

DOI: 10.5846/stxb202107081831

张国,郑春燕,李钰飞,韩雪梅,杨广斌,逯非,王效科.喀斯特地区石漠化生态修复对土壤生物多样性的影响.生态学报,2023,43(1):432-440.

Zhang G, Zheng C Y, Li Y F, Han X M, Yang G B, Lu F, Wang X K. Impact of ecological restoration of rocky desertification on soil biodiversity in karst area: A review. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(1): 432-440.

喀斯特地区石漠化生态修复对土壤生物多样性的影响

张 国^{1,2}, 郑春燕³, 李钰飞⁴, 韩雪梅⁵, 杨广斌^{6,*}, 逯 非⁷, 王效科⁷

1 贵州师范大学喀斯特研究院, 贵阳 550001

2 国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心, 贵阳 550001

3 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心, 石家庄 050022

4 北京市农林科学院植物营养与资源研究所, 北京 100097

5 海南师范大学生命科学学院, 海口 571158

6 贵州师范大学地理与环境科学学院, 贵阳 550025

7 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

摘要:我国西南喀斯特地区是具有土层薄和土被不连续等特征的生态脆弱区,人为过度干扰和土地不当利用导致了生境退化甚至石漠化的发生。从“九五”规划到“十三五”规划,为了有效抑制并逆转石漠化趋势,生态修复措施得到普遍的推广应用。“十四五”规划进一步提出科学推进石漠化综合治理,提高生态系统自我修复能力和稳定性。从土壤微生物、原生动物、线虫、微节肢动物、蚯蚓和线蚓等方面,综述了喀斯特地区生态修复对土壤生物多样性的影响。研究发现:(1)喀斯特生境细菌和真菌的多样性高于非喀斯特生境,原因是喀斯特具有较高的土壤 pH 和钙含量;(2)与非喀斯特生境相比,喀斯特生境土壤动物类群数相差不大而个体密度较低;(3)石漠化过程伴随着植被退化,降低了土壤微生物种类和功能多样性,土壤动物的个体密度和类群数也呈现降低趋势;(4)生态修复促进植被正向演替,土壤微生物量和酶类活性逐渐上升,真菌/细菌生物量比值增大,土壤动物个体密度和类群数增加,有利于土壤固碳和生态修复。因此,土壤生物多样性是适合指示喀斯特石漠化的生态修复的生物学指标。研究建议:(1)在传统分类鉴定基础上,结合宏基因组学、宏蛋白质组学 and 同位素标记等技术,完善生态修复的土壤生物学指标;(2)加强土壤生物多样性在生态修复过程的功能研究;(3)建立长期野外生态试验观测站,从真实时空尺度研究土壤生物多样性对生态修复的响应,以及和地上植被关系。这些研究有助于明确土壤生物多样性的维持机制及其生态系统功能,以促进石漠化的生态修复效果。

关键词:生态修复;土壤生物多样性;生物学指标;石漠化;真菌;线虫

Impact of ecological restoration of rocky desertification on soil biodiversity in karst area: A review

ZHANG Guo^{1,2}, ZHENG Chunyan³, LI Yufei⁴, HAN Xuemei⁵, YANG Guangbin^{6,*}, LU Fei⁷, WANG Xiaoke⁷

1 Institute of Karst Research, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China

2 State Engineering Technology Institute for Karst Desertification Control, Guiyang 550001, China

3 Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050022, China

4 Institute of Plant Nutrition and Resources, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Science, Beijing 100097, China

5 College of Life Science, Hainan Normal University, Haikou 571158, China

6 School of Geography and Environmental Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China

7 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

基金项目:国家自然科学基金委员会-贵州省人民政府喀斯特科学研究中心项目(U1812401);贵州省科学技术基金资助项目(黔科合 LH 字[2017]7372 号);贵州师范大学博士资金项目(11904/0517058)

收稿日期:2021-07-08; **采用日期:**2022-10-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ygb@gznu.edu.cn

Abstract: Karst region in southwestern China is an ecologically fragile area with slow pedogenesis, shallow soil layer, discontinuous soil cover structure and low water holding capacity. Excessive human disturbances and improper land uses led to land degradation, even serious rocky desertification. From the 9th to the 13th Five-Year Plan, the ecological restoration measures have been applied widely to suppress and reverse rocky desertification, and the related researches have been increased drastically in recent years. The “14th Five-Year Plan” in China will advance scientifically the comprehensive management of rocky desertification, so as to improve the self-repair capacity and the stability of vulnerable karst ecosystem. This paper reviewed the impacts of ecological restoration measures on the diversity of soil microorganism, protozoa, nematode, micro-arthropod and earthworm in karst areas. The results showed that: (1) the diversities of bacterial and fungi were higher in the karst habitat than those in the non-karst habitats, which may be caused by higher pH and calcium content of the karst habits. (2) There were no significant differences in fauna group number between karst and non-karst habits, but the densities of soil fauna were significant lower in the karst habit than those in the non-karst habits. (3) The rocky desertification, as the extreme degradation process in karst area, reduced the microbial species and function diversity. Also the faunal density and group number showed a decline trend. (4) The ecological restoration measures changed the vegetation structure, increased the vegetation coverage and soil fertility, and then gradually increased soil microbial biomass, enzyme activities, and fungal/bacterial ratio, consequently favored soil carbon sequestration and ecosystem restoration. Furthermore, the ecological restoration measures increased the faunal density and group number. In conclusion, the soil biodiversity can be used to indicate the degradation process or ecological restoration process in karst area. In the future, we suggested that: (1) besides the traditional classification and identification of soil biota, some novel technologies such as metagenomics, metaproteomics, and isotope probing techniques should be involved in the researches of the degradation or ecological restoration process in karst area. (2) Strengthening the function study of soil biodiversity in the ecological restoration. And (3) by building long-term field ecological observatory stations, to study the real response of soil biodiversity to the ecological restoration process. These further studies would make important contribution to the clarification of the maintenance mechanism and ecosystem functions of soil biodiversity, and promoting ecological restoration of the degraded karst land.

Key Words: ecological restoration; soil biodiversity; biological indicator; rock desertification; fungi; nematode

土壤是地球上生物多样性最丰富的生境,包括从微小的细菌和真菌到大型蚯蚓等生物^[1]。土壤生物多样性具有重要的生态功能,如促进凋落物分解和养分循环、维持植物群落和演替,同时为人类提供土壤发育、控制土壤侵蚀、控制农业害虫和维持初级生产力等生态服务功能^[2-3]。因此,土壤生物多样性是目前土壤生态学领域重要的前沿热点问题^[4-5]。

我国刚颁布的“十四五”规划提出科学推进喀斯特地区石漠化综合治理,提高生态系统自我修复能力和稳定性,是长江、珠江流域的生态安全需要^[6]。我国喀斯特面积约占国土面积的 1/3,其中西南裸露型喀斯特区是全球三大碳酸盐岩连续分布区之一,呈现峰林、峰丛、洼地、峡谷等地貌^[7]。这些地貌为许多生物构成了独特的小生境,使西南山地成为全球 34 个生物多样性热点地区之一^[8]。但是我国喀斯特地区土层薄、土被不连续,岩石裸露,人类不合理利用导致了生境退化甚至石漠化的发生和土壤生物多样性丧失^[9-10]。从“九五”规划到“十三五”规划,在科技部等部门和地方政府的科研项目支持下,石漠化治理采取了植被恢复与重建等生态修复的技术和模式^[11]。然而,国外喀斯特地区人口压力舒缓,人地矛盾不突出,以保育(生态旅游、洞穴探险等)为主,因此石漠化发生及生态修复研究鲜有报道^[12]。

土壤生物多样性在非喀斯特生境中研究广泛,如我国森林、草原、农田等生态系统已有诸多报道^[13-15]。随着我国政府对生态环境问题的重视,喀斯特生境相关研究也逐渐增多^[9]。国外喀斯特研究侧重于喀斯特水文地质、地下水资源与利用、洞穴及古气候记录等^[12, 16],以及气候^[17]、火烧^[18]对土壤生物的影响。目前我国喀斯特研究重点逐渐从传统岩溶过程向生态系统脆弱性、石漠化和生态修复等转变。根据这些研究,本论

文综述了我国喀斯特生境下石漠化及其生态修复下土壤生物多样性的差异,以期明确石漠化及其生态恢复过程的影响,探讨土壤生物多样性作为喀斯特生态修复的生物学指标的可能性,从而为石漠化综合治理提供理论依据和参考资料。

1 喀斯特生境特征及其土壤生物多样性

喀斯特的岩溶作用是碳酸盐在碳循环、水循环和钙循环相互耦联系统中发生溶蚀或沉积^[19]。喀斯特地区土壤具有以下特征^[20-22]:①成土过程缓慢:土壤主要由碳酸盐岩溶蚀后残留酸不溶物堆积而成,岩石中酸不溶物含量较少导致成土困难,碳酸盐岩的平均风化速率为 61.8 mm/1000 a,成土速率为 0.31—2.47 mm/1000 a;②空间异质性大:该地区存在多种土壤,丘陵顶部、溶沟及排水不畅的低洼处多是黑色和棕色石灰土,主要由酸不溶物风化残积而成,土层薄且分布不连续,pH 值较高;而峰林溶原、丘峰溶原等平坦地区主要是红色石灰土,多由碳酸盐岩风化形成而呈酸性,理化性质更接近于地带性土壤;③土层不连续:土体直接位于基岩之上,缺乏正常土壤结构中的风化层(C 层),多呈淋溶-淀积型(A-B)或淋溶-淋溶淀积型(A-AB)型剖面。这些土壤性质结合独特水文地质、植被以及人类活动方面,构成了环境容量小、变异敏感度高的喀斯特生态系统。

喀斯特生态系统异质性高且生态脆弱,这些性质使土壤生物多样性迥异于非喀斯特地区^[23-24]。在贵州和广西的成熟林中,喀斯特森林土壤细菌和真菌 Shannon 指数多样性(Shannon 指数分别为 5.09 和 4.11)高于非喀斯特森林(细菌和真菌分别为 4.73 和 3.38),这种多样性差异是由于喀斯特森林土壤具有较高总氮含量、土壤 pH 值和钙含量,且凋落物积累、有机质分解和碳利用效率均高于非喀斯特森林^[24]。向昌国等^[25]研究发现,云南省石林土壤生物的个体密度和类群数远低于同纬度、低海拔、非喀斯特森林生态系统。而宋理洪等^[26]运用荟萃分析表明喀斯特区域土壤动物隶属于 5 门 15 纲 31 类,类群数与我国东北、东部、西部等地区相当,原因是虽然该区域生境脆弱,但有多种生态系统和小生境类型。该区域中小型土壤动物平均密度只有 6000—19000 个/m²^[26-27],与四川丹棱人工林^[28]、重庆金佛山常绿阔叶林^[29]相当,但远低于上海城市森林等生境^[30]。胡潇飞等^[31]研究了高原型喀斯特森林土壤线虫密度平均为 207 条/100 g 干土,低于非喀斯特森林土壤。土壤生物多样性受气候、海拔、植被和土地利用方式等影响,其中人类干扰及植被退化是石漠化土壤生物个体数降低的重要原因^[32]。

2 石漠化及其生态修复对土壤生物多样性的影响

石漠化是在喀斯特脆弱生境下,人类过度干扰造成植被退化、水土流失、生物多样性丧失、土地生产力衰退,出现类似于荒漠化景观的演变过程,是喀斯特地区土地退化的极端形式^[21]。2016 年,我国石漠化土地面积为 1007 万 hm²,占国土面积 9.4%^[33]。石漠化过程分为初期、中期、后期和完全石漠化 4 个阶段,可对应退化植被类型次生乔林→乔灌木林→灌木林或藤刺灌丛→稀疏灌草坡或草坡→稀疏灌草丛^[34]。Meta 分析表明喀斯特无石漠化和石漠化地区中小型土壤动物密度分别为 16269 个体/m²和 8466 个体/m²,而类群数分别为 12.9 和 11,香农多样性指数分别为 2.08 和 1.64—1.98^[26]。喀斯特生境退化包括石漠化都会降低土壤微生物物种和功能多样性^[35-36],土壤动物的个体密度和类群数也呈现降低趋势^[26]。相反,土壤生物多样性的提高表明生态修复措施促进了石漠化治理。

生态修复是利用生态学原理和方法,对石漠化区域进行生态管理的系统工程,包括林草植被保护和建设、草地建设和基本农田建设等^[37]。这些措施有效抑制了石漠化的发展趋势,使得植被结构改善,盖度逐步增加,土壤生物多样性部分恢复^[38-39]。生态修复的植被演替方向是乔木林群落,因此很多学者研究生态修复过程和效果时,常采用植被演替类型替代不同修复阶段这种“空间代替时间”方法^[40]。植被恢复使土壤养分升高,土壤微生物量和酶类活性逐渐上升,同时真菌/细菌生物量比值增加^[40-41],这有利于土壤固碳^[42]和生态系统的恢复^[43]。Hu 等^[41]发现石漠化再造林完善了微食物网结构;提高了土壤生物多样性和群落指数,增加

了群落复杂性和功能多样性,真菌逐渐主导分解过程。Zhao 等^[40]研究发现喀斯特植被次生演替降低土壤生物丰富度和食物网复杂性,原因可能是土壤生境变化(如 pH 降低)和资源限制性(如土壤有机碳含量下降)。总之,生态修复一般能够增加土壤生物丰富度指数,群落多样化、均匀化增加,而优势度减小^[44]。

2.1 微生物

土壤微生物是地球上多样性最高、物种最丰富的生物类群之一,是在大气圈、水圈、岩石圈和生物圈之间生物地球化学过程中的关键驱动者^[45-46]。目前喀斯特生境土壤微生物多样性研究,采用了从传统菌落培养^[47]到微生物利用碳源不同的 BIOLOG 微平板法^[48]、基于微生物细胞膜磷脂脂肪酸(PLFA)差异的生物标记技术^[40,49]、荧光实时定量聚合酶链式反应(Q-PCR)^[50]、限制性片段长度多态性(RFLP)技术、高通量测序等技术^[48,51]。石漠化减少了喀斯特土壤有机质和养分,导致土壤微生物生物量降低^[36,52]。利用变性梯度凝胶电泳法(DGGE)等技术,Li 等^[53]研究了贵州省普定县次生落叶阔叶林(无人干扰)、灌木林和灌草生态系统(过度砍伐和放牧),发现植被演替导致土壤微生物生物量、群落结构和功能发生改变。陈香碧等^[54]研究发现,与原生林相比,人为干扰农耕地和放牧等使土壤变形菌显著减少 1/3 以上。因此,人为干扰和植被退化是石漠化中土壤微生物生物量降低和群落结构改变的重要原因。

生态修复及植被演替过程对土壤微生物群落结构产生了显著的影响。Zhu 等^[48]采用 PCR-DGGE 和 BIOLOG 技术,研究结果表明灌木丛、次生林、原生林的细菌多样性(3.24—3.32)、真菌多样性(2.52—2.87)和代谢多样性(3.03—3.17)均显著高于农田和草地(三个多样性数值范围分别为 2.90—2.94,2.10—2.14,2.63—2.64),但是原生林真菌多样性显著低于灌木丛和次生林,微生物生物量碳含量大小顺序为:次生林、原生林>灌木丛、草地>农田。而 Qiu 等^[55]研究发现草地 0—10 cm 土壤细菌多样性指数(8.85)显著高于林地(8.01)和灌丛(7.69)。Li 等^[53]研究发现,依照灌草丛、灌木林、次生落叶阔叶林的演替顺序,细菌多样性逐渐降低而真菌多样性变化不显著,Liang 等^[56]和胡芳等^[35]研究结果与之相似。Xue 等^[57]发现植被恢复改变了土壤细菌多样性:草地、灌木林、混交林、次生林和纯林香农指数分别为 6.21、6.18、5.58、5.56 和 4.72。经过 30 年免于人畜干扰等生态修复措施,黄土高原退化草地的植被、细菌和真菌物种丰富度增加并具有正相关关系,细菌和真菌的 β 多样性与植物 β -多样性呈正相关关系,植被演替和恢复土壤影响了微生物群落结构^[58]。总之,通过促进植被演替、改善环境因子和减少人为干扰,生态恢复措施增加土壤微生物多样性和改变微生物群落结构,也增加了细菌和真菌相互作用的复杂度^[59]。

生态修复过程影响着土壤微生物群落结构,反之微生物也参与了喀斯特生物地球化学过程。Tang 等^[60]研究表明微生物分泌的碳酸酐酶参与了岩溶作用,加速了白云岩和石灰岩的侵蚀^[61]。Lian 等^[62]认为碳酸岩的风化作用包括生物风化和酶风化,即微生物生长如真菌菌丝体能够促进岩石粉碎,真菌和细菌分泌的酶类也降解碳酸岩。有些土壤微生物能够促使土壤固定更多 CO₂,进而诱导土壤碳酸钙的形成^[63]。因此,喀斯特生境下微生物积极参与了土壤碳循环并促进土壤发育。

2.2 原生动物

原生动物是小型土壤动物,主要包括鞭毛虫、肉足虫和纤毛虫等类群^[64]。原生动物通过取食植物根系、改变根际养分有效性和分布性影响根系呼吸量,同时增加根系生物量、细根和根尖数,呈更细长的多分支结构^[65]。与石漠化相比,人工林经过生态修复 2 年、4 年、8 年和 12 年后,土壤原生动物个体密度分别增加了 9%、19%、37% 和 49%,香农指数从 2.59 增长到 2.71,类群数从 17 个目增加到 22 个目,这说明原生动物的数量和群落多样性随着生态修复的进行而显著提高,与土壤基本肥力改善密切相关^[64]。在非喀斯特地区,宁应之等^[66]研究甘肃陇南退耕还林 0—10 年样地,发现随着恢复年限的延长,纤毛虫群落结构复杂化,物种数、密度和多样性指数都呈增长趋势,其中生态修复条件下土壤有机质和铵态氮含量变化是主要影响因素。甘肃省甘南退化草地进行退牧还草 10、15、20 年后,纤毛虫的物种分布与未退牧草地有显著差异,纤毛虫物种均匀度指数和物种多样性增高^[67]。生态修复可以改变土壤环境条件,进而影响原生动物群落结构和多样性。

2.3 线虫

线虫食性多样并存在于土壤食物网各个营养级和能量通道,维持着生态系统的稳定性、物质循环和能量

流动^[68-69]。向昌国等^[25]研究云南省石林风景区发现随着自然灌丛、次生柏树、原生草地、次生草地和裸露红土地等植被演替,线虫个体密度由 35 条/ m^2 降低到 2 条/ m^2 。Hu 等^[41]研究发现香椿林经过 4、8、16 年的生态修复,退化生态系统下土壤线虫的个体密度(191→785 个/100 g 干土)、类群数(23→34 个类群)和多样性指数(2.14→2.96)显著提高,同时食真菌线虫/食细菌线虫生物量之比增大,这说明真菌分解途径重要性逐渐增加。胡潇飞等^[31]研究发现喀斯特森林土壤线虫密度显著低于非喀斯特森林(平均 207 条/100 g 干土,范围在 26—509 条/100 g 干土之间),主要原因是土壤浅薄且分布不连续。因此,喀斯特地区线虫群落结构和功能团对植被演替过程和土壤环境变化非常敏感。

线虫群落结构和多样性对于非喀斯特环境变化也比较敏感。Zhao 等^[70]在厚荚相思(*Acacia crassica*)幼龄林设计人工实验,研究发现投入凋落物和根条件下,线虫丰富度分别增加了 17.3% 和 35.3%,凋落物投入改变了线虫营养级构成,降低了食真菌线虫和食细菌线虫之比,提高了成熟度指数和结构指数,食物网结构更加复杂,而根对此影响有限。耿德洲等^[71]研究发现黄土高原区随着种植苜蓿年限(1、2、6、12 年)增加,食细菌线虫和植食性线虫比例总体呈上升趋势,成熟度指数逐渐减小。而吴东辉等^[72]研究松嫩平原中度退化草地,发现围栏封育比种植苜蓿更能显著提高土壤线虫的个体密度和群落多样性。生态修复通过改变植物和微生物的生物量和多样性而引起线虫群落结构的改变,因此线虫可以作为生态修复的生物学指标^[73]。

2.4 微节肢动物

微节肢动物在土壤食物网占多个营养级,在土壤生态系统中发挥着重要作用^[74]。依据微节肢动物的食性,可分为食细菌螨、隐气门亚目螨、杂食性非隐气门亚目螨、食线虫螨、捕食性螨、杂食性弹尾目以及捕食性弹尾目等 7 个功能群^[44,74]。蜱螨目和弹尾目在各种喀斯特生境如原生样地、石漠化样地和生态修复样地及不同植被和土地利用方式都有发现,且属于优势类群^[25,75-76]。李宜蓉等^[44]研究表明,生态修复中植被演替阶段提高了微节肢动物营养功能群的丰富度(41%)、均匀度(250%)、香农指数(105%),其中弹尾目只存在于灌木林和原始森林样地,而蜱螨目在所有样地都存在且占个体总数的 85%。云南石林景区植被演替导致微节肢动物的数量和优势度逐渐下降,自然灌丛下蜱螨目和后孔寡毛目占绝对优势,而次生柏树和草地土壤弹尾目和线虫趋向于优势种群^[26]。

土壤螨类属于节肢动物蛛形纲蜱螨亚纲,体型小且种类数量丰富,是陆地生态系统的重要分解者^[77]。石漠化程度的加重将显著降低螨类个体数、类群数和多样性指数,而生态修复逆转了这种趋势。贵州省贞丰石漠化治理示范区中从潜在石漠化到强度石漠化,螨类个体数、类群数和多样性指数分别降低了 74%、33% 和 13%^[78]。在同一地区强度石漠化样地,3 种生态修复模式(花椒、金银花和花椒+金银花)提高了螨类类群数和香农多样性指数,但是个体数仍然比潜在石漠化样地大约低 50%^[79]。与低频度/无干扰和单一干扰相比,自然林下高频度干扰和双重干扰对螨类多样性指数和群落结构影响更大^[80]。因此,减少人为干扰是生态修复改善土壤螨类生境的重要因素。

2.5 蚯蚓和线蚓

蚯蚓在土壤有机质降解、营养循环和土壤形成中发挥重要作用,它是对土壤肥力产生重要影响的无脊椎动物类群之一,被称为“生态系统工程师”^[81]。蚯蚓活动及其生态功能受喀斯特植被、母岩和土地利用等综合影响,可以指示土壤生态系统健康水平^[25]。在贵州花江石漠化治理示范区,潜在和强度石漠化原生样地都没有收集到蚯蚓,采用生态修复后,植被发育提高了蚯蚓的个体密度、类群数和多样性指数(除灌木林),其中香农多样性指数大小顺序为核桃林(0.77)>荒草地(0.59)>刺梨林(0.39)>灌木林和石漠化地(0)^[82]。蚯蚓数量和种类的增加加速分解凋落物,促进植物养分吸收,促进团聚体形成和改善土壤结构,进一步提高了生态修复效果^[81]。向昌国等^[25]研究云南省石林风景区乃古景区,发现喀斯特不同植被下线蚓数量(条/ m^2)大小为:自然灌丛(6)>柏树林(4)>高草地、稀草地(1)>裸露地(0),说明植被破坏直接影响到线蚓数量。在贵州喀斯特高原峡谷区,不同程度石漠化样地中线蚓出现在无石漠化样地,且数量稀少,因此可作为喀斯特环境恶化的生态指示生物^[83]。刘满强等^[84]研究发现退化红壤植被恢复 10 年蚯蚓密度和生物量明显增加,表明土

壤侵蚀退化及植被破坏对蚯蚓种群有严重影响。另一方面,蚯蚓可以通过自身活动(如掘穴、搅动、取食、消化和分泌等)直接促进团聚体形成、养分循环和调控微生物活性,在退化土壤的生态修复中发挥一定的应用潜力^[85]。

3 生态修复的土壤生物学指标

与非喀斯特生境相比,喀斯特生境土壤薄且不连续,人类过度干扰导致水土流失对土壤生物多样性影响更大。在喀斯特地区环境监测方面,土壤生物多样性能提供生态修复的生物学指标^[9,86]。这些生物学指标具有一定土壤功能且对生态修复中植被演替具有敏感性,因此能够适应于喀斯特生境^[86]。土壤微生物在喀斯特生物地球化学循环、植被演替和岩溶作用中发挥着重要作用,也是土壤健康和肥力的重要指标^[39,61]。通过改变植被多样性和组成、土壤 pH 和底物性质,生态修复影响了土壤微生物的生物量、群落结构和/或行为^[39,86]。比如植被正向演替提高了土壤有机碳的质量分数,真菌、细菌及参与碳氮循环的功能微生物数量和生物量都显著提高,微生物的碳源代谢多样性也呈现增加趋势^[87]。Zhou 等^[43]综合了 85 个年代序列研究,发现植被次生演替提高了真菌/细菌比例,有利于生态系统功能恢复^[88]。随着植被修复时间延长,土壤细菌和真菌相互作用复杂度增加,比如固氮细菌和丛枝菌根真菌相互作用增强提高了植物营养的转换和吸收^[23, 89]。因此,土壤微生物多样性是指示石漠化生态修复的重要生物学指标。

土壤动物调控凋落物分解和养分释放、改变土壤微环境、影响土壤微生物群落,是生态系统功能的重要驱动因子^[26]。土壤动物个体数、类群数和多样性指数,随着石漠化程度加剧和植被退化逐渐减少^[76],随生态修复而得到恢复^[41]。线虫世代时间短,对土壤环境扰动高度敏感,占据多个营养级并影响着细菌、真菌和原生动物群落,因此成为土壤健康的生物学指标^[68]。向昌国等^[25]研究发现由于喀斯特土壤浅薄且不连续,导致喀斯特森林土壤线虫密度显著低于非喀斯特森林。在线虫多样性研究中,技术成本少且由于用户友好 Q-PCR 技术推广,采用线虫作为生态修复的生物学指标的可能性增加^[86]。土壤螨也是常见的优势动物类群,对环境扰动十分敏感,土地利用变化、植被砍伐和土壤污染等都会改变螨群落结构,常用来指示石漠化程度和生态修复的效果^[78-79]。李宜蓉等^[44]等研究认为隐气门亚目螨和捕食性螨或可用来指示生态修复过程中土壤环境变化。因此,土壤动物也可以作为生态修复过程和效果的生物指标。

喀斯特地区具有多种生态系统和小生境类型,土壤生物学指标需要反映这种高度异质性。同时,土壤生物群落具有明确的等级关系,监测土壤生物多样性需要在多种组织水平(个体、种群、群落和生态系统)和空间水平(如实验小区、农田、景观水平)上进行^[86]。单个生物学指标无法完全指示喀斯特、石漠化和生态修复等生境的演变,只有发展一系列、经过验证的生物学指标才能满足要求。基于土壤生物多样性,土壤食物网和微食物网模型综合了土壤有机质、微生物、线虫、微节肢动物和原生动物等,成功地量化了生物间养分和碳元素的流动,区分了具有不同碳周转速率的细菌途径和真菌途径的碎屑分解过程,因此可以用来表征土壤环境变化和生态修复的影响^[41,86]。

4 总结与展望

我国喀斯特地区具有多种生态系统和小生境类型,同时是土层薄、土被不连续、岩石裸露的生态脆弱区,人类过度干扰导致了石漠化的发生和土壤生物多样性丧失。本文综述了生态修复对石漠化土壤生物多样性的影响,表明了石漠化降低了土壤微生物生物量,改变了微生物群落结构和功能,减少了土壤动物的个体数和类群数,而生态修复过程伴随着植被正向演替,一定程度上逆转了这种衰退趋势。由于石漠化生态修复下土壤生物多样性研究刚刚开始,本文建议加强以下方面的研究:

(1)完善生态修复的土壤生物学指标:土壤生物数量众多,有些甚至无法通过传统方法鉴定,而且传统鉴定需要专业知识且消耗大量时间,这限制了土壤生物多样性研究在喀斯特生境中的应用。高通量测序和 Q-PCR 等技术发展使土壤微生物和线虫研究更加方便,在一定程度上解决了在喀斯特生境中的应用难题。因

此,通过宏基因组学、宏蛋白质组学和同位素探针技术等,加强不同土壤生物营养级物种间协同关系及土壤食物网研究,开展土壤生物同地上植被耦合关系研究,进一步明确不同生境和植被类型对土壤生物多样性指标的影响;

(2)加强土壤生物多样性在生态修复过程中的功能研究:喀斯特土壤生物研究侧重于物种多样性的数量变化特征,而缺乏对生物多样性的功能研究。比如土壤微生物和动物可以调节植被次生演替^[88],而促进丛枝菌根真菌定殖可以提高植被根部养分吸收能力^[52]。生态系统功能恢复是生态修复目的之一,土壤生物多样性和生态系统功能的关系更多依赖于土壤生物群落结构和功能多样性,加强这方面研究可明确土壤生物多样性在生态修复的作用机制;

(3)建立长期野外生态试验观测站:石漠化综合治理开展时间短,且一些土壤生物对于生态修复或植被演替反应缓慢,因此多以“空间代替时间”进行生态修复研究,即以植被演替类型模拟石漠化生态修复过程。这种替代方法无法反映全球变化下生态修复过程和效果,本文建议在石漠化治理区域设立长期试验观测站,以实现从真正的时空演变尺度上研究土壤生物多样性对生态修复的响应,以及和地上植被关系。

参考文献 (References):

- [1] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 2014, 515(7528): 505-511.
- [2] Wall D H, Nielsen U N, Six J. Soil biodiversity and human health. *Nature*, 2015, 528(7580): 69-76.
- [3] 时雷雷,傅声雷. 土壤生物多样性研究:历史、现状与挑战. *科学通报*, 2014, 59(6): 493-509.
- [4] 傅声雷,张卫信,邵元虎,时雷雷,刘占锋. 土壤生态学——土壤食物网及其生态功能. 北京:科学出版社,2019.
- [5] 贺纪正,陆雅海,傅伯杰. 土壤生物学前沿. 北京:科学出版社,2015.
- [6] 宋同清,彭晚霞,杜虎,王克林,曾馥平. 中国西南喀斯特石漠化时空演变特征、发生机制与调控对策. *生态学报*, 2014, 34(18): 5328-5341.
- [7] 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. *草业科学*, 2008, 25(9): 19-25.
- [8] Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, da Fonseca G A B, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 2000, 403(6772): 853-858.
- [9] 袁成军,熊康宁,容丽,翁应芳. 喀斯特石漠化生态恢复中的生物多样性研究进展. *地球与环境*, 2021, 49(3): 336-345.
- [10] 曾文豪,石慰,唐一思,郑维艳,曹坤芳. 广西地区喀斯特与非喀斯特山地森林树木物种多样性及系统发育结构比较. *生态学报*, 2018, 38(24): 8708-8716.
- [11] 何霄嘉,王磊,柯兵,岳跃民,王克林,曹建华,熊康宁. 中国喀斯特生态保护与修复研究进展. *生态学报*, 2019, 39(18): 6577-6585.
- [12] 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.
- [13] Chang E H, Chen C T, Chen T H, Chiu C Y. Soil microbial communities and activities in sand dunes of subtropical coastal forests. *Applied Soil Ecology*, 2011, 49: 256-262.
- [14] Pan Y, Cassman N, de Hollander M, Mendes L W, Korevaar H, Geerts R H E M, van Veen J A, Kuramae E E. Impact of long-term N, P, K, and NPK fertilization on the composition and potential functions of the bacterial community in grassland soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 90(1): 195-205.
- [15] Da Silva A P, Babujia L C, Franchini J C, Ralisch R, Hungria M, De Fátima Guimarães M. Soil structure and its influence on microbial biomass in different soil and crop management systems. *Soil and Tillage Research*, 2014, 142: 42-53.
- [16] Gutiérrez F, Parise M, De Waele J, Jourde H. A review on natural and human-induced geohazards and impacts in karst. *Earth-Science Reviews*, 2014, 138: 61-88.
- [17] Raschmanová N, Miklisová D, Kováč L. Dynamics of soil Collembola communities (Hexapoda: Collembola) along the mesoclimatic gradient in a deep karst valley. *Biologia*, 2016, 71(2): 184-193.
- [18] Hosoishi S, Taseen W, Park S H, Le Ngoc A, Kuboki Y, Ogata K. Annual fire resilience of ground-dwelling ant communities in Hiraodai Karst Plateau grassland in Japan. *Entomological Science*, 2015, 18(2): 254-261.
- [19] 袁道先. 碳循环与全球岩溶. *第四纪研究*, 1993, 13(1): 1-6.
- [20] 彭建,蔡运龙,王尚彦,戴传固. 喀斯特石林发育的土壤学视角. *水土保持研究*, 2005, 12(4): 49-52.
- [21] 熊康宁,黎平,周忠发,安裕伦,吕涛,蓝安军. 喀斯特石漠化的遥感-GIS 典型研究——以贵州省为例. 北京:地质出版社,2002.
- [22] 袁道先,蔡桂鸿. 岩溶环境学. 重庆:重庆出版社,1988: 988.
- [23] Xiao D, He X Y, Zhang W, Cheng M, Hu P L, Wang K L. Diazotroph and arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition responses to karst and non-karst soils. *Applied Soil Ecology*, 2022, 170: 104227.
- [24] Xiao D, He X Y, Zhang W, Hu P L, Sun M M, Wang K L. Comparison of bacterial and fungal diversity and network connectivity in karst and non-

- karst forests in southwest China. *Science of The Total Environment*, 2022, 822: 153179.
- [25] 向昌国, 宋林华, 张平究, 潘根兴, 王静. 中国西南喀斯特生态环境与土壤生物初步研究. *资源科学*, 2004, 26(S1): 98-103.
- [26] 宋理洪, 王可洪, 闫修民. 基于 Meta-分析的中国西南喀斯特地区土壤动物群落特征研究. *生态学报*, 2018, 38(3): 984-990.
- [27] 邓承佳, 袁访, 卜通达, 梁红, 宋理洪. 土壤动物对黔中地区喀斯特森林凋落物分解的影响. *林业科学研究*, 2022, 35(3): 72-81.
- [28] 张阿娟, 张健, 李金金, 刘志刚, 张丹桔. 轮伐期前后不同密度巨桉(*Eucalyptus grandis*)人工林土壤动物群落结构特征. *生态学报*, 2020, 40(3): 808-821.
- [29] 杨光蓉, 豆鹏鹏, 马瑜, 王红娟, 林敦梅. 金佛山亚热带常绿阔叶林地表土壤动物群落特征及其影响因素. *生态学报*, 2020, 40(21): 7602-7610.
- [30] 靳士科, 王娟娟, 米莎, 张琪, 黎翔, 郑文静, 由文辉. 上海市不同类型城市森林中小型土壤动物群落结构特征. *应用生态学报*, 2016, 27(7): 2363-2371.
- [31] 胡潇飞, 刘立斌, 倪健. 贵州高原型喀斯特森林土壤线虫密度特征. *亚热带资源与环境学报*, 2019, 14(4): 30-35.
- [32] 戴祥艳, 唐静, 宋理洪. 中国西南喀斯特地区土壤动物生态学研究进展. *生态学杂志*, 2019, 38(10): 3189-3194.
- [33] 国家林业和草原局. 中国·岩溶地区石漠化状况公报. 北京: 国家林业和草原局, 2018.
- [34] 刘丛强, 郎赞超, 李思亮, 朴何春, 涂成龙, 刘涛泽, 张伟, 朱书法. 喀斯特生态系统生物地球化学过程与物质循环研究: 重要性、现状与趋势. *地学前缘*, 2009, 16(6): 1-12.
- [35] 胡芳, 杜虎, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张芳. 典型喀斯特峰丛洼地不同植被恢复对土壤养分含量和微生物多样性的影响. *生态学报*, 2018, 38(6): 2170-2179.
- [36] 龙健, 江新荣, 邓启琼, 刘方. 贵州喀斯特地区土壤石漠化的本质特征研究. *土壤学报*, 2005, 42(3): 419-427.
- [37] 熊康宁, 周文龙, 龙健, 罗井升. 喀斯特石漠化综合治理区表层土壤有机碳时空动态特征与趋势探讨. *中国岩溶*, 2011, 30(4): 383-390.
- [38] 张信宝. 贵州石漠化治理的历程、成效、存在问题与对策建议. *中国岩溶*, 2016, 35(5): 497-502.
- [39] Li D J, Wen L, Jiang S, Song T Q, Wang K L. Responses of soil nutrients and microbial communities to three restoration strategies in a karst area, southwest China. *Journal of Environmental Management*, 2018, 207: 456-464.
- [40] Zhao J, Li S P, He X Y, Liu L, Wang K L. The soil biota composition along a progressive succession of secondary vegetation in a karst area. *PLoS ONE*, 2014, 9(11): e112436.
- [41] Hu N, Li H, Tang Z, Li Z F, Tian J, Lou Y L, Li J W, Li G C, Hu X M. Community diversity, structure and carbon footprint of nematode food web following reforestation on degraded Karst soil. *Scientific Reports*, 2016, 6: 28138.
- [42] Zhou Z H, Wang C K, Luo Y Q. Effects of forest degradation on microbial communities and soil carbon cycling: A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(1): 110-124.
- [43] Zhou Z H, Wang C K, Jiang L F, Luo Y Q. Trends in soil microbial communities during secondary succession. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 92-99.
- [44] 李宜蓉, 龙健, 李娟, 刘灵飞, 廖洪凯, 王显, 杨睿. 退化喀斯特生态恢复过程对土壤微节肢动物群落多样性的影响. *农业环境科学学报*, 2021, 40(2): 310-318.
- [45] 李香真, 郭良栋, 李家宝, 姚敏杰. 中国土壤微生物多样性监测的现状和思考. *生物多样性*, 2016, 24(11): 1240-1248.
- [46] 陆雅海. 土壤微生物学研究现状与展望. *中国科学院院刊*, 2015, 30(S1): 106-114.
- [47] 靳振江, 曾鸿鹄, 李强, 程亚平, 汤华峰, 李敏, 黄炳富. 起源喀斯特溶洞湿地稻田与旱地土壤的微生物数量、生物量及土壤酶活性比较. *环境科学*, 2016, 37(1): 335-341.
- [48] Zhu H H, He X Y, Wang K L, Su Y R, Wu J S. Interactions of vegetation succession, soil bio-chemical properties and microbial communities in a Karst ecosystem. *European Journal of Soil Biology*, 2012, 51: 1-7.
- [49] Xiao W, Feng S Z, Liu Z F, Su Y R, Zhang Y, He X Y. Interactions of soil particulate organic matter chemistry and microbial community composition mediating carbon mineralization in karst soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 107: 85-93.
- [50] 冯书珍, 苏以荣, 张伟, 陈香碧, 何寻阳. 坡位与土层对喀斯特原生林土壤微生物生物量与丰度的影响. *环境科学*, 2015, 36(10): 3832-3838.
- [51] Hu J X, Yang H, Long X H, Liu Z P, Rengel Z. Pepino (*Solanum muricatum*) planting increased diversity and abundance of bacterial communities in karst area. *Scientific Reports*, 2016, 6: 21938.
- [52] Li C, Xiong K N, Wu G M. Process of biodiversity research of Karst areas in China. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(4): 192-200.
- [53] Li L Q, Wang D, Liu X Y, Zhang B, Liu Y Z, Xie T, Du Y X, Pan G X. Soil organic carbon fractions and microbial community and functions under changes in vegetation: a case of vegetation succession in karst forest. *Environmental Earth Sciences*, 2014, 71(8): 3727-3735.
- [54] 陈香碧, 苏以荣, 何寻阳, 覃文更, 魏亚伟, 梁月明, 吴金水. 不同干扰方式对喀斯特生态系统土壤细菌优势类群—变形菌群落的影响. *土壤学报*, 2012, 49(2): 354-363.
- [55] Qiu J M, Cao J H, Lan G Y, Liang Y M, Wang H, Li Q. The influence of land use patterns on soil bacterial community structure in the karst graben basin of Yunnan province, China. *Forests*, 2020, 11(1): 51.
- [56] Liang Y M, Pan F J, He X Y, Chen X B, Su Y R. Effect of vegetation types on soil arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen-fixing bacterial communities in a karst region. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(18): 18482-18491.
- [57] Xue L, Ren H D, Li S, Leng X H, Yao X H. Soil bacterial community structure and co-occurrence pattern during vegetation restoration in karst

- rocky desertification area. *Frontiers in microbiology*, 2017, 8: 2377.
- [58] Guo Y Q, Hou L J, Zhang Z Y, Zhang J L, Cheng J M, Wei G H, Lin Y B. Soil microbial diversity during 30 years of grassland restoration on the Loess Plateau, China: Tight linkages with plant diversity. *Land Degradation and Development*, 2019, 30(10): 1172-1182.
- [59] Hu L N, Li Q, Yan J H, Liu C, Zhong J X. Vegetation restoration facilitates belowground microbial network complexity and recalcitrant soil organic carbon storage in southwest China karst region. *Science of The Total Environment*, 2022, 820: 153137.
- [60] Tang Y, Lian B, Dong H L, Liu D F, Hou W G. Endolithic bacterial communities in dolomite and limestone rocks from the Nanjiang Canyon in Guizhou karst area (China). *Geomicrobiology Journal*, 2012, 29(3): 213-225.
- [61] Liu Z H, Dreybrodt W. Dissolution kinetics of calcium carbonate minerals in H_2O-CO_2 solutions in turbulent flow: The role of the diffusion boundary layer and the slow reaction $H_2O+CO_2 \rightarrow H^+ + HCO_3^-$. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1997, 61(14): 2879-2889.
- [62] Lian B, Yuan D X, Liu Z H. Effect of microbes on karstification in karst ecosystems. *Chinese Science Bulletin*, 2011, 56(35): 3743-3747.
- [63] Hou W G, Lian B, Zhang X Q. CO_2 mineralization induced by fungal nitrate assimilation. *Bioresource technology*, 2011, 102(2): 1562-1566.
- [64] 唐政, 李继光, 李慧, 李贵春, 娄翼来, 李忠芳. 喀斯特生态恢复过程中土壤原生动物的指示作用研究. *生态环境学报*, 2015, 24(11): 1808-1813.
- [65] 聂立凯, 于政达, 孔范龙, 李悦, 郝敏. 土壤动物对土壤碳循环的影响研究进展. *生态学杂志*, 2019, 38(3): 882-890.
- [66] 宁应之, 武维宁, 杜海峰, 王红军. 土壤线虫群落对退耕还林生态恢复的响应——以侧柏林为例. *生态学报*, 2016, 36(2): 288-297.
- [67] 宁应之, 周小燕, 烟郑杰, 张世虎, 陈凌云, 万贯红. 土壤线虫群落对退牧还草生态恢复的响应——以玛曲县为例. *生态学报*, 2020, 40(7): 2386-2395.
- [68] 陈云峰, 韩雪梅, 李钰飞, 胡诚. 线虫区系分析指示土壤食物网结构和功能研究进展. *生态学报*, 2014, 34(5): 1072-1084.
- [69] 张晓珂, 梁文举, 李琪. 我国土壤线虫生态学研究进展和展望. *生物多样性*, 2019, 26(10): 1060-1073.
- [70] Zhao C C, Li Y, Zhang C L, Miao Y, Liu M Z, Zhuang W L, Shao Y H, Zhang W X, Fu S L. Considerable impacts of litter inputs on soil nematode community composition in a young *Acacia crassicapa* plantation. *Soil Ecology Letters*, 2021, 3(2): 145-155.
- [71] 耿德洲, 黄菁华, 霍娜, 王楠, 杨盼盼, 赵世伟. 黄土高原半干旱区不同种植年限紫花苜蓿人工草地土壤微生物和线虫群落特征. *应用生态学报*, 2020, 31(4): 1365-1377.
- [72] 吴东辉, 尹文英, 卜照义. 松嫩草原中度退化草地不同植被恢复方式下土壤线虫的群落特征. *生态学报*, 2008, 28(1): 1-12.
- [73] Zhang X K, Guan P T, Wang Y L, Li Q, Zhang S X, Zhang Z Y, Bezemer T M, Liang W J. Community composition, diversity and metabolic footprints of soil nematodes in differently-aged temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 80: 118-126.
- [74] Zheng C Y, Ouyang F, Liu X H, Ma J H, Zhao F H, Ouyang Z, Ge F. Effect of coupled reduced irrigation and nitrogen fertilizer on soil mite community composition in a wheat field. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(19): 11367 - 11378.
- [75] 兰洪波, 冉景丞, 蒙惠理, 徐获, 邓碧林. 茂兰喀斯特森林大型土壤动物群落多样性初探. *西南大学学报: 自然科学版*, 2011, 33(3): 73-77.
- [76] 熊康宁, 陈许, 王仙攀, 樊云龙, 赵志成. 喀斯特石漠化治理区土壤动物的时空格局与生态功能研究. *中国农学通报*, 2012, 28(23): 259-265.
- [77] 尹文英. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998.
- [78] 陈许, 金道超, 文正红. 不同石漠化类型喀斯特地区土壤螨类群落结构的差异. *应用昆虫学报*, 2018, 55(4): 711-724.
- [79] 陈许, 金道超, 陈航, 王鹏举, 周政, 林丹丹. 强度石漠化区不同植被修复模式下土壤螨类群落差异. *生态学报*, 2018, 38(19): 7045-7056.
- [80] 杨大星, 李灿, 杨茂发. 黔南喀斯特土壤螨类对火烧和垦殖的响应. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(6): 1335-1343.
- [81] 张卫信, 陈迪马, 赵灿灿. 蚯蚓在生态系统中的作用. *生物多样性*, 2007, 15(2): 142-153.
- [82] 徐玲. 石漠化生态修复林秋冬季蚯蚓群落结构与蛋白质含量研究——以贵州朝营和顶坛小流域为例[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2014.
- [83] 王仙攀, 熊康宁, 陈许, 赵基. 贵州喀斯特高原峡谷石漠化地区土壤动物功能类群研究. *中国农学通报*, 2012, 28(5): 252-257.
- [84] 刘满强, 胡锋, 陈小云, 何圆球, 李辉信. 退化红壤不同植被恢复方式对蚯蚓种群的影响. *应用生态学报*, 2004, 15(11): 2152-2156.
- [85] 王丙磊, 王冲, 刘萌萌. 蚯蚓对土壤-植物系统生态修复作用研究进展. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2259-2266.
- [86] Pulleman M, Creamer R, Hamer U, Helder J, Pelosi C, Pérès G, Rutgers M. Soil biodiversity, biological indicators and soil ecosystem services—an overview of European approaches. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2012, 4(5): 529-538.
- [87] 靳振江, 汤华峰, 李敏, 黄炳富, 李强, 张家喻, 黎桂文. 典型岩溶土壤微生物丰度与多样性及其对碳循环的指示意义. *环境科学*, 2014, 35(11): 4284-4290.
- [88] Nielsen U N, Wall D H, Six J. Soil biodiversity and the environment. *Annual Review of Environment and Resources*, 2015, 40: 63-90.
- [89] Xiao D, Chen Y, He X Y, Xu Z H, Bai S H, Zhang W, Cheng M, Hu P L, Wang K L. Temperature and precipitation significantly influence the interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and diazotrophs in karst ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 2021, 497: 119464.