

杨涛, 国辉, 周金星, 等. 苔藓结皮对碳酸盐岩的风化作用研究进展[J]. 中国岩溶, 2023, 42(3): 448-455.

DOI: 10.11932/karst2021y36

苔藓结皮对碳酸盐岩的风化作用研究进展

杨涛^{1,2,3}, 国辉^{1,2,3}, 周金星⁴, 彭霞薇^{1,2,3}

(1. 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083; 2. 北京林业大学林木育种国家工程实验室, 北京 100083; 3. 北京林业大学林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京 100083; 4. 北京林业大学水土保持学院, 北京 100083)

摘 要: 岩溶地区碳酸盐岩裸露率高、土壤形成速率缓慢, 是世界上石漠化最严重的地区之一。在岩溶石漠化地区, 苔藓植物与裸露钙质岩石上的藻类、细菌和真菌共存, 形成苔藓结皮。苔藓结皮依赖其独特的形态结构、生理生态和遗传机制在干旱贫瘠的岩石上生长, 参与碳酸盐岩的风化、土壤的形成和发育, 对岩溶地区退化生态系统的恢复具有不可替代的作用, 被誉为“荒漠生态系统工程师”。文章尝试阐明苔藓结皮各组分(微生物、苔藓植物)参与的岩石风化成土过程以及在石漠化治理中的应用, 为岩溶区石漠化治理提供理论依据。

关键词: 苔藓结皮; 碳酸盐岩; 风化成土; 微生物; 苔藓植物

中图分类号: P588.245; Q948 **文献标识码:** A

文章编号: 1001-4810 (2023) 03-0448-08

开放科学(资源服务)标识码 (OSID):



0 引 言

我国西南岩溶地区碳酸盐岩出露面积达 55 万 km², 是全球岩溶集中分布区中面积最大、岩溶发育最强烈的地区, 也是世界上石漠化最严重的地区^[1]。石漠化是指在岩溶极其发育的自然环境背景下, 地表原来比较连续的植被受降雨、径流和人为活动等作用后遭到破坏, 导致土壤严重流失而造成大片基岩裸露的一种土地退化现象^[2]。在强度石漠化地区, 岩石裸露率高、土壤残存量极少, 通过直接种植维管植物等手段实现对该地区的石漠化治理违背自然的正向演替规律, 石漠化程度反而愈演愈烈^[3-4]。苔藓结皮依赖其独特的形态结构、生理生态和遗传机制在干旱贫瘠的岩石上生长并参与碳酸盐岩的风化过程, 在石漠化的治理

中展现了较高的应用前景。

裸露的岩石在物理和化学风化作用下形成有一定可溶性矿物养分和通气透水性的成土母质, 为微生物和低等植物提供了生存空间。苔藓结皮系苔藓植物为优势物种并与藻类、细菌和真菌共同组成的复合生物土壤层, 是生物土壤结皮演替的高级阶段^[5], 即微生物率先在岩石表面定居, 通过代谢活动等影响和改变周围的环境, 为苔藓植物和藻类在岩面的定殖创造条件。苔藓结皮不仅可以在严重缺水、养分贫瘠的岩石表面和缝隙中生存、繁殖, 还可通过分泌有机酸、释放 CO₂ 和机械作用与岩石反应加速碳酸盐岩的风化, 积累丰富的有机质使碳酸盐岩表面的成土母质发展成为浅薄的原始土壤。苔藓结皮组成复杂, 因此明确苔藓结皮各组分在岩石风化成土过程中的单独作用和协同作用将有助于我们对成土

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31971729); 国家重点研发计划项目 (2017YFC0505500, 2017YFC0505504)

第一作者简介: 杨涛(1997—), 男, 博士研究生, 主要研究方向: 土壤微生物与物质转化过程。E-mail: yangtao9798@bjfu.edu.cn。

通信作者: 彭霞薇(1974—), 女, 博士, 教授, 主要研究方向: 资源与环境微生物。E-mail: xiaweipeng@163.com。

收稿日期: 2021-02-23

机制的深入了解。张楷燕等^[6]分别通过离体培养和摇瓶试验以葡枝青藓为对象研究单一植物与基部土壤微生物(主要为细菌、真菌和放线菌)对石灰岩的溶蚀能力,并对结果进行了探讨。岩溶生态系统中的土壤从何而来和碳酸盐岩的风化过程一直是人们极为关心的科学问题,本文整理近年来石漠化地区有关苔藓结皮的文献资料,阐明苔藓结皮各组分(微生物和苔藓植物)参与的岩石风化成土过程以及在石漠化治理中的应用,以期对石漠化地区的生态治理提供理论依据与技术支撑。

1 微生物的生物风化作用研究进展

1.1 苔藓结皮土壤层微生物群落结构特征

微生物是地球上最原始的生命形式,有种类多、分布广、适应性强和代谢类型多等特点,许多极端恶劣的环境中都有微生物的踪影。近年来,诸多学者对我国西南岩溶地区苔藓结皮土壤层微生物群落组成和多样性进行了调查。Cao等^[7]在贵州岩溶地区对2种优势苔藓结皮土壤层的微生物群落组成调查结果表明,细菌群落在门水平上以 *Actinobacteria*、*Proteobacteria*、*Cyanobacteria*、*Chloroflexi* 和 *Acidobacteria* 为主, *Actinobacteria* 和 *Proteobacteria* 在两种苔藓结皮土壤层中的相对丰度分别高达 19.54%~45.83% 和 19.21%~31.20%,真菌在门水平上以 *Ascomycota* 为主,这一结果与之前 Jing等^[8] 和 Xue等^[9] 在不同区域对苔藓结皮土壤层微生物群落的调查结果一致。

微生物作为苔藓结皮土壤层主要组分,其群落结构可用来衡量苔藓结皮土壤层有机质含量和土壤健康状况^[10]。Maier等^[11]通过高通量扩增子测序对比了南非北开普省地区裸土和苔藓结皮土壤微生物群落组成,结果表明苔藓结皮土壤层养分含量和微生物群落多样性显著高于裸土,并且微生物群落多样性和土壤养分含量显著相关,该结果与 Cheng等^[12] 在中国西南岩溶地区的调查结果一致。岩溶地区岩石表面土壤浅薄,苔藓结皮的覆盖不仅可以减轻外源因素如温度、光、盐度和高 pH 等对土壤层微生物群落的扰动程度^[13],还可以提高土壤层中养分含量,从而显著提高微生物群落多样性,丰富参与岩石风化的功能微生物类群。

1.2 微生物对碳酸盐岩的风化作用

微生物风化作用是指微生物通过新陈代谢产物和化学分泌物腐蚀岩石和矿物或者通过氧化还原作用导致岩石、矿物发生变化或溶解的过程^[14-15]。裸露的岩石表面营养匮乏、环境恶劣,截止到目前还未有文献报道存在完全利用岩石作为营养来源的细菌与真菌。因此,通过物理和化学风化作用而形成的风化壳和沉降的灰尘可能是微生物在岩石表面定殖和生物风化作用发生的前提。丁丽君等^[13]采用分离自岩石表面的微生物研究微生物对碳酸盐岩的风化作用,研究结果表明微生物对碳酸盐岩的风化作用远大于单纯的物理和化学风化作用。碳酸盐岩自然风化成土速率缓慢,如何有效利用微生物的驱动作用提高岩石的风化速率已经成为科学家极为关注的科学问题。

关于岩溶生态系统中参与碳酸盐岩风化的微生物类群及方式已有不少的报道。Zhang等^[16]在幕阜山废弃碳酸盐岩矿山筛选出了一株可以分泌乙酸的菌株 *Bacillus megatherium* NL-7, NL-7 与碳酸盐岩孵育实验结果表明 NL-7 可促进碳酸盐岩风化成土;王建萍等^[17]采用反相高效液相色谱(RP-HPLC)对硅酸盐细菌、金黄色葡萄球菌和大肠杆菌胞外有机酸进行定性和定量分析,测定了多种细菌胞外有机酸对方解石的溶蚀效应,实验结果表明:3种细菌分泌的主要胞外有机酸均能促进方解石的溶蚀,促进 Ca^{2+} 的释放。余龙江等^[18]分析了西南不同类型岩溶地区土壤细菌的胞外碳酸酐酶(CA)活性,发现有不少菌株能够向胞外分泌 CA,肖雷雷^[19]通过胶质芽孢杆菌和构巢曲霉碳酸酐酶基因的异源表达和矿物溶解试验证明了微生物碳酸酐酶可以直接参与矿物岩石的风化。李永双等^[20]在云南省建水县岩溶地区的根际土壤中筛选了一株能够高产碳酸酐酶的沙雷氏菌属细菌,通过盆栽模拟实验探究了该菌株对碳酸盐岩溶蚀效应,结果表明该菌株菌液的施加能够显著提高碳酸盐岩的溶蚀速率。

岩石表面微生物群落组成复杂,对碳酸盐岩表面土壤微生物群落结构进行调查、分离鉴定参与碳酸盐岩风化的微生物类群,对于如何高效的将微生物应用于石漠化治理有重要的参考价值。贾丽萍等^[21]通过摇瓶及土柱模拟实验比较了细菌、放线菌和真菌对石灰岩的溶蚀效应,结果均以真菌的溶蚀

效果最显著,诸多研究也证实了该实验结论。不同类型微生物作用下的岩样微观溶蚀形态与微生物类群的形态显著相关,被真菌溶蚀后的岩石样品呈絮状,主要原因可能是真菌菌落形态为絮状,大量菌丝可直接作用于岩石,致使真菌对岩石风化作用最强,产生较放线菌和细菌不同的溶蚀形态^[22]。Lian 等^[23]通过嗜热真菌烟曲霉 (*Aspergillus fumigatus*) 与含钾矿物质混合培养验证了微生物与岩石的直接接触使矿物质钾的释放速度增加了 3~4 倍,显著提高了岩石的溶解速率。有研究报道附着在岩石表面的真菌菌丝可对岩石产生高达 $10\sim 20\ \mu\text{N}\cdot\mu\text{m}^{-2}$ 的巨大压力^[24],加速岩石的崩解,从而更有利于碳酸盐岩物理和化学风化作用的发生。真菌酶系完整,同时附着在岩石表面的菌丝还可同机械作用共同破坏岩石的晶体结构,可能是真菌较细菌与放线菌溶蚀效果强的主要原因。

微生物作为自然界的初级消费者和分解者,对土壤养分也有显著的改良效应。碳酸盐岩表面多数微生物可以通过固定空气中的氮素和碳素提高岩层表面土壤的有机质含量和质地,为藻类、地衣和苔藓等植物的定植提供充足的养分。藻类和苔藓植物通过与微生物共生形成生物结皮也是碳酸盐岩长时间风化作用的结果^[25]。基岩表面苔藓植物残体的常年积累,不仅对土壤层厚度有重要的贡献,还可以通过微生物分解作用,使土壤养分含量显著积累,为其他高等植物的拓殖提供养分,进一步提高碳酸盐岩风化成土的速率。有研究报道土壤和植被覆盖下碳酸盐岩风化速率显著高于裸露的碳酸盐岩^[26-27],说明苔藓结皮参与的风化过程在碳酸盐岩表面形成了一个稳定的正反馈机制,在石漠化的治理中具有不可替代的作用。

2 苔藓植物的生物风化作用研究进展

2.1 石漠化地区苔藓植物物种多样性调查

岩溶石漠化区域岩石大多为碳酸盐岩,干旱和土壤营养瘠薄环境导致植被类型以干燥石生苔藓群落占绝对的优势^[28]。近年来,诸多学者对我国西南岩溶地区苔藓植物多样性进行了系统的调查。张朝晖等^[29]在贵州高原为中心的中国南方岩溶山区采集标本和样品 3 460 份,初步标本鉴定结果表明该地区苔藓植物区系由 25 科 82 属 196 种组成;李冰

等^[30]的野外调查发现岩溶石漠化区域生物结皮主要是以苔藓结皮为主,在烂泥沟金矿区附近生物结皮的物种调查过程中共发现藓类植物共 7 科 9 属 13 种;涂国章等^[31]在贵州省普定县陈家寨地区的石生苔藓多样性调查中鉴定石生藓类共 54 种。对我国不同石漠化程度地区苔藓结皮多样性调查统计结果显示随着石漠化程度的加剧,苔藓植物多样性显著降低^[29,32],因此对苔藓植物多样性的调查和人工培育将是石漠化预测与治理的有效手段。

2.2 石生苔藓对碳酸盐岩的风化作用

苔藓植物结构简单,依靠假根在土壤里交织形成网状结构粘附在岩石表面,并在生长和繁殖过程中通过机械力和分泌物不断作用于碳酸盐岩,促进碳酸盐岩的风化和土壤的形成。张显强等^[33]对贵州 5 种岩溶石生苔藓成土能力进行了研究,发现苔藓种类与成土率相关性很大,5 种石生苔藓的成土率在 45.0%~842.8% 之间,最高为穗枝赤齿藓的 842.8%,最低为真藓,成土率为 45%;李冰等^[30]在对烂泥沟金矿区附近调查中发现 13 种藓类植物的成土量在 $438\sim 18\ 350\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 之间。对岩溶地区不同类型苔藓植物成土率进行调查,通过人工选育高成土率的苔藓促进碳酸盐岩的成土速率,将有效缓解石漠化地区土壤稀少和养分贫瘠的现状。

我国南方岩溶山区易出现季节性干旱,苔藓植物面对长时间干旱,其细胞通过失水降低渗透压而进入休眠状态,此时苔藓植物仅通过吸收空气中的少量水分便可维持生命。藓类植物作为一种变水植物,其规模庞大的毛细孔隙结构可以吸收大量的水分,饱和吸水率可达 1 627% 之高^[34],遇到降雨便快速恢复生长^[35-36]。苔藓植物在这种干湿交替作用下发生膨胀、收缩和卷曲,带出基岩表面大量碳酸盐岩小颗粒,从而扩大了岩石参与风化的面积^[37]。另外,苔藓植物的覆盖显著降低了岩石表面水分的蒸发速率、减少地表径流和水分下渗,提高了岩石表面的水分含量^[38-40]。水分作为岩溶生态系统性中重要组分,可以通过溶解土壤和大气中高浓度 CO_2 加速碳酸盐岩的风化速率。苔藓植物和微生物在生长繁殖过程分泌的 CA 可以催化 CO_2 的水合反应,进而产生溶蚀碳酸钙的碳酸。岩溶地区石生苔藓植物代谢产生的 CA 物质动态及其对各种岩石的溶蚀作用研究已经多有报道。刘再华^[41]在灰岩和白云岩的溶解实验

中发现加入 CA 后,灰岩的溶解速率在高 CO_2 分压条件下可增加 10 倍,白云岩溶解速率在低 CO_2 分压条件下可增加 3 倍;张楷燕等^[42]运用模拟土柱实验装置研究了 3 种石生苔藓植物 CA 对石灰岩的溶蚀作用,结果表明不同苔藓植物的 CA 活性不同,并且 CA 活性与石灰岩的溶解速率显著相关。苔藓植物还能分泌多种直接参与岩石风化的酸性物质,从而进一步加快岩石溶蚀速率^[30],根据 L. Jakucs 计算,全球碳酸盐岩溶蚀因素份额中,生物成因二氧化碳占 49.26%,有机酸占 37.11%^[6]。

苔藓植物为了抵抗外界干扰的胁迫,还可通过不断合成一些提高自身抗性的物质以应对外界的干扰,从而维持苔藓植物对碳酸盐岩的风化作用不断进行。比如,苔藓植物分泌的有机凝胶体和多聚糖可将松散的土粒同自身粘结在一起,形成致密的抗蚀层,提高苔藓结皮的稳定性^[43]。另外,苔藓植物可合成类似木质素的酚类化合物,赋予苔藓植物耐腐蚀和抗捕食的特性^[30,35],使苔藓结皮在没有外界干扰下在碳酸盐岩表面逐渐增厚。稳定的生长环境可以促进苔藓植物假根的发育,提高假根对空气和雨水中粉尘的截流能力以及对岩石的机械作用^[44],加速土壤的形成速率。苔藓结皮的覆盖不仅增强了碳酸盐岩风化成土的速率,还对土壤抗侵蚀能力有显著的贡献,张显强等^[33]通过原状土冲刷槽装置模拟测定了 6 种不同苔藓层厚度土壤抗冲刷性,结果表明苔藓层厚度的增加可以有效防止土壤流失。在利用人为管理措施治理石漠化时,也应该重视人类活动对岩溶生态的干扰,为苔藓植物提供稳定的生存条件,持续提高大自然自我调节能力。

苔藓植物在岩石表面的定植不仅对土壤累积和保护具有特殊意义,还可通过光合作用等促进土壤养分的累积,加速石漠化地区的土壤养分恢复进程^[45-47]。程才等^[48]研究了苔藓结皮覆被对土壤养分的影响,结果表明苔藓结皮层养分含量显著高于下层土壤,结皮覆被土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)、碱解氮(AN)、速效磷(AP)和速效钾(AK)的平均含量显著高于无结皮覆被的裸土。刘润等^[34]通过 4 种苔藓的土壤填埋实验,对土壤酶活性进行一年的跟踪监测,发现 4 种苔藓均可显著提高土壤酶活性。岩石表面土壤养分含量的提高,为其他生物类群的进入和生长提供了物质基础,从而产生物群落演替效应,保证了生物风化作用持续

进行。

3 苔藓结皮在石漠化治理中的应用

石漠化的治理是一个艰难、长期的过程,自然恢复进程缓慢,因此通过比较科学的人为管理来促进恢复是目前石漠化治理最有效的方式^[49]。目前,国内石漠化生态修复措施主要有封山育林、建设乔灌木防护林、退耕还林、还草和种植经济作物等。但是,以直接种植维管植物为主的治理模式因缺乏科学理论依据支撑,依然存在许多不足,修复成果难以维系、易受恶劣天气和病虫害的影响等。

苔藓植物作为最原始的高等植物,具有较强的水土保持能力^[50]。胡学伟等^[51]发明了一种利用苔藓加速废石成土的方法,此发明通过在废石表面快速繁殖苔藓植物,使废石表面形成苔藓结皮层,苔藓分泌的有机酸及其死亡残体为废石成土提供有机质,显著加速废石风化成土的速率。另有诸多研究揭示出地衣、苔藓植物覆盖处的岩溶作用强烈,土壤肥力、酶活性均高于裸露岩石和无植被覆盖的土壤。基于苔藓结皮在石漠化地区的生态效益,可考虑使用苔藓和维管植物相结合的方式,在林木之间和裸露岩石表面人工选育高成土率的苔藓结皮,使两者协同参与石漠化的治理。

微生物是地球表层系统最活跃的地质营力之一^[52],对岩石的生物转化作用既涉及微生物的生长繁殖和代谢调控,也与元素的迁移转化和次生矿物的演化有关。硅酸盐细菌是微生物肥料中的一种重要功能菌,我国科技工作者对硅酸盐细菌的解钾作用及机理进行了大量探索,连宾等^[53]采用微生物学与矿物学相结合的手段,证明了硅酸盐细菌在风化过程中可以促进的钾的释放。从矿物岩石表面筛选参与风化过程的功能微生物类群,将特定可培养功能微生物类群与苔藓植物共培养可为石漠化的治理提供重要的参考。

4 研究展望

微生物的体积在微米尺度,人们对生长于岩石上与苔藓共存的微生物种群的认识主要是通过形态学观察获得的,很多微生物因个体微小又不能培养,因而无法获得该生境下全部微生物种群的信息,也

因此忽略了对它们功能的认识。已有学者提出微生物对岩石的溶蚀并不是简单的新陈代谢作用的副产品,而是微生物需要从特殊的矿物中提取所需的有限营养元素并促进微生物生长繁殖的产物^[54]。今后岩溶地区的研究更应注重引进分子生物学和同位素技术,关注参与生物风化过程的功能微生物类群。稳定性同位素核酸探针技术 (DNA-Stable isotope probing, DNA-SIP) 是将复杂环境中微生物物种组成及其生理功能耦合分析的有力工具^[55], 广泛应用于生物降解和土壤元素循环等方面的研究。将 DNA-SIP 与高通量测序分析技术结合应用于苔藓和微生物共培养体系中, 分离可利用碳酸盐岩中营养元素和参与生物溶蚀的功能微生物类群将是该领域一次全新的尝试。

全球岩溶分布面积为 2 200 万 km², 占陆地面积的 15%。全球碳酸盐岩风化溶解产生的碳汇通量为 5.5 亿 t/y, 相当于全球森林碳汇通量的 33%、土壤碳汇通量的 70%。近年来的研究表明, 苔藓结皮参与碳酸盐岩风化过程对大气 CO₂ 产生积极的汇效应, 缓解了大气 CO₂ 浓度持续升高的趋势^[56]。利用 ¹³CO₂ 同位素气体标记植物, 可探究植物对碳的吸收能力以及光和碳从植物到土壤的转化情况^[57]。但目前还未见在我国岩溶地区利用 ¹³CO₂ 同位素气体标记法探究 CO₂ 浓度升高背景下 CO₂ 在苔藓植物-土壤-微生物中的周转情况以及对碳酸盐岩风化成土速率的影响。了解 CO₂ 在苔藓植物-土壤-微生物中的周转, 可进一步了解我国岩溶地区苔藓结皮参与的碳汇过程, 为我国在全球气候变暖和石漠化防治方面提供重要的参考依据。

参考文献

- [1] 李林立, 况明生, 蒋勇军. 我国西南岩溶地区土地石漠化研究[J]. 地域研究与开发, 2003(3): 71-74.
LI Linli, KUANG Mingsheng, JIANG Yongjun. Formation and control of land rocky desertification in southwest karst region of China[J]. Areal Research and Development, 2003(3): 71-74.
- [2] 张殿发, 王世杰, 周德全, 李瑞玲. 贵州省喀斯特地区土地石漠化的内动力作用机制[J]. 水土保持通报, 2001(4): 1-5.
ZHANG Dianfa, WANG Shijie, ZHOU Dequan, LI Ruiling. Intrinsic driving mechanism of land rocky desertification in karst regions of Guizhou Province[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2001(4): 1-5.
- [3] 梁亮, 刘志霄, 张代贵, 邓凯东, 张佑祥. 喀斯特地区石漠化治理的理论模式探讨[J]. 应用生态学报, 2007, 18(3): 595-600.
LIANG Liang, LIU Zhixiao, ZHANG Daigui, DENG Kaidong, ZHANG Youxiang. Theoretical model for rocky desertification control in karst area[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(3): 595-600.
- [4] 王小利, 郭胜利, 马玉红, 黄道友, 吴金水. 黄土丘陵区小流域土地利用对土壤有机碳和全氮的影响[J]. 应用生态学报, 2007, 18(6): 1281-1285.
WANG Xiaoli, GUO Shengli, MA Yuhong, HUANG Daoyou, WU Jinshui. Effects of land use type on soil organic C and total N in a small watershed in loess hilly-gully region[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(6): 1281-1285.
- [5] Zhou Hong, Gao Ying, Jia Xiaohong, Wang Mengmeng, Ding Junjun, Cheng Long, Bao Fang, Wu Bo. Network analysis reveals the strengthening of microbial interaction in biological soil crust development in the Mu Us Sandy Land, northwestern China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 144: 107782.
- [6] 张楷燕. 贵州喀斯特几种石生苔藓和土壤微生物对石灰岩的溶蚀作用[D]. 重庆: 西南大学, 2017.
ZHANG Kaiyan. The dissolution of limestone by some of the mosses and the microorganism in karst area in Guizhou Province[D]. Chongqing: Southwest University, 2017.
- [7] Cao Wei, Xiong Yuanxin, Zhao Degang, Tan Hongying, Qu Jiaojiao. Bryophytes and the symbiotic microorganisms, the pioneers of vegetation restoration in karst rocky desertification areas in Southwestern China[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2020, 104(2): 873-891.
- [8] Ma J, Tang J Y, Wang S, Chen Z L, Li X D, Li Y H. Illumina sequencing of bacterial 16S rDNA and 16S rRNA reveals seasonal and species-specific variation in bacterial communities in four moss species[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2017, 101(17): 6739-6753.
- [9] Tang J Y, Ma J, Li X D, Li Y H. Illumina sequencing-based community analysis of bacteria associated with different bryophytes collected from Tibet, China[J]. *BMC Microbiology*, 2016, 16(1): 276.
- [10] 高旭梅, 刘娟, 张前兵, 罗宏海, 谷天佐, 张旺锋. 耕作措施对新疆绿洲长期连作棉田土壤微生物、酶活性的影响[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2011(2): 19-26.
GAO Xumei, LIU Juan, ZHANG Qianbing, LUO Honghai, GU Tianzuo, ZHANG Wangfeng. Effects of tillage practices on soil microbial and enzyme activity in long-term continuous cotton of Xinjiang Oasis[J]. Journal of Shihezi University (Natural Science), 2011(2): 19-26.
- [11] Stefanie Maier, Alexandra Tamm, Dianming Wu, Jennifer Caesar, Martin Grube, Bettina Weber. Photoautotrophic organisms control microbial abundance, diversity, and physiology in different types of biological soil crusts[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(4): 1032-1046.
- [12] Cheng Cai, Gao Min, Zhang Yuandong, Long Mingzhong, Wu Yunjie, Li Xiaona. Effects of disturbance to moss biocrusts on soil nutrients, enzyme activities, and microbial communities in degraded karst landscapes in Southwest China[J]. *Soil Biology*

- and *Biochemistry*, 2021, 152: 108065.
- [13] Brazelton W J, Morrill P L, Szponar N, Schrenk M O. Bacterial communities associated with subsurface geochemical processes in continental serpentinite springs[J]. *Applied & Environmental Microbiology*, 2013, 79(13): 3906-3916.
- [14] Barker W W, Welch S A, Chu S, Banfield J F. Experimental observations of the effects of bacteria on aluminosilicate weathering[J]. *American Mineralogist*, 1998, 83(11-12 Part 2): 1551-1563.
- [15] 丁丽君, 连宾. 碳酸钙微生物风化试验研究[J]. *中国岩溶*, 2008, 27(3): 3-6.
DING Lijun, LIAN Bin. Experimentation of microbial weathering to CaCO_3 [J]. *Carsologica Sinica*, 2008, 27(3): 3-6.
- [16] Wu Yanwen, Zhang Jinchi, Wang Lingjian, Wang Yingxiang. A rock-weathering bacteria isolated from rock surface and its role in ecological restoration on exposed carbonate rocks[J]. *Ecological Engineering*, 2017, 101(1): 162-169.
- [17] 王建萍, 李琼芳, 董发勤, 张文静, 郭玉婷, 黄婷, 刘媛媛. 3种常见细菌胞外特征有机酸对方解石的溶蚀研究[J]. *岩石矿物学杂志*, 2015, 34(3): 387-392.
WANG Jianping, LI Qiongfang, DONG Faqin, ZHANG Wenjing, GUO Yuting, HUANG Ting, LIU Yuanyuan. A study of the dissolution of calcite by three common bacterial typical extracellular organic acids[J]. *Acta Petrologica et Mineralogica*, 2015, 34(3): 387-392.
- [18] 余龙江, 吴云, 李为, 曾宪东. 西南岩溶区土壤细菌胞外碳酸酐酶的稳定性研究[J]. *生命科学研究*, 2004(4): 365-370.
YU Longjiang, WU Yun, LI Wei, ZENG Xiandong. Study on stability of extracellular carbonic anhydrase from soil bacteria in karst areas of Southwest China[J]. *Life Science Research*, 2004(4): 365-370.
- [19] 肖雷雷. 碳酸酐酶参与矿物—微生物相互作用的分子证据及矿物风化的碳汇效应[D]. 南京: 南京师范大学, 2015.
XIAO Leilei. Molecular evidence of carbonic anhydrase involved in mineral-microbial interaction and carbon sink effect of mineral weathering[D]. Nanjing: Nanjing Normal University, 2015.
- [20] 李永双, 范周周, 国辉, 周金星, 彭霞薇. 菌剂添加对不同树种根际土壤微生物及碳酸钙溶蚀的影响[J]. *中国岩溶*, 2020, 39(6): 854-862.
LI Yongshuang, FAN Zhouzhou, GUO Hui, ZHOU Jinxing, PENG Xiawei. Effects of microorganisms agent addition on soil microbes in different rhizosphere soils and calcium carbonate dissolution[J]. *Carsologica Sinica*, 2020, 39(6): 854-862.
- [21] 贾丽萍. 不同类群典型微生物的溶蚀作用实验研究[D]. 武汉: 华中科技大学, 2006.
JIA Liping. Experimental study on roles of different kinds of typical microbes in the corrosion of limestone[D]. Wuhan: Huazhong University of Science and Technology, 2006.
- [22] 王涛, 李强, 王增银. 碳酸盐岩微生物溶蚀作用特征及意义[J]. *水文地质工程地质*, 2007, 34(3): 6-9.
WANG Tao, LI Qiang, WANG Zengyin. Characteristics and significance of microorganism erosion on carbonate rocks[J]. *Hydrogeology & Engineering Geology*, 2007, 34(3): 6-9.
- [23] Lian B, Wang B, Pan M, Liu C Q, Teng H H. Microbial release of potassium from K-bearing minerals by thermophilic fungus *Aspergillus fumigatus*[J]. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 2008, 72(1): 87-98.
- [24] Howard R J, Ferrari M A, Roach D H, Money N P. Penetration of hard substrates by a fungus employing enormous turgor pressures[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1992, 88(24): 11281-11284.
- [25] 连宾. 碳酸盐岩风化成土过程中的微生物作用[J]. *矿物岩石地球化学通报*, 2010, 29(1): 52-56.
LIAN Bin. Microbial roles in the genesis of soil from carbonate rock weathering[J]. *Bulletin of Mineralogy, Petrology and Geochemistry*, 2010, 29(1): 52-56.
- [26] 朱明秋, 曹建华, 郭芳. 基于碳酸盐岩风化的碳源分析及土壤的影响作用机制[J]. *中国岩溶*, 2007, 26(3): 202-206.
ZHU Mingqiu, CAO Jianhua, GUO Fang. Analysis on the carbon amounts originated by the weathering of carbonate rocks and the influence of soils on the carbon turnover process in karst areas[J]. *Carsologica Sinica*, 2007, 26(3): 202-206.
- [27] Schwartzman D W, Volk T. Biotic enhancement of weathering and the habitability of Earth[J]. *Nature*, 1989, 340(6233): 457-460.
- [28] 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[J]. *湖北农业科学*, 2015, 54(1): 31-38.
ZHANG Xianqiang, CHEN Jinwu, SUN Min. Flora and eco-feature of saxicolous mosses in drought environment of the karst rock desertification areas in Guizhou Province[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2015, 54(1): 31-38.
- [29] 张朝晖, 王智慧, 王登富. 中国南方喀斯特石漠生态系统苔藓植物区系特征及其水土保持作用研究进展[A]// 生态文明建设中的植物学: 现在与未来: 中国植物学会第十五届会员代表大会暨八十周年学术年会论文集[C]. 第1分会场: 系统与进化植物学, 2013.
- [30] 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.
LI Bing, ZHANG Zhao-hui. Species diversity of mosses crust and the effect in karst rocky desertification control[J]. *Carsologica Sinica*, 2009, 28(1): 55-60.
- [31] 涂国章, 唐书, 张显强. 贵州普定喀斯特石生藓类生态分布与环境因子的相关分析[J]. *基因组学与应用生物学*, 2020, 39(3): 1248-1256.
TU Guozhang, TANG Shu, ZHANG Xianqiang. Correlation analysis between ecological distribution and environmental factors of stone moss of karst area in Puding of Guizhou[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2020, 39(3): 1248-1256.
- [32] 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[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(7): 2501-2510.
CHENG Cai, LI Yujie, LONG Mingzhong, LI Xiaona. Application

- tion potential of bryophyte soil crust on the control of karst rocky desertification[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(7): 2501-2510.
- [33] 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[J]. *中国岩溶*, 2018, 37(5): 708-713.
ZHANG Xianqiang, LIU Tianlei, CONG Chunlei. Study on soil conservation and pedogenic function of five bryophytes in the karst areas of Guizhou Province[J]. *Carsologica Sinica*, 2018, 37(5): 708-713.
- [34] 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[J]. *水土保持学报*, 2018, 32(6): 141-148.
LIU Run, SHEN Jiachen, ZHANG Zhaohui. Study on the significance of ecological restoration of four bryophytes in karst rocky desertification area[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2018, 32(6): 141-148.
- [35] 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[J]. *植物生态学报*, 2003, 27(4): 545-551.
XU Jie, BAI Xueliang, YANG Chi, ZHANG Ping. Study on diversity and binding-sand effect of moss on biotic crusts of fixed dunes[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2003, 27(4): 545-551.
- [36] SHEN Jiachen, ZHANG Zhaohui, WANG Huihui, HUANG Huan, WANG Zhihui. Water retention capacity of autumn mosses in south stone forest of Guiyang karst Park[J]. *Journal of Ecology & Rural Environment*, 2017, 33(10): 907-912.
- [37] Chen Ye, Lian Bin, Yin Zuoying, Tang Yuan. Weathering of carbonate rocks by biological soil crusts in karst areas[J]. *Journal of Earth Science*, 2014, 25(4), 662-667.
- [38] Li X R, Wang X P, Li T, Zhang J G. Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and habitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, North China[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, 35(3): 147-154.
- [39] LI Xinrong. Influence of variation of soil spatial heterogeneity on vegetation restoration[J]. *Science in China (Earth Sciences)*, 2005, 48(11): 2020-2031.
- [40] 曹建华, 袁道先. 石生藻类、地衣、苔藓与碳酸盐岩持水性及生态意义[J]. *地球化学杂志*, 1999, 28(3): 248-256.
CAO Jianhua, YUAN Daoxian. Relationship between water-holding of carbonate rock and saxicolous algae, lichen and moss and its ecological significance[J]. *Geochimica*, 1999, 28(3): 248-256.
- [41] 刘再华. 碳酸酐酶对碳酸盐岩溶解的催化作用及其在大气CO₂沉降中的意义[J]. *地球学报*, 2001, 22(5): 447-480.
LIU Zaihua. The role of carbonic anhydrase as an activator in carbonate rock dissolution and its significance in atmospheric CO₂ precipitation[J]. *Acta Geoscientica Sinica*, 2001, 22(5): 447-480.
- [42] 张楷燕, 李同建, 张显强, 孙敏. 3种石生苔藓植物碳酸酐酶对石灰岩的溶蚀作用[J]. *中国岩溶*, 2017, 36(4): 441-466.
ZHANG Kaiyan, LI Tongjian, ZHANG Xianqiang, SUN Min. Corrosion driving effects of three epilithic mosses in the Puding karst area, Guizhou Province[J]. *Carsologica Sinica*, 2017, 36(4): 441-466.
- [43] 刘丽燕, 吾尔妮莎·沙衣丁, 阿不都拉·阿巴斯. 荒漠化地区生物结皮的研究进展[J]. *菌物研究*, 2005, 3(4): 26-29.
LIU Liyan, Humisa XAYIDIN, Abdulla ABBAS. Advances of bio-crust research in desertification-prone areas[J]. *Journal of Fungal Research*, 2005, 3(4): 26-29.
- [44] Togwell A Jackson. Weathering, secondary mineral genesis, and soil formation caused by lichens and mosses growing on granitic gneiss in a boreal forest environment[J]. *Geoderma*, 2015, 251: 78-91.
- [45] Büdel B, Darienko T, Deutschewitz K, Dojani S, Friedl T, Mohr K I, Salisch M, Reisser W, Weber B. Southern African biological soil crusts are ubiquitous and highly diverse in drylands, being restricted by rainfall frequency[J]. *Microbial Ecology*, 2009, 57(2): 229-247.
- [46] Lan Shubin, Wu Li, Zhang Delu, Hu Chunxiang. Successional stages of biological soil crusts and their microstructure variability in Shapotou region (China)[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2012, 65(1): 77-88.
- [47] Lan Shubin, Wu Li, Zhang Delu, Hu Chunxiang. Assessing level of development and successional stages in biological soil crusts with biological indicators[J]. *Microbial Ecology*, 2013, 66(2): 394-403.
- [48] 程才, 李玉杰, 张远东, 高敏, 李晓娜. 石漠化地区苔藓结皮对土壤养分及生态化学计量特征的影响[J]. *生态学报*, 2020, 40(24): 9234-9244.
CHENG Cai, LI Yujie, ZHANG Yuandong, GAO Min, LI Xiaona. Effects of moss crusts on soil nutrients and ecological stoichiometry characteristics in karst rocky desertification region[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(24): 9234-9244.
- [49] Qi X K, Wang K L, Zhang C H. Effectiveness of ecological restoration projects in a karst region of Southwest China assessed using vegetation succession mapping[J]. *Ecological Engineering*, 2013, 54: 245-253.
- [50] 王圳, 张金池, 于水强, 王潇, 王如岩, 崔晓晓. 退化喀斯特地区植被恢复过程中苔藓的先锋作用[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2011, 35(3): 137-140.
WANG Zhen, ZHANG Jinchi, YU Shuiqiang, WANG Xiao, WANG Ruyan, CUI Xiaoxiao. The vanguard role of bryophytes in the course of vegetation restoration of karst degradation area[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2011, 35(3): 137-140.
- [51] 胡学伟, 党雅馨, 田森林, 黄建洪, 李英杰. 一种利用苔藓加速废石成土的方法[P]. 昆明理工大学, 2019.
- [52] 曹建华, 袁道先, 潘根兴, 林玉石. 岩溶动力系统中的生物作用机理初探[J]. *地学前缘*, 2001, 8(1): 203-209.
CAO Jianhua, YUAN Daoxian, PAN Genxing, LIN Yushi. Preliminary study on biological action in karst dynamic system[J]. *Earth Science Frontiers*, 2001, 8(1): 203-209.
- [53] 连宾, 傅平秋, 莫德明, 刘丛强. 硅酸盐细菌解钾作用机理的综

- 合效应[J]. 矿物学报, 2002(2): 179-183.
- LIAN Bin, FU Pingqiu, MO Deming, LIU Congqiang. A comprehensive review of the mechanism of potassium releasing by silicate bacteria[J]. *Acta Mineralogica Sinica*, 2002(2): 179-183.
- [54] Bennett P C, Rogers J R, Choi W J, Hiebert F K. Silicates, silicate weathering, and microbial ecology[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2001, 18(1): 3-19.
- [55] 贾仲君. 稳定性同位素核酸探针技术DNA-SIP原理与应用[J]. 微生物学报, 2011, 51(12): 1585-1594.
- JIA Zhongjun. Principle and application of DNA-based stable isotope probing: A review[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2011, 51(12): 1585-1594.
- [56] 蒋忠诚, 覃小群, 曹建华, 何师意, 章程, 张强. 论岩溶作用对全球碳循环的意义与碳汇效应: 兼对《对中国岩溶作用产生的大气CO₂碳汇分区估算》一文的商榷》的答复[J]. 中国岩溶, 2013, 32(1): 1-6.
- JIANG Zhongcheng, QIN Xiaoqun, CAO Jianhua, HE Shiyi, ZHANG Cheng, ZHANG Qiang. Significance and carbon sink effects of karst processes in global carbon cycle: Also reply to "Discussion on article 'Calculation of atmospheric CO₂ sink formed in karst processes of karst divided regions in China' "[J]. *Carsologica Sinica*, 2013, 32(1): 1-6.
- [57] Gao Decai, Jobin Joseph, Roland A Werner, Ivano Brunner, Alois Zürcher, Christian Hug, Wang Ao, Zhao Chunhong, Edith Bai, Katrin Meusbürger, Arthur Gessler, Frank Hagedorn. Drought alters the carbon footprint of trees in soils-tracking the spatio-temporal fate of C-13-labelled assimilates in the soil of an old-growth pine forest[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(11): 2491-2506.

Research progress on the effect of moss crust on the weathering of carbonate rocks

YANG Tao^{1,2,3}, GUO Hui^{1,2,3}, ZHOU Jinxing⁴, PENG Xiawei^{1,2,3}

(1. College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. National Engineering Laboratory for Tree Breeding, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 3. Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 4. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract The exposed area of carbonate rocks in the karst region of Southwest China reaches 550,000 km², which is the largest area with the most developed karst in the world and also the most severely desertified area in the world. Therefore, the origin of soil in karst ecosystems and the process of carbonate rock weathering have always been scientific issues of great concern. Mosses coexist with algae, bacteria, and fungi on the exposed calcareous rocks, forming a moss crust. The moss crust can not only survive and reproduce on the surface and crevices of rocks under severe conditions of water shortage and nutrient deficiency, but also accelerate the weathering of carbonate rocks through organic acid secretion, CO₂ release, and mechanical action. The accumulated organic matter can develop the soil parent material on the surface of carbonate rocks into shallow primitive soil, playing an irreplaceable role in the restoration of degraded ecosystems in karst regions, and is known as "the engineer of desert ecosystem". Among the components of moss crust, the volume of microorganisms is at the micrometer scale, and people's understanding of the microbial population growing with moss on rocks is mainly obtained through morphological observations. Many microorganisms are too small to be cultivated, so it is impossible to obtain information on the entire microbial population in this habitat, and thus their functional knowledge has been ignored. Therefore, in order to provide a theoretical basis and technical support for ecological management in desertification areas, this article summarizes the previous studies on moss crust in recent years in desertification areas, clarifies the rock weathering and soil formation process in which various components of moss crust (microorganisms and moss plants) participate, and their application in desertification control.

Key words moss crust, carbonate rock, weathered soil, microorganism, bryophytes

(编辑 张 玲)