

DOI: 10.5846/stxb202006111520

涂娜,严友进,戴全厚,任青青,蒙文萍,朱列坤,岑龙沛.喀斯特石漠化区典型生境下石生苔藓的固土持水作用.生态学报, 2021, 41(15): 6203-6214.

Tu N, Yan Y J, Dai Q H, Ren Q Q, Meng W P, Zhu L K, Cen L P. Soil fixation and water retention of rocky moss under typical habitat in a karst rocky desertification area. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(15): 6203-6214.

喀斯特石漠化区典型生境下石生苔藓的固土持水作用

涂 娜^{1,2}, 严友进^{1,2,3}, 戴全厚^{1,2,*}, 任青青^{1,2}, 蒙文萍^{1,2,4}, 朱列坤^{1,2}, 岑龙沛^{1,2}

1 贵州大学林学院, 贵阳 550025

2 贵州大学土壤侵蚀与生态修复研究中心, 贵阳 550025

3 贵州省森林资源与环境研究中心, 贵阳 550025

4 贵州省植物园, 贵阳 550001

摘要:为探究喀斯特石漠化区典型生境下石生苔藓植物的固土持水能力及影响因素,在其石生苔藓分布和形态特征基础上,深入探讨了不同生境下石生苔藓的固土持水效应。结果表明:(1)生境对石生苔藓植物的固土持水能力影响显著。草地中的宽叶真藓(*Bryum funkii*)固土量最高,为 $8.85 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$,裸地中的美灰藓(*Eurohypnum leptothallum*)持水量最高,其最高持水量是自身干重的 14 倍。石生苔藓植物在裸地和草地中表现出较高的固土率,而在乔木林与草地下具有较好的持水率。(2)苔藓类型对固土持水能力存在显著性的影响。4 种石生苔藓植物的固土率高低为宽叶真藓>尖叶对齿藓原变种(*Didymodon constrictus* var. *constrictus*)>卷叶湿地藓(*Hyophila involuta*)>美灰藓,且差异显著;4 种苔藓植物的持水率强弱为美灰藓>宽叶真藓>卷叶湿地藓>尖叶对齿藓原变种。(3)石生苔藓植物的固土持水能力受自身功能性状和立地环境的综合影响,苔藓植物的固土率与干重存在显著的正相关关系,其持水量与干重和生物量间具有显著的正相关关系。综上,从固土持水和生态修复的角度出发,应加强裸地和草地两种生境的石漠化治理力度;可考虑将宽叶真藓和美灰藓作为喀斯特岩面生态恢复的先锋苔藓,其能有效解决喀斯特区石漠化大面积基岩裸露问题,提高喀斯特区水土保持效益。

关键词:石生苔藓;固土持水特性;影响因素;生境;喀斯特石漠化

Soil fixation and water retention of rocky moss under typical habitat in a karst rocky desertification area

TU Na^{1,2}, YAN Youjin^{1,2,3}, DAI Quanhou^{1,2,*}, REN Qingqing^{1,2}, MENG Wenping^{1,2,4}, ZHU Liekun^{1,2}, CEN Longpei^{1,2}

1 College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China

2 Research Center for Soil Erosion & Ecological Restoration, Guizhou University, Guiyang 550025, China

3 Institute for Forest Resources & Environment of Guizhou, Guizhou University, Guiyang 550025, China

4 Guizhou Botanical Garden, Guiyang 550001, China

Abstract: The purpose of this study is to explore the soil-fixing and water-holding capacity and influencing factors of rocky bryophytes typical habitat in karst areas. Based on the distribution and morphological characteristics of rocky mosses, we deeply discussed the effects of soil-fixing and water-holding of rocky mosses under different habitats. The results showed that:(1) the habitat has significant effects on the soil-fixing and water-holding capacity of rocky bryophytes. *Bryum funkii* in the grassland has the highest soil consolidation capacity of $8.85 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$. The water holding capacity of *Eurohypnum*

基金项目:国家自然科学基金项目(41671275; 42007054); 中国博士后科学基金资助(2020M673296); 黔科合基础(20201Y074)

收稿日期:2020-06-11; **网络出版日期:**2021-05-20

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

leptothallum in the bare land is the highest, and its maximum water holding capacity is 14 times of its own dry weight. Rocky bryophytes show a higher soil fixation rate under bare land and grassland, but have a better water holding rate under arbor forest and grass land. (2) The moss type has a significant influence on the soil water holding capacity. The soil fixation rate of the 4 species of rocky bryophytes is *Bryum funkii*>*Didymodon constrictus* var.*constrictus*>*Hyophila involuta*>*Eurohypnum leptothallum*, and the difference is significant. The water holding rate of the 4 species of bryophytes is *Eurohypnum leptothallum*>*Bryum funkii*>*Hyophila involuta*>*Didymodon constrictus* var.*constrictus*. (3) The soil and water retention capacity of rocky bryophytes is affected by its own functional characteristics and site environment. There is a significantly positive correlation between the soil fixation rate and dry weight of bryophytes, and the water holding capacity is positively correlated with the dry weight and biomass of bryophytes. In conclusion, from the perspectives of soil fixation and water conservation and ecological restoration, we should strengthen the control of rocky desertification in bare land and grassland. In addition, *Bryum funkii* and *Eurohypnum leptothallum* can be considered as the pioneer moss for ecological restoration of karst rock surface, which can effectively solve the problem of rocky desertification in karst areas with large areas of exposed bedrock and improve soil and water conservation benefits in karst areas.

Key Words: stony bryophytes; water retention characteristics of soil; influencing factors; habitat; karst rocky desertification

脆弱的喀斯特生态环境在不合理的人为活动下植被大面积退化,引发了严重的水土流失,从而导致石漠化的发生、发展^[1-3]。目前,严重的石漠化威胁当地生态环境安全,制约社会经济发展,对人民生活造成严重影响^[4]。为了遏制石漠化,我国各级政府先后启动并实施了一系列以林草工程为主的石漠化治理工程。然而,长期的水土流失导致石漠化区地表基岩大面积出露、土层浅薄、土壤瘠薄、植被稀疏,使得该地区地表辐射大、土壤蒸发量和入渗量大、土壤水肥条件差^[1,5]。匮乏的水土资源限制了高等维管束植物的生长和发挥正常的生态效益,从而使其对石漠化的治理效果不佳^[6-7]。如何有效的提高高等植物的可持续生长已成为该地区石漠化治理和生态修复的一大难题。其中,保护水土资源和防治水土流失是解决问题的关键。

石生藓类植物是生于岩石表面的苔藓类型^[8],其形体矮小、枝叶交错卷曲,常常形成丛生状或垫状群落^[9],具有吸水快、蓄水量大的特点^[10]。石生苔藓生长附着于岩石表面,改善了下垫面的水热条件^[9],为高等植物的生长塑造了良好的生境基础。此外,石生苔藓分泌的酸性物质溶蚀岩石表面,促进了母岩的风化及成土过程^[11]。与此同时,苔藓植物特殊的生长形式能够将径流和空气中的细小土壤颗粒拦截并沉积于假根下,起到良好的固土作用,为其它植物的生长提供基质。可见,石生苔藓在改善下垫面水热条件和土壤固持中发挥着重要的作用。野外调查发现,石生苔藓在喀斯特石漠化区裸地、草地、灌丛和乔木林四种典型生境中均广泛分布。因此,利用石生苔藓维护石漠化区水土资源,对促进高等植物演替起到了积极作用。

目前,苔藓植物的水源涵养、水土保持功能及与环境关系等方面受到国内外学者的广泛关注^[3,12-14]。Song 等^[12]研究表明苔藓植物具有较高的细胞壁弹性和抗渗透能力,可以耐受干旱;刘润等^[15]、张显强等^[16]通过冲刷实验对苔藓的抗冲抗蚀性进行研究,结果表明苔藓植物能有效减少和控制水土流失;而张显强等^[17-18]、从春蕾等^[19]、Li^[20]对喀斯特地区石生苔藓植物的物种多样性、分布特征和胁迫耐旱机理及生理适应性做了广泛研究,证明苔藓植物具有极强的耐旱能力,并在石漠化区广泛出现,随着石漠化程度加强苔藓植物的多样性指数下降。迄今为止,关于喀斯特石漠化区典型生境下石生苔藓的固土和持水特性尚不清楚,对于该部分内容尚未见到相关报道。因此,本研究在喀斯特区裸地、草地、灌丛、乔木林地 4 种典型生境中,深入研究不同石生苔藓植物的固土持水能力,能够为更好的解决喀斯特石漠化区基岩大面积裸露、水土流失等问题及开展生态修复工作。为此,本研究在典型喀斯特石漠化区石生苔藓分布和形态特征的基础上,深入探讨 4 种典型生境下石生苔藓的固土持水效应。研究结果可为石漠化区生态修复提供重要的科学依据和理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区位于贵州省普定县城关镇隆嘎村沙湾组中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站内的实验示范区,地理坐标为 26°22′—26°23′N、105°45′—105°46′E,海拔 1140—1180 m。属于亚热带高原季风湿润气候,年平均气温 15.1 ℃,年平均降水量 1390 mm,年积温为 5511.5 ℃,无霜期约 301 d,年日照时数约 1164.9 h。基岩主要以石灰岩为主,土壤主要为石灰土和黄壤。植被以樟科、壳斗科、蔷薇科、禾本科等为主,生境类型主要有裸地、草地、灌丛、乔木林^[21]。喀斯特区生境复杂,而裸地、草地、灌丛、乔木林是自然生态恢复中较典型的 4 种生境类型^[22]。因此,在研究区选择这 4 种典型生境作为样地类型。研究区除实验研究需要安装监测仪器外,无耕作和放牧等扰动。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集和处理

研究于 2018 年 9 月进行样地考察和样品采集,选取裸地、草地、灌丛、乔木林 4 种典型生境类型,每个生境类型下设置 1 个 10 m×10 m 的样地,在每个样地内采用 5 点取样法布设 5 个 1 m×1 m 的样方,样地基本信息记录如表 1 所示。每个小样方内用 10 cm×10 cm 的铁框(带有孔径 10 mm×10 mm 网格)进行随机采样。在每个小样方内采集 25 个样,采用网格法测定苔藓盖度,将苔藓从岩石上分离,用毛刷、铁皮片、勺子将剩下的土壤全部收集;如有苔藓混生情况,则采用网格法分别计算不同苔藓的盖度,并用小刀慢慢将不同苔藓和土壤分切,尽量保证不破坏和不丢失每种苔藓植物和固持的土壤;将石生苔藓植物和其苔藓下的土壤分别装入信封。同时,用地质罗盘仪测量其岩面与水平地面的夹角,并记录样品编号、苔藓盖度和岩面倾斜度。共采集 500 个样品,带回实验室进行鉴定。

经鉴定得出美灰藓(*Eurohypnum leptothallum*)、宽叶真藓(*Bryum funkii*)、卷叶湿地藓(*Hyophila involuta*)、尖叶对齿藓原变种(*Didymodon constrictus* var. *constrictus*) 4 种苔藓植物为优势种。苔藓生活型参照 Magdefrau K. 的划分标准^[23]。美灰藓是灰藓科,灰藓属,茎不规则羽状分枝,分枝倾立,长短不等,阔卵状披针形,叶缘平滑;宽叶真藓,真藓属,植物体多密集丛生,下部叶散生,具假根,上部叶稍密集,小枝密生;卷叶湿地藓,丛藓科,湿地藓属,植株密集丛生、矮小,茎直立,分支稀少;尖叶对齿藓原变种,丛藓科,密集丛生,茎直立,单一,叶密生。

表 1 样地基本信息
Table 1 Basic information of sample plot

生境 Habitat	植物种类 Plant species	岩石裸露率 Rock exposure rate/%
裸地 Bare land	狗尾草(<i>Setaria viridis</i>)、苣荬菜(<i>Sonchus arvensis</i>)、牛至(<i>Origanum vulgare</i>)、飞蓬(<i>Erigeron acer</i>)、车前草(<i>Plantago asiatica</i>)等	90
草地 Grass land	白茅(<i>Imperata cylindrica</i>)、打破碗花花(<i>Anemone hupehensis</i>)、野菊花(<i>Dendranthema indicum</i>)、小蓬草(<i>Conyza canadensis</i>)、牛筋草(<i>Eleusine indica</i>)等	40
灌丛 Shrub	胡颓子(<i>Elaeagnus pungens</i>)、苕麻(<i>Boehmeria penduliflora</i>)、华南云实(<i>Caesalpinia crista</i>)、灰白毛莓(<i>Rubus tephrodes</i>)、小果蔷薇(<i>Rosa cymosa</i>)、香叶树(<i>Lindera communis</i>)等	75
乔木林 Tree forest	板栗(<i>Castanea mollissima</i>)、翅荚香槐(<i>Cladrastis platycarpa</i>)、朴树(<i>Celtis sinensis</i>)、香椿(<i>Toona sinensis</i>)等	60

1.2.2 苔藓植物固土、持水测定

(1) 苔藓植物持水量、持水率、生物量测定

在室内分选出 4 种生境类型下的美灰藓、宽叶真藓、卷叶湿地藓和尖叶对齿藓原变种 4 种优势种纯样品,将苔藓植物与泥土分离。苔藓植物的持水量和持水率采用室内浸泡法进行测定。将苔藓植物在水中浸泡 24 h 后,将苔藓植物放置于纱网上滴干重力水,称其苔藓湿重,将滴干重力水的苔藓植物置于 65 ℃ 的烘箱中烘

干至恒重测定苔藓干重。苔藓植物的持水量、持水率主要参考李军峰等^[6]、徐杰等^[24]测定方法和计算公式。4 种典型生境类型下 4 种石生苔藓植物的基本指标如表 2 所示。

表 2 4 种典型生境下 4 种苔藓植物的基本指标
Table 2 Basic indexes of four bryophytes under four typical habitat

生境 Habitat	苔藓种类 Bryophyte species	生活型 Life form	盖度 Coverage/%	苔藓干重 Moss dry weight / (×10 ³ kg/hm ²)	生物量 Biomass / (×10 ⁵ kg/hm ²)
裸地 Bare land	E	交织型	72.67	9.40±0.86Aa	6.86±0.97Aa
	B	丛集型	61.67	3.44±0.36Dd	2.11±0.16Bb
	H	矮丛集型	28.00	6.36±0.27Ba	1.78±0.18Ba
	D	丛集型	35.00	5.79±0.52Cd	2.02±0.07Bc
草地 Grass land	E	交织型	80.00	4.96±0.41Bd	3.97±0.51Ab
	B	丛集型	53.67	3.74±0.25Cc	2.01±0.25Bb
	H	矮丛集型	28.00	1.89±0.52Dd	0.54±0.18Cc
	D	丛集型	57.33	7.73±0.75Aa	4.45±0.71Aa
灌丛 Shrub	E	交织型	81.67	8.01±0.77Ab	6.50±0.67Aa
	B	丛集型	59.00	6.32±0.51Ba	3.71±0.05Ba
	H	矮丛集型	26.33	4.70±0.33Db	1.23±0.11Db
	D	丛集型	53.00	5.25±0.34Cc	2.77±0.03Cbc
乔木林 Tree forest	E	交织型	67.67	5.13±0.40Ac	3.51±0.74Ab
	B	丛集型	43.33	3.89±0.46Cb	1.69±0.35Bb
	H	矮丛集型	39.67	4.59±0.33Bc	1.79±0.35Ba
	D	丛集型	79.67	4.59±0.65Bd	3.67±0.61Aab

E 为美灰藓;B 为宽叶真藓;H 为卷叶湿地藓;D 为尖叶对齿藓原变种;大写字母表示同种生境下不同苔藓植物之间的差异($P<0.05$);小写字母表示不同生境下同种苔藓植物类型之间的差异($P<0.05$)

$$WC = WW - PW \tag{1}$$

$$WP = \frac{WC}{PW} \times 100\% \tag{2}$$

$$BM = PW \times C \tag{3}$$

式中:WC 表示持水量(kg/hm²);WW 表示苔藓湿重(kg/hm²);PW 表示植物干重(kg/hm²);WP 表示持水率(%);BM 表示生物量(kg/hm²);C 表示苔藓盖度(kg/hm²)。

(2) 苔藓植物固土率测定

将分离的土壤风干过 60 目分样筛,称量其土壤总重,即为苔藓固土量。固土率是苔藓植物固土能力的直观表现。

$$SP = \frac{SW}{PW} \times 100\% \tag{4}$$

式中:SP 表示固土率(%);SW 为固土量(kg/hm²);PW 表示植物干重(kg/hm²)。

1.2.3 数据处理

利用 EXCEL 2010 进行数据统计(基于正射投影计算得到苔藓湿重、干重、固土量、盖度)和作图。用 SPSS 18.0 对石生苔藓植物的生物量、苔藓干重、持水量、持水率、固土量、固土率进行数据差异性分析。为了进一步确定石生苔藓植物在不同生境类型下的固土持水能力的差异,以自变量生境类型、苔藓类型和以因变量固土量、固土率、持水量、持水率作为控制变量,用 STATISTICA 10.0 对不同生境类型下石生苔藓植物的固土持水能力和不同苔藓类型的固土持水能力进行马氏距离判别分析;并用 CANOCO 5.0 对苔藓植物的固土率和持水率与各指标间进行冗余分析(RDA)。

2 结果分析

2.1 石生苔藓植物固土特性的差异

2.1.1 固土量

石生苔藓利用假根和茎叶对土壤、灰尘进行沉积固定。不同生境类型下的石生苔藓固土量不同,且不同苔藓植物的固土量具有差异。研究区域内草地中石生苔藓植物的固土量相对高于其它生境下苔藓植物固土量,此外,尖叶对齿藓原变种与宽叶真藓在 4 种生境类型下的固土量较高(图 1)。

4 种石生苔藓植物的固土量为尖叶对齿藓原变种>宽叶真藓>美灰藓>卷叶湿地藓。固土量最高的是草地中的宽叶真藓,为 $8.85 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$,是自身干重的 2 倍。固土量最低是乔木林中的美灰藓,为 $0.85 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$ 。在裸地和草地两种生境中,尖叶对齿藓原变种和宽叶真藓固土量较高并与其它两种苔藓植物差异显著($P < 0.05$)。在灌丛中宽叶真藓的固土量最高并与其它 3 种苔藓差异显著。在乔木林中 4 种石生苔藓植物的固土量较低,且差异不显著($P > 0.05$)。

石生苔藓植物在不同生境类型下的固土量不同,4 种生境类型下石生苔藓植物的平均固土量为草地>裸地>灌丛>乔木林。草地中石生苔藓植物的平均固土量比裸地中石生苔藓平均固土量高 24%,草地中石生苔藓植物平均固土量是乔木林中石生苔藓植物平均固土量的 4 倍。

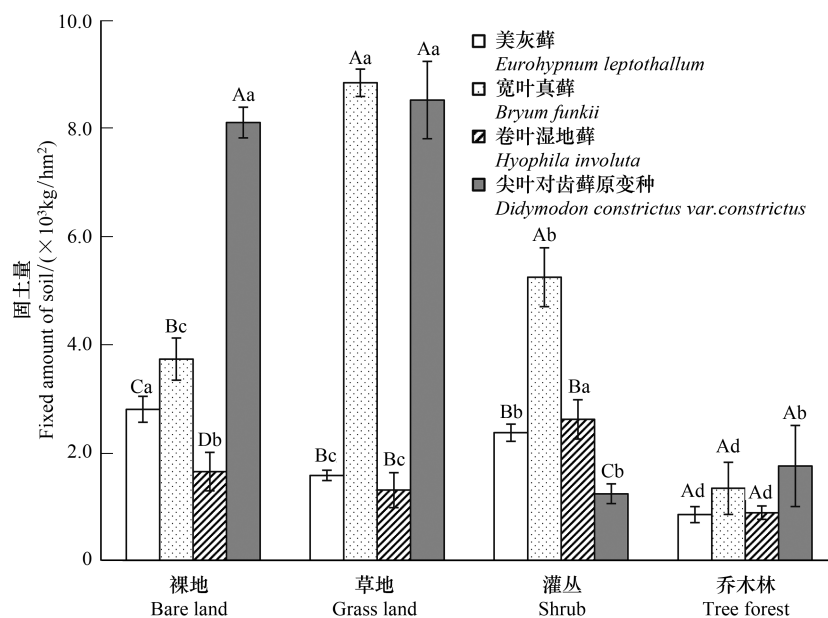


图 1 不同生境类型下 4 种苔藓植物的固土量

Fig.1 Soil fixation capacity of four bryophytes under different habitat type

不同大写字母表示同种生境类型下不同苔藓植物之间的差异显著($P < 0.05$);不同小写字母表示不同生境类型下同种苔藓植物之间的差异显著($P < 0.05$)

2.1.2 固土率

4 种不同生境下石生苔藓植物的固土率变化趋势与固土量变化趋势一致。草地中石生苔藓植物的平均固土率比其它生境下的石生苔藓固土率高,4 种石生苔藓植物中宽叶真藓的固土率最高。4 种生境下石生苔藓植物的平均固土率高低为草地>裸地>灌丛>乔木林,4 种石生苔藓植物的平均固土率高低为宽叶真藓>尖叶对齿藓原变种>卷叶湿地藓>美灰藓(图 2)。

在裸地和草地两种生境下,4 种石生苔藓植物的平均固土率较高,且差异显著($P < 0.05$);在裸地中 4 种石生苔藓植物的固土率在 25.74%—141.68%之间;在草地中 4 种苔藓植物的固土率在 32.14%—237.06%之间,

宽叶真藓的固土率最高并与美灰藓的固土率差异极显著($P < 0.01$);在灌丛中 4 种石生苔藓植物的固土率在 23.85%—83.39%之间,美灰藓与尖叶对齿藓的固土率较低并与宽叶真藓的固土率差异极显著。在乔木林中 4 种石生苔藓植物的固土率在 16.88%—41.33%之间。

在 4 种石生苔藓植物中,宽叶真藓的固土率最高,在 4 种生境下宽叶真藓固土率在 33.54%—237.06%之间,且差异显著,宽叶真藓在草地生境下的固土率是在其它生境下固土率的 2—7 倍。尖叶对齿藓原变种的平均固土率其次,卷叶湿地藓的固土率在 19.50%—76.78%之间,卷叶湿地藓在草地生境类型下的固土率最高,且是在裸地生境下固土率的 4 倍。美灰藓在 4 种不同生境类型下的固土率差异不显著,且平均固土率最小。

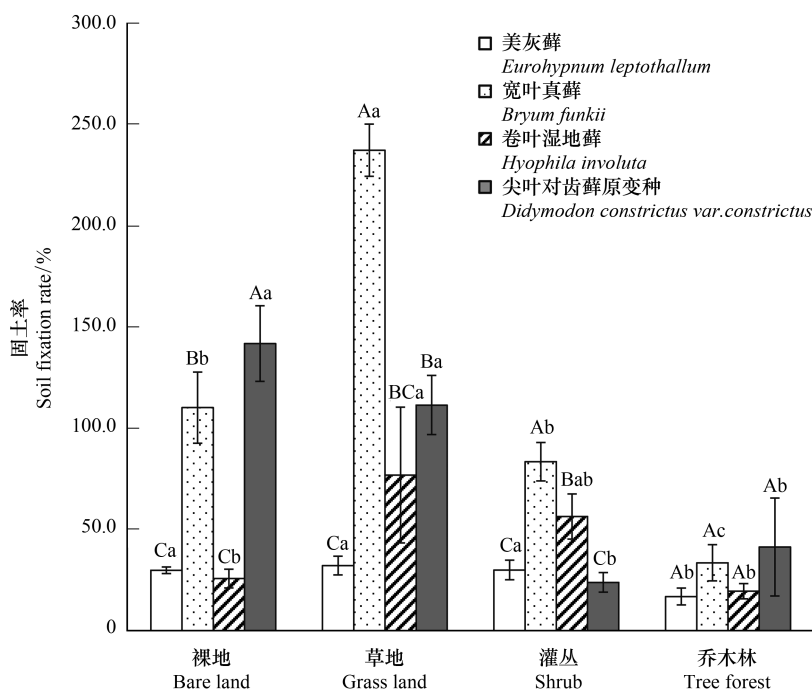


图 2 不同生境类型下 4 种苔藓植物的固土率

Fig.2 Soil fixation rate of four bryophytes under different habitat type

2.2 石生苔藓植物持水特性的差异

2.2.1 持水量

石生苔藓就像海绵能快速吸收水分,其假根和植物茎叶能蓄存大量水分^[25]。研究区裸地中石生苔藓植物的平均持水量最高,而 4 种石生苔藓中美灰藓的平均持水量最高(图 3)。

在 4 种生境下美灰藓平均持水量最高,为 $91.98 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$,其次是尖叶对齿藓原变种平均持水量,为 $63.79 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$,然后是宽叶真藓平均持水量,为 $52.31 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$,而平均持水量最低是卷叶湿地藓,为 $46.73 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$ 。在 4 种生境下持水量最高的是裸地中的美灰藓,持水量是自身干重 14 倍。持水量最低的是草地中的卷叶湿地藓,持水量是自身干重的 11 倍。

在 4 种生境下石生苔藓植物的平均持水量高低为裸地>灌丛>乔木林>草地。在裸地中美灰藓的持水量最高,并与另外 3 种苔藓植物持水量差异显著($P < 0.05$)。在草地中尖叶对齿藓原变种比美灰藓的持水量高出 25%,并是宽叶真藓持水量的 2 倍,且是卷叶湿地藓持水量的 4 倍。在灌丛中卷叶湿地藓和尖叶对齿藓原变种的持水量较低并无显著差异($P > 0.05$),美灰藓持水量最高,宽叶真藓的持水量其次。在乔木林生境下 4 种石生苔藓的持水量较低且差异不显著。

2.2.2 持水率

在裸地、草地、灌丛、乔木林 4 种生境类型下石生苔藓植物持水率逐渐增强。裸地和灌丛两种生境类型下

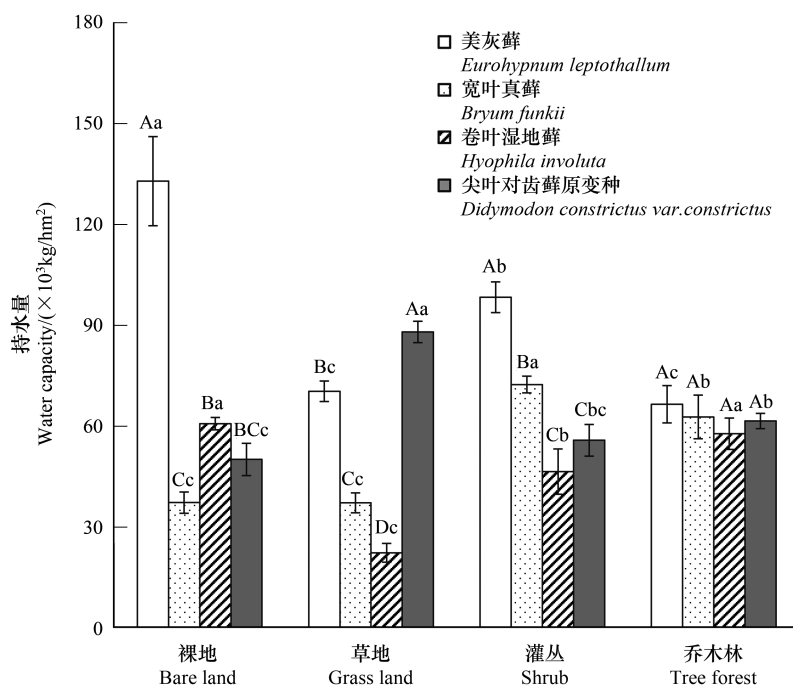


图3 不同生境类型下4种苔藓植物的持水量

Fig.3 Water holding capacity of four bryophytes under different habitat type

石生苔藓植物的持水率具有显著差异 ($P < 0.05$), 而美灰藓和宽叶真藓在不同生境类型下的持水率具有显著性差异。4种石生苔藓植物的持水率强弱为美灰藓 > 宽叶真藓 > 卷叶湿地藓 > 尖叶对齿藓原变种 (图4)。

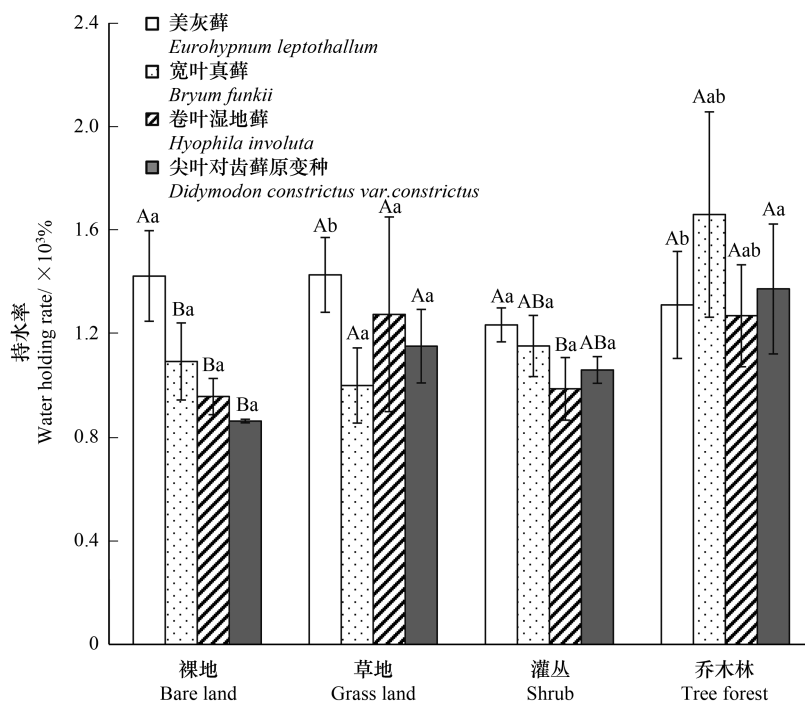


图4 不同生境类型下4种苔藓植物的持水率

Fig.4 Water holding capacity of four bryophytes under different habitat type

在4种生境类型下4种苔藓植物的持水率在 $0.86 \times 10^3\%$ — $1.66 \times 10^3\%$ 之间。如图4所示,持水率最高的

是在乔木林中的宽叶真藓,持水量最低的是裸地中的尖叶对齿藓原变种。在裸地中 4 种石生苔藓植物的持水率在 $0.86\times10^3\%$ — $1.42\times10^3\%$ 之间,美灰藓的持水率最高并与其它 3 种苔藓植物差异显著 ($P<0.05$)。在草地中 4 种石生苔藓植物的持水率在 $1.00\times10^3\%$ — $1.43\times10^3\%$ 之间,且无显著差异。在灌丛中 4 种石生苔藓植物的持水率在 $0.99\times10^3\%$ — $1.23\times10^3\%$ 之间,持水率最高的是美灰藓,其次是宽叶真藓,卷叶湿地藓的持水率最低。在乔木林中,4 种石生苔藓植物的持水率在 $1.27\times10^3\%$ — $1.66\times10^3\%$ 之间,且无显著差异。在 4 种生境类型中 4 种石生苔藓植物的平均持水率为乔木林>草地>灌丛>裸地。

美灰藓的持水率在 $1.23\times10^3\%$ — $1.43\times10^3\%$ 之间,宽叶真藓的持水率在 $1.00\times10^3\%$ — $1.66\times10^3\%$ 之间,卷叶湿地藓的持水率在 $0.96\times10^3\%$ — $1.27\times10^3\%$ 之间,尖叶对齿藓原变种的持水率在 $0.86\times10^3\%$ — $1.37\times10^3\%$ 之间,且 4 种苔藓植物平均持水率差异不显著。

2.3 石生苔藓植物固土持水能力的差异性及影响因素

本研究采用马氏距离判别分析方法揭示了石生苔藓植物在不同生境类型下的综合固土持水能力,马氏距离越大,说明石生苔藓的综合固土持水能力差异越大。根据图 5 结合表 3 和表 4 可知,乔木林与灌丛两种生境类型下石生苔藓植物的固土持水能力间的马氏距离最远为 5.37,表明这两种生境类型下苔藓植物的固土持水能力差异最大,其差异不显著 ($P>0.05$)。裸岩与灌丛两种生境类型下石生苔藓植物的固土持水能力间马氏距离最近,表明其综合固土持水能力差异不显著。

美灰藓与卷叶湿地藓的马氏距离最远为 17.05,其差异极显著 ($P<0.01$);美灰藓与宽叶真藓之间的马氏距离为 8.80,两苔藓之间的固土持水率差异显著 ($P<0.05$)。宽叶真藓与尖叶对齿藓原变种之间的马氏距离最近,其差异不显著。

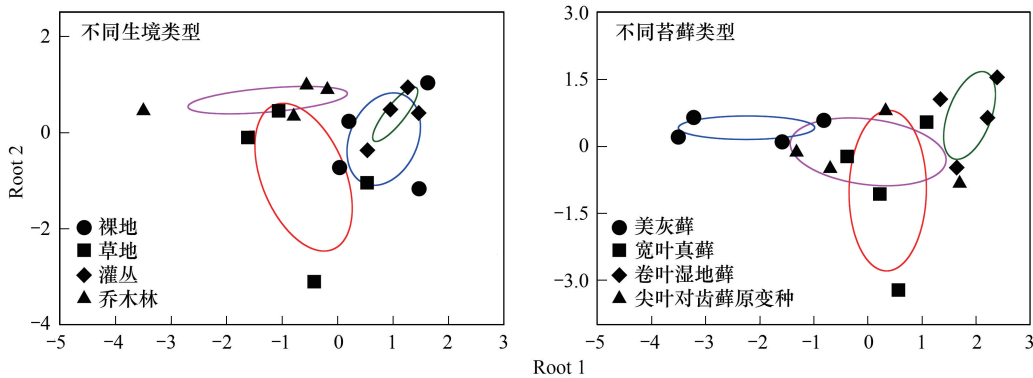


图 5 不同生境类型下苔藓植物的固土持水能力

Fig.5 Soil fixation and water holding capacity of bryophytes under different habitat type

表 3 苔藓植物固土持水能力的判别距离

Table 3 Discrimination distance of bryophytes in soil fixation and water holding capacity

	BR	GR	SR	E	B	H
GR	2.72	0	—	—	—	—
SR	0.32	4.44	0	—	—	—
AR	5.03	2.99	5.37	—	—	—
B	—	—	—	8.8	0	—
H	—	—	—	17.05	5.13	0
D	—	—	—	5.57	1.16	4.39

BR:裸地 Bare land; GR:草地 Grass land;SR:灌丛 Shrub; AR:乔木林 Tree forest; E:美灰藓 *Eurohypnum leptothallum*; B:宽叶真藓 *Bryum funkii*; H: 卷叶湿地藓 *Hyophila involuta*; D: 尖叶对齿藓原变种 *Didymodon constrictus* var.*constrictus*

表 4 苔藓植物固土持水能力的差异性检验						
Table 4 The difference test of bryophytes in soil fixation and water holding capacity						
	BR	GR	SR	E	B	H
GR	0.271	0		—	—	—
SR	0.908	0.122	0	—	—	—
AR	0.095	0.238	0.083	—	—	—
B	—	—	—	0.024 *	0	—
H	—	—	—	0.002 **	0.091	0
D	—	—	—	0.076	0.603	0.125

* 表示在 0.05 水平(双侧)上差异显著;** 表示在 0.01 水平(双侧)上差异极显著

为了进一步探讨 4 种生境类型下 4 种石生苔藓植物的固土和持水能力的差异和影响因素,对石生苔藓植物的生物量、植物干重、持水固土等相关因子进行冗余分析(RDA)。结果表明(图 6),在裸地和草地两种生境类型下石生苔藓植物的固土量较高,且石生苔藓植物的固土率与固土量呈正相关,而石生苔藓植物的干重和生物量对石生苔藓植物的固土量和固土率没有显著性影响。石生苔藓植物的干重和生物量与石生苔藓植物的持水量间有显著的正相关关系。

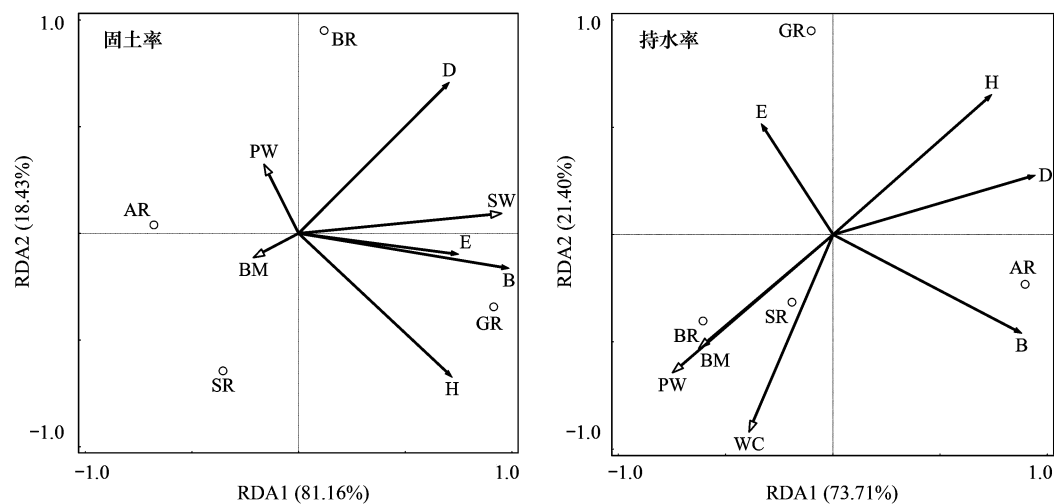


图 6 苔藓植物的固土持水率与各因子间的冗余分析

Fig.6 Analysis of water holding capacity of bryophytes and redundancy among various factors

BR:裸地 Bare land; GR:草地 Grass land;SR:灌丛 Shrub; AR:乔木林 Tree forest; E:美灰藓 *Eurohypnum leptothallum*; B:宽叶真藓 *Bryum funkii*; H:卷叶湿地藓 *Hyophila involuta*; D:尖叶对齿藓原变种 *Didymodon constrictus var.constrictus*;PW:植物干重 Plant dry weight; SW:固土量 Soil consolidation; WC:持水量 Water capacity; BM:生物量 Biomass

3 讨论

3.1 石生苔藓植物的固土特性及影响因素

喀斯特石漠化区基岩裸露率高,土层浅薄,水土资源匮乏,使得大部分维管束植物在此类生境中生存极为困难^[26]。而苔藓植物作为先锋植物其能很好的适应石漠化生境,并大面积生长^[27]。石生苔藓着生于岩石表面,并通过其自身的生物学特性使得其具有良好的蓄水保土功能,其极大的改善了石漠化小生境,为高等植物生长提供了相对适宜的生长环境^[9]。本研究中 4 种石生苔藓植物具有极强的固土能力,最高固土量为 $8.85 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$ 。苔藓植物的固土量与固土率间具有显著的正相关关系,且 4 种苔藓植物的固土量固土率差异显著。其中,宽叶真藓的固土率最高,尖叶对齿藓原变种的固土率其次,美灰藓植物的固土率最小。可见,苔藓植物类型对石生苔藓的固土持水能力存在较大的影响。张元明等^[28]研究表明石生苔藓植物常以丛集型、交

织型、匍匐型等生于岩石表面,其特殊的叶表面和浓密的假根结构,使其具有较强的固土固沙能力和吸附功能。张显强等^[8]、刘润等^[15]提出苔藓植物茎叶与假根对其固土能力起着关键性作用,其假根重与根长密度大,苔藓植物的生物量大,其保土成土量高。因此,不同苔藓类型间苔藓植物固土率受其生活型和苔藓自身形态特征影响。宽叶真藓植株矮小、密集丛生,有利于对灰尘和土壤小颗粒的沉积和固定,而美灰藓植物叶边缘平滑,且植株蓬松^[16],不利于土壤沉积固定,所以宽叶真藓的固土率较高,而美灰藓固土率较低。张显强等^[13]、曾信波等^[29]研究指出,在喀斯特区常见的石生苔藓植物中美灰藓具有较强的成土和保土能力,并且苔藓的保土能力与生物量成正相关关系,与本研究结果不一致。可能是因为苔藓固土是一个自然沉积过程,而苔藓保土抗蚀能力是通过模拟冲刷实验得出,两者具有本质上的差异,并且在喀斯特典型生境中的石生苔藓植物固土能力目前还尚没有相关研究。因此,苔藓植物的固土能力不仅与生物量、生活型有关,还有可能与苔藓生长年限、采样及测定时间或生境有关。

本研究中石生苔藓植物的固土量与生物量没有显著的相关性,且美灰藓的固土量和固土率比张显强等研究中低约 45%^[13]。此外,石生苔藓植物在 4 种典型生境类型下固土量固土率差异显著,表明石生苔藓植物固土能力受空间异质性和生境类型的影响。喀斯特石漠化区土壤、岩石交错镶嵌,小尺度范围内的水文循环和土壤侵蚀过程被改变,促进了土壤资源的再分配,至使小生境异质性较高^[30-31]。裸地中几乎无植被覆盖,而草地大多以矮小草本为主,缺乏林灌层保护,其易受自然风力、水力等外力因素影响。如降雨对土壤冲刷、强风、降雨滴溅等容易把土壤细小颗粒和灰尘带到岩石表面,最终被石生苔藓植物沉积固定^[32],因此裸地和草地生境下石生苔藓的固土率高。陈洪松^[33]等研究发现枯落物分解及腐殖质会加强植被固土能力,而灌丛和乔木林地具有较高的植被覆盖率,且较厚的枯落物覆盖于地表^[27,34],林灌层和地表枯落物腐殖质等对林下表土形成极强的保护,土壤被迁移到岩面的量减小^[35]。因此,灌丛和乔木林两种生境类型下石生苔藓植物的固土率较低。

3.2 石生苔藓植物的持水特性及影响因素

喀斯特山地石漠化造成大量的基岩裸露,土地生产力退化,加之喀斯特地貌所形成“二元结构”,保水能力极差、渗漏极强^[36],因而使得水分是喀斯特地区生态恢复重建的限制因子^[37]。石生苔藓植物疏松多孔、表面强大、具有海绵性状的弹性力学特征,使其具有极强的吸水 and 持水能力,石生苔藓植物长期生长在岩石表面,形成了一套顽强的耐旱生态系统^[19,38]。苔藓植物的持水能力依种类不同从低于植物体 50% 到高至干重的 2000%^[39]。本研究中 4 种石生苔藓植物的持水率在 $0.86 \times 10^3\%$ — $1.66 \times 10^3\%$ 之间,说明石生苔藓植物具有较大的持水率,而岩面生蕨类植物卷柏(*Selaginella tamariscina* (P. Beauv.) Spring) 的持水率仅为 242.13%^[40],可知在裸露的基岩表面苔藓植物的持水能力具有一定的优势。本研究中,美灰藓的平均持水量与持水率最高,因美灰藓植物属于交织疏松型^[16],且生物量较高,使其持水能力较强。宽叶真藓、卷叶湿地藓和尖叶对齿藓原变种 3 种苔藓植物植株矮小、生物量低,持水量较低(表 2)。植物持水是其在石漠化地区生长的关键要素^[15],苔藓植物的持水保水与苔藓植物的生活及生长密度有关,宽叶真藓、卷叶湿地藓为丛集型和矮丛集型,多生长于石缝中^[41],不能大片生长,水分不易保持^[15],而美灰藓匍匐茎纵横交错成片生长^[32],提高与水分的接触面积,持水率较高。本研究表明苔藓植物的持水量与生物量间具有显著的正相关关系,这与刘润等^[15]、陈国鹏等^[40]研究结果一致,并且,较高的生物量配合高效的持水吸水基质将更有利于石漠化修复。李军峰等^[6]人研究指出同一苔藓在不同样地中的持水能力没有显著差异,而牛赞等^[42]、彭焕华等^[43]人指出苔藓植物的持水能力不仅受苔藓类型、降雨、风速等影响,还受生境类型影响。本研究中美灰藓和宽叶真藓的持水能力受 4 种典型生境的影响显著,4 种石生苔藓植物的平均持水率为乔木林>草地>灌丛>裸地。乔木林和草地的林草覆盖率高,基岩裸露率低,且地表和岩面枯落物的堆积具有拦截径流与持水作用^[44],其枯落物分解腐殖质具有增强植物蓄水功能^[33],所以地表和岩面空气湿度大,湿润的环境适应苔藓植物生长^[45]。因此这两种生境类型下石生苔藓植物的生物量高、持水能力强。而裸地和灌丛两种生境中岩石大部分裸露,常年受阳光照射,小生境空气干燥,胁迫石生苔藓形成耐旱机制并长期处于干旱条件下,植物常萎蔫,部分细胞被破坏,

叶绿素被分解,植物生物量降低^[46-47],固裸地和灌丛中苔藓植物持水量低,其两生境中苔藓植物的持水能力弱。

4 结论

(1)石生苔藓植物具有极强的固土持水能力,固土量最高的是草地中的宽叶真藓为 $8.85 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$,持水量最高的是裸地中的美灰藓,其最高持水量是自身干重的 14 倍。

(2)生境类型对石生苔藓植物的固土持水能力影响显著。石生苔藓植物在裸地和草地生境下表现出较高的固土率,在乔木林与草地生境下的石生苔藓具有较好的持水率。

(3)苔藓类型对其固土持水能力存在显著性的影响。4 种石生苔藓植物的固土率和持水率最高的分别为宽叶真藓和美灰藓。因此,从生态修复和固土持水的角度出发,可以考虑将宽叶真藓和美灰藓作为喀斯特岩面生态恢复的先锋苔藓。

(4)石生苔藓植物的固土持水能力受立地环境和自身功能性状的综合影响。苔藓植物的固土率与干重存在显著正相关关系,其持水量与干重和生物量间具有显著正相关关系。

参考文献(References):

- [1] 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. 矿物岩石地球化学通报, 2003(2): 120-126.
- [2] 张信宝, 王世杰, 曹建华, 王克林, 孟天友, 白晓永. 西南喀斯特山地水土流失特点及有关石漠化的几个科学问题. 中国岩溶, 2010, 29(3): 274-279.
- [3] Jiang Z C, Lian Y Q, Qin X Q. Rocky Desertification in Southwest China: Impacts, Causes, and Restoration. Earth-science Reviews, 2014, 132: 1-12.
- [4] 王克林, 岳跃民, 陈洪松, 吴协保, 肖峻, 祁向坤, 张伟, 杜虎. 喀斯特石漠化综合治理及其区域恢复效应. 生态学报, 2019, 39(20): 7432-7440.
- [5] 白义鑫, 盛茂银, 胡琪娟, 赵楚, 吴静, 张茂莎. 西南喀斯特石漠化环境下土地利用变化对土壤有机碳及其组分的影响. 应用生态学报, 2020, 31(5): 1607-1616.
- [6] 李军峰, 王智慧, 张朝晖. 喀斯特石漠化山区苔藓多样性及水土保持研究. 环境科学研究, 2013, 26(7): 759-764.
- [7] 左太安, 刁承泰, 苏维词, 孙秀锋, 官冬杰. 毕节试验区石漠化时空演变过程和演变特征. 生态学报, 2014, 34(23): 7067-7077.
- [8] 张显强, 刘天雷, 从春蕾. 干旱和复水对喀斯特石生穗枝赤齿藓水分及光合生理的影响. 中国岩溶, 2019, 38(6): 901-909.
- [9] 程才, 李玉杰, 龙明忠, 李晓娜. 苔藓结皮在我国喀斯特石漠化治理中的应用潜力. 应用生态学报, 2019, 30(7): 2501-2510.
- [10] Lambers H, Mougel C, Jaillard B, Hinsinger P. Plant-microbe-soil Interactions in the Rhizosphere: an Evolutionary Perspective. Plant and Soil, 2009, 321(1-2): 83-115.
- [11] 刘天雷, 从春蕾, 胡丹, 王世杰, 张显强. 贵州普定 6 种喀斯特石生植物及其土壤的碳酸酐酶活性. 中国岩溶, 2017, 36(2): 187-192.
- [12] Song L, Zhang Y J, Chen X, Li S, Lu H Z, Wu C S, Tan Z H, Liu W Y, Shi X M. Water Relations and Gas Exchange of Fan Bryophytes and Their Adaptations to Microhabitats in an Asian Subtropical Montane Cloud Forest. Journal of Plant Research, 2015, 128(4): 573-584.
- [13] 张显强, 刘天雷, 从春蕾. 贵州 5 种喀斯特石生藓类成土及保土生态功能研究. 中国岩溶, 2018, 37(5): 708-713.
- [14] 申家琛, 张朝晖, 王智慧. 石漠化程度对苔藓植物多样性及其结皮土壤化学性质的影响. 生态学报, 2018, 38(17): 6043-6054.
- [15] 刘润, 申家琛, 张朝晖. 4 种苔藓植物在喀斯特石漠化地区的生态修复意义. 水土保持学报, 2018, 32(6): 141-148.
- [16] 张显强, 龙华英, 刘天雷, 从春蕾. 贵州喀斯特地区 5 种石生藓类的持水性能及吸水特征比较. 中国岩溶, 2018, 37(6): 835-841.
- [17] 张显强, 谌金吾, 孙敏. 贵州强度石漠化石生藓类区系分布及生态特征. 湖北农业科学, 2015, 54(1): 31-38.
- [18] 张显强, 曾建军, 谌金吾, 罗正伟, 孙敏. 石漠化干旱环境中石生藓类水分吸收特征及其结构适应性. 生态学报, 2012, 32(12): 3902-3911.
- [19] 从春蕾, 刘天雷, 孔祥远, 张显强. 贵州普定喀斯特受损生态系统石生藓类植物区系及物种多样性研究. 中国岩溶, 2017, 36(2): 179-186.
- [20] Li C Y, Zhang Z H, Wang Z H, Wu Q M. Bryophyte diversity, life-forms, floristics and vertical distribution in a degraded karst sinkhole in Guizhou, China. Brazilian Journal of Botany, 2020, 43(2): 303-313.
- [21] 彭熙, 黄英, 车家骧, 卢兰. 不同石漠化等级条件下土壤性状变化规律研究--以贵州喀斯特中心普定站为例. 中国岩溶, 2009, 28(4): 402-405.

- [22] 喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 魏鲁明, 陈正仁. 退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究. 林业科学, 2002(1): 1-7.
- [23] Magdefrau K. Life-forms of Bryophytes[M]. Chapman and Hall, 1982.
- [24] 徐杰, 白学良, 杨持, 张萍. 固定沙丘结皮层藓类植物多样性及固沙作用研究. 植物生态学报, 2003(4): 545-551.
- [25] 张培培, 赵允格, 王媛, 姚春竹. 黄土高原丘陵区生物结皮土壤的斥水性. 应用生态学报, 2014, 25(3): 657-663.
- [26] 赵中秋, 后立胜, 蔡运龙. 西南喀斯特地区土壤退化过程与机理探讨. 地学前缘, 2006(3): 185-189.
- [27] 何祖霞, 严岳鸿, 马其侠, 陆奇勇. 湖南丹霞地貌区的苔藓植物多样性. 生物多样性, 2012, 20(4): 522-526.
- [28] 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.
- [29] 曾信波. 苔藓层的蓄水保土功能研究. 水土保持学报, 1995(4): 118-121.
- [30] 刘方, 王世杰, 罗海波, 刘元生, 刘鸿雁. 喀斯特森林生态系统的小生境及其土壤异质性. 土壤学报, 2008, 45(6): 1055-1062.
- [31] 王世杰, 卢红梅, 周运超, 谢丽萍, 肖德安. 茂兰喀斯特原始森林土壤有机碳的空间变异性与代表性土样采集方法. 土壤学报, 2007(3): 475-483.
- [32] 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(3): 9-14.
- [33] 陈洪松, 聂云鹏, 王克林. 岩溶山区水分时空异质性及植物适应机理研究进展. 生态学报, 2013, 33(2): 317-326.
- [34] 肖盛杨, 舒英格, 陈梦军. 喀斯特高原峡谷区不同植被类型的土壤抗蚀性. 水土保持通报, 2019, 39(4): 30-35+81.
- [35] 王顺利, 王金叶, 张学龙, 敬文茂. 祁连山青海云杉林苔藓枯落物分布与水文特性. 水土保持研究, 2006(5): 156-159.
- [36] Xu E Q, Zhang H Q, Li M X. Mining spatial information to investigate the evolution of karst rocky desertification and its human driving forces in Changshun, China. Science of The Total Environment, 2013, 458: 419-426.
- [37] 侯文娟, 高江波, 彭韬, 吴绍洪, 戴尔阜. 结构-功能-生境框架下的西南喀斯特生态系统脆弱性研究进展. 地理科学进展, 2016, 35(3): 320-330.
- [38] 陈文佳, 张楠, 杭璐璐, 王媛, 季梦成. 干旱胁迫与复水过程中遮光对细叶小羽藓的生理生化影响. 应用生态学报, 2013, 24(1): 57-62.
- [39] 吴鹏程. 苔藓植物生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [40] 陈国鹏, 曹秀文, 王会儒, 郭星, 王飞, 黄旭东. 白龙江干旱河谷岩生植物持水性能. 水土保持学报, 2014, 28(1): 102-105.
- [41] Santarius K A. Apoplastic water fractions and osmotic potentials at full turgidity of some Bryidae. Planta, 1994, 193(1): 32-37.
- [42] 牛赞, 刘贤德, 张学龙, 王顺利, 雷军. 祁连山水源涵养功能的生态监测指标与评估指标. 中南林业科技大学学报, 2013, 33(11): 120-124.
- [43] 彭焕华. 黑河上游典型小流域森林-草地生态系统水文过程研究[D]. 兰州大学, 2013.
- [44] 周佳雯, 高吉喜, 高志球, 杨伟超. 森林生态系统水源涵养服务功能解析. 生态学报, 2018, 38(5): 1679-1686.
- [45] 王挺杨, 官飞荣, 王强, 吴玉环. 祁连山不同景观类型中苔藓植物物种多样性研究. 植物科学学报, 2015, 33(4): 466-471.
- [46] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 杨秀娟. 紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 对于干旱胁迫的光合生理响应. 生态学报, 2007(12): 5229-5237.
- [47] 何江峰, 陆振翔, 朱树声, 赵萌莉. 干旱胁迫对小黑麦生物量及淀粉特性影响的研究. 干旱区资源与环境, 2013, 27(6): 102-106.