喀斯特石生苔藓的固土持水效应及其影响因素

吴 航[1], 陈 康[1], 郑 勇[1], 张河军[1], 蒋滨绩[1], 刘冬冬[2,3]
(1.中国电建集团贵阳勘测设计研究院有限公司, 贵州 贵阳 550025; 2.贵州大学资源与环境工程学院, 贵阳 550025; 3.喀斯特地质资源与地质环境教育部重点实验室, 贵州 贵阳 550025)

摘 要: [目的]研究喀斯特石漠化山地石生苔藓的固土与持水效应及其影响因素,以进一步明确其对石漠化生态系统修复的作用机制,为石漠化微生境精准修复提供依据。[方法]以贵州典型石漠化区内玉米耕地、弃耕草地、桃园林地的露岩为研究对象,通过测定267个样方的苔藓生长特征(厚度、盖度、干重、生物量、叶绿素等)、固土持水性能(持水量/率、固土量/率等)及环境因子(光照、温/湿度、岩面产状等),解析其关联机制。[结果]桃园林地为苔藓生长最优生境,其露岩顶部苔藓厚度达11.81 mm,盖度达85.82%,生物量达5.51×10^3 kg/hm^2,分别较耕地同朝向高53.5%,56.6%,95.0%;果园露岩顶部持水量(5.42×10^4 kg/hm^2)和固土量(1.26×10^4 kg/hm^2)最优,北坡300°~345°及湿度65%~80%区间固土率达88%~92%;光照>6 000 lx时持水量骤降47.3%,湿度>45%时固土量从1.90×10^3 kg/hm^{2}增至6.74×10^3 kg/hm^2,倾角每增加1°固土量减少6.70×10^2 kg/hm^2。[结论]石生苔藓固土持水效应受土地利用与微生境协同调控,光照过强及湿度过低是关键胁迫因子,桃园林地北向缓倾角岩面为其最优生境,在石漠化微生境精准修复中应予以关注。

关键词: 石漠化山地; 石生苔藓; 固土持水效应; 影响因素
文献标识码: A **文章编号:** 1000-288X(2026)04-0049-12 **中图分类号:** S157.1, X171.4

文献参数: 吴航, 陈康, 郑勇, 等.喀斯特石生苔藓的固土持水效应及其影响因素[J].水土保持通报,2026,46(4):49-60. Wu Hang, Chen Kang, Zheng Yong, et al. Soil-fixing and water-holding effects of lithophytic mosses in Karst regions and their influencing factors [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2026, 46(4):49-60.

DOI:10.13961/j.cnki.stbctb.2026.04.032 **CSTR:32312.14.stbctb.2026.04.032**

Soil-fixing and water-holding effects of lithophytic mosses in Karst regions and their influencing factors

Wu Hang[1], Chen Kang[1], Zheng Yong[1], Zhang Hejun[1], Jiang Binji[1], Liu Dongdong[2,3]
(1.*PowerChina Guiyang Engineering Corporation Limited*, *Guiyang*, *Guizhou* 550025, *China*;
2.*College of Resources and Environmental Engineering*, *Guizhou University*, *Guiyang*, *Guizhou* 550025, *China*;
3.*Key Laboratory of Karst Geological Resources and Environment*, *Ministry of Education*, *Guiyang*, *Guizhou* 550025, *China*)

Abstract: [Objective] The soil-fixing and water-holding effects of lithophytic mosses and their influencing factors in Karst rocky desertification mountain areas were investigated in order to elucidate mechanisms of restoring rocky desertified ecosystems and to provide a scientific basis for targeted microhabitat remediation in rocky desertification areas. [Methods] Taking exposed rocks in corn croplands, abandoned grasslands, and peach orchards in typical Guizhou Karst rocky desertification areas as research objects, this study measured moss growth characteristics (thickness, coverage, dry weight, biomass, chlorophyll, etc.), soil-fixing and water-holding properties (water-holding capacity/rate, soil-fixing capacity/rate, etc.) and environmental factors (light, temperature, humidity, rock surface occurrence, etc.) in 267 sample plots to clarify correlation mechanisms. [Results] The peach orchard provided the best habitat for moss growth, with thickness (11.81 mm), coverage (85.82%), and biomass (5.51×10^3 kg/hm^2), which were 53.5%, 56.6%, and 95.0% higher than those in cropland with the same aspect,

收稿日期:2025-11-30 **修回日期:**2026-02-25 **采用日期:**2026-02-28
资助项目:国家自然科学基金项目"人工培育苔藓对石漠化坡地岩面流水蚀动力过程的调控机制与潜力"(42567044); 中国电建集团贵阳勘测设计研究院有限公司科技项目"喀斯特山地光伏阵列区水土流失防治的苔藓生物膜技术"(ZL25010029)
第一作者:吴航(1993—),男(汉族),云南省楚雄市人,本科,中级工程师,主要从事新能源发电场站建设。Email:2268071767@qq.com。
通信作者:陈康(1992—),男(布依族),贵州省贵阳市人,本科,助理工程师,主要从事新能源项目建设。Email:616327639@qq.com。

respectively. The orchard also had optimal water-holding capacity (5.42×10^4 kg/hm^2) and soil-fixing capacity (1.26×10^4 kg/hm^2). The soil-fixing rate reached 88%—92% on north-facing slopes (300°—345°) with humidity ranging from 65% to 80%. The water-holding capacity decreased sharply by 47.3% when light intensity exceeded 6 000 lx. The soil-fixing capacity increased from 1.90×10^3 kg/hm^2 to 6.74×10^3 kg/hm^2 when humidity exceeded 45%, and decreased by 6.70×10^2 kg/hm^2 with each 1° increase in slope angle. [Conclusion] Lithophytic moss soil-fixing and water-holding effects are co-regulated by land use and microhabitat. Excessive light and low humidity act as key stressors. Northward gently inclined rock surfaces in peach orchards represent optimal habitats and should be prioritized in targeted microhabitat restoration for rocky desertification.

Keywords: rocky desertification mountains; lithophytic mosses; soil-fixing and water-holding effects; influencing factors

喀斯特地貌作为全球典型的生态脆弱系统,其石漠化问题在中国西南地区尤为突出,贵州等核心区域因基岩大面积裸露、植被衰退及水土流失,生态环境退化已成为制约区域可持续发展的关键因素[1]。在治理实践中,小流域综合治理、生态农业建设、退耕还林/草等模式虽已得到广泛探讨与应用[2],但仍存在诸多局限:部分模式停留在概念层面,缺乏配套技术支撑,导致落地困难;模式选择常缺乏科学依据,难以适应喀斯特地区复杂的地形与生态条件,通用性与指导性不足[3]。在技术方面,封山育林、植树造林、坡改梯等措施被广泛应用,但在应对石漠化严重区域时,常因植被成活率低、生长缓慢而难以实现持续修复[2]。因此,发掘并利用本土先锋物种的生态功能,成为探索低成本、可持续石漠化治理路径的重要方向。

石生苔藓作为喀斯特露岩生境的拓殖先锋,通过假根机械固持与酸性代谢物化学风化的协同作用驱动成土过程,其密集垫层结构不仅能截留大气沉降养分、改善基质肥力,更能通过减缓雨水冲刷、增强水分入渗发挥立体防护功能[3]。野外调查表明,苔藓在裸地、草地、灌丛及乔木林等典型生境中均有分布,其持水能力可达自身干重的14倍,固土量最高达8.85×10^3 kg/hm^2,在水土保持中展现出独特优势[4-6]。尽管石生苔藓在喀斯特生态系统中的重要性已获公认[6-7],但目前对其生态功能机制的解析仍存在关键缺失。现有研究多局限于单一环境因子的定性描述,或缺乏对不同微生境下苔藓固土持水效能的精准量化[7-12]。更为关键的是,当前尚不清楚苔藓的形态生理特征是如何响应光照、温湿度等环境因子的动态阈值,并最终转化为固土持水功能的[6,13-16]。这种"环境-生理-功能"定量耦合机制的认识空白,使得当前石漠化治理难以摆脱经验式摸索,无法建立基于苔藓生态阈值的精准调控技术体系。

鉴于此,本研究以贵州典型石漠化区露岩生境为对象,通过系统测定地形、海拔、岩面产状等生境参数,结合苔藓盖度、厚度、生物量及持水固土指标,分析环境因子与苔藓生理特征的耦合关系,量化不同生境下石生苔藓的水土保持效能。研究成果旨在为筛选石漠化修复先锋物种提供科学依据,并为构建"环境-苔藓-功能"协同调控技术体系奠定基础,从而推动石漠化治理从经验性向精准化转型,对提升喀斯特生态系统服务功能具有重要的理论价值与实践意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国贵州省安顺市西秀区杨武乡(106°9′47.5″E,26°1′51.88″N),属全球典型的集中式喀斯特地貌发育区,具有复杂的地形地貌特征和广泛分布的碳酸盐岩。区域高原湿润亚热带季风气候显著,海拔高度1 400～1 650 m,年均气温12.7～16.2 ℃,最冷(1月)平均气温为3～6 ℃,最热(7月)为22.3～23.6 ℃。年均降水量1 160～1 397 mm,年均蒸发量1 509 mm。因石漠化严重,区域岩石裸露率高,浅土斑块化分布显著,构成了典型的露岩生境格局。在长期自然演替与人为干扰共同作用下,形成了多样的苔藓群落生境类型[4,6]。为系统解析不同露岩生态条件下苔藓群落的生长限制因子及其在固土持水过程中的生态功能,本研究选取3种典型石漠化生境作为样地,分别为玉米耕地、弃耕草地与桃园林地(图1)。这3种生境在人为干扰强度、植被恢复阶段及微气候条件上具有明确的梯度差异:玉米耕地人为干扰频繁,每年进行春、秋两季翻耕并施用化肥与农药,作物收割后地表裸露,土壤结构不稳定;弃耕草地代表自然恢复早期阶段,已停止耕作3～5 a,自然恢复为以禾本科为主的草本群落,轻度放牧,无定期刈割或施肥;桃园林地则代表半人工管理下的复合生境,每年仅进行春季修剪、秋季采果及少量除草管理,树冠覆盖度为50%～70%,地表枯落物层较厚,人为践踏与土壤扰动较少[6,17]。该选择旨在覆盖

从强干扰、弱恢复到低干扰、半稳定的典型生境序列,为揭示苔藓生长与功能对不同土地利用背景的响应提供对比基础。

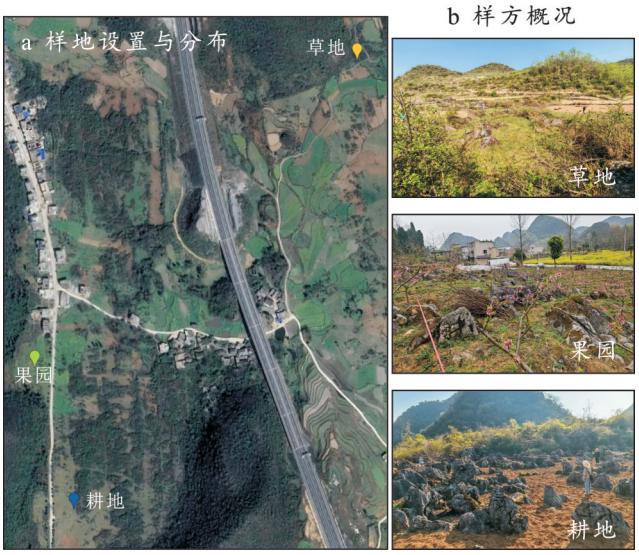


图 1　研究区概况

Fig.1　Overview of study area

1.2　样地设置及样品采集

样品采集工作于 2025 年 3 月 24 日至 29 日完成,采样前根据当地气象记录确认,至少连续 7 日研究区无有效降水(日降水量<0.1 mm),以确保苔藓生境水分状态相对稳定,减少近期降水对苔藓自然含水率及固土持水性能测定的干扰。这一时期对应着早春潮湿季节,此时苔藓植物从冬季休眠中苏醒,进入活跃生长期,而且农业干扰和植被竞争相对较低,为不同生境提供了同步的观测基线[18-19]。在每一类典型石漠化样地内,选取 1 个 20 m×20 m 的大样方,作为调查与采样的基本单元。在大样方内部,采用五点取样法划定 5 个 5 m×5 m 的中样方。每个中样方中选取一块具有代表性的岩石作为研究对象,选取标准为岩面较为规整,且苔藓群落在其东、南、西、北及中央 5 个方向中至少覆盖 3 个面。随后,在具有苔藓覆盖的岩面上,采用五点法布设 5 个 10 cm×10 cm 的小样方作为采样点。布设方法遵循野外生态调查中广泛采用的标准空间配置,以平衡采样效率与空间代表性:在选定岩面的苔藓覆盖区域内,通过拉设两条对角线确定其几何中心与范围,将中心点(两条对角线交点)及每条对角线自中心点至边缘约四分之一长度处(4 个角点)设置为采样点[20-22]。

所有小样方均进行唯一性编号,并采用网格法测定苔藓盖度,并同步拍摄标准化微生境与大环境照片,记录基本环境信息。苔藓样品使用无菌刀片或采样铲沿基岩/土壤界面整体剥离;其下覆土壤则采用毛刷、铁片等工具完整收集。对于混生物种,借助小刀小心分离不同物种及其对应土壤,以维持植被及基质的完整性。样品采集后立即分装于密封自封袋,并置于野外便携式冷藏箱暂存。本研究共获取 267 个小样方,其中玉米耕地 92 个,弃耕草地 92 个,桃园林地 83 个。样地内苔藓群落以大灰藓(*Hypnum plumaeforme*)为优势种,该物种具有匍匐茎,发达假根和密集叶片的形态特征,对石灰岩基质附生适应性强,在喀斯特露岩生境中形成稳定群落,适于研究苔藓的固土持水功能[4-6]。所有样品转运至实验室后,立即置于 0~5 ℃冷藏保存,以防生物化学成分发生降解,用于后续 1.3 节的指标测定分析。

1.3　测定内容及方法

(1) 地形位置、海拔与产状。采用五点法确定采样点位置后,利用 GPS 仪在样方中心位置记录其地理坐标和海拔。通过地质罗盘获取样方的主方向(以北为基准的方位角)及坡面倾角(°)。

(2) 温湿度与光照强度。使用便携式环境多参数测量仪(德国,Testo-174 H174 T)和热成像扫描仪(德国,Testo-875),在样方表层 5—10 cm 处记录即时光照强度(lx),样方内苔藓、周围岩面瞬时温度(℃)、相对湿度(%),以及取完苔藓后的即刻岩面温度(℃)。每项数据均在同一测点和同一仪器安放状态下进行 3 次技术重复测量,取其平均值作为该样地的最终测定结果。3 次测量均在仪器读数稳定后完成,每次测量之间约间隔 30 s。在此期间保持样品位置、仪器安放状态及环境条件不变。

(3) 苔藓盖度。在五点法具体位置放置 10×10 格的透明网格板进行样方投影目测计数,计算苔藓覆盖比例(%),作为群落空间分布强度指标,并对其进行拍照编号记录以用于后续数据核对。

(4) 苔藓厚度。采用游标卡尺于样方 5 个点(四角+中心)测量苔藓层厚度(mm),结果取平均值。

(5) 苔藓鲜重、湿重、干重、生物量、持水量、持水率。在室内将苔藓与泥土进行完全分离,分离后测得的苔藓质量为鲜重。采用室内浸泡法测定苔藓的持水量和持水率,将定量鲜重的苔藓植物在水中浸泡 24 h 后,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,两次质量差小于 0.010 g 即为苔藓干重(g)。苔藓植物的持水量、持水率主要参考涂娜等[4],Yang Ya 等[6]测定方法和计算公式。

$$W_C = W_W - P_W \tag{1}$$

$$W_P=\frac{W_C}{P_W}\times 100\% \quad (2)$$

$$B_M=P_W\times C \quad (3)$$

式中：W_C表示苔藓持水量(kg/hm²)；W_W表示苔藓湿重(kg/hm²)；P_W表示植物干重(kg/hm²)；W_P表示持水率(%)；B_M表示生物量(kg/hm²)；C表示苔藓盖度(%)。

(6)固土量/率。将分离后的苔藓下覆土壤风干后过0.25 mm分样筛，称量其土壤总重，即为苔藓固土量。固土率是单位苔藓所对应的固土量，是苔藓植物固土能力的直观表现。

$$S_P=\frac{S_W}{P_W}\times 100\% \quad (4)$$

式中：S_P表示固土率(%)；S_W为固土量(kg/hm²)；P_W表示苔藓干重(kg/hm²)。

(7)叶绿素含量。称取1.5 g苔藓鲜样，切碎混匀制成匀浆并置于三角瓶中，加入30 ml无水乙醇-丙酮1∶1(V∶V)混合液，在避光低温条件下对苔藓植物进行叶绿素提取。提取完成后，以提取剂作为空白溶液校准紫外可见分光光度计，于645 nm和663 nm波长处测定其吸光度，最后依据下列公式计算叶绿素a，叶绿素b，总含量和比值。

$$\text{ch_a}=(12.72\times A_1-2.59\times A_2)\times V/(100\times m) \quad (5)$$

$$\text{ch_b}=(22.88\times A_2-4.67\times A_1)\times V/(100\times m) \quad (6)$$

$$\text{ch_a}+b=ch_a+ch_b \quad (7)$$

$$\text{ch_a/b}=\frac{ch_a}{ch_b} \quad (8)$$

式中：ch_a，ch_b，ch_a+b，ch_a/b分别表示叶绿素a(mg/g)，b(mg/g)，总含量(mg/g)及其比值；A_1表示试液在663 nm处的吸光度值；A_2表示试液在645 nm处的吸光度值；V表示试液体积(ml)；M表示试样质量(g)。

(8)土壤pH值。取分离后的苔藓下覆风干土样5 g，按土水比1∶5加入去离子水，磁力搅拌1～2 min使土样充分分散，静置30 min后，使用PHS-3 C型酸度计测定上清液pH值。

1.4 数据处理

本研究采用双因素方差分析评估土地利用类型和岩面朝向对石生苔藓生长环境、生理状态及保水固土功能的独立及交互影响，并采用最小显著差异法进行多重比较。苔藓的生长及功能指标在360°坡向上的空间分异通过雷达图可视化呈现。针对环境因子与苔藓指标间的非线性关系，采用分段线性回归模型识别关键拐点，并通过二次函数拟合进行验证；对于线性趋势明显的量化关系，则使用线性回归分析进行拟合，均以决定系数(R^2)和显著性水平(p)评估模型的解释力与可靠性。所有分析的显著性水平设定为$p<0.05$或$p<0.01$。数据统计在IBM SPSS Statistics 22中完成，图表绘制使用Origin 2021实现。

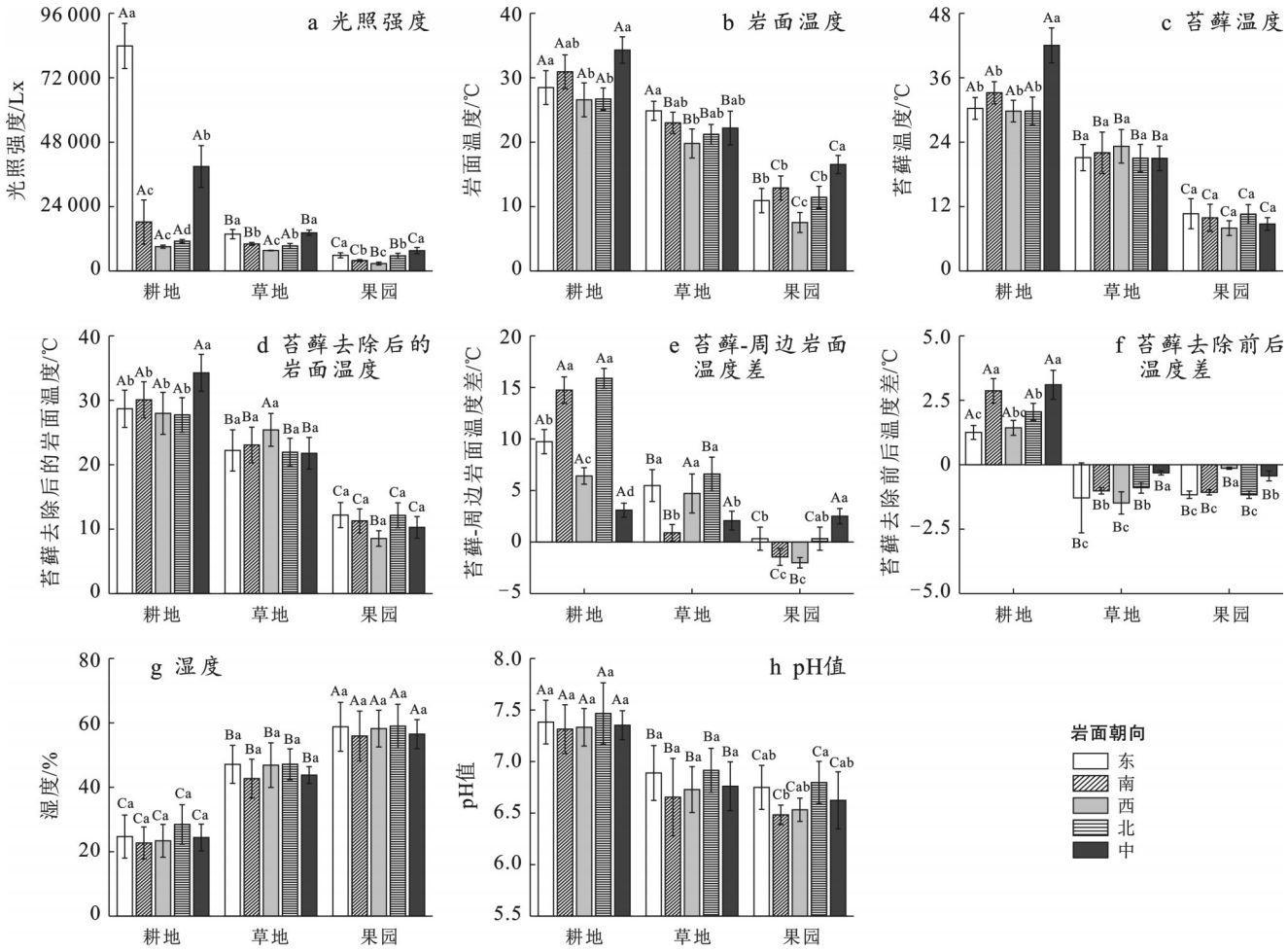
2 结果与分析

2.1 土地利用类型及岩面朝向显著影响苔藓的生长特征及其固土持水效能

不同土地利用及岩面朝向下的环境因子呈现显著的空间分异(图2，$p<0.05$)。总体而言，耕地生境表现出强光照、高温、低湿的胁迫性微环境特征，其东向光照强度最高，约为草地和果园同朝向的6.11倍和14.37倍。岩面与苔藓温度也显著高于其他生境，如耕地中朝向岩面温度达34.3 ℃，苔藓温度达42.03 ℃(图2)。与之相比，果园生境具有相对温和的微气候条件，其东向湿度(58.80%)显著高于耕地同朝向，且光照与温度处于较低水平。草地的环境特征介于二者之间。从岩面朝向看，各生境内光照与温度普遍呈现“东向与顶部较高，北向与西向较低”的规律，而湿度与pH值的朝向分异相对不明显，但整体上果园土壤呈弱酸性。

土地利用类型及岩面朝向共同塑造了苔藓生长与生态功能的显著差异(表1，$p<0.05$)。桃园林地是苔藓生长的最优生境，其中部朝向苔藓厚度(11.81 mm)、盖度(85.82%)和生物量(5.51×10^3 kg/hm²)分别较耕地同朝向高53.5%，56.6%和95.0%，且其叶绿素a+b含量(0.59 mg/g)与a/b比值(3.38)亦显著优于其他生境($p<0.05$)。耕地生境则显著抑制了苔藓发育，其各项生长指标普遍最低。在空间分布上，顶部与东向是苔藓发育的优势位，各生境内苔藓厚度、盖度、生物量等指标均表现为：顶部≈东向＞北向＞西向＞南向的趋势。例如果园中朝向厚度较南向高36.7%。苔藓的持水固土功能与其生长状况表现出高度一致性($p<0.05$)。果园生境的持水与固土效能最优，其中部朝向持水量(5.42×10^4 kg/hm²)和固土量(1.26×10^4 kg/hm²)分别为耕地同朝向的3.2倍和1.7倍。持水率与固土率也呈现类似格局，果园中朝向持水率达861.42%。岩面朝向对功能的影响同样显著，持水量与固土量在顶部和东向普遍较高，南向和西向则表现较弱。此外，苔藓层表现出一定的微气候调节作用，尤其在耕地中，苔藓温度显著高于同朝向岩面温度，温差可达15.88 ℃(北向)，而在果园

中此效应较弱甚至呈现相反趋势。综上所述,土地利用类型通过塑造基础微环境主导苔藓群落的发育与功能水平,而岩面朝向则进一步细化了其空间分布格局。



注:方框上方的小写和大写字母分别表示岩石朝向和土地利用方式之间存在显著差异($p<0.05$)。

图 2　不同土地利用类型及岩面朝向的微环境特征

Fig.2　Micro-environmental factors under different land use types and rock surface aspects

表 1　不同土地利用类型及岩面朝向的苔藓生长特征及生态功能

Table 1　Moss growth characteristics and ecological functions under different land use types and rock surface aspects

变量	耕地					草地					果园				
	东	南	西	北	顶	东	南	西	北	顶	东	南	西	北	顶
厚度	7.59^{Ba}	7.10^{Ba}	7.31^{Ba}	7.52^{Ba}	7.69^{Ba}	7.24^{Bab}	6.58^{Ba}	6.87^{Bb}	7.18^{Ba}	7.30^{Ba}	10.9^{Aab}	8.64^{Ac}	9.36^{Abc}	10.65^{Aab}	11.81^{Aa}
盖度	53.60^{Ba}	40.64^{Bb}	42.13^{Cb}	52.91^{Ba}	54.80^{Ba}	57.26^{Bab}	48.91^{Bb}	52.44^{Bb}	52.38^{Bab}	61.46^{Ba}	75.72^{Ab}	61.05^{Ac}	70.38^{Ab}	74.36^{Ab}	85.82^{Aa}
干重	3.25^{Ba}	2.58^{Aa}	2.69^{Ba}	2.90^{Ba}	3.08^{Ba}	2.74^{Ba}	1.99^{Aa}	2.16^{Ba}	2.37^{Ba}	2.85^{Ba}	4.79^{Aab}	2.91^{Ac}	4.04^{Ab}	4.54^{Ab}	6.12^{Aa}
生物量	2.98^{Bab}	2.37^{Ab}	2.41^{Ab}	2.76^{Bab}	3.06^{Ba}	2.46^{Aa}	1.86^{Bb}	2.07^{Bb}	2.16^{Cb}	2.60^{Ba}	3.88^{Ab}	1.88^{Ac}	2.23^{ABc}	3.53^{Ab}	5.51^{Aa}
叶绿素 a+b	0.34^{Ba}	0.27^{Ba}	0.29^{Ba}	0.33^{Aa}	0.32^{Ba}	0.30^{Ba}	0.24^{Ba}	0.27^{Ba}	0.29^{Ba}	0.28^{Ba}	0.59^{Aa}	0.44^{Ab}	0.46^{Ab}	0.54^{Aa}	0.52^{Aa}
叶绿素 a/b	2.49^{Ba}	2.32^{Ba}	2.60^{Ba}	2.28^{Bb}	2.80^{Ba}	2.47^{Ba}	2.32^{Ba}	2.51^{Ba}	2.27^{Ba}	2.62^{Ba}	3.05^{Aab}	2.91^{Ab}	3.10^{Aab}	2.80^{Aa}	3.38^{Aa}
持水量	16.81^{Ba}	14.20^{Aa}	14.28^{Ba}	14.43^{Ba}	16.92^{Ba}	22.04^{Ba}	16.58^{Aa}	16.65^{Ba}	19.94^{Ba}	22.18^{Ba}	36.54^{Ab}	19.44^{Ad}	25.27^{Ac}	34.40^{Ab}	54.18^{Aa}
持水率	524.75^{Ba}	511.08^{Ca}	530.53^{Ba}	521.56^{Ba}	539.71^{Ca}	763.08^{Aa}	736.77^{Aa}	742.47^{Aa}	743.79^{Aa}	774.41^{Ba}	798.88^{Aa}	697.85^{Bc}	771.6^{Ab}	793.7^{Ab}	861.4^{Aa}
固土量	5.69^{Bb}	3.17^{Bd}	4.20^{Bcd}	5.52^{Bb}	7.29^{Ba}	3.94^{Cb}	3.06^{Bc}	3.15^{Cbc}	3.85^{Cbc}	5.48^{Ca}	10.37^{Ab}	5.16^{Ac}	8.63^{Ad}	8.87^{Ac}	12.56^{Aa}
固土率	197.99^{Bb}	171.77^{Bb}	333.47^{Ba}	309.95^{Ba}	292.53^{Aa}	203.43^{Bab}	169.92^{Bb}	228.90^{Ca}	220.61^{Ca}	184.25^{Bab}	319.33^{Ab}	276.24^{Ab}	425.19^{Aa}	412.47^{Aa}	306.67^{Ab}

注:不同小写和大写字母分别表示岩石朝向和土地利用方式之间存在显著差异($p<0.05$)。

2.2　苔藓生长特征及其固土持水效能随岩石特征的变化趋势

苔藓生长特征与性能指标在不同坡向上呈现显著分异(图 3, $p<0.05$)。整体上,北坡(特别是 300°~360°及 0°~30°区间)是苔藓发育与功能发挥的优势区域,而南坡(约 150°~210°)的各项指标普遍偏低,形

成了显著的“北坡优势”格局。苔藓厚度在345°坡向达到峰值(16.65 mm),较60°坡向(6.29 mm)高出2.65倍;盖度也在345°~360°区间维持高值(88.6%~91.73%),而在165°坡向降至36.75%。苔藓生物量与总叶绿素含量同样在北坡与东坡部分朝向表现突出。例如总叶绿素在360°坡向为0.50 mg/g,而在南坡的75°坡向则为明显低值区。这种分布格局揭示了坡向通过调控光照、温度与湿度等微环境因子,对苔藓群落产生了系统性影响。与生长指标相对应,苔藓的持水固土功能也呈现出明确的坡向依赖性。持水量与固土量的高值区集中出现在北坡及东北坡。例如,持水量在15°坡向达到6.71×10^4 kg/hm^2,在330°坡向为4.88×10^4 kg/hm^2,相较于180°坡向提升了4.6倍;固土量则在300°~345°坡向形成了(2.15~2.45)$\times10^4$ kg/hm^{2}的高值集中区。持水率与固土率进一步凸显了北坡的功能优势,在345°坡向,持水率高达1 341.08%,固土率达1 022.13%,分别为90°坡向对应值的2.4倍和显著更高水平。这些结果量化了苔藓水土保持功能的空间分异,表明北向坡面在苔藓生态功能发挥中具有关键地位。

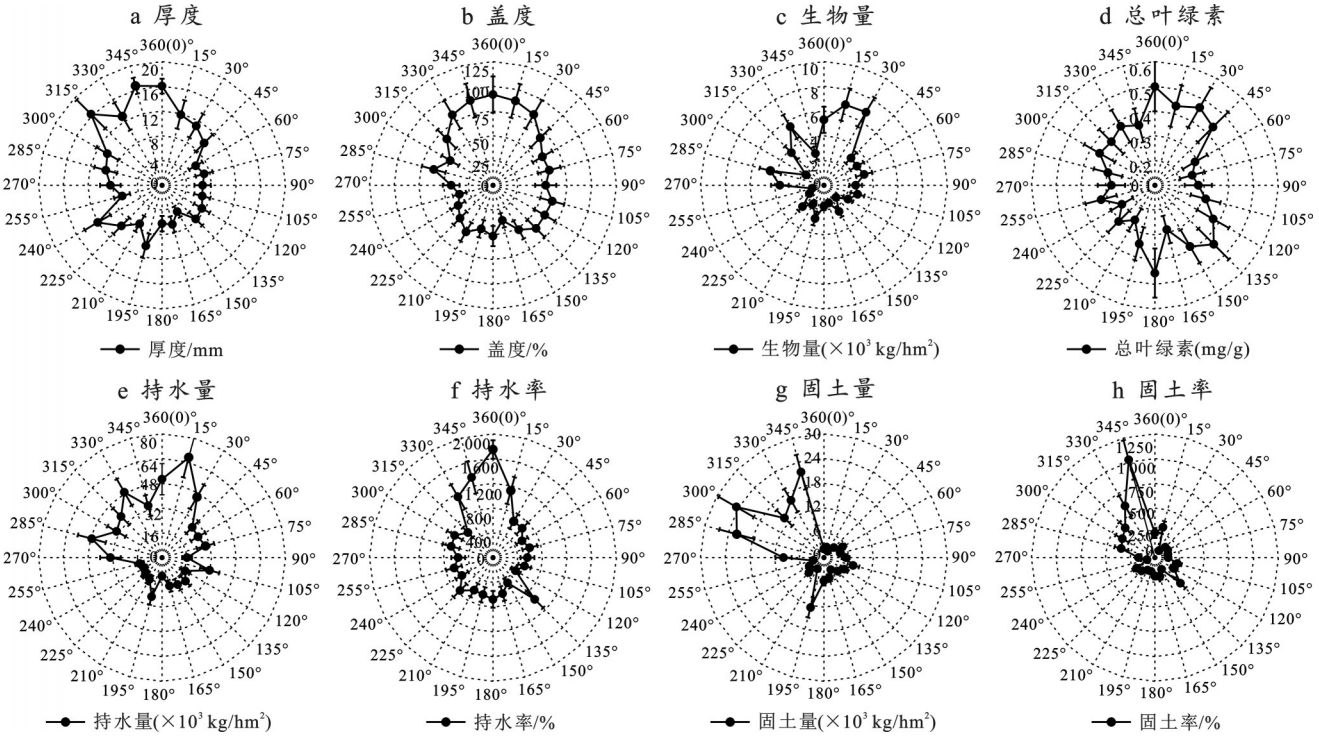


图3 不同岩面倾向上的苔藓生长特征和生态功能

Fig.3 Moss growth characteristics and ecological functions under different rock surface aspects

岩面倾角是另一个调控苔藓生长与功能的关键地形因子(图4)。研究发现,随着岩面倾角增大,苔藓的发育状况与固土持水效能呈系统性下降趋势。苔藓厚度、盖度、干重和生物量均与倾角呈显著负相关。具体表现为,倾角每增加1°,厚度轻微减薄,干重和生物量分别减少约27 kg/hm^{2}和40 kg/hm^2,在观测的倾角梯度内累计降幅超过40%;盖度在0°至近100°的倾角范围内降幅超过50%。这表明较陡的坡面不利于苔藓群落的定殖与生物量积累。在生态功能方面,倾角对固土功能的抑制作用尤为强烈。固土量与固土率均与倾角呈强负相关,倾角每增加1°,固土量锐减约6.70×10^2 kg/hm^2($R^2=0.38$, $p<0.01$),固土率下降约9.17%,累计降幅超过60%。相比之下,持水量虽随倾角增加也呈下降趋势,累计降幅约30%,但持水率与倾角未表现出显著的线性规律,呈现波动特征。此外,叶绿素a/b比值随倾角增大呈微弱下降趋势(每增加1°约下降0.007 8),这可能反映了在不同坡度生境下苔藓光合器官的适应性调整。综上所述,较低的岩面倾角(尤其是<40°)为苔藓提供了更稳定的附着基底和更有利的水分条件,是其实现良好生长与高效固土持水功能的重要地形基础。

2.3 苔藓生长特征及其固土持水效能随环境因子的变化趋势

光照强度对苔藓生长特征与性能指标呈显著的“阈值效应”与双向调控模式(图5)。光照强度是调控苔藓发育与持水功能的关键因子,并存在约6 000 lx的临界阈值。低于此阈值时,光照增强对苔藓厚度、干重及生物量积累有微弱的促进作用;然而,当光照强度超过该阈值,强光胁迫导致苔藓盖度、持水量以

及生物量均显著下降(例如,高光下持水量骤降47.3%),表明强光(>6 000 lx)是抑制苔藓生长与水分保持的主要胁迫源。叶绿素 a/b 比值在低光域(<7 443 lx)随光照增强呈微弱正相关,而在高光域则无显著变化,反映了苔藓光合机构对不同光环境的适应性调整。

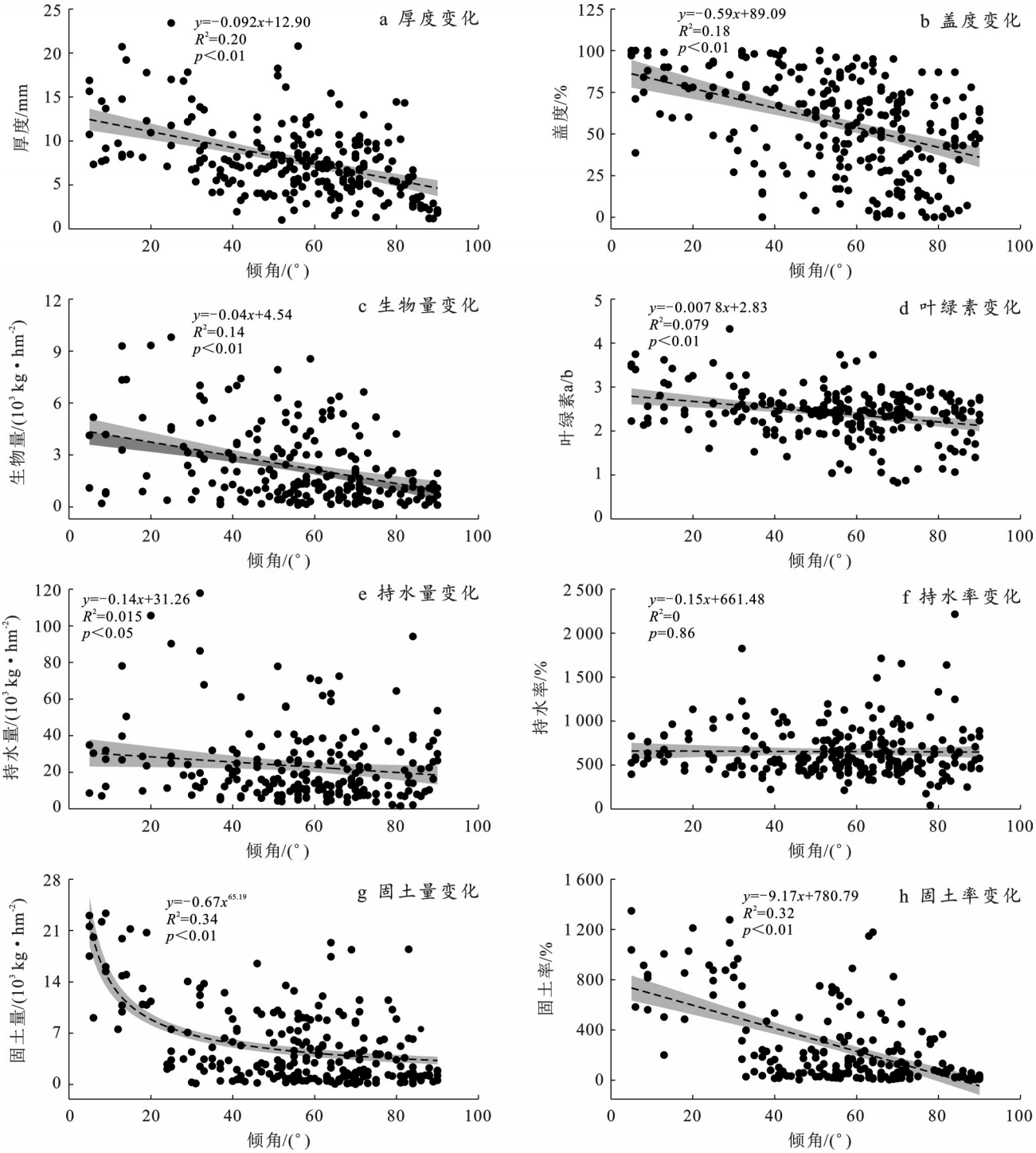


图 4　苔藓生长特征和生态功能随岩面倾角的变化

Fig.4　Variation of moss growth characteristics and ecological functions with rock surface slope

空气湿度是驱动苔藓生长与固土功能的核心环境变量。苔藓厚度、盖度、干重及生物量均随湿度升高而显著增加,呈现明确的正相关梯度响应(图 6)。例如,当湿度从 10%～20% 升至 80%～90% 时,苔藓盖度从 41.71% 大幅增至 96.95%。更为重要的是,湿度对固土功能表现出明显的"激活效应":当湿度低于 45% 时,固土量普遍低于 1.90×10^3 kg/hm²;而当湿度超过 45%,固土量迅速跃升至 6.74×10^3 kg/hm²,表明 45% 的湿度可能是触发苔藓显著固土功能的临界点。在 65%～80% 的湿度区间内,固土率维持在高

位(88%～92%),指示该湿度范围是苔藓发挥最优固土效能的适宜生境条件。叶绿素a/b比值对湿度的响应模式与其他生长指标不同,呈现出先降后升的非线性关系。在低湿至中湿阶段(约30%～50%),比值的下降可能源于苔藓通过增加叶绿素b比例以增强对散射光的捕获;而在高湿条件下(>80%),比值的微弱回升则可能反映了其对水膜覆盖引起的光限制的另一种光合适应策略。这种差异表明,苔藓在应对水分梯度时,其光合色素配置具有动态可塑性。综上所述,光照与湿度通过对苔藓生理过程的直接影响,共同调控其生长状态与生态功能。光照超过6 000 lx的强胁迫与湿度低于45%的干旱条件,均会显著限制苔藓的发育与固土持水能力;而中等湿度(尤其是65%～80%)与适度遮阴(光照<6 000 lx)的协同,则为苔藓群落发挥最佳生态功能提供了关键环境保障。

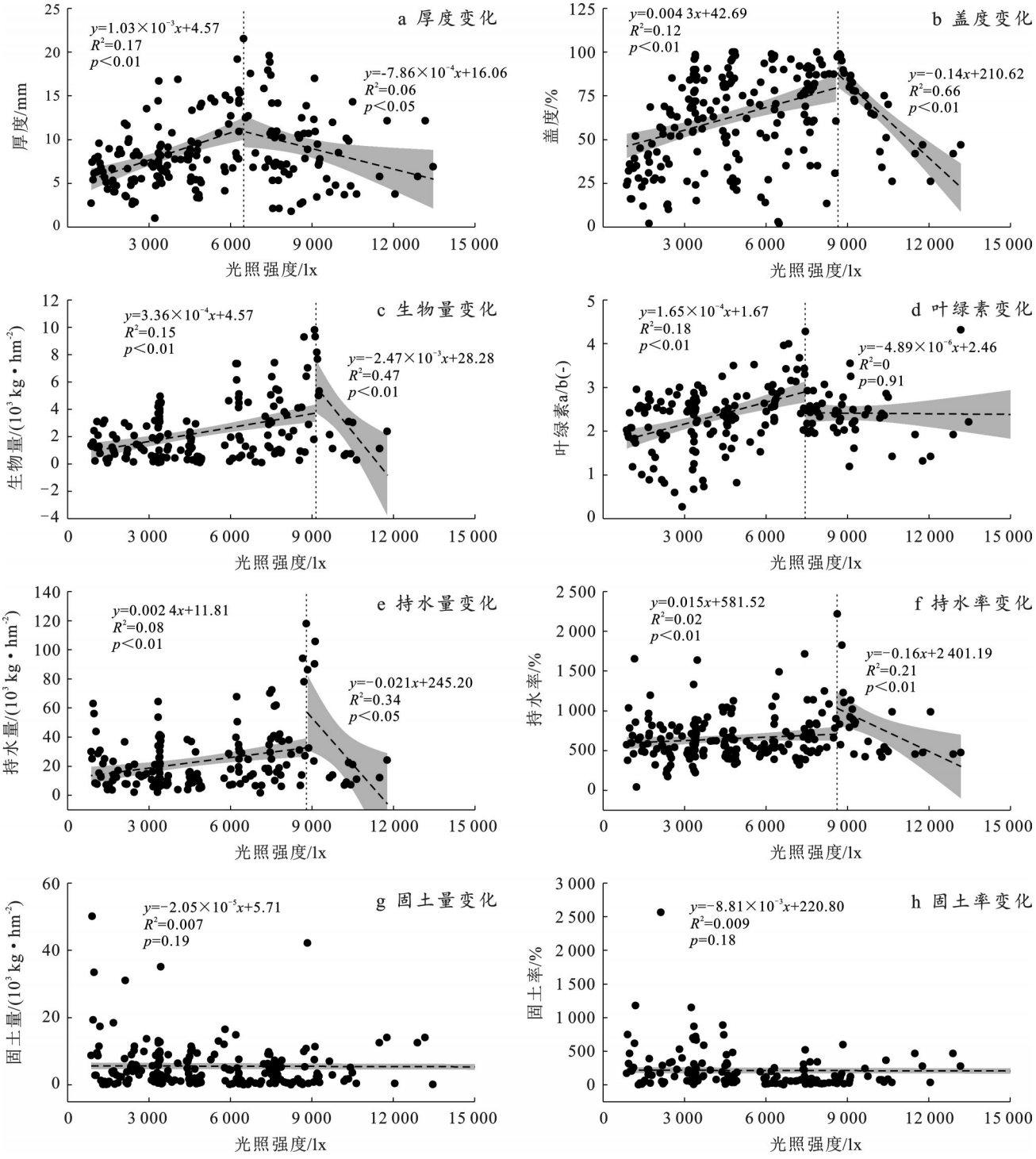


图5 苔藓生长特征和生态功能随光照强度的变化

Fig.5 Variation of moss growth characteristics and ecological functions with light intensity

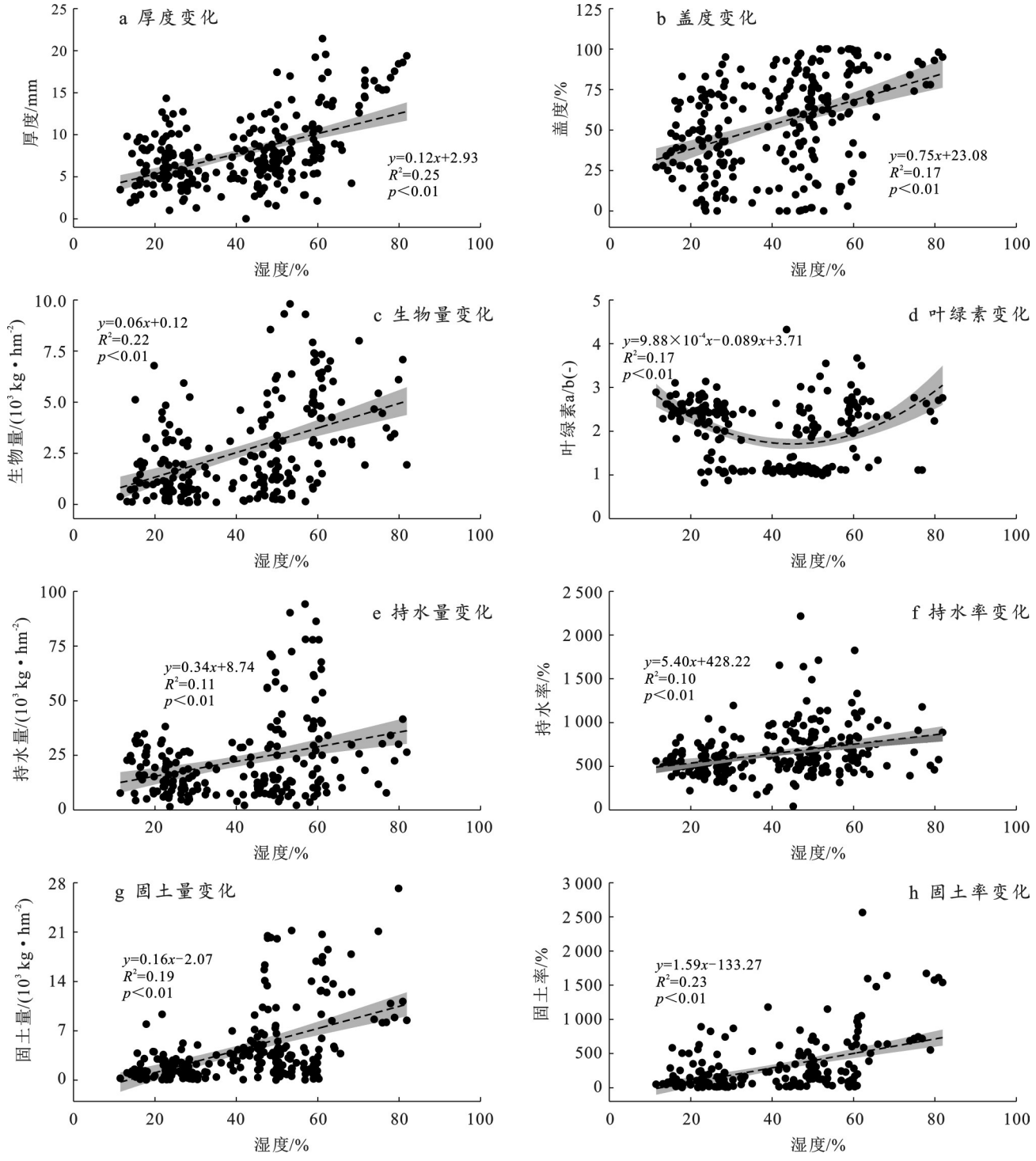


图 6　苔藓生长特征和生态功能随湿度的变化

Fig.6　Variation of moss growth characteristics and ecological functions with humidity

3　讨　论

3.1　露岩生境石生苔藓的生长限制因子解析

土地利用方式通过系统改变微环境格局,成为调控石生苔藓群落构建的主导生态因子[4,6,23],而岩面朝向则通过叠加光、温、湿等微生境梯度的空间分异,进一步加剧了苔藓生长的空间异质性[10]。本研究表明,桃园林地苔藓群落在厚度、盖度及生物量等关键形态与生物量指标上均显著优于玉米耕地与弃耕草地,这一优势与其特有的微环境组合直接相关:较低强度的人为干扰、适中的光照和温度条件、较高的近地表湿度以及偏酸性的基质 pH 值环境。较低的干扰频度有效避免了苔藓群落的物理破坏[4,24],而较高的环境湿度则为苔藓生理活动提供了稳定的水分条件[6]。相对较低的温度有助于降低苔藓的呼吸代谢消耗,促进光合产物向生物量的转化与积累,偏

酸性的环境则通过促进岩表矿质元素的溶解释放，抑制竞争性微生物，间接为苔藓拓展生态位[25-27]。值得注意的是，光照强度对苔藓生长表现出明显的阈值调控特征：当光照超过6 000 lx时，苔藓盖度与持水能力显著下降，这主要源于石生苔藓缺乏维管组织，水分调控能力较弱的生理结构限制[6,28]。在强光条件下，植物体表蒸散加速，而其有限的水分吸收与输导能力难以实现水分供需平衡，导致生理脱水与植株形态蜷缩。桃园林地中乔木冠层的遮阴效应有效将林下光照强度控制在较低水平，并通过调节微气候形成“光-温-湿”协同缓冲环境，从而减轻光抑制与水胁迫[13]。相比之下，玉米耕地因频繁的耕作扰动与“强光-干旱”复合胁迫显著抑制了苔藓拓殖[6,17]。弃耕草地苔藓生长指标与耕地无显著差异，则与草本竞争部分抵消其环境优势有关。

岩面朝向通过调控“光照-温度-湿度”的时空组合，对苔藓生长产生差异化的空间调控[10]。在各土地利用类型中，顶部与东向的苔藓生长指标普遍优于南向与西向。例如果园顶部苔藓厚度与盖度分别较南向提高36.7%与52.3%。这主要得益于顶部光照分布均匀、温度波动较小，以及东向在晨间接受的温和光照与适宜的升温过程。南向与西向则因午后接受强烈且持久的太阳辐射，岩面温度可达30～40 ℃，导致苔藓体表水分快速蒸散，即使在湿度较高的果园生境，南向苔藓仍因高温胁迫难以形成高盖度的密集群落。值得注意的是，尽管耕地北向光照条件相对较弱，但其苔藓厚度与盖度仍显著低于果园同朝向（$p<0.05$），这说明土地利用方式的主导作用可能掩盖局部朝向的微环境优势，也解释了为何单一朝向因子难以完全解释苔藓生长的空间变异格局[4,14,16,25]。此外，叶绿素a/b比值在果园中朝向达3.38，显著高于耕地（$p<0.05$），反映了不同土地利用方式下苔藓光合策略的生态分化；果园苔藓通过优化色素比例以增强对散射光的利用效率，而耕地苔藓则倾向于提高叶绿素a比例以应对强光环境，这是苔藓对“土地利用-朝向”耦合环境的适应性生理调整。

3.2 露岩生境苔藓群落的持水固土特性及影响因素

土地利用方式与岩面朝向共同塑造了差异化微环境，进而协同调控苔藓群落的持水与固土功能，形成“主导-辅助”因子的复合调控模式[4,7,14,16,23]。桃园林地在持水与固土性能上均表现最优，其持水量（中朝向5.42×10^4 kg/hm^2）与固土量（1.26×10^4 kg/hm^2）分别为耕地和草地的3.2倍和2.3倍，这与其较高的环境湿度（58.79%）和适中的光照强度（8 350 Lux）密切相关。湿度不仅通过减少苔藓体表水分蒸发维持其生理舒展，更在超过约45%的阈值后，可能激活苔藓的代谢复苏机制，促进假根分泌胞外多糖等胶结物质，从而推动固土机制从物理覆盖向生物化学胶结的转变[6]。同时，适度的弱光环境缓解了光合抑制，有利于苔藓生物量的积累与形态结构的构建，为持水固土功能提供了必要的结构基础[10,14-15]。从空间格局来看，顶部与东向在各类生境中普遍表现出更优的持水固土能力。例如果园顶部持水率（861.42%）与固土率（412.47%）分别较南向与西向显著提高42.6%和15.3%，这与顶部光照均匀、温度波动小及东向晨间光温湿协调的微环境特征有关，有利于维持苔藓形态完整性与假根附着活性[8]。苔藓的生长特征与其生态功能之间存在明确的“结构-功能”耦合关系。本研究发现，苔藓盖度与持水量呈显著正相关（$R^2=0.67$，$p<0.01$），说明盖度直接影响水分截留的投影面积；苔藓厚度则与持水容量密切相关，较厚的群落层为水分贮存提供了更大空间。在固土方面，苔藓生物量与固土量之间呈现显著正比关系（$R^2=0.58$，$p<0.01$），这主要源于生物量积累伴随更发达的假根网络与更多的胞外分泌物，从而通过机械锚固和生物胶结双重机制增强土壤稳定性。这一“结构决定功能”的量化关系，为理解苔藓在水土保持中的功能机制提供了直接依据。

微环境因子通过调控苔藓的形态结构与生理过程，进一步细化其持水固土功能的空间异质性[7,26-28]。研究区位于北半球，不同坡向因太阳辐射日变化形成东西不对称的微气候格局：东坡晨间光温湿协调，为苔藓提供适宜生境；西坡午后则面临强光、高温与低湿的复合胁迫，显著抑制苔藓生长与功能表现。在此背景下，各环境因子呈现不同的调控特征：光照强度对持水功能具有明显的阈值效应，低于6 000 lx时，苔藓持水量随光强微弱上升，超过该阈值后则因苔藓脱水蜷缩而显著降低（降幅达47.3%）[4,6]。温度升高会加速苔藓层水分蒸散，并抑制假根发育，从而降低固土效能。湿度作为核心调控因子，其作用不仅在于直接供水，更表现在激活苔藓的生理黏附潜能：当湿度＞45%时，固土量实现从1.90×10^3 kg/hm^{2}至6.74×10^3 kg/hm^{2}的跃升，这与假根在湿润条件下的伸展及其分泌物（如胞外多糖）活性增强密切相关；65%～80%的湿度区间对应固土率峰值（88%～92%），说明此范围内水分既能有效激发苔藓的胶结功能，又未因过湿而稀释分泌物或弱化基质内部黏聚力[6,28]。此外，岩面倾角通过重力作用影响苔藓与基质的接触稳定性，倾角每增加1°，固土量减少约

6.70×10^2 kg/hm^2(R^2=0.38, p<0.01),300°～345°的北坡因倾角较小(<30°),形成固土量高值区($2.15\sim2.45\times10^4$ kg/hm^2),即“低倾角+高湿度”是苔藓发挥最优固土功能的生境配置[29-30]。

4　结 论

本研究阐明了喀斯特露岩生境中石生苔藓群落“环境-结构-功能”的耦合调控机制。研究证实,土地利用方式与岩面朝向通过重塑光、温、湿微环境格局,决定了苔藓的固土持水效能。主要结论如下:①揭示了关键环境因子的阈值调控规律,即光照强度超过6 000 lx将形成显著生长胁迫,而空气湿度高于45%是激活苔藓生物胶结固土功能的关键拐点;②明确了生境协同优势机制,桃园林地及岩面北向因具备“弱光照-高湿度-低倾角”的微环境组合,有效缓解了喀斯特生境的旱热胁迫,是苔藓发挥生态功能的最佳生境;③提出了基于微环境阈值的修复策略,指出石漠化治理应从经验性种植转向精准微生境营造,重点在于构建湿度>65%且光照适宜的调控窗口,以最大化利用本土苔藓的生态修复潜力。

参考文献(References)

[1] 张紧紧,熊康宁,李瑞.喀斯特石漠化综合治理植被恢复技术研究进展[J].中国饲料,2020(5):5-10.
Zhang Jinjin, Xiong Kangning, Li Rui. Study on vegetation restoration technology of Karst rocky desertification comprehensive control [J]. China Feed, 2020(5):5-10.

[2] 王克林,岳跃民,陈洪松,等.喀斯特石漠化综合治理及其区域恢复效应[J].生态学报,2019,39(20):7432-7440.
Wang Kelin, Yue Yuemin, Chen Hongsong, et al. The comprehensive treatment of Karst rocky desertification and its regional restoration effects [J]. Acta Ecologica Sinica, 2019,39(20):7432-7440.

[3] 程才,李玉杰,龙明忠,等.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, et al. Application potential of bryophyte soil crust on the control of Karst rocky desertification [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019,30(7):2501-2510.

[4] 涂娜,严友进,戴全厚,等.喀斯特石漠化区典型生境下石生苔藓的固土持水作用[J].生态学报,2021,41(15):6203-6214.
Tu Na, Yan Youjin, Dai Quanhou, et al. Soil fixation and water retention of rocky moss under typical habitat in a Karst rocky desertification area [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021,41(15):6203-6214.

[5] 申家琛,张朝晖,王慧慧,等.苔藓植物对石灰岩的溶蚀作用及环境相关性研究[J].中国岩溶,2018,37(2):175-184.
Shen Jiachen, Zhang Zhaohui, Wang Huihui, et al. Corrosion effects and environmental correlation of bryophytes on limestone in Guiyang Karst Park [J]. Carsologica Sinica, 2018,37(2):175-184.

[6] 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.

[7] Zhao Xinyue, Liu Han, Wang Panpan, et al. Chain effect of attitude on epilithic moss distribution on rock faces in a subalpine region [J]. Catena, 2025,249:108709.

[8] 金雅琳.贵阳市不同海拔梯度石生苔藓植物群落特征及生态功能研究[D].贵州 贵阳:贵州大学,2023.
Jin Yalin. Community characteristics and ecological functions of lithophytic mosses at different altitudes in Guiyang City [D]. Guiyang, Guizhou: Guizhou University, 2023.

[9] 张鑫钰,何萍,徐杰.坡向对道路边坡生物土壤结皮组成和发育特征的影响[J].生态学报,2024,44(19):8459-8468.
Zhang Xinyu, He Ping, Xu Jie. Influence of slope aspect on the composition and development characteristics of biological soil crusts on roadside slopes [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024,44(19):8459-8468.

[10] 刘乐.苔藓结皮特性与环境因子相互作用的概述及探索[J].环境保护与循环经济,2024,44(12):57-60.
Liu Le. Overview and exploration of the interaction between moss crust characteristics and environmental factors [J]. Environmental Protection and Circular Economy, 2024,44(12):57-60.

[11] 代四学,王儒章,杨娅,等.岩面附着苔藓生物膜对石芽-溶沟坡地产流产沙过程影响的模拟试验[J].水土保持学报,2026,40(2):232-241.
Dai Sixue, Wang Ruzhang, Yang Ya, et al. Simulation experiments on effects of rock-attached moss biofilms on runoff and sediment yield processes in clint-grike slopes [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2026,40(2):232-241.

[12] Duan Lixin, Wang Xiurong, Jin Yalin. Study on interspecific relationships, community stability, and environmental factors of lithophytic moss at different elevations in Karst cities [J]. Ecology and Evolution, 2024, 14(8):e70120.

[13] 张恒彬,吴娇娇,余春娅,等.不同等级石漠化生境下石

生苔藓叶绿素含量和叶绿素荧光参数研究[J].生态学报,2023,43(10):3882-3893.
Zhang Hengbin, Wu Jiaojiao, Yu Chunya, et al. Chlorophyll content and fluorescence parameters of epilithic mosses in habitats of different rocky-desertification grades [J]. Acta Ecologica Sinica, 2023,43(10):3882-3893.

[14] 李玉杰,程才,向刚,等.石漠化环境下2种藓类植物叶绿素含量与SPAD值的相关性及其空间分异[J].西南农业学报,2020,33(8):1671-1678.
Li Yujie, Cheng Cai, Xiang Gang, et al. Correlation between chlorophyll content and SPAD value, and chlorophyll content spatial differentiation of two mosses in rocky desertification environment [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2020, 33(8): 1671-1678.

[15] 马和平,王瑞红,屈兴乐,等.不同生境对藏东南地面生苔藓多样性和生物量的影响[J].植物生态学报,2022,46(5):552-560.
Ma Heping, Wang Ruihong, Qu Xingle, et al. Effects of different habitats on the diversity and biomass of ground moss in the southeast Xi-Zang, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022,46(5):552-560.

[16] Li Yuhan, Liu Dongdong, Yang Shimei, et al. Terrace abandonment enhances rather than diminishes hydrological functioning in Karst terraces by reshaping soil pore structure [J]. Catena, 2026,263:109749.

[17] Yan Peisen, Lu Xunling, Liang Guofu, et al. Seasonal and habitat dependence of plant species, functional and phylogenetic diversity in agricultural landscapes [J]. Ecological Indicators, 2024,160:111795

[18] Waheed M, Hani U E, Arshad F, et al. Exploring botanical diversity, ecological traits, and edaphic determinants in Kala Chitta National Park, Pakistan: Implications for conservation and management [J]. Environmental and Sustainability Indicators, 2024,24:100501.

[19] Eldridge D J, Guirado E, Reich P B, et al. The global contribution of soil mosses to ecosystem services [J]. Nature Geoscience, 2023,16(5):430-438.

[20] Wang Yueyue, Niu Ruiqing, Lin Guo, et al. Estimate of soil heavy metal in a mining region using PCC-SVM-RFECV-AdaBoost combined with reflectance spectroscopy [J]. Environmental Geochemistry and Health, 2023,45(12):9103-9121.

[21] Liu Zhenzhen, Shi Yanlei, Yuan Ye, et al. Effects of the application of pseudomonas cedrina DY1-3 on the growth of maize plants and the structure of soil bacterial community [J]. Microorganisms, 2024,12(12):2556.

[22] 肖露梅,张伟,王彩艳,等.典型喀斯特区不同植被恢复方式苔藓功能性状及其对土壤因子的响应[J].生态学报,2022,42(23):9769-9779.
Xiao Lumei, Zhang Wei, Wang Caiyan, et al. Functional traits of bryophytes and their response and adaptation to soil factors in different vegetation restoration methods in a typical Karst area [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022,42(23):9769-9779.

[23] Yang Ya, Yan Lin, Wang Ruzhang, et al. Rock attitude regulates the growth traits and soil–water conservation functions of lithophytic mosses by modulating the microenvironment [J]. Journal of Cleaner Production, 2026,547:147816.

[24] 曾辰午,李宗峰,张学朝,等.喀斯特石漠化地区苔藓植物功能性状与微生境的关系[J].西南大学学报(自然科学版),2023,45(3):131-137.
Zeng Chenwu, Li Zongfeng, Zhang Xuechao, et al. Relationships between bryophytes functional traits and microhabitats in Karst desertification area [J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2023, 45(3):131-137.

[25] 庞嘉鹏,王智慧,张朝晖.喀斯特白云岩石漠化区域不同生境条件下苔藓植物群落特征及演替模式研究[J].生态科学,2018,37(3):59-66.
Pang Jiapeng, Wang Zhihui, Zhang Zhaohui. Characteristics of bryophyte communities and their successional patterns in different habitats from Karst dolomite rocky desertification areas [J]. Ecological Science, 2018, 37(3):59-66.

[26] Gril E, Spicher F, Vanderpoorten A, et al. The affinity of vascular plants and bryophytes to forest microclimate buffering [J]. Journal of Ecology, 2025,113(1):22-38.

[27] 刘晗,蒲婉秋,王潘潘,等.苔藓植物对川西亚高山区砂岩与碳酸盐岩风化特征的影响[J].中国岩溶,2025,44(3):488-499.
Liu Han, Pu Wanqiu, Wang Panpan, et al. Influence of mosses on the weathering features of sandstone and carbonate rocks in the subalpine region of western Sichuan [J]. Carsologica Sinica, 2025,44(3):488-499.

[28] Che Lulu, Liu Dongdong. Combined effects of moss colonization and rock fragment cover on evaporation and water storage of shallow carbonate-derived laterite in Karst mountainous lands [J]. Catena, 2025, 258: 109299.

[29] Fan Jin, Wang Chun, Bu Chongfeng, et al. Key factors for the rapid cultivation of lithophytic moss crusts and preliminary trials in the ecological restoration of rocky slopes [J]. Land Degradation & Development, 2025,36(17):6125-6136.

[30] Jin Yalin, Wang Xiurong. Diversity of lithophytic moss species in Karst regions in response to elevation gradients [J]. PLoS One, 2023,18(6):e0286722.