

苔藓植物生态功能研究新进展*

田维莉¹ 孙守琴^{2**}

(¹ 四川师范大学生命科学学院, 成都 610101; ² 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所山地环境演变与生态调控重点实验室, 成都 610041)

摘要 苔藓植物是一种形体微小、结构简单的高等植物, 是水生向陆生的一种过渡形式, 是高等植物中最原始的类群。随着研究的发展, 人们越来越意识到苔藓植物在生态系统结构和功能中具有非常重要的作用, 而且对苔藓在生物监测、水土保持、森林更新等方面已有一些研究和综述。本文针对目前环境科学研究中的一些热点问题, 从全球气候变化、生态系统 C、N、P 循环等方面对近年来苔藓植物的生态功能研究方面的新进展进行了综述, 以期加深人们对苔藓的认识并促进苔藓植物生态功能的进一步深入研究。

关键词 苔藓植物; 气候变化; 生态功能; 物质循环

中图分类号 X173 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)6-1265-05

Ecological functions of bryophyte: Recent research progress. TIAN Wei-li¹, SUN Shou-qin^{2**} (¹ School of Life Science, Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China; ² Key Laboratory of Mountain Environment Evolvment and Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(6): 1265–1269.

Abstract: Bryophyte is a kind of higher plants with small size and simple structure, being the transitional form from aquatic to terrestrial and the most original group of existing higher plants. With the development of scientific research, people realized more and more the important roles of bryophyte in the structure and function of ecosystem. Some researches were made on the roles of bryophyte in environmental bio-monitoring, water and soil conservation, and forest regeneration. Aiming at the hotspots in environmental sciences research, and from the viewpoints of global climate change and ecosystem carbon, nitrogen, and phosphorus cycles, this paper summarized the recent research progress in the ecological functions of bryophyte, which could be helpful to deepen our understanding on bryophyte and to promote the researches of its ecological functions.

Key words: bryophyte; climate change; ecological function; nutrient cycle.

苔藓植物为一种结构简单的高等植物, 是水生向陆生的一种过渡形式, 是现存高等植物中最原始的类群。然而, 过去关于生态系统的研究中, 苔藓植物由于本身形体微小, 加上物种鉴定困难以及大部分研究者对苔藓植物缺乏了解, 苔藓植物的功能往往被忽视。随着研究的发展, 人们越来越意识到苔藓植物在生态系统结构和功能中具有非常重要的作用, 因而研究有所深入。直至目前, 已有多人对苔藓

植物的生态功能有所阐述(吴玉环等, 2003; 叶吉等, 2004; 邓鹏, 2006; 刘俊华等, 2006; 庄强和周瑞玲, 2006), 然而已有的研究主要集中在生物指示监测、养分循环(主要是 N、P、K、Ca、Mg 等)、涵养水源和水土保持等方面, 对苔藓植物生态功能的理解还不够全面和深入, 对苔藓植物在目前生态环境研究中的热点领域(如: 气候变化、生态系统碳循环等)中的作用还涉及较少。针对这些问题, 本文从全球气候变化、生态系统碳、氮、磷循环等方面对近年来苔藓植物的生态功能研究方面的新进展进行了综述, 以期加深人们对苔藓的认识并促进苔藓植物生态功能的进一步深入研究。

* 国家自然科学基金青年基金项目(30900201)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZX2-YW-331-2 和 KZCX2-YW-BR-20)资助。

** 通讯作者 E-mail: shouqinsun@imde.ac.cn

收稿日期: 2010-12-09 接受日期: 2011-01-24

1 苔藓植物是森林生态系统的重要组成部分

苔藓植物是森林生态系统的重要组成部分,即使在养分限制和生态系统总体生产力下降的情况下,苔藓的生长依然不受影响,甚至能形成厚达 10 ~ 20 cm 的垫层 (Chapin *et al.*, 1987), 成为许多森林生态系统中非常重要的组分之一 (Ingerpuu *et al.*, 2005)。苔藓植物首先以广泛的盖度在生态系统中占据重要地位,一些温带雨林地面苔藓的盖度能达到 62% (Delucia *et al.*, 2003), 许多针叶林林下甚至几乎全为苔藓覆盖 (汪庆等, 1999)。这些大量覆盖在地表、岩石、腐木和树干的苔藓成为森林生态系统主要的生产者之一。研究报道,寒温带针叶林下苔藓的年净生产量为 $100 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 占总年净生产量的 6.7% ~ 50% (Chapin *et al.*, 1987); 温带森林的年净生产量为 $400 \sim 2500 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 其中苔藓的年产量可达 $200 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (Leith, 1975)。苔藓植物的存在能使森林光合组织生物量增加 41% ~ 145% (Díaz *et al.*, 2010)。中国苔藓植物资源非常丰富,例如长白山暗针叶林苔藓生物量达 $500 \sim 600 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 是草本生物量的 4.6 ~ 5.3 倍 (叶吉等, 2004)。贺兰山青海云杉林苔藓生物量达 $915 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 占林下总生物量的 95.3%, 约占青海云杉林总生物量的 7.2% (白学良等, 1998)。祁连山青海云杉林下苔藓层生物量为 $2418 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 占地被层的 99.3%, 占总生物量的 9.95% (王金叶等, 1998)。

2 苔藓植物对气候变化的响应和指示作用

随着气候变化的发生和加剧,苔藓植物物种组成、分布、生物多样性、丰富度等方面均面临着巨大变化 (Callaghan *et al.*, 2004)。例如, Dorrepaal 等 (2004) 表明,气温增加会导致泥炭藓 (*Sphagnum*) 形态和丰富度改变。Whinam 和 Copson (2006) 在澳大利亚麦加利岛的研究也发现,在 1996 年进行标记的 23 个泥炭藓样地中,2004 年还存在泥炭藓的样地仅有 14 个,说明气候变化减小了苔藓的分布范围。随着气候逐渐变暖,一些寒带生物群落中苔藓的物种多样性和分布可能由于维管植物的扩张而减少 (van Wijk *et al.*, 2003); 而随着土壤温度的增加,生态系统内一些喜温苔藓的种类和生物量可能增加 (Hill & Preston, 1998)。气候变化引起的生态系统上层植被的变化可能导致林下小气候如辐射等的变化,这些变化均将对苔藓的生长造成巨大影响,一些苔藓小生境的破坏可能导致某些苔藓种类处于濒危状态

(曹同等, 2006)。气候变暖间接导致的土壤 N/P 可利用性的增加,或者人为原因导致的大气氮沉降的增加,也可能使得适于贫营养环境的苔藓种类减少和一些适于富营养环境的苔藓种类增加 (Cornelissen *et al.*, 2007)。

Heijden 等 (2000) 和 Toet 等 (2006) 表明,大气 CO_2 的增加对泥炭藓的生长和光合有短期的促进作用,但对泥炭藓的呼吸却表现为持续的抑制 (Heijden *et al.*, 2000)。 CO_2 浓度的增加虽然对泥炭藓营养体组织氮含量和 C/N 影响不大 (Heijden *et al.*, 2000; Toet *et al.*, 2006), 却使苔藓孢子体氮含量降低 (Heijden *et al.*, 2000)。氮是植物生长的重要营养元素,但大气氮沉降的增加对泥炭藓的生长无促进作用,相反,苔藓体内氮积累量过高时对光合作用不利,过多的氮累积还会使苔藓体内水分含量降低,致使植物萎蔫 (Heijden *et al.*, 2000; Gerdol *et al.*, 2007)。其他气候因素变化如夏季干旱会导致苔藓总盖度下降 (Bates *et al.*, 2005), UV-B 增加会使苔藓生长速率和生物量下降 (Geheke, 1999)、细胞膜透性增加 (Niemi *et al.*, 2002)、光合色素组成发生变化 (Robinson *et al.*, 2005)。

苔藓是变水植物,与前面几种因素相比,温度和降水对苔藓生长的影响更加显著 (Bates *et al.*, 2005; Toet *et al.*, 2006)。Sonesson 等 (2002) 认为,温度和降水的适度增加对泥炭藓的生长表现为正效应。Dorrepaal 等 (2004) 用开顶式气候室 (OTC) 对泥炭藓进行增温研究也发现,增温使泥炭藓生长增加了 42% ~ 62%, 继而使得泥炭藓生物量增加。但 Bates 等 (2005) 表明,不同苔藓对温度和降水变化的反应不同。夏季干旱处理使苔藓总盖度及拟垂枝藓 (*Rhytidiadelphus squarrosus*) 和大湿原藓 (*Calliergonella cuspidate*) 盖度减少,但卷叶凤尾藓 (*Fissidens dubius*) 盖度却增加; 冬季增温导致拟细湿藓 (*Campyliadelphus chrysophyllus*) 盖度增加,而拟垂枝藓盖度及总的物种丰富度降低; 夏季降水增加时,仅拟垂枝藓 (*R. squarrosus*) 和拟细湿藓 (*C. chrysophyllus*) 盖度有所增加 (Bates *et al.*, 2005)。正是由于不同苔藓对温度和水分的响应差异,使得生态系统内苔藓物种组成在气候变化条件下发生改变 (Robrock *et al.*, 2007)。就温度和降水两种因素而言,Asada 等 (2003) 认为,降水对苔藓生长的影响要大于温度的影响,水文条件的变化将导致苔藓分布范围发生变化 (Robrock *et al.*, 2007)。

3 苔藓植物在陆地生态系统物质循环(C、P、N)中的作用

3.1 苔藓植物在生态系统碳循环中具有重要作用

苔藓植物通过生长和生理代谢直接或间接影响生态系统碳通量。苔藓植物通过光合作用从大气中吸收 CO_2 , 并将碳以生物量的形式固定在体内。有研究发现北方针叶林羽藓的净初级生产力(NPP)能达到 $20 \sim 80 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Bisbee *et al.*, 2001; Swanson & Flanagan, 2001)。亚北极地区夏初和夏末苔藓植物的 NPP 分别为 0.37 和 $0.46 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 而同一时期维管植物的 NPP 分别为 3.6 和 $1.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ (Carnioli *et al.*, 2009)。这表明, 苔藓植物对该生态系统地上总生物量的贡献较大, 尤其在夏末的贡献达到植被总固碳量的 25%。部分森林生态系统苔藓的生产力甚至能达到或者超过上层植被的生产力 (Chapin *et al.*, 1987; Gower *et al.*, 2001; Ruess *et al.*, 2003)。温带雨林地面苔藓的 CO_2 净吸收率为 $103 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (树附生苔藓的 CO_2 吸收率更大), 不同环境中泥炭藓的 NPP 能达到 $16 \sim 1656 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Turetsky, 2003; Vitt *et al.*, 2003)。Moren 和 Lindroth (2000) 发现, 苔藓光合作用累积的碳约为树木总初级生产量的 5%, 吸收的 CO_2 约为土壤 CO_2 排放量的 16%。120 a 的黑云山林中, 5—10 月苔藓光合作用吸收的 CO_2 能达到土壤 CO_2 排放量的 36% (Swanson & Flanagan 2001)。夏季一些地区苔藓光合作用有时甚至能占整个森林光合作用的 50% (Goulden & Crill, 1997)。

与巨大生物量形成对比的是, 苔藓凋落物的降解速率非常低且远低于维管植物 (Liu *et al.*, 2000)。与维管植物不同, 苔藓植物不能合成木质素, 但通常形成很难降解的有机物质 (Turetsky, 2003)。苔藓中含有大量多酚和非极性化合物, 这些化合物在苔藓组织中的以网状的结构存在 (Williams *et al.*, 1998), 从而保护细胞膜不易与微生物接触而降解 (Turetsky, 2003)。

除了通过碳累积与凋落物分解等方式直接影响生态系统碳循环, 苔藓植物还通过渗滤液影响微生物活性。苔藓渗滤液具有抗菌性 (Basile *et al.*, 1999), 从而影响微生物群落结构和活性 (Turetsky, 2003)。苔藓植物对微生物活性的这种抑制作用, 不仅影响苔藓自身的凋落物的降解, 而且抑制了其他凋落物的分解, 继而影响碳周转速率, 使碳能够较长时间的存在于凋落物库中, 减缓了向大气的释放。

此外, 森林生态系统中苔藓的存在常常会导致土壤温度、湿度、pH、气孔导度等的改变, 从而影响土壤呼吸以及 CO_2 向大气的释放并由此对生态系统碳循环造成巨大影响 (Turetsky, 2003)。

3.2 苔藓在陆地生态系统 N 循环中的作用

苔藓植物只有假根, 不能从着生基质中吸收养分, 但其巨大的表面积, 在拦截和吸持大气氮沉降中具有重要作用。除降水外, 来自树木、林冠的淋溶养分也是苔藓植物矿质养分的重要来源 (吴鹏程, 1998)。苔藓植物常常和蓝细菌如念珠藻 (*Nostoc* spp.) 共生, 从而具有生物固氮作用 (Rai *et al.*, 2000; DeLuca *et al.*, 2002; 吴玉环等, 2003)。例如, 苔类在夏威夷丛林中具有非常重要的固氮作用 (Vitousek, 1994), 南极地区苔藓-蓝藻共生体的固氮能力为 $46 \sim 192 \text{ mg N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Christie, 1987), 热带火山口附近由念球藻和泥炭藓形成的共生体 (*Hapalosiphon flexuosus-Sphagnum erythrocaly*) 的固氮能力能达到 $400 \text{ mg N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Sheridan, 1991)。在森林群落演替后期, 苔藓植物的这种固氮作用更为显著 (DeLuca *et al.*, 2002, 2007; Houle *et al.*, 2006)。然而, 早期的研究认为, 只有泥炭藓才与固氮菌共生而具有固氮能力 (Basilier, 1979), 后来, Brown (1982) 发现尖叶走灯藓 (*Plagiomnium cuspidatum*) 也有固氮菌并具有很强的固氮能力。此后的一些研究也证明了 Brown 的结论。Markham (2009) 还发现, 不同苔藓的固氮能力不同, 其中, 尖叶泥炭藓 (*Sphagnum capillifolium*) 的固氮能力约为赤茎藓 (*Pleurozium schreberi*) 的 11 倍, 季固氮速率分别为 193 和 $23 \text{ mg N} \cdot \text{m}^{-2}$ 。苔藓植物固定的氮量虽然有时在数值上并不高, 然而, 在营养元素缺乏的一些地区或群落, 苔藓植物所积累养分元素的归还作用对于维持生态系统的稳定和其他生物的正常生长具有极其重要意义 (Markham, 2009)。近年来, 更多的学者开始关注叶附生苔藓在森林生态系统氮循环过程中的重要作用, 尤其是叶附生群落内固氮菌对森林氮循环过程所产生的重要影响。叶附生群落的固氮作用可为其宿主群落内的高等植物提供 10% ~ 25% 的氮养分来源, 被认为是森林生态系统中重要的“氮库”之一 (周灵燕等, 2009)。另外, 与其在 C 循环中的作用相似, 苔藓植物本身降解速率很低, 而且苔藓植物的存在会减缓其他植物凋落物的降解速率, 因此, 能减缓有机氮的流失 (Turetsky, 2003)。

3.3 苔藓在陆地生态系统磷循环中的作用

磷是生物有机体不可或缺重要元素,也是细胞内一切生物化学作用基础。但是在生物地球化学循环中磷的循环是不完全循环,一旦从陆地进入海洋,磷便会大量沉积海底,从而离开整个循环体系,即使是陆地生态系统中的磷也会因与Ca和Fe结合而不能为植物所吸收利用,造成系统中磷的不足(郝占庆等,2005)。苔藓植物作为一种重要的磷库,对维持系统内磷的平衡具有重要作用。由于苔藓植物的外吸水特性、大量的阳离子交换点和不发达的角质层而产生的对离子吸收很低的阻力,使苔藓吸收了大量的溶解于体表水中的矿质元素(Brown,1982),有效地减少了系统中磷的损失。如美国新奥尔良的花旗杉(*Pseudotsuga menziesii*)林中,地表苔藓层虽仅为地上部分生物量的0.13%,但其对磷的吸收占到10%(Binkley & Graham,1981)。根据Chapin等(1987)的计算,云杉林中塔藓(*Hylocomium splendens*)和赤茎藓(*P. schreberi*)只占森林总生物量的6%,然而它们却占植物总磷库的17%之多。偏叶泥炭藓(*Sphagnum subsecundum*)、塔藓(*H. splendens*)和赤茎藓(*P. schreberi*)对磷的吸收能力均大于其下层的黑云杉(*Picea mariana*)细根(Chapin *et al.*,1987)。谢锦升等(2002)在对乔灌混交林N、P养分循环研究时发现,乔灌木混交林苔藓层的养分积累量高于草本层和灌木层,苔藓层的磷年归还量占总归还量的24.7%,是林分中养分归还的主体之一,在磷养分循环中发挥较好的作用。郝占庆等(2005)对不同苔藓盖度下土壤中的养分含量研究发现,没有苔藓覆盖的土壤中磷含量最高,并随苔藓盖度的增加土壤中磷含量有减少的趋势。该研究发现,长白山暗针叶林苔藓植物磷含量为 $3.17 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,是乔、灌、草总磷量的70.57%,超过了乔木磷含量,是草本植物磷含量的2.4倍、灌木磷含量的792倍,说明苔藓植物是该暗针叶林重要磷库。苔藓植物对磷的大量吸收导致了苔藓植物覆盖率越高,土壤中磷含量越低。此外,由于树附生苔藓巨大的生物量(叶吉等,2004),对磷的循环也起到一定作用。

总之,苔藓植物形体微小,但作为森林生态系统生产力和养分循环的重要组分,在生态系统的功能不可忽视。苔藓植物一方面对环境变化具有高度的敏感性;另一方面,苔藓植物由于具有非常大的年净生产量和生物量,因而在降水截留、水土保持、气候

变化、生态系统碳/氮/磷循环等方面均具有重要作用。尤其在近年来 CO_2 浓度升高、全球变暖及 CO_2 失汇等背景下,研究苔藓植物的生态功能对于解决一些热点环境问题具有促进作用。

参考文献

- 白学良,赵连梅,孙维,等.1998.苔藓植物物种多样性、生物量及生态学作用的研究.内蒙古大学学报(自然科学版),**29**(1):118-124.
- 曹同,朱瑞良,郭水良,等.2006.中国首批濒危苔藓植物红色名录简报.植物研究,**26**(6):756-762.
- 邓鹏.2006.苔藓植物生态功能的研究进展.中学生物学,**2**(9):6-8.
- 郝占庆,叶吉,姜萍,等.2005.长白山暗针叶林苔藓植物在养分循环中的作用.应用生态学报,**16**(12):2263-2266.
- 刘俊华,段代祥,许卉,等.2006.苔藓植物水文生态功能研究.滨州学院学报,**22**(6):57-61.
- 汪庆,贺善安,吴鹏程.1999.苔藓植物的多样性研究.生物多样性,**7**(4):332-339.
- 王金叶,车克均,傅辉恩,等.1998.祁连山水源涵养林生物量的研究.福建林学院学报,**18**:319-323.
- 吴鹏程.1998.苔藓植物生物学.北京:科学出版社.
- 吴玉环,程国栋,高谦.2003.苔藓植物的生态功能及在植被恢复与重建中的作用.中国沙漠,**23**:215-220.
- 谢锦升,蔡丽平,黄荣珍,等.2002.水土保持乔灌混交林N、P养分循环的研究.南京林业大学学报(自然科学版),**26**(5):27-31.
- 叶吉,郝占庆,戴冠华.2004.长白山暗针叶林苔藓植物生物量的研究.应用生态学报,**15**(5):737-740.
- 周灵燕,王中生,陈姝凝,等.2009.叶附生生物生态学研究进展.植物生态学报,**33**(5):993-1002.
- 庄强,周瑞玲.2006.苔藓植物的生态功能及其在园林中的应用.林业科技开发,**20**(3):92-95.
- Asada T, Warner BG, Banner A. 2003. Growth of mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada. *The Bryologist*, **106**:516-527.
- Basile A, Giordano S, Lopez-Saez JA, *et al.* 1999. Antibacterial activity of pure flavonoids isolated from mosses. *Phytochemistry*, **52**:1479-1482.
- Basilier K. 1979. Moss associated nitrogen fixation in some mire and coniferous forest environments around Uppsala Sweden. *Lindbergia*, **5**:84-88.
- Bates JW, Tothompson K, Grime P. 2005. Effects of simulated long-term climatic change on the bryophytes of a limestone grassland community. *Global Change Biology*, **11**:757-769.
- Binkley D, Graham RL. 1981. Biomass, production and nutrient cycling of mosses in an old growth Douglas fir forest. *Ecology*, **62**:1387-1389.
- Bisbee KE, Gower ST, Norman JM, *et al.* 2001. Environmental controls on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest. *Oecologia*, **129**:261-270.
- Brown DH. 1982. Mineral nutrition// Smith AJC, ed. *Bryophyte Ecology*. London: Chapman & Hall.
- Callaghan TV, Bjorn LO, Chernov Y, *et al.* 2004. Responses to projected changes in climate and UV-B at the species level. *Ambio*, **33**:418-435.
- Campoli M, Samson R, Michelsen A, *et al.* 2009. Nonvascular contribution to ecosystem NPP in a subarctic heath dur-

- ing early and late growing season. *Plant Ecology*, **202**: 41–53.
- Chapin FS, Oechel WC, vav Cheve K, *et al.* 1987. The role of mosses in the phosphorus cycling of an Alaskan black spruce forest. *Oecologia*, **4**: 310–315.
- Christie P. 1987. Nitrogen in two contrasting Antarctic bryophyte communities. *Journal of Ecology*, **75**: 73–94.
- Cornelissen JHC, Lang SI, Soudzilovskaia NA, *et al.* 2007. Comparative cryptogam ecology: A review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Annals of Botany*, **99**: 987–1001.
- DeLuca TH, Zackrisson O, Gentili F, *et al.* 2007. Ecosystem controls on nitrogen fixation in boreal feather moss communities. *Oecologia*, **152**: 121–130.
- DeLuca TH, Zackrisson O, Nilsson MC, *et al.* 2002. Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature*, **419**: 917–920.
- Delucia EH, Turnbull MH, Walcroft AS, *et al.* 2003. The contribution of bryophytes to the carbon exchange for a temperate rainforest. *Global Change Biology*, **9**: 1158–1170.
- Díaz IA, Sieving KE, Peña-Foxon ME, *et al.* 2010. Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest Ecology and Management*, **259**: 1490–1501.
- Dorrepaal E, Aerts R, Cornelissen JHC, *et al.* 2004. Summer warming and increased winter snow cover affect *Sphagnum fuscum* growth, structure and production in a sub-arctic bog. *Global Change Biology*, **10**: 93–104.
- Geheke C. 1999. Impacts of enhanced ultraviolet-B radiation on mosses in a subarctic heath ecosystem. *Ecology*, **80**: 1844–1851.
- Gerdol R, Petraglia A, Bragazza L, *et al.* 2007. Nitrogen deposition interacts with climate in affecting production and decomposition rates in *Sphagnum* mosses. *Global Change Biology*, **13**: 1810–1821.
- Goulden ML, Crill PM. 1997. Automated measurements of CO₂ exchange at the moss surface of a black spruce forest. *Tree Physiology*, **17**: 537–542.
- Gower ST, Krankina O, Olson RJ, *et al.* 2001. Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. *Ecological Applications*, **11**: 1395–1411.
- Heijden EV, Verbeek SK, Kuiper PJC. 2000. 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.
- Hill MO, Preston CD. 1998. The geographical relationships of British and Irish bryophytes. *Journal of Bryology*, **20**: 127–226.
- Houle D, Gauthier SB, Paquet S, *et al.* 2006. Identification of two genera of N₂-fixing cyanobacteria growing on three feather moss species in boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Botany*, **84**: 1025–1029.
- Ingerpuu L, Liira J, Pärtel M. 2005. Vascular plants facilitated bryophytes in a grassland experiment. *Plant Ecology*, **180**: 69–75.
- Leith HT. 1975. Primary productivity of the major vegetation units of the world// Lieth H, Whittaker RH, eds. Primary Productivity of the Biosphere. Berlin: Springer-Verlag: 203–214.
- Liu WY, Fox JED, Xu ZF. 2000. Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan, south-west China. *Ecological Research*, **15**: 435–447.
- Markham JH. 2009. Variation in moss-associated nitrogen fixation in boreal forest stands. *Oecologia*, **161**: 353–359.
- Moren AS, Lindroth A. 2000. CO₂ exchange at the floor of a boreal forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **101**: 1–14.
- Niemi R, Martikainen PJ, Silvola J, *et al.* 2002. Responses of two *Sphagnum* moss species and *Eriophorum vaginatum* to enhanced UV-B in a summer of low UV intensity. *New Phytologist*, **156**: 509–515.
- Rai AN, Soderback E, Bergman B. 2000. Cyanobacterium-plant symbioses. *New Phytologist*, **147**: 449–481.
- Robinson SA, Turnbull JD, Lovelock CE. 2005. Impact of changes in natural ultraviolet radiation on pigment composition, physiological and morphological characteristics of the Antarctic moss, *Grimmia antarctici*. *Global Change Biology*, **11**: 476–489.
- Robrock BJM, Limpens J, Breeuwer A, *et al.* 2007. Interspecific competition between *Sphagnum* mosses at different water tables. *Functional Ecology*, **21**: 805–812.
- Ruess RW, Hendrich RL, Burton AJ, *et al.* 2003. Coupling fine root dynamics with ecosystem carbon cycling in black spruce forest of interior Alaska. *Ecological Monographs*, **73**: 643–662.
- Sheridan RP. 1991. Nitrogenase activity by *Hapalosiphon flexuosus* associated with *Sphagnum-erythrocalyx* mats in the cloud forest on the volcano La Soufriere Guadeloupe French West Indies. *Biotropica*, **23**: 134–140.
- Sonesson M, Carlsson BA, Callaghan TV, *et al.* 2002. Growth of two peatforming mosses in subarctic mires: Species interactions and effects of simulated climate change. *Oikos*, **99**: 151–160.
- Swanson RV, Flanagan LB. 2001. Environmental regulation of carbon dioxide exchange at the forest floor in a boreal black spruce ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, **108**: 165–181.
- Toet S, Cornelissen JHC, Aerts R, *et al.* 2006. Moss responses to elevated CO₂ and variation in hydrology in a temperate lowland peatland. *Plant Ecology*, **182**: 27–40.
- Turetsky MR. 2003. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *The Bryologist*, **106**: 395–409.
- van Wijk MT, Clemmensen KE, Shaver GR, *et al.* 2003. Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: Generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change. *Global Change Biology*, **10**: 105–123.
- Vitousek P. 1994. Potential nitrogen fixation during primary succession in Hawaii Volcanoes National Park. *Biotropica*, **26**: 234–240.
- Vitt DH, Wieder RK, Halsey LA, *et al.* 2003. Response of *Sphagnum fuscum* to nitrogen deposition: A case study of ombrogenous peatlands in Alberta, Canada. *The Bryologist*, **106**: 235–245.
- Whinam J, Copson G. 2006. *Sphagnum* moss: An indicator of climate change in the sub-Antarctic. *Polar Record*, **42**: 43–49.
- Williams CJ, Yavitt JB, Wieder RK, *et al.* 1998. Cupric oxide oxidation products of northern peat and peat-forming plants. *Canadian Journal of Botany*, **76**: 51–62.

作者简介 田维莉,女,1983年6月出生,硕士研究生。研究方向为环境生态学。E-mail: lablerry@hotmail.com

责任编辑 王 伟