BSC 的年龄不断增加,其中的蓝藻在藻类结皮中也随之增多,BSC 的表面变得愈发光滑,从而使得捕获能力下降。可见苔藓 BSC 拥有更高的种子

捕获能力。其次,即使种子有机会开始萌发其根系也很难穿过较为坚硬的藻类 BSC 最后丧失萌发机会,使得苔藓类 BSC 种子萌发量高于藻类 BSC。

1.4 生物土壤结皮的培育重建与应用研究

BSC 不仅是评判生态环境是否稳定的重要指标之一,更是石漠化等荒漠恶劣环境下的拓殖先锋,在一些以林草重建等传统修复手段难以施展且环境亟待修复的地区,其生态修复价值值得重视,然而在生长条件受限、扰动频繁的生境中,仅凭其自然形成、恢复往往需要几年甚至几十年^[56-57],又因 BSC 组分的种类繁杂且具有一定的空间分布差异^[58],在未来的生态修复工程中如何甄选优势种并快速培育、建植 BSC 以实际应用,是现在及未来研究的重要课题。

1.4.1 BSC 的发生条件与组间关系 在讨论 BSC 野外发生阶段与条件时,研究多以一些低营养细菌或是蓝藻的出现视作第一阶段并视,然而一些研究认为因大气沉降、风积物及雨滴等因素而首先形成的物理结皮与 BSC 的发生关系密切而不应被分开讨论^[59-60],同时张元明也提出 BSC 组分对地貌、微地形有着不同的选择性分布的特点^[61-62],而在发育的时空微观特性上,胡春香等从发育周期、空间分布的角度揭示了毫米级藻壳中的相关特性与两者间的关系,通过观察藻壳发育的空间垂直变化多样性,阐述了新、老藻壳生态位之间的关系,并强调了藻壳在 BSC 前期阶段自维稳与养分供给的特性与重要地位,吴沛沛等也提出某些 BSC 中存在的特殊优势组分如位于生物结皮表层的爪哇伪枝藻(*Scytonema javanicum*)能一定程度上对抗 BSC 所遇到的紫外线辐射与适当的高温胁迫有利于保持并保持细胞形态的稳定^[63],同时也有研究指出,在 BSC 改善微生物与土壤酶活性的同时,微生物也对 BSC 的发育起到了促进作用^[61,64-66]。

1.4.2 BSC 的预培育策略 在实际施用之前,一般会选用碎皮法^[67-68]辅以培养液(Knop, Hoagland, Benneche 等)进行预培育以达到足够的可施用生物量,但由于 BSC 的组分复杂性,每一组分的生物学特性都不尽相同,各组分的最佳生长环境就需要针对性的研究。研究指出^[69],苔藓遭受外界应力于植株主体被折落的碎片即是茎叶碎片,这是苔藓为适应环境而具备的抗逆特性与再生方式,通过这种方式,即使是在水分限制较为严重的环境中,苔藓配子体的所有部位几乎都能再发育成新的植株体^[70],但也有研究指出培育采用的茎叶碎段的部位差异会影响到新生植株的生长发育^[71],对比原体植株的营养枝、生殖枝皆是中部和枝头的再生率更高^[69],而对于苔藓预培育的过程而言,一般认为主控因素是水分限制的程度,但

是水分所起到的控制作用依然是局限的,一些研究指出,在可接受的程度下水分胁迫也是保护 BSC 避免高强度 UV-B 辐射^[72]、高温^[73]和盐胁迫^[74]伤害的一种策略,同时,过量的水分可能在一定程度上减弱了藓类表面的气体交换能力同时削弱其光合作用效率^[75],来自国外的研究则给出了一套流水线藻类的预培育策略:该研究中将预培育流程分为(1) 实验室阶段(预备期)(2) 室外阶段(应用期)两部分,实验室阶段主要由菌株分离、纯化、筛选测验组成,室内阶段过渡至室外阶段,则以流水线式培育并加以过滤、沉淀、优化培育方案的方式来保证足够的生物量产出,进而顺利达到室外接种的要求,室外阶段则以喷洒蓝藻混合物的方式进行接种并对结皮进行后期维护^[76]。

1.4.3 辅助建植策略 为了满足治理工程需求, BSCs 的应用必须建立在(1) 快速建植(2) 生境适应,这就要求实际应用某类 BSC 时有一套较为完整且针对性的辅助建植策略,因此,现今关于 BSCs 辅助建植的研究可主要归纳为两个方向(1) 外源添加物补给(2) 最佳生长条件模拟。卜崇峰等对毛乌素沙地真藓属的无土营养液培育研究中指出:温度为 15℃,低浓度 Knop 营养液量为时,最利于该类苔藓植物生长^[71];同时卜崇峰等在北美洲索诺兰沙漠的研究指出^[77],在培育当地蓝藻结皮(*Microcoleus vaginatus* Gom.)的过程中,当遮光条件使光照强度下降 53.6%~86.9%且温度下降 0.6~3.0℃时,可以促进结皮发育,但值得注意的是:在外源补给方面提高施加的 K 和 Ca 浓度并不会促进结皮的发育且通过硝酸铵补给的 N 无论在其他任何光照、水分条件下都阻碍了结皮的发育,这与现今多数研究的结果不同;杨永胜等对采于陕西省安塞县黄土地区的丛藓科与真藓科 BSC 以人工气候室加原土移栽为条件的无培养液研究认为:当表层土含水量达 25%~30%,接种量为 700 g/m²,光照强度为 1000 lx 的条件下,该类 BSC 可在 45 d 内于黄土基质上达到 95% 的盖度^[78];王春等^[79]以 Hoagland 营养液、PAM 保水剂、IBA 植物生长调节剂及遮阴的四因子变量的研究,对比得出了以优势种为土生对齿藓(*Didymodon vinealis* (Brid.) Zand.) 的 BSC 野外建植的最佳辅助方案:碎皮法(700 g/cm²) + Hoagland 营养液(2.1 L/m²; 7 d/次) + 木纤维(100 g/cm²) + 粘结剂(3 g/cm²) + 水(2.1 L/m²) + 适当遮阴;沙坡头的研究^[80]将 BSC 分离出的 3 种蓝藻(*Nostoc* sp. Vaucher ex Bornet & Flahault, *Phormidium* sp. Kuétzing ex Gomont, *Scytonema arcangeli* Bornet ex Flahault), 辅助搭配固沙剂(Tacki-SprayTM)和高吸水性聚合物

(Superabsorbent Polymer)能在流沙基质上达到最理想的效果;Chen 等人^[81]在内蒙达拉特旗成功纯化并直接喷播温室内以 BG-11 预培养 18 d 后的具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus* Gom.)于裸露沙地上;而在沙漠这一特殊生境中也有研究提出^[68],表层沙埋厚度达 2 mm 时一定程度上能减少风蚀的影响而比较有利于刺叶墙藓的着床,同时也保留了一定光合作用的空间,而较深的沙埋条件,阻碍了光合作用且土壤通风度下降,不利于结皮的建植。

2 西南喀斯特地区生态面临的问题及修复必要性

2.1 土壤脆弱性及退化问题

中国南方喀斯特地区的地形地貌、气候、岩性与特殊的二元结构,构成了喀斯特土壤系统相对脆弱与退化现象的基本原因与背景^[82-84]。喀斯特成壤母岩主要是可溶性组分较多的如灰岩等的碳酸盐岩,该类岩不溶物一般低于其总物质量的 10%,其风化后的残积产物数量稀少,成土极慢,该环境中大约需要经 40 000 a 才能形成 1 cm 厚的土壤层,而非喀斯特环境的成壤速率常达喀斯特的 10~80 倍^[85]且该区以方解石、文石为主的碳酸盐岩为成土母岩,土壤即以红、黄壤为主,这种石灰壤是南方喀斯特最主要的耕作土壤,自身砾石比例较高、土壤养分及微生物生物量、碳、氮、磷等都较低^[86],且该区较大部分地区处于我国酸雨带,酸化现象致使肥力更低^[87]。在一些更为极端的喀斯特地区如滇东、贵州西南部、南部和西北部地区,可溶性岩石连片分布且面积极广,又因该区气候受印度洋季风控制,夏季雨热同期使水热因子高度同步导致易发生大雨、暴雨、干旱等大规模灾害事件;再加之地处云贵高原腹地,地貌垂直立体性较强,陡坡多、高差强烈、地表崎岖使得势能提高,地表径流冲刷猛烈和降雨后的短期干旱导致水土流失更为迅猛,土壤肥力随着有机质流失迅速下降变得稀薄、贫瘠。数据指出,滇东地区水土流失面积为 5.97 万 km²,已达滇东地区总土地面积的 45.20%,而贵州水土流失面积更大,为 7.31 万 km² 达贵州土地面积的 41.52%^[88-89]。此外,喀斯特独特的地上、地下二元结构使流失的水土很大程度上由地表裂隙转入地下洞穴囤积或随着暗河流出而非单纯的高程垂直位移,这一地上地下双流失的特性使得水土流失更加彻底,致使水土资源高度匮乏,最终以不合理的人类社会经济活动为驱动力进一步恶化致使石漠化现象发生。

石漠化诞生于不合理的人类社会经济活动下的喀斯特环境之中,这种以人力为主要驱动力的恶劣生

态灾害表现为基岩大面积裸露、土地生产力大幅下降、水分严重漏失以及生物种群多样性受到严重限制,地表景观也逐渐演变为近似于荒漠生境的土地退化过程^[90],石漠化已经成为中国三大生态灾害之一^[91]。石漠化一旦产生不仅使自然环境恶化,整个相连的生态经济系统都会因此被波及,在土地逐渐失去生产力的过程中,农林牧业生产空间也会遭到强烈压缩,在一些强度、极强度石漠化地区甚至人类基本赖以生存的条件都会被剥夺。如石漠化现象较为明显的广西,因石漠化使得整个生态环境及相关产业链条抗逆弹性弱化,旱涝灾害发生频率提高,每年粮食减收 10 亿 kg 以上,折合经济损失约 4 亿元左右^[92]。土壤养分流失、成土速率低下、水土流失迅速以及石漠化现象使得中国南方喀斯特地区土壤承载力大幅下降,人地矛盾愈发激烈,农林牧业发展严重受阻。

2.2 水文脆弱性及水文干旱

喀斯特水文脆弱性主要源自基岩岩性差异与独特的地形地貌结构。该区主要出露基岩是以灰岩、白云岩为主的碳酸盐岩,在这两种岩层中,因岩性差异导致渗漏裂隙的发育进程及方式也存在显著不同;白云岩的风化以物理崩解为主^[93],大量崩解的碎石利于后期的化学风化,且其晶格构架空隙更为均匀,也促进了白云岩整体进行较均匀的溶蚀进程,而灰岩在承受应力时形成的构造裂隙较不均匀,这些不均匀发育的裂隙逐渐体现为溶蚀的差异,使灰岩为主出露的地区溶蚀进程速率、裂隙规模参差不齐;而在岩性相同的岩层中,薄层较厚层裂隙发育量较多但张开度较低,延伸性弱;而厚层的裂隙张开度高、伸开距离长裂隙有效性高^[94]。这种因岩性不同与裂隙发育程度参差不齐导致的渗漏管道规模及有效性差异使得该区水分在时间、空间分布不均,在一些较大的降雨事件中很容易在低洼的局部形成涝灾^[95]并逐渐加深这种不均匀性。

喀斯特干旱不能简单归咎于“气候异常或降水量减少”,因其表层岩溶带结构因环境退化受损,多数石漠化区域的表层岩溶带结构只剩下表层基岩的裂隙、溶沟溶槽已不具备林草、土壤等结构或该结构层薄弱,这致使其对水分资源在水量上和水流过程^[96]的调蓄能力大幅削弱,水分通过裸露出露基岩的渗水裂隙直接向地下快速漏失,这种干旱被定义为水文干旱或径流干旱^[97];同时,水资源调蓄能力的下降也易使季节性干旱与洪涝频发,如 2009 年秋季至 2010 年初,中国南方喀斯特地区遭受了记录鲜有的重大旱灾,导致川、渝、黔、滇、桂 5 省近 6.73×10^6 hm² 耕地、 5.27×10^6 hm² 作物受灾, 2.09×10^7 人、 1.37×10^7 头大型牲畜饮水困难^[98],干旱过程中不仅农田生态系

统严重受损,蓄水设施、池塘干涸,河流、地下水水位显著降低;水生生物、自然植被、土壤动物等发育、生存都受到严重威胁。

2.3 生态系统及生物多样性衰退

生态系统履行着为人类提供各种商品并维持生命体与物质、能量平衡的职能。一般而言,受到自身所具备的结构链控制,结构层级越是复杂多样,其功能也就越强大且生境条件越优越,其职能与履行程度主要同时也更加稳定在应对逆境时的弹性也越强^[99]。而随着人口的急剧增长与精神层次的提高,人们的物质需求也在逐步上升,根据喀斯特地区峰丛、洼地、石山土地类型测算,单位面积上人口密度应为:石质山地 52~100 人/km²,峰丛、槽谷可承载人口量稍高为 100~150 人/km²,黔中丘原人口容量最大达 150~200 人,然而目前真实数据均显著高于该数值^[102],近年来,因不断加剧的人地矛盾而导致的伐木毁林、陡坡农耕、矿山开采等破坏生态结构的行为还在攀升^[101]。人地矛盾突出加之喀斯特地区本就脆弱且已开始退化的水文、土壤系统,中国南方喀斯特石漠化现象再度加剧,生态系统开始表现出逆向演替趋势,特别是相较其他生境本就不算丰富的植物群落^[102]一旦遭到破坏就可能很难恢复。

在南方喀斯特生境中,致使该区生物多样性锐减与生态系统退化诸多要素中,首当其冲的是森林砍伐及其推动产生的水土流失,目前数据表明,水土流失已致贵州 378 种种种子植物受到威胁,占贵州省种子植物总数的 8.1%,其中约 80% 分布于喀斯特生境中^[103]。在基于喀斯特生物多样性特征与其重建机制的研究表明,喀斯特生境中各群落的植物种类都不丰富,物种多样性水平较低^[104],同时其适生种、群落优势种与建群种也和常规北半球亚热带类群特征有所区别^[105-106],研究表明^[107]在已出现石漠化的原始生境中,随石漠化程度逐渐上升,植物多样性明显发生变化,物种越来越简单,常绿植物比例逐渐降低,优势种的重要值比例变高,物种组成与分布逐渐混乱,而在一些治理石漠化为目的的人工植林区,植被的物种多样性会较之原始生态中更低^[108]。随着喀斯特环境的不断恶化,在石漠化等因素导致的植被逆向演替过程中,土壤动物数量、类群数也呈现减少的趋势^[109]。

3 石漠化地区引用生物土壤结皮对生态环境修复预期

3.1 生物土壤结皮与石漠化地区土壤系统

减缓水土流失速率是预防、治理石漠化的核心思路,为减少石漠化地区土壤侵蚀速率,常规治理手段

以退耕还林、补植林草、建植经济作物区为主^[110], 借以依靠成熟林草冠幅、根系作为降雨的缓冲带与固土网络, 然而这些手段在喀斯特复杂的地理、社会环境中面临着诸如中—强度石漠化林草存活率低、因生境条件或人为因素导致生态补偿成本过高^[111]、多年生经济作物连作障碍^[112]等许多问题, 石漠化地区防治土壤系统退化方案亟待新兴手段支持。

作为荒漠生境中的“拓荒者”, 喀斯特生境中的 BSC 具有石生、耐旱与生物量相对较大的特质^[113], 在土壤稀薄、破碎, 水土流失严重的石漠化地区, 维管束植物难以存活却依然能发育大量的 BSC。研究指出^[114], 苔藓结皮与原始土壤成土的第 3 时期相伴而生, 假根处大量的棕黑色细粒土是该时期的特征之一^[115]。同时, 空气动力学研究表明^[116], 苔藓、地衣、藻类与混生结皮都可以提高表层土壤的抗风蚀能力; 而同条件下野外培育的 BSC 较裸土全年可减少 26% 的土壤侵蚀^[117]。并且在另一项研究中指出^[118] 苔藓结皮拓殖的土壤下氮素转化速率要明显高于裸露的荒地, 这使土壤的供氮能力上升, 加快了草地系统的修复进程。可见, BSC 在土壤系统中起到了不可忽视的重要作用, 其抗逆性及生境修复能力上为后续植被演替与石漠化治理奠定了生境基础。

3.2 生物土壤结皮与石漠化地区水文过程

喀斯特土壤水分是岩溶作用的主要驱动力和生境受限地区的关键因子^[119], 但据统计数据显示中国西南喀斯特土壤水分含量偏低, 土壤含水量最小值仅为 7.78%, 平均土壤含水量为 28.2%^[120], 为矿质土壤的三分之一^[121]。BSC 的拓殖能够改善土质使土壤粗砂粒含量降低并大幅提高黏粉粒、细沙含量^[122], 使得土壤层对水分的调蓄能力提升; 而对凝结水的捕获能力也是 BSC 影响水文过程的一个重要环节, 对于干旱—半干旱地区, 任何形式的水分补给对该生态系统及生境状况都非常重要^[123], 虽然较降水相比, 凝结水水量较小, 但却能支持一些浅根植物与小动物存活与活动^[124], 即使在水分较为匮乏的生境中一部分的光合作用与固氮作用也能得到保留; 同时, 凝结水不仅弥补了土壤水分的损失且使浅层土壤能在某一时期内保持相对稳定的湿度^[125]。

3.3 生物土壤结皮与石漠化地区生物系统

土壤动物不仅是不可或缺的消费者, 同时也是土壤质量评价指标的一环。然而中国西南喀斯特地区因生态系统的退化与人类活动的扰动, 使得土壤动物的生物量和类群数不断减少^[126], 植物资源的匮乏、自然肥力的下降是其主要原因之一^[127], BSC 作为土壤食物链中的初级生产者不仅能改善土壤理化性质与养分状况, 同时也为土壤动物提供了食物来源与适宜的栖息场所^[128]。土壤种子库在维持生态多样性

与遗传多样性方面具有重要意义, 对石漠化已退化的生态系统恢复有着至关重要的作用。总体来说 BSC 能起到很好的维稳作用, 致密层降低亚表层土壤含氧量与热量帮助种子库贮存, 使得在合适的时机表层种子能快速补充地表植被, 同时并帮助抵御外来植物入侵, 维持本土生态系统稳定^[129]并能促进已定居下来的草本和灌木幼苗的成长, 促进氮、铁等元素的吸收, 帮助某些草本植物度过恶劣环境^[130], 这在修复喀斯特石漠化地区脆弱的生态环境过程中, 促进物种丰富度的增加和群落正向快速演替具有积极意义。在这种维管束植物无法定居或鲜有人类活动干扰的荒漠环境中, BSC 独有的抗逆性使得原生盖度达到了 70% 或更高, 并有研究称^[131] 某些 BSC 中所含有的地衣类组分光合作用相当活跃, 光能利用率可达 0.5%~2%, 与维管束植物能力相当。且 BSC 中苔藓类结皮所分泌可抗腐蚀和取食的酚类化合物能保证结皮层不受微生物与食草动物的干扰^[84], 逐渐使得岩石风化、土层积累增厚, 为生物演替、环境恢复提供保障。通过在极端环境如荒漠环境中拓殖 BSC, 能有效改善受环境条件胁迫而产生的生境问题, BSC 的生态价值日益显现。

4 结论与讨论

在喀斯特石漠化地区, 因长期的水土流失造成土壤与水分的匮乏, 导致地表无法支撑维管束植物的生长, 而草灌保水固土能力相对较差且容易受到人类放牧、动物取食的干扰, 治理效果往往不理想, 因此有必要采取相对稳定的治理手段以加快成壤速率并且抵抗水土流失, 使修复进程不被打断。

国内现阶段对 BSC 的研究多集中在 BSC 对沙漠环境的改善, 对喀斯特石漠化的研究比较匮乏, 建立在现今 BSC 对沙漠环境的成熟研究之上, BSC 在未来如何应对喀斯特石漠化环境中的挑战这一问题上已有了可循之径。然而喀斯特以自身环境的特殊性也向今后的研究者提出了挑战, 对满足复杂环境的不同修复需求尚未建立一个有效且系统的 BSC—环境收益评价体系, BSC 联系社会经济与生态环境的纽带还有待以后研究的讨论和发掘。

喀斯特石漠化地区的生境具有其他地区不可比拟的复杂性和特殊性, 尤其在微观环境中更因人而异、因地而异, 不同石漠化等级和造成原因的差异也造就了其修复的困难性和修复技术的针对性。BSC 的研究成果已被广泛认同和接受, 但运用其理论技术在解决实际问题方面还较弱, 尤其是在喀斯特石漠化地区, 更没有大面积的研究和相应的论证, 其作用机理和作用过程更加值得思索。土壤生物结皮在喀斯特地区的土壤、水文和大气等系统中对物质循环和能

量流动的研究尚未得以充分说明,尤其在生态系统的时间结构和空间结构(水平结构和垂直结构)中的价值能否转化为实际效用价值值得斟酌,因此其在加强其在喀斯特地区的研究必不可少。

参考文献:

- [1] 熊康宁,黎平,周忠发.喀斯特石漠化的遥感—GIS 典型研究:以贵州省为例[M].北京:地质出版社,2002.
- [2] 熊康宁,李晋,龙明忠.典型喀斯特石漠化治理区水土流失特征与关键问题[J].地理学报,2012,67(7):878-888.
- [3] West N E. Structure and function of microphytic soil crusts in wild-land ecosystems of arid to semi-arid regions[J]. *Advances in Eco-Logical Research*, 1990, 20:179-223.
- [4] Eldridge D J, Greene R. Microbiotic soil crusts: A view of their roles in soil and ecological processes in the range lands of Australia [J]. *Australian Journal of Soil Research*, 1994, 32(3):389-415.
- [5] Patrick E. Researching crusting soils: Themes, trends, recent developments and implications for managing soil and water resources in dry areas[J]. *Progress in Physical Geography*, 2002, 26(3):442-461.
- [6] Housman D C, Yeager C M, Darby B J, et al. Heterogeneity of soil nutrients and subsurface biota in a dryland ecosystem[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39(8):2138-2149.
- [7] Wang W, Liu Y, Li D, et al. Feasibility of cyanobacterial inoculation for biological soil crusts formation in desert area[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2009, 41(5):926-929.
- [8] Cole D N. Trampling disturbance and recovery of cryptogamic soil crusts in grand canyon national park[J]. *Great Basin Naturalist*, 1990, 50(4):321-325.
- [9] Friedmann E I, Ocampo R. Endolithic blue-green algae in the dry valleys: Primary producers in the antarctic desert ecosystem[J]. *Science*, 1976, 193(4259):12-47.
- [10] Gilad E, Von H J, Provenzale A, et al. Ecosystem engineers: From pattern formation to habitat creation[J]. *Physical Review Letters*, 2004, 93(9):1-4.
- [11] 高丽倩.黄土高原生物结皮土壤抗水蚀机理研究[D].陕西杨凌:中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心,2017.
- [12] 卜楠,朱清科,王蕊,等.陕北黄土区生物土壤结皮抗冲性研究[J].北京林业大学学报,2009,31(5):96-101.
- [13] Mallen-Cooper M, Eldridge, D J, et al. Livestock grazing and aridity reduce the functional diversity of biocrusts[J]. *Plant and Soil*, 2017, 429(1/2):175-185.
- [14] Tisdall J M, Oades J M. Organic matter and water stable aggregates in soils[J]. *Journal of Soil Science*, 1982, 33(2):146-163.
- [15] Greene R S B, Charires C J. The effect of fire on the soil of the degraded semiarid woodland. I. Cryptogam cover and physical microphological properties[J]. *Aust J Soil Res*, 1990, 28(5):755-777.
- [16] Issa O M, Défarge C, Bissonnais Y L, et al. Effects of the inoculation of cyanobacteria on the microstructure and the structural stability of a tropical soil[J]. *Plant & Soil*, 2007, 290(1/2):209-219.
- [17] 张元明.荒漠地表生物土壤结皮的微结构及其早期发育特征[J].科学通报,2005,50(1):42-47.
- [18] 郑娇莉,李双双,彭成荣,等.干燥对人工生物土壤结皮固氮酶活性恢复过程的影响[J].中国科学:生命科学,2017,47(7):73-83.
- [19] Chamizo S, Cantón Y, Miralles I, et al. Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 49:96-105.
- [20] Harper K T, Pendleton R L. Cyanobacteria and cyanolichens: Can they enhance availability of essential minerals for higher plants[J]. *Great Basin Naturalist*, 1993, 53(1):59-72.
- [21] 张鹏,李新荣,张志山,等.腾格里沙漠东南缘生物土壤结皮的固氮潜力[J].应用生态学报,2012,23(8):2157-2164.
- [22] Rogers S L, Burns R G. Changes in aggregate stability, nutrient status, indigenous microbial populations, and seedling emergence, following inoculation of soil with *Nostoc muscorum* [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1994, 18(3):209-215.
- [23] Harper K T, Belnap J. The influence of soil biological crusts on mineral uptake by associated vascular plants [J]. *Journal of Arid Environments*, 2001, 47(3):347-357.
- [24] Bowker M A, Belnap J, Davidson D W, et al. Evidence for micro nutrient limitation of biological soil crusts: Importance to arid-lands restoration[J]. *Ecological Applications*, 2005, 15(6):1941-1951.
- [25] Torgway D J, Ludwig J A. Vegetation and soil patterning in semi-arid mulga lands of eastern Australia [J]. *Australian Ecology*, 1990, 15(1):23-34.
- [26] 胡春香,张德禄,刘永定,等.荒漠藻结皮的胶结机理[J].科学通报,2002,47(12):931-937.
- [27] Lebrun J D, Trinsoutrotgatin I, Vincelasakpa M, et al. Assessing impacts of copper on soil enzyme activities in regard to their natural spatiotemporal variation under long-term different land uses[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2012, 49(6):150-156.
- [28] Zhang W, Zhang G, Liu G, et al. Bacterial diversity and distribution in the southeast edge of the Tengger Desert and their correlation with soil enzyme activities [J].*环境科学学报:英文版*,2012,24(11):2004-2011.
- [29] Miralles I, Domingo F, Cantón Y, et al. Hydrolase enzyme activities in a successional gradient of biological soil crusts in arid and semi-arid zones[J]. *Soil Biology*

8. Biochemistry, 2012, 53: 124-132.
- [30] 边丹丹, 廖超英, 孙长忠, 等. 黄土丘陵区土壤生物结皮对土壤微生物分布特征的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2011, 29(4): 109-114.
- [31] 刘梅, 赵秀侠, 詹婧, 等. 铜陵铜尾矿废弃地生物土壤结皮中的蓝藻多样性[J]. 生态学报, 2011, 31(22): 6886-6895.
- [32] 周小泉, 刘政鸿, 杨永胜, 等. 毛乌素沙地3种植被下苔藓结皮的土壤理化效应[J]. 水土保持研究, 2014, 21(6): 340-344.
- [33] Kidron G J. Analysis of dew precipitation in three habitats within a small arid drainage basin, Negev Highlands, Israel[J]. Atmospheric Research, 2000, 55(3): 257-270.
- [34] Kidron G J, Aaron Y, Avinoam D. Dew variability within a small arid drainage basin in the Negev Highlands, Israel[J]. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society, 2010, 126(562): 63-80.
- [35] Li X Y. Effects of gravel and sand mulches on dew deposition in the semiarid region of China[J]. Journal of Hydrology, 2002, 260(1/4): 151-160.
- [36] Li X R, Kong D S, Tan H J, et al. Changes in soil land in vegetation following stabilisation of dune in southeastern fringe of the Tengger desert, China[J]. Plant and Soil, 2007, 300(1): 221-231.
- [37] Darby B J, Neher D A. Soil nematode communities are ecologically more mature beneath late-than early successional stage biological soil crusts[J]. Applied Soil Ecology, 2007, 35(1): 203-212.
- [38] Liu L C, Li S Z, Duan Z H. Effects of microbiotic crusts on dew deposition in the stored vegetation area at Shapotou, north west China[J]. Journal of Hydrology, 2006, 328(1/2): 331-337.
- [39] Warren S D. Synopsis: Influence of biological soil crusts on arid land hydrology and soil stability[M]// Springer-Verlag Berlin Heidelberg Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management, 2001.
- [40] Pérez F L. Microbiotic crusts in the high equatorial Andes, and their influence on paramo soils[J]. Catena, 1997, 31(3): 173-198.
- [41] Bisdom E B A, Dekker L W, Schoute J F T. Water repellency of sieve fractions from sandy soil sand relationships with organic material and soil structure[J]. Geoderma, 1993, 56(1): 105-118.
- [42] Danin A. Plants of Desert Dunes[M]. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1996.
- [43] Eldridge D J, Tozer M E, Slangen S. Soil hydrology is independent of microphytic crust cover: Further evidence from a wooded semiarid Australian range land[J]. Arid Soil Research and Rehabilitation, 1997, 11(2): 113-126.
- [44] 李新荣, 张元明, 赵允格. 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望[J]. 地球科学进展, 2009, 24(1): 11-24.
- [45] 刘艳梅, 李新荣, 赵昕, 等. 生物土壤结皮对荒漠土壤线虫群落的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(9): 2816-2824.
- [46] Loria M, Herrnstadt I. Moss Capsules as Food of the Harvester Ant, *Messor* [J]. Bryologist, 1980, 83(4): 524-525.
- [47] Li X R, Chen Y W, Jia R L. Biological soil crusts: A significant food source for insects in the arid desert ecosystems[J]. Journal of Desert Research, 2008, 28(2): 245-248.
- [48] Li X R, Jia X H, Zerb S. Effects of biological soil crusts on seed bank, germination and establishment of two annual plant species in the Tengger desert (N China) [J]. Plant and Soil, 2005, 277(1): 375-385.
- [49] Su Y G, Li X R, Cheng Y W, et al. Effects of biological soil crusts on emergence of desert vascular plants in North China [J]. Plant Ecology, 2007, 191(1): 11-19.
- [50] Johansen J R. Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of north America [J]. Journal of Phycology, 1993, 29(2): 140-147.
- [51] Jeffries D L, Klopatek J M. Effects of Grazing on the Vegetation of the Blackbrush Association [J]. Journal of Range Management, 1987, 40(5): 390-392.
- [52] Carleton T J. Variation in terricolous bryophyte and macrolichen vegetation along primary gradients in Canadian boreal forests [J]. Journal of Vegetation Science, 1990, 1(5): 585-594.
- [53] Lesica P, Shelley J S. Effects of cryptogamic soil crust on the population dynamics of *Arabis fecunda* [J]. American Midland Naturalist, 1992, 128(1): 53-60.
- [54] Harper K T, St Clair L L. Cryptogamic soil crusts on arid and semiarid rangelands in Utah [C]// Effects on seedling establishment and soil stability. Final Report Bureau Land Management, Utah State Office, Salt Lake City, 1985.
- [55] 苏延桂, 李新荣, 陈应武, 等. 生物土壤结皮对荒漠土壤种子库和种子萌发的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 938-946.
- [56] Xiao B, Zhao Y, Wang H, et al. Natural recovery of moss-dominated biological soil crusts after surface soil removal and their long-term effects on soil water conditions in a semi-arid environment [J]. Catena, 2014, 120: 1-11.
- [57] Li X R, Zhou H Y, Wang X P, et al. The effects of sand stabilization and revegetation on cryptogam species diversity and soil fertility in the Tengger Desert, Northern China [J]. Plant and Soil, 2003, 251(2): 237-245.
- [58] 李新荣, 谭会娟, 回嵘. 中国荒漠与沙地生物土壤结皮研究[J]. 科学通报, 2018, 63(23): 16-30.
- [59] 卜崇峰, 蔡强国, 张兴昌. 土壤结皮的发育特征及其生态功能研究述评[J]. 地理科学进展, 2008, 27(2): 26-31.

- [60] Coxson D S. Biological soil crusts: structure, function, and management[J]. *Biological Conservation*, 2002, 108(1): 129-130.
- [61] 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[J]. *生态学报*, 2009, 30(16): 4484-4492.
- [62] 张元明, 陈晋, 王雪芹. 古尔班通古特沙漠生物结皮的分布特征[J]. *地理学报*, 2005, 60(1): 53-60.
- [63] 吴沛沛, 饶本强, 郝宗杰. 高温培养条件下爪哇伪枝藻的生理特性和超微结构特征[J]. *水生生物学报*, 2012, 36(4): 735-743.
- [64] 丛立双, 刘惠荣, 王瑞刚. 浑善达克沙地生物土壤结皮细菌群落特征[J]. *内蒙古农业大学学报: 自然科学版*, 2010, 31(3): 168-172.
- [65] Wu J G, Wang J F, Zhang X H, et al. AgyrB-targeted PCR for rapid identification of *Paenibacillus mucilaginosus* [J]. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 2010, 87(2): 739-747.
- [66] Liu W, Xu X, Wu X, et al. Decomposition of silicate minerals by *Bacillus mucilaginosus* in liquid culture[J]. *Environmental Geochemistry & Health*, 2006, 28(1/2): 133-140.
- [67] 聂华丽, 吴楠, 梁少民. 不同沙埋深度对刺叶墙藓植株碎片生长的影响[J]. *干旱区研究*, 2006, 23(1): 66-70.
- [68] 武显维, 丁朝华, 康宁. 湿地甸灯醉切茎繁殖研究[J]. *武汉植物研究*, 1996, 14(1): 82-88.
- [69] Wasley J. The effect of climate change on Antarctic terrestrial flora[D]. University of Wollongong Thesis Collection, 2004.
- [70] 王中生, 安树青, 方炎明. 苔藓植物生殖生态学研究[J]. *生态学报*, 2003, 23(11): 2444-2452.
- [71] 卜崇峰, 杨建振, 张兴. 毛乌素沙地生物结皮层藓类植物培育试验研究[J]. *中国沙漠*, 2011, 31(4): 937-941.
- [72] Hui R, Zhao R, Liu L, et al. Effects of UV-B, water deficit and their combination on *Bryum argenteum* plants: a comprehensive Russian journal on modern phytophysiology[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2016, 63(2): 216-223.
- [73] Lan S, Wu L, Zhang D. Desiccation provides photosynthetic protection for crust cyanobacteria *Microcoleus vaginatus* from high temperature. [J]. *Physiologia Plantarum*, 2014, 152(2): 345-354.
- [74] Lan S B, Wu L, Zhang D L, et al. Effects of drought and salt stresses on man-made cyanobacterial crusts. [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2010, 46(6): 381-386.
- [75] 刘应迪, 李菁, 陈军. 两种五倍子蚜虫冬寄主藓类植物的光合特性及其与光照、温度和植物体水分含量变化的关系[J]. *应用生态学报*, 2000, 11(5): 687-692.
- [76] Rossi F, Li H, Liu Y. Cyanobacterial inoculation (cyanobacterisation): Perspectives for the development of a standardized multifunctional technology for soil fertilization and desertification reversal [J]. *Earth-Science Reviews*, 2017, 171: 28-43.
- [77] Chongfeng B, Shufang W, Yongsheng Y. Identification of factors influencing the restoration of cyanobacteria-dominated biological soil crusts [J]. *Plos One*, 2014, 9(3): e90049.
- [78] 杨永胜, 冯伟, 袁方. 快速培育黄土高原苔藓结皮的关键影响因子[J]. *水土保持学报*, 2015, 29(4): 289-294.
- [79] 王春. 喷播苔藓结皮培育恢复技术研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [80] Chan-Ho P, Rong L X, Yang Z. Rapid development of cyanobacterial crust in the field for combating desertification [J]. *Plos One*, 2017, 12(6): e0179903.
- [81] Chen L, Xie Z, Hu C. Man-made desert algal crusts as affected by environmental factors in Inner Mongolia, China [J]. *Journal of Arid Environments*, 2006, 67(3): 521-527.
- [82] 兰安军, 张百平, 熊康宁. 黔西南脆弱喀斯特生态环境空间格局分析[J]. *地理研究*, 2003, 22(6): 733-741.
- [83] 钱家忠, 汪家权, 吴剑锋. 徐州张集水源地裂隙岩溶水化学特征及影响因素[J]. *环境科学研究*, 2003, 16(2): 23-26.
- [84] 曾晓燕, 牟瑞芳, 许顺国. 岩溶生态脆弱性研究[J]. *环境科学与管理*, 2006, 31(1): 86-88.
- [85] 张殿发, 王世杰, 李瑞玲. 贵州省喀斯特山区生态环境脆弱性研究[J]. *地理学与国土研究*, 2002, 18(1): 77-79.
- [86] 魏亚伟, 苏以荣, 陈香碧, 等. 桂西北喀斯特土壤对生态系统退化的响应[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(5): 1308-1314.
- [87] 赵其国, 黄国勤, 马艳芹. 中国南方红壤生态系统面临的问题及对策[J]. *生态学报*, 2013, 33(24): 7615-7622.
- [88] 蒋忠诚, 曹建华, 杨德生, 等. 西南岩溶石漠化区水土流失现状与综合防治对策[J]. *中国水土保持科学*, 2008, 6(1): 37-42.
- [89] 尹辉, 蒋忠诚, 罗为群, 等. 西南岩溶区水土流失与石漠化动态评价研究[J]. *水土保持研究*, 2011, 18(1): 66-70.
- [90] 王世杰. 喀斯特石漠化: 中国西南最严重的生态地质环境问题[J]. *矿物岩石地球化学通报*, 2003, 22(2): 120-126.
- [91] 袁道先. 岩溶石漠化问题的全球视野和我国的治理对策与经验[J]. *草业科学*, 2008, 25(9): 19-25.
- [92] 张光辉, 张新平, 张丽. 草地畜牧业是改变岩溶地区贫穷面貌的首选产业[J]. *草业科学*, 2008, 25(9): 83-86.
- [93] 聂跃平. 碳酸盐岩性因素控制下喀斯特发育特征: 以黔中南为例[J]. *中国岩溶*, 1994, 13(1): 31-36.
- [94] 唐梅荣, 赵振峰, 李宪文, 等. 多缝压裂新技术研究与试验[J]. *石油钻采工艺*, 2010, 32(2): 71-74.
- [95] 王世杰, 李阳兵, 李瑞玲. 喀斯特石漠化的形成背景、演化与治理[J]. *第四纪研究*, 2003, 23(6): 657-666.
- [96] 蒋忠诚, 王瑞江, 裴建国, 等. 我国南方表层岩溶带及其对岩溶水的调蓄功能[J]. *中国岩溶*, 2001, 20(2): 106-110.
- [97] 冯国章. 极限水文干旱历时概率分布的解析与模拟研究

- [J].地理学报,1994,61(5):457-466.
- [98] 李宏,姜凤国.聚焦西南大旱[J].地理教育,2010,7(5):63.
- [99] 李双成,吴绍洪,戴尔阜.生态系统响应气候变化脆弱性的人工神经网络模型评价[J].生态学报,2005,25(3):621-626.
- [100] 杨汉奎.喀斯特环境质量变异[M].贵阳:贵州科学技术出版社,1994.
- [101] Lucrezi S, Saayman M, Merwe P V D. Influence of infrastructure development on the vegetation community structure of coastal dunes: Jeffreys Bay, South Africa[J]. Journal of Coastal Conservation, 2014, 18(3):193-211.
- [102] 于维莲,董丹,倪健.中国西南山地喀斯特与非喀斯特森林的生物量与生产力比较[J].亚热带资源与环境学报,2010,05(2):25-30.
- [103] 贵州省环境保护局.贵州珍稀濒危植物[M].北京:中国环境科学出版社,1989.
- [104] 韦锋.桂林会仙喀斯特湿地生物多样性及保护研究[D].广西桂林:广西师范大学,2010.
- [105] 傅伯杰,刘国华,陈利顶,等.中国生态区划方案[J].生态学报,2001,21(1):1-6.
- [106] 姚长宏,蒋忠诚,袁道先.西南岩溶地区植被喀斯特效应[J].地球学报,2001,22(2):159-164.
- [107] 盛茂银,熊康宁,崔高仰,等.贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质[J].生态学报,2015,35(2):434-448.
- [108] Tang C Q, Li Y H, Zhang Z Y. 2010. Species diversity patterns in natural secondary plant communities and man-made forests in a subtropical mountainous karst area, Yunnan, SW China[J]. Mountain Research and Development, 2010, 30(3):244-251.
- [109] 樊云龙,熊康宁,苏孝良,等.喀斯特高原不同植被演替阶段土壤动物群落特征[J].山地学报,2010,28(2):226-233.
- [110] 周文龙,熊康宁,龙健,等.喀斯特石漠化综合治理区表层土壤有机碳密度特征及区域差异[J].土壤通报,2011,42(5):1131-1137.
- [111] 吴红宇,马凤娟.西南喀斯特地区农业生态补偿机制初探[J].农业资源与环境学报,2010,27(1):15-18.
- [112] 侯慧,董坤,杨智仙,等.连作障碍发生机理研究进展[J].土壤,2016,48(6):1068-1076.
- [113] 李冰,张朝晖.喀斯特石漠结皮层藓类物种多样性及在石漠化治理中的作用研究[J].中国岩溶,2009,28(1):55-60.
- [114] 朱显谟.论原始土壤的成土过程[J].水土保持研究,1995,13(4):83-89.
- [115] 李阳兵,王世杰,李瑞玲.岩溶生态系统的土壤[J].生态环境学报,2004,13(3):434-438.
- [116] 王雪芹,张元明,张伟民,等.古尔班通古特沙漠生物结皮对地表风蚀作用影响的风洞试验[J].冰川冻土,2004,26(5):632-638.
- [117] 肖波,赵允格,邵明安.黄土高原侵蚀区生物结皮的人工培育及其水土保持效应[J].草地学报,2008,16(1):28-33.
- [118] Hu R, Wang X, Pan Y, et al. The response mechanisms of soil N mineralization under biological soil crusts to temperature and moisture in temperate desert regions[J]. European Journal of Soil Biology, 2014, 62:66-73.
- [119] 王家文,周跃,肖本秀,等.中国西南喀斯特土壤水分特征研究进展[J].中国水土保持,2013(2):37-41.
- [120] 雷丽,程星,蔡雄飞.贵州岩溶山区土壤含水量时空分布与植物生长关系研究[J].贵州科学,2009,27(2):50-54.
- [121] 邵明安.土壤物理学[M].北京:高等教育出版社,2006.
- [122] 周小泉,刘政鸿,杨永胜,等.毛乌素沙地 3 种植被下苔藓结皮的土壤理化效应[J].水土保持研究,2014,21(6):340-344.
- [123] Kidron G J. Analysis of dew precipitation in three habitats within a small arid drainage basin, Negev Highlands, Israel[J]. Atmospheric Research, 2000, 55(3):257-270.
- [124] Kidron G J, Aaron Y, Avinoam D. Dew variability within a small arid drainage basin in the Negev Highlands, Israel[J]. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society, 2010, 126(562):63-80.
- [125] Li X Y. Effects of gravel and sand mulches on dew deposition in the semiarid region of China[J]. Journal of Hydrology, 2002, 260(1/4):151-160.
- [126] Xiang C G, Pan G X, Zhang P J, et al. Horizon of Soil fauna diversity in karst soils in stone forest national park, Yunnan Province, China[J]. Acta Carsoologica, 2003, 32(2):187-194.
- [127] 王振中,张友梅,邢协加.土壤环境变化对土壤动物群落影响的研究[J].土壤学报,2002,39(6):892-897.
- [128] Li X R, Xiao H L, Zhang J G, et al. Long-term ecosystem effects of sand-binding vegetation in the tenger desert, Northern China[J]. Restoration Ecology, 2004, 12(3):376-390.
- [129] 陈孟晨,张景光,刘立超,等.生物土壤结皮对一年生植物影响研究进展[J].中国沙漠,2017,37(3):483-490.
- [130] 张元明,聂华丽.生物土壤结皮对准噶尔盆地 5 种荒漠植物幼苗生长与元素吸收的影响[J].植物生态学报,2011,35(4):380-388.
- [131] Wang S D, Bai X L, Yong S P. Preliminary research on bryoflora in Shapotou area[J]. Journal of Desert Research, 2001, 21(3):244-249.