

模拟氮沉降对鄂西南贫营养泥炭地两种藓类植物生长与分解的影响

李小玲^{1,2} 朱道明³ 余玉蓉¹ 吴浩¹ 牟利¹ 洪柳¹ 刘雪飞¹ 卜贵军¹
薛丹⁴ 吴林^{1*}

¹湖北民族大学林学院园艺学院, 湖北恩施 445000; ²湖北省农业科学院中药材研究所, 湖北恩施 445000; ³恩施土家族苗族自治州中心医院, 湖北恩施 445000; ⁴中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

摘要 以泥炭藓属(*Sphagnum*)植物为优势种的贫营养泥炭地是陆地生态系统重要的碳汇, 其优势植物的生长与分解动态关系着贫营养泥炭地碳汇潜力, 但有关氮沉降对贫营养泥炭地优势藓类植物生长与分解的影响还存在很大争议, 并且氮沉降对亚热带贫营养泥炭地优势藓类植物生长与分解的研究鲜有报道。该研究以鄂西南贫营养泥炭地为研究对象, 通过原位喷洒不同浓度的NH₄Cl溶液, 采用生物量收割法和分解袋法, 探讨模拟氮沉降对泥炭藓(*S. palustre*)与金发藓(*Polytrichum commune*)生长及分解的影响。研究结果表明: (1)氮沉降对两种藓类植物生长高度与生物量均有明显的影响, 且两种藓类植物生长存在一定的氮沉降阈值, 约为3 g·m⁻²·a⁻¹; (2)氮沉降对两种藓类植物生长影响程度不同, 金发藓对氮沉降的响应灵敏度要大于泥炭藓; (3)高浓度氮沉降(6和12 g·m⁻²·a⁻¹)抑制了泥炭藓分解, 低浓度氮沉降(3 g·m⁻²·a⁻¹)对泥炭藓分解的影响取决于分解时间, 而所有浓度氮沉降均抑制了金发藓凋落物的分解; (4)分解1年以后, 泥炭藓的最终质量残留率平均值为105.99%, 金发藓的最终质量残留率平均值为70.79%, 金发藓的分解速率远大于泥炭藓; (5)氮沉降对两种藓类凋落物化学元素含量与化学计量比有显著影响, 且与分解时间密切相关。

关键词 泥炭藓沼泽; 分解; 苔藓; 氮输入; 生产

李小玲, 朱道明, 余玉蓉, 吴浩, 牟利, 洪柳, 刘雪飞, 卜贵军, 薛丹, 吴林 (2023). 模拟氮沉降对鄂西南贫营养泥炭地两种藓类植物生长与分解的影响. 植物生态学报, 47, 644-659. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0160

Effects of simulated nitrogen deposition on growth and decomposition of two bryophytes in ombrotrophic peatland, southwestern Hubei, China

LI Xiao-Ling^{1,2}, ZHU Dao-Ming³, YU Yu-Rong¹, WU Hao¹, MOU Li¹, HONG Liu¹, LIU Xue-Fei¹, BU Gui-Jun¹, XUE Dan⁴, and WU Lin^{1*}

¹School of Forestry and Horticulture, Hubei Minzu University, Enshi, Hubei 445000, China; ²Institute of Chinese Herbal Medicines, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Enshi, Hubei 445000, China; ³The Central Hospital of Enshi Tujia and Miao Autonomous Prefecture, Enshi, Hubei 445000, China; and ⁴Chinese Academy of Sciences Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization, Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Abstract

Aims Ombrotrophic peatlands, dominated by *Sphagnum*, are important carbon sinks in terrestrial ecosystems. The dynamics of growth and decomposition of dominant plants usually determine the carbon sink potential of ombrotrophic peatland. However, it is still controversial how nitrogen deposition impact on the growth and decomposition of mosses in ombrotrophic peatland. Moreover, the effects of nitrogen deposition on the growth and decomposition of dominant mosses are rarely reported in subtropical ombrotrophic peatlands.

Methods We selected an ombrotrophic peatland in southwestern Hubei Province as the study area. Different concentrations of NH₄Cl solution were sprayed *in situ*. Here biomass harvesting and decomposition bag methods were adopted to estimate growth and litter decomposition of *S. palustre* and *Polytrichum commune*.

Important findings (1) Nitrogen deposition had obvious effects on the height and biomass of the two mosses. Moreover, there was a threshold value of nitrogen deposition at the level of about 3 g·m⁻²·a⁻¹. (2) The effects of

收稿日期Received: 2022-04-25 接受日期Accepted: 2022-09-28

基金项目: 国家自然科学基金(41867042)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41867042).

* 通信作者Corresponding author (wulin20054557@163.com)

nitrogen deposition on the growth of the two mosses were different, and the response sensitivity of *S. palustre* to nitrogen deposition was greater than that of *P. commune*. (3) High nitrogen deposition levels (i.e., 6 and 12 g·m⁻²·a⁻¹) inhibited the decomposition of *S. palustre*, while the effect of low nitrogen deposition (i.e., 3 g·m⁻²·a⁻¹) on the decomposition of *S. palustre* depends on time. All the concentrations of nitrogen deposition inhibited the decomposition of *P. commune* litter. (4) After one year of decomposition, the average final mass residual percentage of *S. palustre* was 105.99%, and 70.79% for *P. commune*. The decomposition rate of *P. commune* was much higher than that of *S. palustre*. (5) Nitrogen deposition significantly affected the chemical element content and stoichiometric ratio of the two moss litters, and was closely related to decomposition time.

Key words *Sphagnum* bog; decomposition; moss; nitrogen input; production

Li XL, Zhu DM, Yu YR, Wu H, Mou L, Hong L, Liu XF, Bu GJ, Xue D, Wu L (2023). Effects of simulated nitrogen deposition on growth and decomposition of two bryophytes in ombrotrophic peatland, southwestern Hubei, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 644-659. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0160

泥炭地是一类生长沼生植物、水分潴积、积累泥炭的湿地生态系统。全球一半以上的泥炭地是由以泥炭藓属(*Sphagnum*)植物为优势种而形成的贫营养泥炭地,其特征是由于净初级生产力和植物凋落物分解之间的不平衡而导致有机质的净积累,从而形成一个巨大的碳汇(Clymo & Hayward, 1982)。贫营养泥炭地面积仅占全球陆地面积的1.5%,但其储存的碳却占陆地碳储量的10%–15% (Gorham, 1991),并且储存在泥炭藓及其残体中的碳,比每年固定在陆地所有植物中的碳还要多(Clymo & Hayward, 1982)。贫营养泥炭地长期处于寒冷、饱水、缺氧和酸性的沼泽环境中,致使植物残体分解缓慢,植物养分难以归还土壤中,进一步形成营养极度贫乏的生态系统(Lang *et al.*, 2009)。因此,贫营养泥炭地通常依赖大气输入作为其外部营养物质的唯一来源,这也导致贫营养泥炭地植物群落对外源营养物质的输入反应往往更加敏感(Bragazza *et al.*, 2010; Limpens *et al.*, 2011)。近几十年来,由于工业革命、人类活动、滥用化肥等导致的环境变化加快了外源氮(N)输入的速度(Galloway *et al.*, 2008)。氮沉降正深刻改变着贫营养泥炭地原本养分贫乏的环境特征(Bragazza & Limpens, 2004),促进喜氮维管植物生长(Berendse *et al.*, 2001),同时加快凋落物的分解(Kivimäki *et al.*, 2013; Luan *et al.*, 2019),改变贫营养泥炭地碳平衡(Ward *et al.*, 2013)。因此,氮沉降对植物生长与分解的影响可能会深刻改变贫营养泥炭地的碳汇过程。

近年来,国内外学者关于氮沉降对贫营养泥炭地植物生长与分解的影响已开展了大量研究(van der Heijden *et al.*, 2000a; Bragazza & Freeman, 2007; Bragazza *et al.*, 2012; Fritz *et al.*, 2012)。多数研究表

明,低浓度的氮沉降有利于泥炭藓属植物的生长,高浓度的氮沉降则抑制其生长,促进维管植物生长(Berendse *et al.*, 2001; Zhou *et al.*, 2021),甚至使以泥炭藓属植物为主的贫营养泥炭地转变为以维管植物为主(Le *et al.*, 2021),从而影响泥炭地碳输入量(Juutinen *et al.*, 2016)。并且,高纬度地区贫营养泥炭地氮沉降阈值为0.5–1.5 g·m⁻²·a⁻¹ (Zhou *et al.*, 2021),超过该阈值后,泥炭藓属植物生长受到抑制。相比生长,氮沉降对贫营养泥炭地植物凋落物分解的影响要更复杂。研究表明,贫营养泥炭地植物凋落物的分解速率与其氮含量呈正相关关系(Stubbs *et al.*, 2009),与总酚含量呈负相关关系(王瑾和黄建辉, 2001),甚至一些指标间的化学计量比如碳氮比(C:N)、总酚:N、总酚:C等也是凋落物品质或分解难易程度的重要指标(刘媛媛等, 2018)。Bragazza等(2006)研究证实,较高浓度的氮沉降可提高多酚氧化酶活性近3倍,导致泥炭地多酚含量成倍降低,最终加速泥炭藓的水解作用(Freeman *et al.*, 2001)。Gerdol等(2007)研究发现,氮添加会导致泥炭藓组织中C:N减小,进而造成泥炭藓凋落物有机物分解加快。然而,也有少量研究报道氮添加并不会促进泥炭藓凋落物的分解(Manninen *et al.*, 2016)。事实上,由于施氮浓度、物种多样性以及立地环境的差异,这些研究结果往往存在很大的差异(Freeman *et al.*, 2001; Bragazza *et al.*, 2006)。再者,已往有关氮沉降对贫营养泥炭地的相关研究主要集中在高纬度寒温带地区,低纬度的亚热带地区相关研究则鲜见报道(Liu & Greaver, 2010)。

鄂西南亚高山贫营养泥炭地属于典型的亚热带山地贫营养泥炭地,是全球生物多样性研究热点地区。相比中高纬度的贫营养泥炭地,鄂西南贫营养

泥炭地面积虽小,但更加珍稀和独特,且分布于世界主要高氮沉降区。研究区大气氮沉降量约为 $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (贾彦龙, 2016), 是欧洲贫营养泥炭地的2倍, 北美的3倍多(Solberg *et al.*, 2009)。有研究表明, 与低浓度氮沉降背景下的泥炭藓相比, 适应高浓度氮沉降背景的泥炭藓对外源氮的输入不那么敏感(Wiedermann *et al.*, 2009; Granath *et al.*, 2012)。因此, 我们推测: 相比较低浓度氮沉降背景的北方贫营养泥炭地, 鄂西南贫营养泥炭地泥炭藓对氮沉降的耐受性更强, 相应的氮沉降负荷值更高。另外, 鄂西南贫营养泥炭地还有一类优势固碳植物——金发藓(*Polytrichum commune*), 常与泥炭藓(*S. palustre*)相伴而生, 且金发藓更能耐受干旱环境。研究发现, 金发藓属植物对氮的需求处于中间水平, 与泥炭藓类物种相比, 低水平的氮添加对其有益(Gunnarsson & Rydin, 2000; Berendse *et al.*, 2001; Bubier *et al.*, 2007; Bu *et al.*, 2011; Juutinen *et al.*, 2016)。金发藓属植物属于先锋物种, 被认为有助于泥炭地中泥炭藓群落的构建(Robert *et al.*, 1999), 但也会通过数量的增加来抑制泥炭藓的生长(Gonzales *et al.*, 2013)。因此, 我们进一步推断: 金发藓和泥炭藓对氮沉降的响应有一定差异, 这种差异可能会改变两者之间的竞争关系, 从而影响泥炭地的植被结构和固碳潜力。针对以上科学问题, 本研究以鄂西南贫营养泥炭地为研究对象, 通过原位喷洒不同浓度的 NH_4Cl 溶液, 探讨不同浓度的氮沉降对2种优势苔藓植物生长及分解的影响, 以期丰富亚热带贫营养泥炭地碳循环研究的知识体系, 为更精确地预测未来泥炭地碳储量动态变化提供数据支撑, 为贫营养泥炭地的演化

规律和保护提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于鄂西南新塘乡太山庙林场($109.79^\circ\text{--}109.83^\circ \text{ E}$, $30.13^\circ\text{--}30.16^\circ \text{ N}$), 海拔1 800–1 920 m, 年平均气温 $7.21\text{--}8.27^\circ \text{ C}$, 年降水量1 768 mm。研究区云雾天气较多, 夏季湿润多雨, 冬季寒冷干燥, 属于典型的亚热带亚高山湿润型气候。研究区内的贫营养泥炭地(又名泥炭藓湿地)由面积大小不一的34个斑块组成, 总面积大约为 42.91 hm^2 。泥炭地内泥炭藓发育良好, 平均盖度约为95%, 生长高度可达30 cm。土壤类型主要为酸性的泥炭土及腐殖质沼泽土, 泥炭层平均厚度50–110 cm, 年平均地下水位在 $-17.65\text{--}0.34 \text{ cm}$ 之间。0–20 cm土层pH为3.92–3.99, 土壤有机碳含量为 $265.63\text{--}283.30 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 土壤总氮含量为 $11.18\text{--}12.71 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 土壤碱解氮含量为 $673.20\text{--}741.35 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。泥炭地内植物种类较丰富, 群落类型多样, 主要物种的重要值见表1。

泥炭藓与金发藓是贫营养泥炭地中最常见的两类苔藓植物, 它们时常镶嵌分布(图1)。然而, 金发藓凭借其良好的耐旱能力, 在气候变暖以及人为干扰导致的潜水位下降的背景下, 仍能获得竞争优势, 实现种群的扩张(谷晓楠等, 2016)。例如, 我们经常在排干的泥炭地或者湿地边缘地下水位较深的区域发现成片的金发藓群落。因此, 金发藓的出现一定程度上预示着沼泽湿地旱化的趋势。另外, 金发藓植物体的总碳、总氮、总酚含量等初始化学组分均高于泥炭藓, 而初始C:N显著低于泥炭藓, 故其对氮沉降的响应很可能不同于泥炭藓(表2)。

表1 太山庙泥炭地主要物种重要值

Table 1 Important values of dominant plant species in Taishanmiao peatland

物种 Species	重要值 IV (%)	物种 Species	重要值 IV (%)
泥炭藓 <i>Sphagnum palustre</i> *	90.23	耳叶杜鹃 <i>Rhododendron auriculatum</i>	24.94
大理薹草 <i>Carex rubrobrunnea</i> var. <i>taliensis</i>	62.31	芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	23.45
齿缘吊钟花 <i>Enkianthus serrulatus</i>	61.83	茶藨藤 <i>Viburnum setigerum</i>	13.26
多齿长尾槭 <i>Acer caudatum</i> var. <i>multiserratum</i>	48.00	紫萁 <i>Osmunda japonica</i>	11.64
金发藓 <i>Polytrichum commune</i> *	40.35	华西华楸 <i>Sorbus wilsoniana</i>	9.18
西南凤尾蕨 <i>Pteris wallichiana</i>	36.25	湖北海棠 <i>Malus hupehensis</i>	8.43
灯心草 <i>Juncus effusus</i>	31.36	四川冬青 <i>Ilex szechwanensis</i>	6.19
小灯心草 <i>Juncus bufonius</i>	25.12	金丝桃 <i>Hypericum monogynum</i>	4.81

*表示测量生长及分解指标的物种。

* refers the species that growth and decomposition indexes were measured. IV, important value.

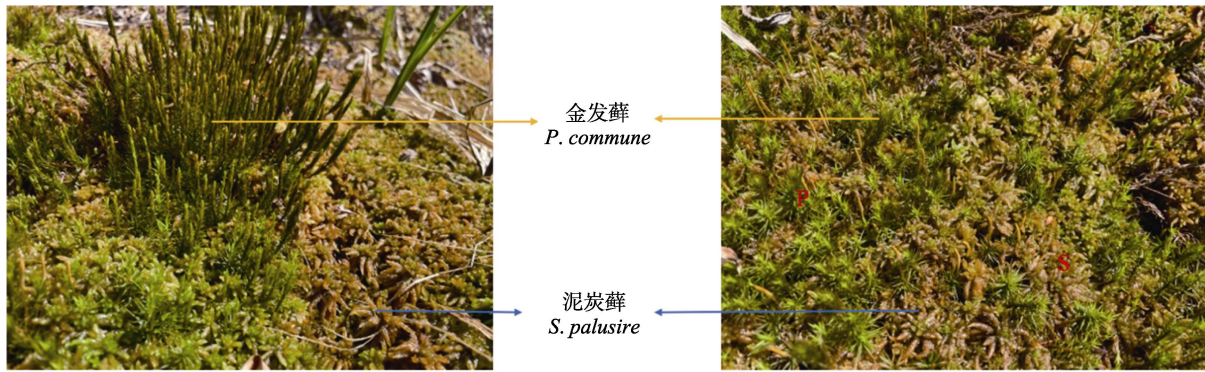


图1 太山庙泥炭地中泥炭藓和金发藓的分布模式。

Fig. 1 Distribution pattern of *Sphagnum palustre* and *Polytrichum commune* in Taishanmiao peatland.

表2 太山庙泥炭地中泥炭藓和金发藓的初始化学组分(平均值±标准误, n = 4)

Table 2 Initial chemical composition of *Sphagnum palustre* and *Polytrichum commune* in Taishanmiao peatland (mean ± SE, n = 4)

物种 Species	初始总碳(C)含量 Initial total carbon (C) content (%)	初始总氮(N)含量 Initial total nitrogen (N) content (%)	初始总酚含量 Initial total phenolics content (%)	初始C:N Initial C:N	初始总酚:C Initial total phenolics:C	初始总酚:N Initial total phenolics:N	初始灰分含量 Initial ash content (%)
泥炭藓 <i>Sphagnum palustre</i>	37.39 ± 0.07 ^b	0.98 ± 0.03 ^b	1.26 ± 0.02 ^b	39.50 ± 0.09 ^a	3.34 ± 0.04 ^b	1.29 ± 0.02 ^b	0.96 ± 0.02 ^b
金发藓 <i>Polytrichum commune</i>	42.28 ± 0.09 ^a	1.35 ± 0.01 ^a	2.04 ± 0.03 ^a	31.40 ± 0.22 ^b	4.83 ± 0.06 ^a	1.52 ± 0.01 ^a	4.17 ± 0.04 ^a

不同小写字母表示不同物种间差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters mean significant difference between the two species ($p < 0.05$).

1.2 样地布设

于2017年4月,在太山庙林场选择一块面积约3.67 hm² (长300 m, 宽122 m)的泥炭藓湿地进行样地布设。首先,于湿地中部选择一块环境相对均一、受边缘效应影响较小的地块,建设一个80 m × 50 m大样地,大样地四周用铁丝围起来。然后,在大样地内进行随机裂区实验,建立4个15 m × 15 m的大样方,每个大样方之间间隔5 m,间隔处作为廊道,打下木桩、铺上木板以减小后期人为干扰。同时,每个大样方再划分为4个5 m × 5 m的小样方,共计16个5 m × 5 m的小样方,且每个小样方之间间隔5 m作为隔离带,样地布设示意图详见李小玲等(2021)。

1.3 模拟氮沉降处理

本研究选择NH₄Cl作为氮源,选其作为氮源的原因详见李小玲等(2021)。模拟氮浓度设置4个水平,分别为N0 (0 g·m⁻²·a⁻¹)、N3 (3 g·m⁻²·a⁻¹)、N6 (6 g·m⁻²·a⁻¹)、N12 (12 g·m⁻²·a⁻¹),其中N0为对照(CK),N3、N6和N12分别模拟大气氮沉降量增加1、2和4倍,每个氮浓度处理分别设置4个重复。模拟氮沉降处理从2017年6月中旬开始,全年模拟氮沉降总量分4次进行,每3个月进行一次喷氮处理。分解实验期间的模拟氮沉降时间为2018年6月中旬、2018年9

月中旬和2018年12月中旬;苔藓生长实验期间的模拟氮沉降时间为2019年11月中旬、2020年2月中旬、2020年5月中旬、2020年8月中旬和2020年11月中旬。喷氮前,先将每个样方每次所需的NH₄Cl溶于20 L水中,待完全溶解完后,再倒入电动喷雾器,然后均匀喷洒于每个小样方中。其中,N0处理喷施相同容量的水。每次喷氮选取晴朗的天气,且尽量减少对样地的破坏。

1.4 苔藓植物生长实验

泥炭藓和金发藓的生长指标测量方法参照Clymo (1970)和刘雪飞等(2020)。即:将4根长约60 cm的竹签两端用铜丝固定,在竹签的一端距离顶端15 cm处刻上凹槽,将铜丝牢牢缠绕在凹槽处以防上下滑动,并使每根竹签之间的间距为5 cm。共计48个(2个物种× 4个氮浓度× 6个重复)生长监测装置。于2020年5月27日在太山庙湿地的模拟氮沉降样方中布置苔藓植物生长监测装置,布设装置时应尽量减少对样地的破坏,以保证更加客观地记录苔藓植物在野外条件下的生长规律。然后将生长监测装置逐个插入长势均匀的泥炭藓或金发藓丛中,使泥炭藓和金发藓植株顶端与铜丝缠绕位置在同一水平面上,将此位置记为0点。每个5 m × 5 m的小样方布

置6个生长观测点, 2020年10月初生长季结束时, 记录每个生长观测装置中的泥炭藓和金发藓的生长高度(即超过0点的长度)。同时, 齐0点剪掉每个生长观测点内的苔藓植物体, 带回实验室于75 °C烘24 h至恒质量, 计算生长季(5-10月)泥炭藓和金发藓的净初级生产力(NPP, $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)。

1.5 苔藓植物凋落物分解实验

苔藓植物凋落物的分解实验于2018年5月至2019年6月期间开展。采用分解袋法, 于2018年5月, 在研究区采集鲜活泥炭藓和金发藓的地上部分。为了确保分解材料的均一性, 统一选择长约5 cm的绿色活体泥炭藓和金发藓作为分解材料。室内将鲜活泥炭藓和金发藓于75 °C烘24 h至恒质量, 称取4.0 g, 均匀装入规格为15 cm × 15 cm的双面孔径尼龙分解袋中。于2018年6月14日, 将128个(2个物种× 4个氮浓度× 4次取样× 4个重复)尼龙分解袋统一埋入地面以下5 cm处的土层中。分解袋埋藏时, 粗面孔径朝上, 细面孔径朝下, 并避开灌丛, 选择平整的丘间低地生境。每个5 m × 5 m的小样方中设置4个埋放点, 对应4次取样时间, 并用标记牌做好标识。分解实验开始后, 每3个月取一次凋落物分解袋, 取样时间分别为2018年9月15日、2018年12月15日、2019年3月15日及2019年6月15日。每次每个氮浓度取样4袋, 合计32袋(2个物种× 4个氮浓度× 4次重复)。分解实验开始前一周, 测定初始样品的总碳、总氮、总酚含量, C:N、总酚:C、总酚:N (表2)。苔藓植物凋落物分解12个月之后, 取回的分解袋于室内用自来水缓慢清洗, 剔除表面的杂质, 然后置于100目筛(孔径0.15 mm)中, 挑选出其他植物根系。将凋落物冲洗干净后, 于75 °C烘24 h至恒质量, 称量凋落物的残留干质量。然后将凋落物样品用粉碎机粉碎, 过100目筛后, 用元素分析仪(ElementarVario EL III, Elementar, Langensfeld, Germany)测定样品中的总碳和总氮含量, 用Folin-Ciocalteu法测定总酚含量(Ainsworth & Gillespie, 2007)。采用干灰化法测定苔藓凋落物灰分含量, 样品于马弗炉中550 °C灰化5 h后测定灰分含量(陈连栋等, 2020)。

1.6 数据分析

苔藓凋落物的质量残留率(m_R)计算公式:

$$m_R (\%) = m_t/m_0 \times 100\% \quad (1)$$

式中, m_0 为凋落物初始质量(g), m_t 为凋落物分解 t 时间后的剩余质量(g) (刘雪飞等, 2020)。

泥炭藓凋落物的碳含量(CR)计算公式:

$$CR (\%) = (C_t \times m_t)/(C_0 \times m_0) \times 100\% \quad (2)$$

式中, C_0 与 C_t 分别为初始与时间 t 的凋落物碳含量($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$), m_0 与 m_t 分别为初始与时间 t 的凋落物质量(g)。总氮(NR)、总酚(PR)残留率与CR的计算方法相同(李小玲等, 2021)。

灰分含量计算公式:

$$\text{灰分}(\%) = (m_3 - m_1)/(m_2 - m_1) \times 100\% \quad (3)$$

式中, m_1 为空坩埚质量(g), m_2 为样品加空坩埚质量(g), m_3 为残灰加空坩埚质量(g), $m_3 - m_1$ 为灰分的绝对含量(g) (陈连栋等, 2020)。

本研究采用双因素方差分析和最小显著差异(LSD)法分析探讨氮沉降、物种及其交互作用对苔藓生长的高度增量和净生产量的影响($\alpha = 0.05$)。然后, 使用单因素方差分析和LSD法对苔藓生长在氮沉降处理之间的差异性使用进行显著性检验($\alpha = 0.05$), 两种苔藓植物之间各种指标的比较采用配对样本 t 检验。此外, 采用三因素方差探讨氮沉降、物种和分解时间对凋落物质量残留率、灰分含量、总碳含量、总氮含量、总酚含量、C:N、总酚:C和总酚:N的影响, 并分析各因素两两间的交互作用。最后, 利用Pearson相关分析和聚类分析方法分析苔藓凋落物的初始化学组分与凋落物分解指标之间的关系($\alpha = 0.05$)。图表中数据均为平均值±标准误。

2 结果

2.1 模拟氮沉降对两种苔藓植物生长的影响

方差分析表明, 氮沉降和物种对藓类植物的高度增长量及净初级生产力均有显著影响, 但两者之间的交互作用对藓类植物的生长没有显著影响(表3)。氮沉降对两种藓类植物生长高度与净初级生产力均有明显的影响, 且泥炭藓与金发藓对氮沉降的响应程度存在差异。随施氮浓度的增加, 泥炭藓的高度增长量呈先增加后降低趋势, N3和N6较CK分别显著高出了45.11%、33.71%, 但是高浓度的N12较CK无显著差异(图2A)。金发藓的高度增长量则呈现出不一致的规律, N3虽略高于CK, 但无显著差异, 而N6和N12则显著低于CK。同时, 氮沉降对两种藓类植物高度增长量的影响存在显著差异, 泥炭藓与金发藓的高度增长量在4种氮处理间的变异系数分别为0.16和0.26, 金发藓的高度增长量对高浓度氮沉降的响应灵敏度要大于泥炭藓。另外, 两种苔藓植

表3 氮沉降、物种及两者交互作用对两种苔藓高度增长量及净初级生产力影响的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA on the effects of nitrogen deposition, species and interaction on height increment, net primary productivity of two bryophytes

因素 Factor	df	高度增长量 Height increment (cm)		净初级生产力 Net primary productivity (g·m ⁻²)	
		F	p	F	p
氮沉降 Nitrogen deposition	3	5.210	0.007	30.851	<0.001
物种 Species	1	129.062	<0.001	41.170	0.021
氮沉降×物种 Nitrogen deposition × species	3	1.231	0.320	4.502	0.102

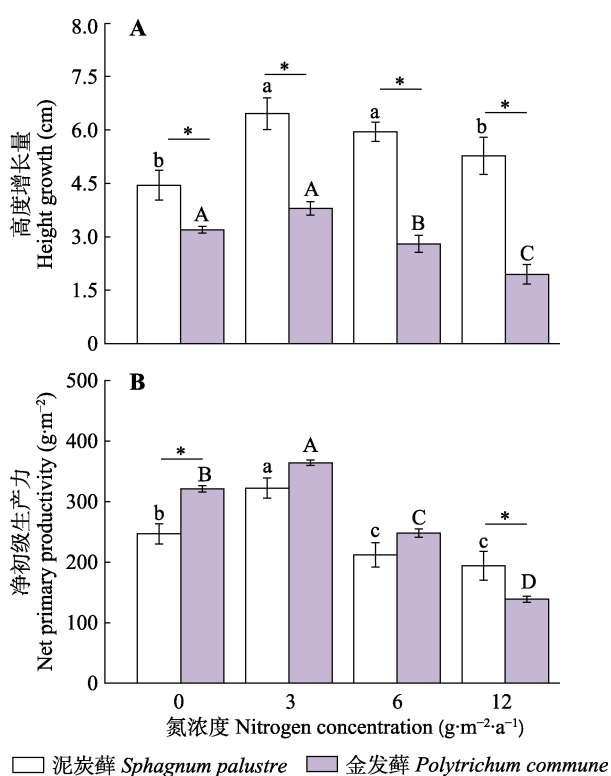


图2 模拟氮沉降对生长季泥炭藓和金发藓高度增长量(A)及净初级生产力(B)的影响(平均值±标准误, n = 4)。不同小写字母表示泥炭藓在不同氮浓度间差异显著(p < 0.05), 不同大写字母表示金发藓在不同氮浓度间差异显著(p < 0.05)。*表示不同物种间差异显著(p < 0.05)。

Fig. 2 Effects of simulated nitrogen deposition on increment of height growth (A) and net primary productivity (B) of *Sphagnum palustre* and *Polytrichum commune* in the growing season (mean ± SE, n = 4). Different lowercase letters indicate significant differences at different nitrogen levels in *Sphagnum palustre* (p < 0.05), and different uppercase letters indicate significant differences at different nitrogen levels in *Polytrichum commune* (p < 0.05). * refers a significant difference between the two species (p < 0.05).

物的净初级生产力随施氮浓度的增加均呈现出先增加后降低趋势, N3处理显著高于CK, 而N6和N12则

显著低于CK; 泥炭藓与金发藓净初级生产力在4种氮处理间的变异系数分别为0.21和0.37。整体而言, 氮沉降对两种藓类植物生长的影响表现出“低促高抑”的趋势, 但具体的促进或者抑制效应因物种和浓度的差异而不同。

2.2 模拟氮沉降对两种苔藓植物凋落物分解特征的影响

2.2.1 模拟氮沉降对两种苔藓凋落物质量残留率的影响

多因素方差分析显示, 氮沉降、分解时间、物种、氮沉降×分解时间和物种×分解时间对两种苔藓凋落物质量残留率均有显著影响(表4)。氮沉降对两种苔藓凋落物质量残留率的影响取决于分解时间。在分解3个月时, N3处理下泥炭藓的质量残留率较CK高出了9.31%; 在分解6、9、12个月时, N12显著高于CK (图3A)。而金发藓的质量残留率则是N6始终显著高于CK (图3B)。经过12个月的分解后, 泥炭藓和金发藓凋落物的质量残留率均在N6水平上最高, 其次是N12。整体上, 氮沉降抑制了金发藓凋落物的分解, 高浓度的氮沉降(N6和N12)抑制了泥炭藓分解, 而低浓度的氮沉降(N3)对泥炭藓分解的影响取决于分解时间。同时, 随着分解时间的推移, 泥炭藓的最终质量残留率平均值为105.99%, 金发藓的最终质量残留率平均值为70.79%, 金发藓的分解速率远大于泥炭藓。另外, 不同物种的分解模式显著不同, 且不同物种对氮沉降的响应存在差异。例如, 在12个月的分解期内, 泥炭藓质量残留率的平均值表现为先减少后增加趋势, 且泥炭藓凋落物的分解主要发生在前6个月, 质量损失率为11.66%–25.29% (图3A)。然而, 金发藓质量残留率则呈逐渐降低趋势, 且前3个月质量损失最快, 损失率达16.67%–24.03% (图3B)。

2.2.2 模拟氮沉降对两种苔藓凋落物元素含量及化学计量比的影响

方差分析表明, 氮沉降、分解时间、物种和物种×分解时间均对两种苔藓凋落物的总碳含量、总氮含量、总酚含量、C:N及总酚:N存在显著影响(表4)。氮沉降×物种对总碳含量存在极显著的交互作用, 氮沉降×分解时间对总氮、总酚含量及总酚:N存在极显著的交互作用。

氮沉降对苔藓植物凋落物养分释放模式的影响在不同物种间存在显著差异。经过12个月的分解后,

表4 凋落物的分解指标在氮沉降、分解时间及物种间的多因素方差分析

Table 4 Multivariate analysis of variance on the differences in the decomposing indicators of two bryophytes litters among nitrogen deposition, species and decomposition time

因素 Factor	df	质量残留率 Mass remaining rate (%)		总碳含量 Total carbon (C) content (%)		总氮含量 Total nitrogen (N) content (%)		总酚含量 Total polyphenol content (%)		碳氮比 C:N		总酚:氮 Total phenolics:N		灰分含量 Ash content (%)	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
氮沉降 Nitrogen deposition	3	7.617	0.001	10.63	<0.001	2.769	0.045	6.607	<0.001	2.747	0.046	2.939	0.036	1.085	0.358
分解时间 Decomposition time	4	52.281	0.001	140.99	<0.001	40.725	<0.001	79.714	<0.001	14.593	<0.001	218.590	<0.001	2.541	0.043
物种 Species	1	222.556	<0.001	257.46	<0.001	53.950	<0.001	14.674	<0.001	97.856	<0.001	213.010	<0.001	0.563	0.048
氮沉降×物种 Nitrogen deposition × species	3	4.154	0.008	9.32	<0.001	4.811	0.003	1.684	0.174	4.507	0.005	0.576	0.632	0.871	0.458
氮沉降×分解时间 Nitrogen deposition × decomposition time	12	4.073	<0.001	1.43	0.163	3.137	0.001	2.238	0.014	3.017	0.001	2.752	0.002	0.949	0.502
物种×分解时间 Species × decomposition time	4	27.864	<0.001	15.49	<0.001	55.146	<0.001	12.199	<0.001	20.915	<0.001	199.327	<0.001	0.635	0.639
氮沉降×物种×分解时间 Nitrogen deposition × species × decomposition time	12	2.175	0.017	4.127	<0.001	1.336	0.207	2.429	0.007	1.743	0.066	2.535	0.005	0.899	0.550

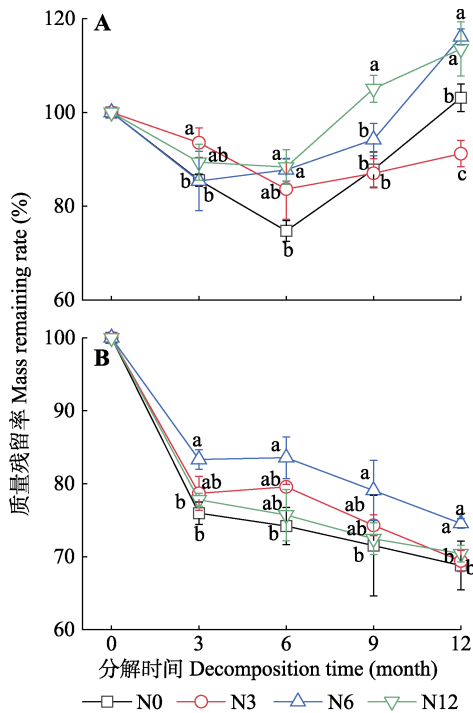


图3 模拟氮沉降对泥炭藓(A)和金发藓(B)凋落物质量残留率的影响(平均值±标准误, n = 4)。N0、N3、N6及N12分别表示氮添加浓度为0、3、6及12 g·m⁻²·a⁻¹。不同小写字母表示同一时间内不同氮浓度间差异显著(p < 0.05)。

Fig. 3 Effects of simulated nitrogen deposition on remaining rate of *Sphagnum palustre* (A) and *Polytrichum commune* (B) litters (mean ± SE, n = 4). N0, N3, N6 and N12 represent nitrogen addition concentrations of 0, 3, 6 and 12 g·m⁻²·a⁻¹, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences at different nitrogen level at the same time periods (p < 0.05).

泥炭藓凋落物的总碳含量降低为32.46%–34.75%，且 N3 > N0 > N6 > N12；金发藓凋落物的总碳含量降低为35.26%–37.08%，且N6 > N12 > N3 > N0。在单因素氮处理下，泥炭藓凋落物的总碳含量在分解的各个时期均表现为N12显著低于CK；金发藓凋落物的总碳含量在前3个时期均表现为N6低于CK (图4A、4B)。

氮沉降对苔藓凋落物的总氮含量有一定影响，但并不是随氮浓度增加而简单的促进或抑制。分解12个月以后，两种苔藓凋落物的总氮含量均表现为N0 > N3 > N12 > N6 (图4C、4D)。随着分解时间推移，两种苔藓凋落物氮释放模式存在差异。物种间凋落物氮释放模式的差异要大于氮沉降处理，且这种差异不受氮沉降的影响(表4)。泥炭藓凋落物的总氮含量在前3个月存在明显的富集过程，尤其对于N3处理，总氮含量可达1.5%，较初始值增加了53.06%，然后进入氮释放模式，直至分解9个月之后又进入富集模式；而金发藓凋落物并未经过显著的富集过程而逐渐释放，且呈现出前期迅速释放后期趋于平缓的模式(图4C、4D)。

氮沉降促进了泥炭藓和金发藓凋落物总酚的释放。氮沉降对苔藓凋落物总酚含量的影响程度取决于不同的分解时期，在泥炭藓和金发藓分解的前两个时期，N3、N6、N12的总酚含量均低于CK，且N6

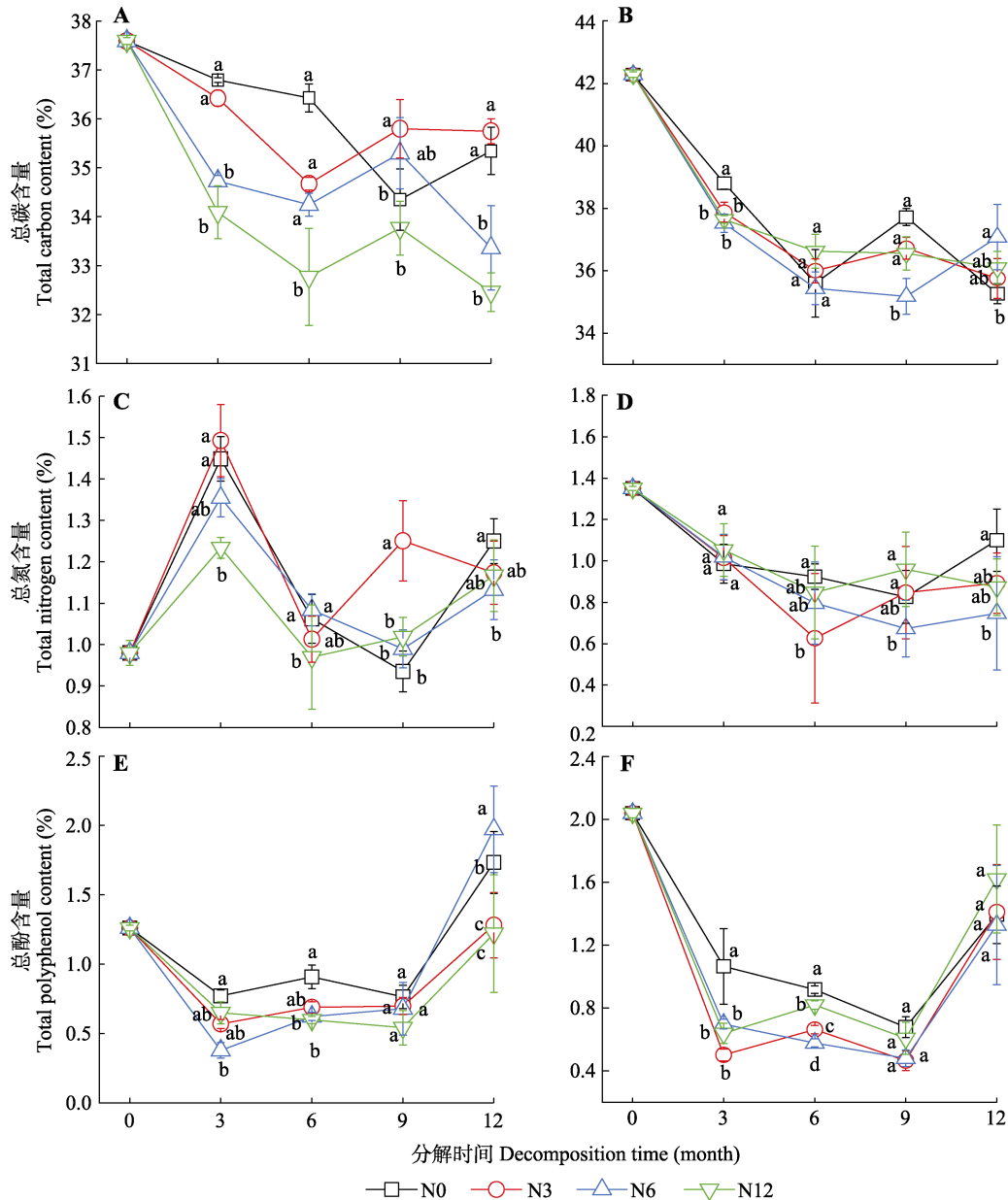


图4 模拟氮沉降对泥炭藓(A、C、E)和金发藓(B、D、F)凋落物元素含量的影响(平均值±标准误, $n = 4$)。N0、N3、N6及N12分别表示氮添加浓度为0、3、6及12 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。不同小写字母表示同一时间内不同氮浓度间差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 4 Effects of simulated nitrogen deposition on element contents of the *Sphagnum palustre* (A, C, E) and *Polytrichum commune* (B, D, F) (mean \pm SE, $n = 4$). N0, N3, N6 and N12 represent nitrogen addition concentrations of 0, 3, 6 and 12 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences at different nitrogen level at the same time periods ($p < 0.05$).

显著低于CK。随着分解时间推移, 各处理间总酚含量差异逐渐缩小。分解时间对总酚含量影响更为显著, 泥炭藓和金发藓的总酚含量均是在前3个月释放迅速, 分别较初始值平均下降了53.17%和52.41%, 而在分解3-9个月期间富集或释放较慢。在分解9个月以后, 两种苔藓总酚含量富集速度最快(图4E、4F)。两种苔藓凋落物总酚含量的释放规律类似, 在12个月的分解时间内, 表现为释放-富集-释放-富集

的模式。

总体而言, 泥炭藓凋落物C:N随分解时间推移呈现波动状态, 而金发藓凋落物C:N则逐渐升高(图5A、5B)。在分解12个月以后, 泥炭藓C:N的平均值分别较初始值下降了23.87%, 而金发藓则较初始值上升了34.39%。另外, 两种苔藓凋落物的总酚:N均呈现出一致的波动变化规律, 均呈现出“w”形变化规律(图5C、5D)。

2.2.3 模拟氮沉降对两种苔藓凋落物灰分含量的影响

氮沉降对两种苔藓凋落物灰分含量无显著影响(表4), 而分解时间则对其具有显著影响, 且2种苔藓凋落物的灰分含量及其变化趋势存在显著差异。泥

炭藓凋落物在分解过程中灰分含量逐渐升高, 存在一个明显的富集过程。分解12个月后, 泥炭藓凋落物的灰分含量甚至达到初始值的16倍; 金发藓凋落物的灰分含量则呈相对稳定的波动状态, 最终的灰分含量较初始值变化不明显(图6)。

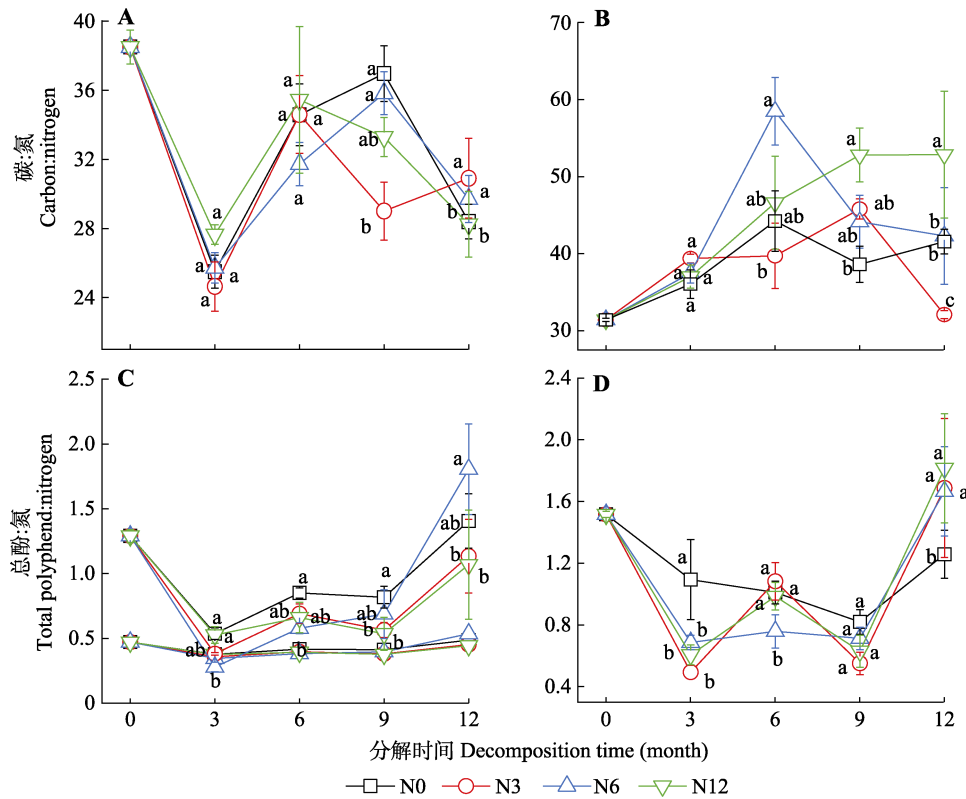


图5 模拟氮沉降对泥炭藓(A、C)和金发藓(B、D)凋落物化学计量比的影响(平均值±标准误, n = 4)。N0、N3、N6及N12分别表示氮添加浓度为0、3、6及12 g·m⁻²·a⁻¹。不同小写字母表示同一时间内不同氮浓度间差异显著(p < 0.05)。

Fig. 5 Effects of simulated nitrogen deposition on element ratios of the *Sphagnum palustre* (A, C) and *Polytrichum commune* (B, D) litters (mean ± SE, n = 4). N0, N3, N6 and N12 represent nitrogen addition concentrations of 0, 3, 6 and 12 g·m⁻²·a⁻¹, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences at different nitrogen level at the same time periods (p < 0.05).

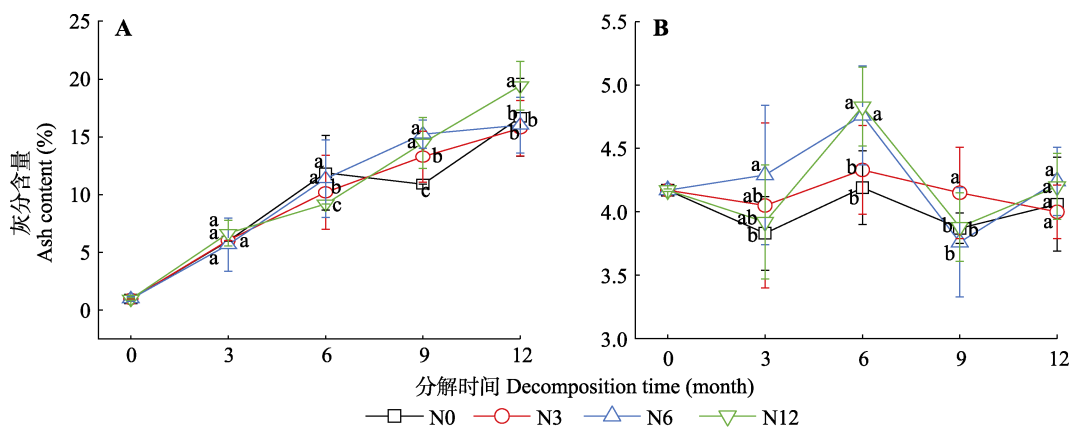


图6 模拟氮沉降对泥炭藓(A)和金发藓(B)凋落物灰分含量的影响(平均值±标准误, n = 4)。N0、N3、N6及N12分别表示氮添加浓度为0、3、6及12 g·m⁻²·a⁻¹。不同小写字母表示同一时间内不同氮浓度间差异显著(p < 0.05)。

Fig. 6 Effects of simulated nitrogen deposition on ash content of *Sphagnum palustre* (A) and *Polytrichum commune* (B) litters (mean ± SE, n = 4). N0, N3, N6 and N12 represent nitrogen addition concentrations of 0, 3, 6 and 12 g·m⁻²·a⁻¹, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences at different nitrogen level at the same time periods (p < 0.05).

3 讨论

3.1 模拟氮沉降对两种苔藓植物生长的影响

氮是植物生长的必需元素和湿地生态系统的重要限制元素(孙志高等, 2017)。Lamers等(2000)和Berendse等(2001)提出三阶段机制, 即泥炭藓属植物受氮限制时, 低浓度的氮沉降促进其生长; 当沉降增加到中等水平时, 氮不再限制其生长, 沉降的氮几乎能被全部吸收, 即使有多余的氮也被储存起来以备将来使用。然而, 当氮沉降进一步增加时, 植物体达到氮饱和, 便不再能保留所有的沉降氮。例如, Lamers等(2000)提出, 泥炭藓对大气氮输入的增加产生逻辑响应曲线, 当氮沉降量低于 $2 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 时, 氮沉降可导致泥炭藓属植物组织氮浓度增加, 而超过该浓度时泥炭藓植物组织氮含量逐渐趋于饱和, 本研究的实验结果与之一致。本研究发现, 泥炭藓对大气氮输入的增加也产生逻辑响应曲线, 当氮沉降量达到 $3 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 时, 泥炭藓氮含量不再显著增加, 植物体氮接近饱和(图7)。同时, N3 ($3 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)处理的泥炭藓高度增长量和净初级生产力均显著高于对照, 且随着氮浓度的持续增加, 泥炭藓的高度增长量和净初级生产量均降低(图2)。因此, 研究区泥炭藓的氮沉降阈值约为 $3 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 大于高纬度地区的贫营养泥炭地, 这与本研究的科学假设(1)一致。Wiedermann等(2009)和Granath等(2012)指出, 与低浓度氮沉降背景下的泥炭藓相比, 适应高浓度氮沉降背景的泥炭藓对外源氮输入的敏感度更低。研究区氮沉降背景值为 $3 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 远大于欧洲和北美泥炭地, 这可能会导致研究区泥炭藓的氮沉降负荷大于北方泥炭地。同时, 气候、地下水位和物种也可能是调节泥炭藓对氮添加响应的重要因素(Jauhiainen *et al.*, 1998; van der Heijden *et al.*, 2000b; Graham & Vitt, 2016; Wieder *et al.*, 2016)。有研究指出, 气候因子, 特别是生长后期降水和生长季干旱指数可能比大气氮沉降对泥炭藓生长的影响更为重要(Wieder *et al.*, 2016), 而研究区降水量远大于北方泥炭地。还有研究表明, 地下水位也会改变氮沉降对狭叶泥炭藓(*Sphagnum angustifolium*)生长的影响(Graham & Vitt, 2016), 而该研究区地下水位相对稳定(王涵等, 2020), 一定程度上提升了泥炭藓对氮沉降的耐受性(Gaudig *et al.*, 2020)。氮沉降对泥炭藓的影响还表现出物种特异性, Jauhiainen等(1998)观察

到, 氮添加对阔边泥炭藓(*Sphagnum warnstorffii*)的生长有负面影响, 但对小叶泥炭藓(*S. angustifolium*)没有影响。van der Heijden等(2000a)观察到, 氮添加对疣泥炭藓(*S. papillosum*)的生长有积极影响, 而对波罗的海泥炭藓(*S. balticum*)没有影响。本研究区的泥炭藓是否对氮沉降有更强的耐受性还不得而知, 但有研究表明泥炭藓相比泥炭藓属其他物种有更强的保水能力和抗旱性(柴岫, 1990)。

另外, 本研究发现, 氮沉降对金发藓与泥炭藓生长的影响存在差异, 这验证了我们的科学假设(2)。本研究中, 低浓度的N3处理也促进了金发藓高度的增加, 但N6和N12却抑制了金发藓的高度生长, 表明金发藓对氮沉降的响应较泥炭藓更加灵敏。但是, 该结论与其他研究有一定差异。有研究发现, 对比泥炭藓, 人工施氮处理更有利于直叶金发藓(*Polytrichum strictum*)生长(Mitchell *et al.*, 2002)。同时, 有关温带泥炭地的研究表明, 高氮处理($6.4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)的第4和第5年, 尖叶泥炭藓(*S. capillifolium*)的高度生长和覆盖度显著降低, 而直叶金发藓的高度生长和覆盖度显著增加。经过5年的高氮负荷后, 尖叶泥炭藓体内氮含量接近饱和, 短期内直叶金发藓可以将过剩的氮分配给生长, 表现出一定的竞争优势(Juutinen *et al.*, 2016)。相比其他研究, 本研究区的金发藓对氮沉降的耐受性比泥炭藓更差, 持续的氮沉降可能会优先抑制金发藓生长。其可能的原因在于金发藓对氮的转移能力较差, 而部分泥炭藓物种能够高效吸收氮, 并转移多余的氮至植物体死细胞

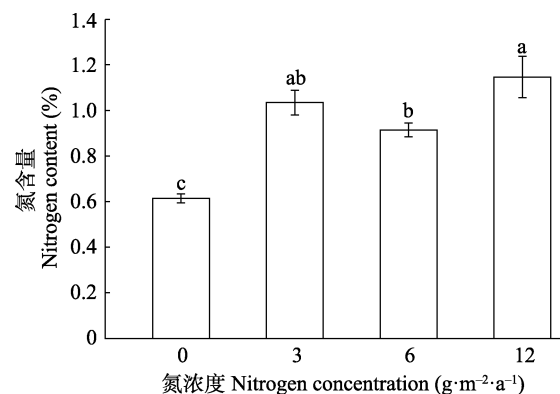


图7 模拟氮沉降对泥炭藓氮含量的影响(平均值 \pm 标准误, $n = 4$)。不同小写字母表示不同氮处理间差异显著($p < 0.05$)。Fig. 7 Effects of simulated nitrogen deposition on the total nitrogen content of *Sphagnum palustre* (mean \pm SE, $n = 4$). Different lowercase letters indicate significant differences at different nitrogen levels ($p < 0.05$).

中从而避免中毒(Fritz *et al.*, 2014)。同时, 研究区的灌丛和生长更高的金发藓对泥炭藓有部分遮阴处理, 可以营造更为湿润的微环境, 从而减缓高氮沉降对泥炭藓的抑制作用(Wieder *et al.*, 2016)。

3.2 模拟氮沉降对两种苔藓植物凋落物分解的影响

本研究发现, 氮沉降对两种苔藓凋落物分解有一定影响, 但并不是随氮浓度的增加而简单地促进或抑制。不同物种在不同分解时期对氮沉降的响应存在差异。泥炭藓凋落物的质量损失和碳的释放主要发生在分解的前6个月, 并且该阶段氮沉降对泥炭藓的分解有一定抑制作用, 如高浓度氮沉降下泥炭藓的质量残留率显著高于对照(图3A)。有研究表明, 施氮处理下调落物的分解速率会随着分解时间的推移而降低, 原因可能是生物活性更强的化合物逐渐减少, 同时更耐腐烂的化合物相对增加(Wang *et al.*, 2004), 故大部分泥炭藓分解发生在前4-6个月(Johnson & Damman, 1991)。另外, Currey等(2009)报道, 分解前期, NH_4^+ 处理显著增强了不稳定形式碳的潜在矿化, 而参与更复杂形式碳分解的酶(如纤维生物水解酶(CBH))的潜在活性略有下降, 氮似乎会抑制分解顽固性碳的胞外酶的活性(Fog, 1988; Gallo *et al.*, 2004; Currey *et al.*, 2009), 从而可能抑制泥炭藓凋落物前期分解。分解12个月后, N3较CK起到促进作用, N6和N12却表现为抑制作用(图3A)。这与Hogg等(1994)发现外源氮增加不会简单地加速凋落物分解的研究结果基本一致。前期研究表明, 适量的氮输入可增加微生物在分解过程中所需的土壤氮, 使微生物的氮限制得到缓解, 从而促进有机物降解(Mack *et al.*, 2004)。同时, 适当的氮沉降量会显著降低泥炭藓凋落物C:N, 酚氧化酶活性增加, 酚类物质减少, 从而促进泥炭藓凋落物分解(Bragazza *et al.*, 2006, 2012; Gerdol *et al.*, 2007) (图5A)。相似的是, 本研究中较低浓度氮沉降量也会降低泥炭藓凋落物C:N, 减少酚类物质含量(图4E, 图5A)。然而, Freeman等(2004)证实 NH_4^+ 与可溶性多酚发生直接反应, 产生能够抵抗微生物降解的化合物。并且, 高氮输入可能导致土壤酸化, 抑制微生物活性, 从而降低凋落物的分解速率(Min *et al.*, 2011)。不同于泥炭藓, 本研究中金发藓凋落物的质量损失则发生在整个分解过程中, 并且氮沉降对金发藓凋落物整个分解过程都呈现出显著抑制作用(图3B)。有证据表明, 金发藓也不容易分解, 但耐分解能力

要低于泥炭藓, 且其质量损失往往发生于整个分解过程(Shelley *et al.*, 2021)。同时, 研究表明, 酚类化合物能够有效抑制金发藓酚氧化酶的活性, 从而降低凋落物的分解速率(Freeman *et al.*, 2001)。本研究中的金发藓凋落物酚类物质的含量并没有随氮沉降量增加而减少, 仅仅随着分解时间变化而变化, 且12个月后酚类物质含量显著增加(图4F), 表明后期酚类物质增加可能是抑制金发藓凋落物分解的原因之一。另外, 氮沉降对金发藓与泥炭藓分解过程的影响不同可能与两者的化学属性有关。本研究发现, 泥炭藓分解一年以后质量残留率的平均值为105.99%, 而金发藓的质量残留率仅为70.79%。通常认为, 凋落物分解受自身氮含量、C:N和总酚:N的影响, 初始氮含量越高、C:N和总酚:N越低的凋落物越容易被微生物分解利用, 其分解速率越快(Bragazza *et al.*, 2006; 霍利霞等, 2019)。本研究中, 金发藓凋落物的初始氮含量是泥炭藓凋落物的1.4倍, C:N也低于泥炭藓。相反, 也有研究认为凋落物C:N越高, 分解越快(Limpens & Berendse, 2003)。本研究中, 两种苔藓植物绝大部分初始化学属性与凋落物残留物质含量显著相关(图8), 这意味着苔藓植物的化学属性在凋落物分解中也起了很大作用。类似的是, 有研究发现分解过程中凋落物C、N含量的变化更大程度取决于植物本身的初始化学属性和土壤环境, 而不是氮沉降量(Manninen *et al.*, 2016; Shelley *et al.*, 2021)。

本研究中, 酚类物质不仅受到氮沉降的影响, 更是在不同物种和分解时期表现出差异, 且两种苔藓凋落物的最终总酚含量均呈增加趋势(图4)。泥炭藓和金发藓的酚类物质含量随氮浓度增加而显著低于CK, 氮沉降促进了泥炭藓和金发藓凋落物总酚的释放。这与Bragazza和Freeman (2007)的研究结果相一致, 他们发现氮浓度的增加导致泥炭藓凋落物中多酚浓度显著降低。其可能的原因解释为凋落物中氮浓度和多酚浓度呈反比的关系支持了反-泥炭藓酸苯丙烷代谢的观点。事实上, 反-泥炭藓酸已被研究证明是通过苯丙氨酸解氨酶的酶促反应合成, 但是苯丙氨酸也是蛋白质生物合成的前体, 所以这种反比关系存在于蛋白质和多酚的合成过程中(Rasmussen *et al.*, 1995)。因此, 任何促进蛋白质生物合成的条件都会导致苯丙衍生多酚的减少(Margna, 1977; Bragazza & Freeman, 2007)。

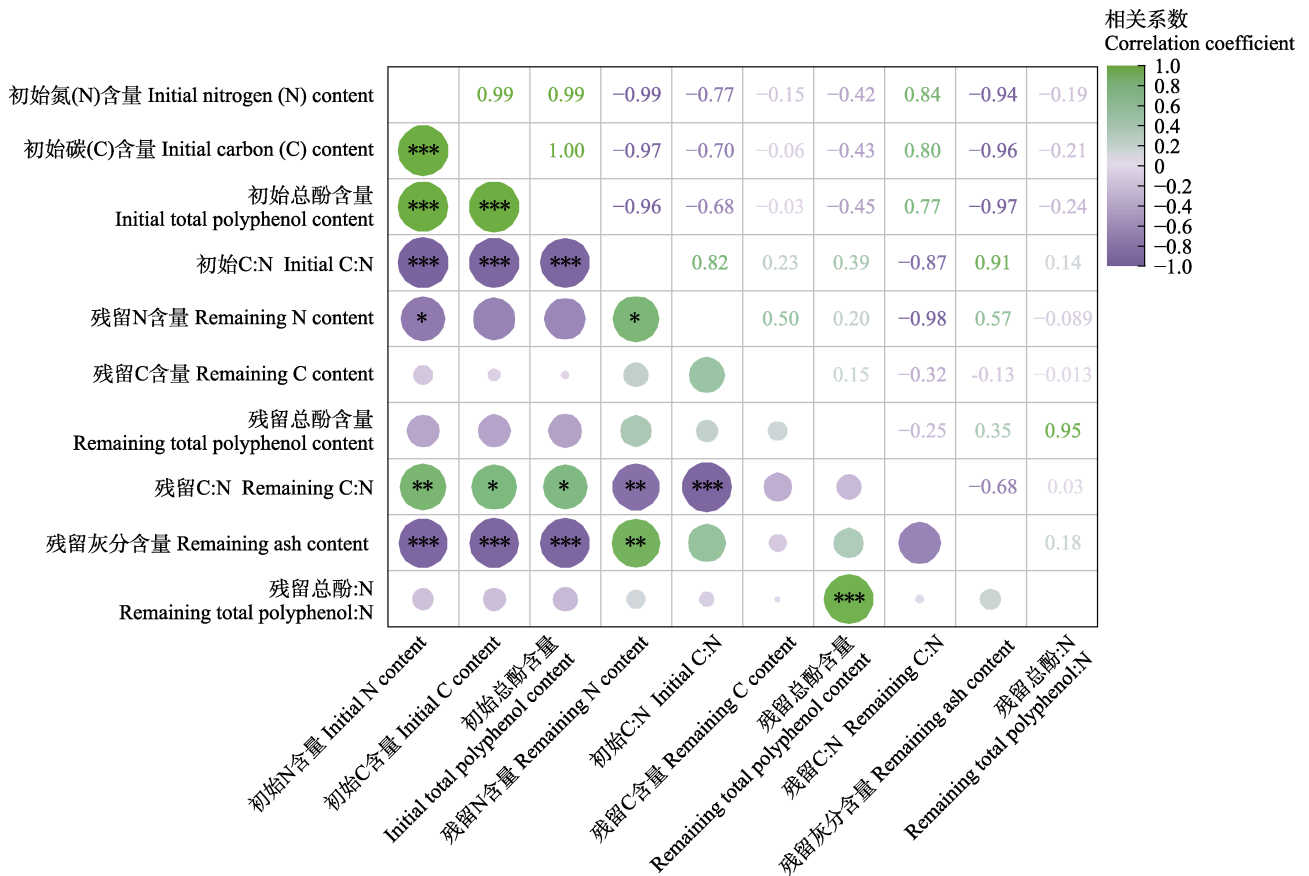


图8 苔藓植物初始化学组分与凋落物分解指标的相关性。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 8 Correlation between the initial chemical traits and the decomposition indicators of two bryophytes litters. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

值得注意的是, 泥炭藓和金发藓在分解6个月时的质量残留率差异并不大(泥炭藓为83.61%, 金发藓为78.26%) (图3)。甚至两种苔藓凋落物分解一年以后, 金发藓凋落物的总碳含量略高于泥炭藓(图4)。这表明有机物的降解在泥炭藓和金发藓之间并无显著差异, 而最终的分解差异可能出现在无机物方面。更为有趣的是, 泥炭藓凋落物最终质量残留率超过100%, 且灰分含量一直增加。有学者指出, 由于泥炭有机、无机胶体和有机-无机复合胶体的表面带电荷, 因而能够从液相介质中吸收带有相反电荷的离子(柴岫, 1990; Wang *et al.*, 2018)。同时, 本研究区的泥炭藓物种持水率高达23.8 (即水分质量为其干质量的23倍), 是中央泥炭藓(*Sphagnum centrale*)凋落物持水率的2倍多(马进泽, 2018), 单位面积最大持水量($364.64 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$)分别是卵叶泥炭藓(*S. ovatum*) ($160.72 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$)和偏叶泥炭藓(*S. subsecundum*) ($80.68 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$)的2倍和4倍多(麻俊虎等, 2017)。这在一定程度上论证了该研究区泥炭藓

具有超强的吸水能力。同时, 有研究表明, 吸水能力强的泥炭藓往往具有大量的阳离子交换点, 使得泥炭藓凋落物能够大量吸附环境中的金属离子(Wang *et al.*, 2018; 黄玉冰等, 2021)。然而, 金属离子恰是灰分的主要成分, 金属离子的增加会导致灰分含量增加, 从而影响凋落物质量残留率。无独有偶, 马进泽(2018)在大九湖泥炭地的泥炭藓分解实验中发现泥炭藓凋落物分解3年后干质量较初始值有所增加。刘雪飞等(2020)也在鄂西南高山湿地的研究发现, 丘间生境下的泥炭藓凋落物最终残留率达到100.67%, 较初始值的100%也有所增加。因此, 我们推断本研究中泥炭藓分解过程中质量增加的异常现象很可能与其对离子的吸附有关。当然, 泥炭藓对不同离子是否存在选择性吸附, 吸附的离子是否进一步影响微生物活性, 从而调控泥炭藓的分解过程, 还需要进一步研究, 同时这可能会指引我们重新认识泥炭藓的分解过程。

另外, Li和Vitt (1997)指出以泥炭藓占绝对优势

的地被层几乎可以吸收大气氮沉降的50%–70%。本研究的部分实验数据也证实,高氮浓度处理下的泥炭藓氮含量较CK显著增加(图7),泥炭藓层对氮沉降有一定截留作用。因此,氮沉降对贫营养泥炭地苔藓层凋落物分解的影响还可能受到地上苔藓植物拦截作用的限制。然而,贫营养泥炭地氮沉降研究因实验物种和区域跨度的不同,研究结论差异很大。此外,地上生态系统与地下分解过程的整体认识不够也会导致研究结果存在片面性。DeForest等(2004)指出,由于氮可获得性增加将影响地上植物群落结构,改变凋落物化学组分,影响土壤酶活性,最终可能会深刻改变泥炭藓湿地碳汇功能。因此,为充分理解氮沉降对泥炭藓湿地的影响,后续实验研究应兼顾地上和地下过程。但是,本研究还是能够说明,当前氮沉降背景或氮沉降加倍情况下,鄂西南贫营养泥炭地2种优势苔藓植物对氮沉降有一定耐受性,甚至促进其生长,从而提升该地区贫营养泥炭地的固碳潜力。尽管如此,我们依然要关注氮沉降持续增加对该生态系统带来的其他负面影响,这关乎该类独特生态系统的保护与管理。

致谢 感谢中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室开放课题(KXYSWS1904)资助。

参考文献

- Ainsworth EA, Gillespie KM (2007). Estimation of total phenolic content and other oxidation substrates in plant tissues using Folin-Ciocalteu reagent. *Nature Protocols*, 2, 875-877.
- Berendse F, van Breemen N, Rydin H, Buttler A, Heijmans M, Hoosbeek MR, Lee JA, Mitchell E, Saarinen T, Vasander H, Wallén B (2001). Raised atmospheric CO₂ levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in *Sphagnum* bogs. *Global Change Biology*, 7, 591-598.
- Bragazza L, Buttler A, Habermacher J, Brancaloni L, Gerdol R, Fritze H, Hanajík P, Laiho R, Johnson D (2012). High nitrogen deposition alters the decomposition of bog plant litter and reduces carbon accumulation. *Global Change Biology*, 18, 1163-1172.
- Bragazza L, Freeman C (2007). High nitrogen availability reduces polyphenol content in *Sphagnum* peat. *Science of the Total Environment*, 377, 439-443.
- Bragazza L, Limpens J, Gerdol R, Grosvernier P, Tahvanainen T (2010). Nitrogen concentration and $\delta^{15}\text{N}$ signature of ombrotrophic *sphagnum* mosses at different N deposition levels in europe. *Global Change Biology*, 11, 106-114.
- Bragazza L, Freeman C, Jones T, Rydin H, Limpens J, Fenner N, Ellis T, Gerdol R, Hájek M, Hájek T, Iacumin P, Kutnar L, Tahvanainen T, Toberman H (2006). Atmospheric nitrogen deposition promotes carbon loss from peat bogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 19386-19389.
- Bragazza L, Limpens J (2004). Dissolved organic nitrogen dominates in European bogs under increasing atmospheric N deposition. *Global Biogeochemical Cycles*, 18, GB4018. DOI: 10.1029/2004GB002267.
- Bu ZJ, Rydin H, Chen X (2011). Direct and interaction-mediated effects of environmental changes on peatland bryophytes. *Oecologia*, 166, 555-563.
- Bubier JL, Moore TR, Bledzki LA (2007). Effects of nutrient addition on vegetation and carbon cycling in an ombrotrophic bog. *Global Change Biology*, 13, 1168-1186.
- Chai X (1990). *Peatland*. Geological Publishing House, Beijing. [柴岫 (1990). 泥炭地学. 地质出版社, 北京.]
- Chen LD, Zhang QC, Chen JJ, Xiao ZJ, Huang BJ (2020). Monthly dynamics in leaf calorific value and ash content of five dominant broad-leaved tree species in eastern Jilin Province. *Journal of Beihua University (Natural Science)*, 21, 23-28. [陈连栋, 张启昌, 陈建军, 肖泽君, 黄兵军 (2020). 吉林省东部5种主要阔叶树种叶片热值及灰分含量月变化. 北华大学学报(自然科学版), 21, 23-28.]
- Clymo RS (1970). The growth of *Sphagnum*: methods of measurement. *Journal of Ecology*, 58, 13-49.
- Clymo RS, Hayward PM (1982). The ecology of *Sphagnum*// Smith AJE. *Bryophyte Ecology*. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Currey PM, Johnson D, Sheppard LJ, Leith ID, Toberman H, van der Wal R, Dawson LA, Artz RRE (2009). Turnover of labile and recalcitrant soil carbon differ in response to nitrate and ammonium deposition in an ombrotrophic peatland. *Global Change Biology*, 16, 2307-2321.
- DeForest JL, Zak DR, Pregitzer KS, Burton AJ (2004). Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 965-971.
- Fog K (1988). The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biological Reviews*, 63, 433-462.
- Freeman C, Ostle N, Kang H (2001). An enzymic "latch" on a global carbon store. *Nature*, 409, 149.
- Freeman C, Ostle NJ, Fenner N, Kang H (2004). A regulatory role for phenol oxidase during decomposition in peatlands. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 1663-1667.
- Fritz C, Lamers LPM, Riaz M, van den Berg LJJ, Elzenga TJTM (2014). *Sphagnum* mosses—Masters of efficient N-uptake while avoiding intoxication. *PLoS ONE*, 9, e79991. DOI: 10.1371/journal.pone.0079991.
- Fritz C, van Dijk G, Smolders AJP, Pancotto VA, Elzenga

- TJTM, Roelofs JGM, Grootjans AP (2012). Nutrient additions in pristine Patagonian *Sphagnum* bog vegetation: Can phosphorus addition alleviate (the effects of) increased nitrogen loads. *Plant Biology*, 14, 491-499.
- Gallo M, Amonette R, Lauber C, Sinsabaugh RL, Zak DR (2004). Microbial community structure and oxidative enzyme activity in nitrogen-amended north temperate forest soils. *Microbial Ecology*, 48, 218-229.
- Galloway JN, Townsend AR, Erismann JW, Bekunda M, Cai Z, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008). Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889-892.
- Gaudig G, Krebs M, Joosten H (2020). *Sphagnum* growth under N saturation: interactive effects of water level and P or K fertilization. *Plant Biology*, 22, 394-403.
- Gerdol R, Petraglia A, Bragazza L, Iacumin P, Brancaleoni L (2007). Nitrogen deposition interacts with climate in affecting production and decomposition rates in *Sphagnum* mosses. *Global Change Biology*, 13, 1810-1821.
- González E, Rochefort L, Boudreau S, Hugron S, Poulin M (2013). Can indicator species predict restoration outcomes early in the monitoring process? A case study with peatlands. *Ecological Indicators*, 32, 232-238.
- Gorham E (1991). Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications*, 1, 182-195.
- Graham JA, Vitt DH (2016). The limiting roles of nitrogen and moisture on *Sphagnum angustifolium* growth over a depth to water table gradient. *Plant and Soil*, 404, 427-439.
- Granath G, Strengbom J, Rydin H (2012). Direct physiological effects of nitrogen on *Sphagnum*: a greenhouse experiment. *Functional Ecology*, 26, 353-364.
- Gu XN, Bu ZJ, Ge JL, Liu SS, Jiang T, Lu M, Guo ZY, Ding JZ (2016). Effect of water table and neighbor on three mosses in Hani Peatland in Changbai Mountains. *Bulletin of Botanical Research*, 36, 683-691. [谷晓楠, 卜兆君, 葛佳丽, 刘莎莎, 蒋涛, 卢孟, 郭震宇, 丁继昭 (2016). 潜水位和邻体对长白山哈泥泥炭地3种苔藓的影响. 植物研究, 36, 683-691.]
- Gunnarsson U, Rydin H (2000). Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities. *New Phytologist*, 147, 527-537.
- Hogg EH, Malmer N, Wallén B (1994). Microsite and regional variation in the potential decay rate of *Sphagnum magellanicum* in south Swedish raised bogs. *Ecography*, 17, 50-59.
- Huang YB, Zhao TT, Xiang W, Zhao YP, Liu Y (2021). Stability of organic iron complexes in Dajiuhu Peats and its ecological significance. *Earth Science*, 46, 1862-1870. [黄玉冰, 赵甜甜, 向武, 赵云鹏, 刘洋 (2021). 大九湖泥炭沼泽源铁有机配合物的络合稳定性及其生态环境意义. 地球科学, 46, 1862-1870.]
- Huo LX, Hong M, Zhao B, Gao HY, Ye H (2019). Effects of increased nitrogen deposition and changing rainfall patterns on litter decomposition in a desert grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 2139-2146. [霍利霞, 红梅, 赵巴音那木拉, 高海燕, 叶贺 (2019). 氮沉降和降雨变化对荒漠草原凋落物分解的影响. 生态学报, 39, 2139-2146.]
- Jauhainen J, Silvola J, Vasander H (1998). The effects of increased nitrogen deposition and CO₂ on *Sphagnum angustifolium* and *S. warnstorffii*. *Annales Botanici Fennici*, 35, 247-256.
- Jia YL (2016). *Study on the Temporal and Spatial Pattern of Atmospheric Nitrogen Deposition in China and the World*. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Science, Beijing. [贾彦龙 (2016). 中国及全球大气氮沉降的时空格局研究. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京.]
- Johnson LC, Damman AWH (1991). Species-controlled *Sphagnum* decay on a south Swedish raised bog. *Oikos*, 61, 234-242.
- Juutinen S, Moore TR, Laine AM, Bubier JL, Tuittila ES, de Young A, Chong M (2016). Responses of the mosses *Sphagnum capillifolium* and *Polytrichum strictum* to nitrogen deposition in a bog: growth, ground cover, and CO₂ exchange. *Botany*, 94, 127-138.
- Kivimäki SK, Sheppard LJ, Leith ID, Grace J (2013). Long-term enhanced nitrogen deposition increases ecosystem respiration and carbon loss from a *Sphagnum* bog in the scottish borders. *Environmental and Experimental Botany*, 90, 53-61.
- Lamers LPM, Bobbink R, Roelofs JGM (2000). Natural nitrogen filter fails in polluted raised bogs. *Global Change Biology*, 6, 583-586.
- Lang SI, Cornelissen JHC, Klahn T, van Logtestijn RSP, Broekman R, Schweikert W, Aerts R (2009). An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *Journal of Ecology*, 97, 886-900.
- Le TB, Wu J, Gong Y (2021). Vascular plants regulate responses of boreal peatland *Sphagnum* to climate warming and nitrogen addition. *Science of the Total Environment*, 819, 152077. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.152077.
- Li XL, Zhou JS, Mou L, Wang H, Bu GJ, Wu L (2021). Effects of simulated nitrogen deposition on decomposition of *Sphagnum* in a subalpine wetland, south-western Hubei Province. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 27, 916-922. [李小玲, 周建山, 牟利, 王涵, 卜贵军, 吴林 (2021). 模拟氮沉降对鄂西南亚高山湿地泥炭藓(*Sphagnum*)凋落物分解的影响. 应用与环境生物学报, 27, 916-922.]
- Li Y, Vitt DH (1997). Patterns of retention and utilization of aerially deposited nitrogen in boreal peatlands. *Ecoscience*, 4, 106-116.

- Limpens J, Berendse F (2003). How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing *Sphagnum*. *Oikos*, 103, 537-547.
- Limpens J, Granath G, Gunnarsson U, Aerts R, Bayley S, Bragazza L, Bubier J, Buttler A, van den Berg LJJ, Francez AJ, Gerdol R, Grosvernier P, Hoosbeek MR, Hotes S, Ilomets M, *et al.* (2011). Climatic modifiers of the response to nitrogen deposition in peat-forming *Sphagnum* mosses: a meta-analysis. *New Phytologist*, 191, 496-507.
- Liu L, Greaver TL (2010). A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 13, 819-828.
- Liu XF, Wu L, Wang H, Hong L, Xiong LJ (2020). Growth and decomposition characteristics of *Sphagnum* in a subalpine wetland, southwestern Hubei, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 228-235. [刘雪飞, 吴林, 王涵, 洪柳, 熊莉军 (2020). 鄂西南亚高山湿地泥炭藓的生长与分解. 植物生态学报, 44, 228-235.]
- Liu YY, Ma JZ, Bu ZJ, Wang SZ, Zhang XB, Zhang TY, Liu SS, Fu B, Kang Y (2018). Effect of geographical sources and biochemical traits on plant litter decomposition in a peatland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 713-722. [刘媛媛, 马进泽, 卜兆君, 王升忠, 张雪冰, 张婷玉, 刘莎莎, 付彪, 康媛 (2018). 地理来源与生物化学属性对泥炭地植物残体分解的影响. 植物生态学报, 42, 713-722.]
- Luan J, Wu J, Liu S, Roulet N, Wang M (2019). Soil nitrogen determines greenhouse gas emissions from northern peatlands under concurrent warming and vegetation shifting. *Communications Biology*, 2, 132. DOI: 10.1038/s42003-019-0370-1.
- Ma JH, Li DH, Peng T, Li F, Wen HB, Mo XM, Zhou JZ (2017). Study on water-holding characteristics of five *Sphagnum* species in Dushan *Sphagnum* wetland. *Molecular Plant Breeding*, 15, 1170-1176. [麻俊虎, 李大华, 彭涛, 李飞, 文浩斌, 莫秀模, 周建忠 (2017). 独山泥炭藓沼泽湿地五种泥炭藓植物持水特性研究. 分子植物育种, 15, 1170-1176.]
- Ma JZ (2018). *The Simulation Study on Effects of Climate Warming on Plant Litter Decomposition in Peatland Basing on Three Experimental Modes*. PhD dissertation, Northeast Normal University, Jilin. [马进泽 (2018). 基于三种实验方式的气候变暖对泥炭地植物凋落物分解影响的模拟研究. 博士学位论文, 东北师范大学, 长春.]
- Mack MC, Schuur EAG, Bret-Harte MS, Shaver GR, Chapin III FS (2004). Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature*, 431, 440-443.
- Manninen S, Kivimäki S, Leith ID, Leeson SR, Sheppard LJ (2016). Nitrogen deposition does not enhance *Sphagnum* decomposition. *Science of the Total Environment*, 571, 314-322.
- Margna U (1977). Control at the level of substrate supply—An alternative in the regulation of phenylpropanoid accumulation in plant cells. *Phytochemistry*, 16, 419-426.
- Min K, Kang H, Lee D (2011). Effects of ammonium and nitrate additions on carbon mineralization in wetland soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 2461-2469.
- Mitchell E, Buttler A, Grosvernier P, Rydin H, Siegenthaler A, Gobat JM (2002). Contrasted effects of increased N and CO₂ supply on two keystone species in peatland restoration and implications for global change. *Journal of Ecology*, 90, 529-533.
- Rasmussen S, Peters G, Rudolph H (1995). Regulation of phenylpropanoid metabolism by exogenous precursors in axenic cultures of *Sphagnum fallax*. *Physiologia Plantarum*, 95, 83-90.
- Robert EC, Rochefort L, Garneau M (1999). Natural revegetation of two block-cut mined peatlands in eastern Canada. *Canadian Journal of Botany*, 77, 447-459.
- Shelley SJ, Brice DJ, Iversen CM, Kolka RK, Sebestyen SD, Griffiths NA (2021). Deciphering the shifting role of intrinsic and extrinsic drivers on moss decomposition in peatlands over a 5-year period. *Oikos*, 2022, e08584. DOI: 10.1111/oik.08584.
- Solberg S, Dobbertin M, Reinds GJ, Lange H, Andreassen K, Fernandez PG, Hildingsson A, de Vries W (2009). Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: a stand growth approach. *Forest Ecology and Management*, 258, 1735-1750.
- Stubbs TL, Kennedy AC, Reisenauer PE, Burns JW (2009). Chemical composition of residue from cereal crops and cultivars in dryland ecosystems. *Agronomy Journal*, 101, 538-545.
- Sun ZG, Song HL, Hu XY (2017). Response of germination and seedling growth of *Suaeda salsa* seeds from tidal marshes in the Yellow River Estuary to N/P ratio of soil. *Wetland Science*, 15, 10-19. [孙志高, 宋红丽, 胡星云 (2017). 黄河口潮滩碱蓬种子萌发与幼苗生长对土壤中氮磷比的响应. 湿地科学, 15, 10-19.]
- van der Heijden E, Jauhiainen J, Silvola J, Vasander H, Kuiper PJC (2000a). Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration and increased nitrogen deposition on growth and chemical composition of ombrotrophic *Sphagnum balticum* and oligo-mesotrophic *Sphagnum papillosum*. *Journal of Bryology*, 22, 175-182.
- van der Heijden E, Verbeek SK, Kuiper PJC (2000b). Elevated atmospheric CO₂ and increased nitrogen deposition: effects on C and N metabolism and growth of the peat moss *Sphagnum recurvum* P. Beauv. var. *mucronatum* (Russ.) Warnst. *Global Change Biology*, 6, 201-212.
- Wang H, Wu L, Xue D, Liu XF, Hong L, Mou L, Li XL (2020). Distribution and environmental characteristics of

- Sphagnum* peat bogs in Taishanmiao in Enshi City, Hubei Province. *Wetland Science*, 18, 266-274. [王涵, 吴林, 薛丹, 刘雪飞, 洪柳, 牟利, 李小玲 (2020). 湖北省恩施市太山庙泥炭藓泥炭沼泽分布及其环境特征研究. *湿地科学*, 18, 266-274.]
- Wang J, Huang JH (2001). Comparison of major nutrient release patterns in leaf litter decomposition in warm temperate zone of China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 25, 375-380. [王瑾, 黄建辉 (2001). 暖温带地区主要树种叶片凋落物分解过程中主要元素释放的比较. *植物生态学报*, 25, 375-380.]
- Wang WJ, Baldock JA, Dalal RC, Moody PW (2004). Decomposition dynamics of plant materials in relation to nitrogen availability and biochemistry determined by NMR and wet-chemical analysis. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 2045-2058.
- Wang YL, Xiang W, Yang WL, Yan S, Bao ZY, Liu Y (2018). Photo-stability of iron-phenolic complexes derived from peatland upon irradiation in waters under simulated sunlight. *Chemical Geology*, 485, 14-23.
- Ward SE, Ostle NJ, Oakley S, Quirk H, Henrys PA, Bardgett RD (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated by vegetation composition. *Ecology Letters*, 16, 1285-1293.
- Wieder RK, Vile MA, Albright CM, Scott KD, Vitt DH, Quinn JC, Burke-Scoll M (2016). Effects of altered atmospheric nutrient deposition from Alberta oil sands development on *Sphagnum fuscum* growth and C, N and S accumulation in peat. *Biogeochemistry*, 129, 1-19.
- Wiedermann MM, Gunnarsson U, Ericson L, Nordin A (2009). Ecophysiological adjustment of two *Sphagnum* species in response to anthropogenic nitrogen deposition. *New Phytologist*, 181, 208-217.
- Zhou YY, Huang YX, Peng XX, Xu JF, Hu YK (2021). *Sphagnum* response to nitrogen deposition and nitrogen critical load—A meta-analysis. *Global Ecology and Conservation*, 30, e01791. DOI: 10.1016/j.gecco.2021.e01791.

责任编辑: 刘菊秀 责任编辑: 赵航