

氮沉降对泥炭地影响的研究进展*

曾 竞¹ 卜兆君^{1**} 王 猛² 马进泽¹ 赵红艳¹ 李鸿凯¹ 王升忠¹

(¹东北师范大学泥炭沼泽研究所, 湿地生态与植被恢复国家环保总局重点实验室, 长春 130024; ²Department of Geography and Global Environmental and Climate Change Centre, McGill University, Montreal H3A 0B9)

摘 要 泥炭地是全球碳循环中的重要碳库, 其养分贫乏的环境特征、生态过程和生态功能正受到氮沉降的影响。本文从 6 个方面就氮沉降对泥炭地生态系统的影响予以综述: (1) 泥炭地多受氮限制, 氮沉降增加土壤氮含量, 改变微生物群落组成, 促进细菌数量的增加, 提高微生物酶活性, 改变泥炭地的土壤环境; (2) 在高氮沉降的泥炭地中, 泥炭藓对氮的持留能力、传输能力和耐受能力均降低, 造成致毒效应, 并最终被喜氮的维管植物代替; (3) 氮沉降改变了泥炭地氮贫乏的状况, 对植被生产力的影响主要以促进为主; (4) 氮沉降增加维管植物氮的供应, 促进其生长, 而使泥炭藓处于光竞争的劣势地位, 改变泥炭藓及其与维管植物的种间关系; (5) 氮沉降改变植物体内氮磷比, 影响苔藓植物的繁殖与更新, 导致泥炭地植被物种组成的变化, 甚至引发植被演替; (6) 氮沉降通过与泥炭地地上和地下生物组分相互作用, 促进泥炭地分解, 严重威胁着泥炭地的碳库功能。最后, 文章指出了目前泥炭地氮沉降研究中存在的一些问题, 为泥炭地氮沉降进一步的研究提供参考。

关键词 泥炭藓; 碳库; 生产力; 分解; 生物多样性

中图分类号 S963 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2013)2-0473-09

Effects of nitrogen deposition on peatland: A review. ZENG Jing¹, BU Zhao-jun^{1**}, WANG Meng², MA Jin-ze¹, ZHAO Hong-yan¹, LI Hong-kai¹, WANG Sheng-zhong¹ (¹Key Laboratory for Wetland Conservation and Vegetation Restoration, State Environmental Protection Ministry, Northeast Normal University, Changchun 130024, China; ²Department of Geography and Global Environmental & Climate Change Centre, McGill University, Montreal H3A 0B9, Canada). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(2): 473–481.

Abstract: Peatland is an important carbon pool in global carbon cycle. Its oligotrophic environment, ecological processes, and ecological functions are affected by nitrogen deposition. This paper reviewed the effects of nitrogen deposition on peatland ecosystems from the following aspects: (1) the production in peatland is generally nitrogen-limited, while nitrogen deposition can change the peatland soil environment by increasing nitrogen availability, altering microbial composition, increasing bacterial quantity, and improving enzyme activity; (2) in high nitrogen deposition peatland, the nitrogen interception, translocation, and tolerance abilities of *Sphagnum* will be decreased, leading to the toxic effect on *Sphagnum* and its replacement by nitrophilous vascular plants; (3) nitrogen deposition may change the oligotrophic soil environment, and promote the productivity of peatland; (4) the increase of nitrogen supply may improve the growth of vascular plants, leading to the inferior position of *Sphagnum* in light competition and the alternation of interspecific relationships between *Sphagnum* and vascular plants; (5) nitrogen deposition will change the N/P ratio in plants, and then, affect the reproduction and regeneration of *Sphagnum*, which will bring about the changes of vegetation species composition, and therefore, vegetation succession in peatland; and (6) through the interaction of above- and belowground biological components, nitrogen deposition will accelerate peat decomposition, and weaken the role of peatland as a carbon pool. Some issues in the present related studies were addressed, and some

* 国家自然科学基金项目(40971036、30700055 和 40830535)和中央高校基本科研业务费专项资金(11GJHZ003)资助。

** 通讯作者 E-mail: buzhaojun@nenu.edu.cn

收稿日期: 2012-09-13 接受日期: 2012-11-13

suggestions for the further researches were offered.

Key words: *Sphagnum*; carbon pool; productivity; decomposition; biodiversity.

泥炭地通常是生长沼生植物、水分潴积、积累泥炭的湿地生态系统。全球一半以上的泥炭是由泥炭藓(*Sphagnum*)形成的,占陆地碳储量的10%~15%,而储存在苔藓及其残体中的碳,比每年固定在陆地所有植物中的碳量还要多(Clymo & Hayward, 1982),在全球碳循环中发挥重要的碳库作用。泥炭地水饱和的环境导致死亡的植物组织难以分解,其中的养分无法归还土壤,故土壤养分贫乏是泥炭地区区别于其他湿地生态系统的重要特征之一。

近半个世纪来,人类对自然资源的不合理利用,导致全球环境发生了急剧变化,大气活性氮量已由1860年的 $15 \text{ Tg N} \cdot \text{a}^{-1}$ 增加到20世纪90年代的 $165 \text{ Tg N} \cdot \text{a}^{-1}$,提高10倍之多,大大超出全球氮素临界负荷(Galloway & Cowling, 2002)。泥炭地氮输入包括氮沉降、细菌和藻类、甚至闪电的固氮,以及地表径流等方式(Limpens *et al.*, 2006)。其中,许多自然泥炭地生态系统的氮输入主要来自氮沉降。氮沉降改变了泥炭地速效养分贫乏的环境特征,从而对其生态过程产生深远影响。

20世纪90年代中期以前,氮沉降对泥炭地影响的研究一直很少,近年来该方面研究越来越受到关注。本文从土壤环境、植物氮素保持、转移与耐受、植被生产力、植物相互作用、植被演替和泥炭积累六个方面出发,结合近年来相关研究进展予以综述,并提出该领域研究存在的问题,旨在为相关领域研究提供参考。

1 氮沉降对泥炭地土壤环境的影响

1.1 土壤养分含量变化

生态系统对氮沉降的响应在很大程度上取决于所输入的氮的形态。持续输入的氮与土壤有机物结合会降低土壤碳氮比,加速土壤有机物的分解和养分的释放过程,即提高土壤中氮的初期矿化速率(吕超群等, 2007)。矿化速率增高后,土壤中更大一部分 NH_4^+ 在自养细菌的硝化作用下转变为 NO_3^- ,使得土壤氮库组成发生变化(Vitousek *et al.*, 1997),降低对 H^+ 的固持,造成土壤酸化。另一方面,土壤中各养分含量存在一定的比例关系(Sterner & Elser, 2002),过量的氮输入势必导致系统养分(如N、P)平衡失调。

1.2 土壤酶变化

土壤酶因参与土壤有机质的分解转化而成为土壤生物活性的一个重要指标,甚至被称为全球碳库的“开关”,决定泥炭地的碳储藏(Freeman *et al.*, 2001)。土壤酶活性的高低能反映土壤养分(尤其是N、P)的转化强弱(薛璟花等, 2005)。泥炭含有一定量的木本植物残体,因其中富含木质素导致植物残体难以分解。泥炭地中的白腐真菌可产生木质素降解酶,促进木质素分解。然而,白腐真菌通常仅在氮受限的条件下才生产木质素降解酶。近年来的多项研究表明,长期的氮沉降增加造成了土壤酶(主要包括木质素降解酶、木质素溶解酶等)活性的降低(DeForest *et al.*, 2004),特别是降低了木质素/(木质素+纤维素)浓度比,从而抑制了泥炭地的分解作用。

氮沉降对酶活性的影响因酶种类不同而异。泥炭藓虽无木质素,但体内富含多酚物质,可限制酶活性,导致植物残体耐分解程度甚至超过木本维管植物(Verhoeven & Liefveld, 1997)。然而,土壤中的多酚氧化酶可促进多酚分解,对泥炭的分解起到间接的促进作用(Freeman *et al.*, 2001)。氮沉降对泥炭地土壤多酚氧化酶活性的影响十分巨大。例如,相对于 $0.2 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 氮水平来看, $2 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的氮沉降可提高多酚氧化酶活性近3倍,导致泥炭的多酚含量等成倍下降(Bragazza *et al.*, 2006)。多酚氧化酶降低多酚的含量后,会刺激泥炭的水解作用(Freeman *et al.*, 2001)。即氮沉降的增加会改变水解酶的活性,比如可以提高磷酸酶的活性。微生物生产水解酶的过程是受氮限制的,低氮可获性可直接限制微生物水解作用的代谢生产,因此对于以低氮可获性为特征的雨养泥炭地发挥碳库功能十分关键。

1.3 微生物变化

泥炭藓是重要的成炭植物,因为它们能创造缺氧的酸性环境(Verhoeven & Liefveld, 1997),并且能够分泌具有抗菌性的酚类物质,因此强烈地抑制了微生物的分解作用(Berendse *et al.*, 2001)。氮沉降能为微生物的代谢提供氮,并通过改善泥炭质量而提高微生物酶活性,从而加速泥炭分解。

微生物不同类群的氮需求差异将决定微生物数

量和组成。在单位生物量碳累积上,细菌比真菌耗氮多,增加氮可获得性可能促进细菌生物量生长(Fierer *et al.*, 2009)。Bragazza 等(2012)在7年的氮沉降模拟实验中,以磷脂脂肪酸为指标衡量细菌生物量的增加,发现氮沉降导致微生物数量增加30%左右。此外,氮沉降增加维管植物初级生产力后,能增加根际沉积,从而促进根际细菌的生长(Kramer & Gleixner, 2008)。

2 植物对氮素的保持、转移及耐受

2.1 植物对氮素的保持

泥炭地以养分贫乏为主要特点之一,因此养分(如N)的高利用效率是植物得以存活的根本保证。苔藓植物这种养分高利用效率源于其通常仅由单层细胞组成的叶,且无表皮,细胞能直接暴露于大气中。以泥炭藓作为主要成分的地被层几乎吸收了大气氮沉降的50%~70%(Li & Vitt, 1997),甚至在雨养型泥炭地中,氮沉降为植物提供的氮量高达80%(Damman, 1988)。

20世纪以来,随着大气氮沉降的加剧,泥炭藓对氮的持留能力越来越弱(Aerts *et al.*, 1992)。在欧洲和北美进行的多项氮沉降实验均表明,低氮沉降下,泥炭藓几乎能够完全吸收自然沉降的氮。而随着氮沉降的逐渐增加,泥炭藓吸收大气氮的能力渐渐减弱,最终被喜氮物种取代(Woodin & Lee, 1987)。

2.2 植物对氮素的转移

大气氮沉降是泥炭地泥炭藓最重要的氮源,但有学者认为大气氮沉降量仍无法满足泥炭藓生长的需求(Aldous, 2002b),因此,氮素在植物体内的再分配十分重要。大量实验表明,泥炭藓从大气中持留的氮仅能满足其年均氮需求的一小部分。其余氮来自其内部的循环,即从衰老组织运输至新生组织的重吸收过程(Aldous, 2002a)。同时,未被苔藓地被层持留的氮流入微生物或维管植物中,这部分氮经微生物和维管植物的循环,转运至苔藓植物中(Aldous, 2002b)。

苔藓植物具有耐受贫营养环境的突出特点,植物体内养分传输的功能是对贫营养环境适应的重要特征之一。例如,泥炭藓可进行传输的氮大约占每年氮总需求的0.5%~11%,然而,氮传输能力受环境氮沉降量的影响,并非简单地随着可利用氮的增加而降低,反而在高氮沉降量的泥炭地中,氮传输所

占比重可达80%以上(Aldous, 2002a)。

2.3 植物对氮素的耐受

大气中的氮主要通过生物固持和氮沉降进入到土壤和植物中,为植物所利用(谢腾芳等, 2009)。人工施肥、化石燃料的燃烧和可共生固氮作物的培植加速了植物固定大气氮的进程(Vitousek *et al.*, 1997)。氮输入在一定程度上能促进植物的生长,一旦超过其阈值,达到氮饱和状态时,则会破坏植物对不同营养元素吸收的均衡性,降低植物对寒冷、霜冻、病虫害等天然胁迫的抵御能力(Magill *et al.*, 2000)。

对于泥炭藓属植物来说,低水平的氮施肥利于其生长,但稍高浓度和总量的施肥即可对其造成致毒效应(Aerts *et al.*, 1992; Gunnarsson *et al.*, 2004)。Vitt等(2003)提出 $10 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 似乎是锈色泥炭藓(*S. fuscum*)生长的临界氮沉降量,氮沉降超过该值,泥炭藓生长将受到抑制,高氮沉降量使泥炭藓头状枝氮含量超过 $15 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,将不利于植物的光合作用,减少植物体内水含量,导致坏疽病的出现。因此, van der Heijden等(2000)推断,在贫和中营养泥炭地中,泥炭藓头状枝氮含量超过 $15 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 可指示存在大气氮污染。

3 氮沉降对植被生产力的影响

3.1 氮沉降水平

氮沉降因根本上改变了泥炭地生态系统氮贫乏的特征而倍受关注。据悉,全球土壤有机氮储藏约95 Pg,而北方泥炭地氮储藏高达8~15 Pg(Schlesinger, 1997),占全球总碳储量的9%~16%,仅惰性层(catotelm)中的平均氮积累速率可达 $0.42 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Limpens *et al.*, 2006)。在受氮限制的泥炭地中,低浓度的氮沉降对苔藓植物的生产力提高有利,但稍高的氮沉降即可限制苔藓植物的生长,即使低浓度长时间的氮沉降也往往对苔藓植物产生不利影响(Rochefort & Vitt, 1990)。

Vitt等(2003)比较了不同氮沉降水平雨养泥炭地的锈色泥炭藓生产力。高氮沉降处泥炭藓生产力可达 $600 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,低氮沉降处则仅为 $100 \sim 250 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。但即使在高氮沉降区,仅表层几厘米苔藓植物的氮含量显著增加,其余氮透过泥炭被维管植物的根吸收,促进维管植物的生长,而苔藓植物的生长将为磷限制或者磷和钾限制(Bragazza *et al.*, 2004)。

3.2 养分限制

由于养分来源有限,泥炭地苔藓植物的生长多受氮或磷的限制。根据生态化学计量学原理(Sterner & Elser, 2002),随着可获性氮的增加,当氮沉降超过植物需氮量的阈值时,会引起其他营养元素,如钾、钙、镁,尤其是磷的不足,造成营养失衡。Korselman 和 Meuleman (1996)的研究结果显示,植物组织中氮磷质量比低于 14 : 1 表示氮限制,而高于 16 : 1 则表示磷限制。在低氮沉降水平条件下,泥炭地的生产力多为氮限制(Gunnarsson & Rydin, 2000; Turunen *et al.*, 2004),然而这种氮限制会随着氮沉降水平的增加而逐渐被磷限制所取代(Aerts *et al.*, 1992; Bobbink *et al.*, 1998; Bragazza *et al.*, 2004)。同时,氮的饱和会降低组织对磷等其他营养成分的获取。

例如,在瑞典,南部北方气候区和北部亚极地分别为高和低氮沉降区,其中两处泥炭地氮沉降分别为 $0.7 \sim 0.9$ 和 $0.06 \sim 0.20 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。施肥实验表明,在低氮的泥炭地中,施氮肥量为 $4 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时,泥炭藓生产力增加近 4 倍,施加磷肥 ($0.4 \text{ g P} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 无影响;在高氮的泥炭地中,施加磷肥增加 3 倍的泥炭藓生产力,同样施加氮肥则无显著影响(Aerts *et al.*, 1992)。

3.3 氮的形式

氮沉降对植物的影响也取决于所输入的氮的形式。大气氮沉降中的氮主要来自化石燃料燃烧产生的硝态氮和农业活动的粪便等分解产生的铵态氮(Limpens *et al.*, 2006)。Manninen 等(2011)研究表明,不同形态的氮对尖叶泥炭藓(*S. capillifolium*)细胞形态产生不同的影响。铵态氮沉降减少叶透明细胞的面积,而硝态氮起促进作用。Verhoeven 等(2011)在爱尔兰氮沉降实验发现,硝态氮对植被影响不大,没有产生不利影响,但沉降中主要是铵态氮时,苔藓植物生长严重受到抑制,多样性降低,而维管植物生物量增加,优势种苔草和禾草被牧草和灌木取代。

4 氮沉降对种间相互作用的影响

4.1 养分竞争

植物种间相互作用是调控物种和群落对环境变化响应的重要机制,往往与植物生理生态过程一同来解释植物对全球环境变化响应的机理(Heegaard & Vandvik, 2004)。大多北方泥炭地均是以泥炭藓

与维管植物共存的生态系统,二者间既存在资源竞争又有生态位的分化。在养分获取方面,苔藓植物因直接通过叶来获取养分,能够较早地获取周围的矿质养分,再自身保留和重新分配养分,抑制维管植物的潜在蔓延(Malmer *et al.*, 1994; Gunnarsson & Rydin, 2000),因而被称为泥炭地的生态工程师(van Breemen, 1995),对于泥炭地生态系统的稳定性发挥着巨大作用(Turetsky *et al.*, 2012)。高矿化速率对维管植物有利,能增加其生长速率,高大的植物体和地上凋落物覆盖藓层造成对泥炭藓植物的遮蔽效应。然而,泥炭藓残体的低分解率降低了维管植物的养分供应,从而使系统趋于平衡(Malmer *et al.*, 1994)。

通过同位素标记方法研究氮沉降对泥炭地植被养分分配的影响,Heijmans 等(2002)发现,施加氮肥 1 周后,泥炭藓吸收 79% 的氮,而维管植物吸收量不足 10%。15 个月后,尽管仍然保持养分获取方面的优势,泥炭藓的氮吸收量已下降为 63%。由此可知,长期的氮沉降显著减少泥炭地泥炭藓对氮的吸收,但增加维管植物的吸收量,尤以深根系的维管植物富集的氮最多,表明大气氮沉降深入到泥炭层中,因此利于维管植物的养分获取。

4.2 光竞争

泥炭地苔藓植物与维管植物间存在光竞争的对称性,大气增温和养分沉降通过改变植物体的形态建成可以使物种对称性竞争加剧。2 年的施肥实验使泥炭地禾草盖度增加 30%,但砂藓(*Racomitrium*)生物量骤降,其原因是禾草植物盖度增加使苔藓地被层光照强度降低近 80%,导致苔藓植物光资源的不足。Redbo-Torstensson (1994)发现,当施加氮肥后,圆叶茅膏菜(*Drosera rotundifolia*)的死亡率增加,说明随着泥炭藓植物的生长加速,光的可获性要比氮竞争重要。

4.3 微生物作用对种间相互作用的影响

Gunnarsson 等(2004)研究了瑞典泥炭地增温和施肥对 3 种泥炭藓种间关系的影响。苔藓地被植物种间关系往往受低等植物或微生物的作用而改变。在有氧的活跃层(acrotelm)中,泥炭的分解主要由真菌来完成,而深层厌氧的惰性层中则主要由细菌来完成。泥炭地泥炭缓慢分解和泥炭积累得益于微生物因氮或磷的缺乏而缓慢生长。如增加氮沉降可以刺激真菌沼泽离褶伞(*Lyophyllum palustre*)寄生藻类种群的增长,对泥炭藓产生组织坏死的效应,进而改

变泥炭藓及其与维管植物的种间关系。

5 泥炭地的植被演替

5.1 生物多样性

环境变化是导致当前生态系统物种多样性变化的最主要原因之一(Sala *et al.*, 2000)。相对于全球广泛分布的挺水植物沼泽(marsh)而言,泥炭地(包括雨养型和矿养型的)生物多样性十分丰富,然而,目前专门关注氮沉降对泥炭地生物多样性影响研究的直接实验证据还很少。

长期低浓度的氮沉降以及高达 $1 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 浓度的氮沉降能使泥炭地从氮限制转变为磷和钾限制(Bragazza *et al.*, 2004),甚至可能对优势植物的生存产生严重影响(Aerts *et al.*, 1992; Viitt *et al.* 2003; Gunnarsson *et al.*, 2004),改变泥炭地的生物多样性。泥炭地基质呈较强酸性,生物成分对酸性环境具有较强的适应性,但是氮氧化物作为酸雨的主要成分之一,其影响仍不容忽视。模拟实验研究表明,一定程度的酸雨沉降在短期内不会对泥炭藓的生长产生副效应(Austin & Wieder, 1987),然而,工业污染导致的酸雨对英国奔宁山脉南部泥炭地产生负面影响十分明显。50 年时间内,泥炭藓物种由 18 种减少到 5 种(Tallis, 1964),表明较强酸性的酸雨能够限制泥炭藓的生长,导致物种的消失。

事实上,大气氮沉降的增加导致许多泥炭地泥炭藓盖度和多样性下降(Woodin & Lee, 1987)。一旦泥炭地地被层泥炭藓对大气氮沉降的拦截作用不足,维管植物根周氮的可获性将大大增加,进而出现维管植物的入侵,从而改变泥炭地生态系统的生物多样性及植被格局(Bobbink *et al.*, 1998)。Bedford 等(1999)认为,养分富集可导致生态系统物种组成变化,物种多样性下降,濒危物种的消失。基于样带方法调查的欧亚湿地生物多样性研究表明,更多的濒危植物物种分布于磷限制的生态境中(Wassen *et al.*, 2005),因此,氮沉降对濒危物种的直接影响很小。但若考虑由于氮沉降促进优势维管植物的生长,群落中多以伴生种出现的濒危植物将面临消失的危险。

5.2 植被演替

泥炭地的演替包括自发演替和异发演替两种类型。环境变化往往是许多泥炭地形成与演化的重要驱动因子(Charman, 2002)。包括前述的许多短期实验表明,氮沉降可以改变泥炭地植物生长、生产

力、植物多样性,甚至种间关系,因此将导致泥炭地植被物种组成的变化,甚至引发植被演替。多项研究已经表明,高水平的氮添加改变了泥炭地占优势的泥炭藓植被,取而代之的是适应新环境生长的莎草和小灌木等维管植物(Limpens & Berendse, 2003a)。

氮沉降可以促进泥炭藓植物的高度生长,但是降低了茎密度,导致泥炭藓对某些灾变如干旱的抵御能力下降,即使增加磷输入也难以缓解氮沉降的这种负作用(Fritz *et al.*, 2012)。在我国,许多泥炭地苔藓地被层发生了演替:以泥炭藓为优势的苔藓地被的盖度下降,直叶金发藓(*Polytrichum strictum*)、沼泽皱缩藓(*Aulacomium palustre*)已经成为苔藓地被的重要植物组分,一些小灌木和莎草科植物盖度显著增加。这种植被演替现象应与养分输入增加有关,是不同物种对变化环境适应性的差异而导致的结果(Bu *et al.*, 2011)。Berendse 等(2001)在西欧 4 个不同气候条件的泥炭地进行氮沉降研究,证实氮添加扩大维管植物和金发藓(*Polytrichum*)的盖度,降低泥炭藓的生长,最终导致泥炭藓占优势的泥炭地碳库功能的退化。Xing 等(2011)认为,联合施加氮、磷、钾肥后,微生物及菌根真菌能同化无机氮并将其快速固定在泥炭中,泥炭中的营养物质显著促进维管植物的生长,从而抑制苔藓植物。

在欧洲的一些泥炭地中,嗜氮植物沼湿草(*Mollia*)甚至桦属植物侵入泥炭地,造成植被演替。爱尔兰雨养型泥炭地 4 年的实验研究否定了水热条件变化的作用,证实氮沉降是造成该雨养型泥炭地植被演替的原因(Tomassen *et al.*, 2004)。威尔士泥炭地地层孢粉和大化石证据也表明氮沉降的作用要大于水热变化(Hughes *et al.*, 2007)。在荷兰,喙叶泥炭藓的增加与大气氮沉降增加的过程是一致的。当泥炭地磷浓度较为充足时,增加氮沉降促进了喙叶泥炭藓的扩展(Limpens *et al.*, 2003b)。

6 氮沉降对泥炭积累的影响

6.1 枯落物分解

泥炭分解速率与枯落物化学特征有显著关系(Aerts *et al.*, 2001)。 NH_4NO_3 与可溶多酚会反应产生微生物难分解的化合物。Bragazza 等(2012)对泥炭地进行氮沉降研究实验发现,施肥 1 年后,样方中白羊胡子草枯落物中的高可溶性多酚损失,而耐分解化合物相对增加。

增加氮沉降导致枯落物层氮浓度的增加,但同时降低了磷浓度,因此,影响枯落物分解速率和泥炭地活跃层的碳平衡 (Johnson & Damman, 1993)。也有学者认为,磷浓度对泥炭地枯落物分解速率的影响大于氮浓度 (Hogg *et al.*, 1994)。

以泥炭藓为优势植物的泥炭地是分解速率最低、泥炭积累最高效的生态系统。除了酸性及水饱和等环境条件外,泥炭藓残体分解缓慢及长期积累还得益于泥炭藓中特殊的化学物质,如次级代谢物尿酸和多酚等能够抑制微生物的分解作用 (Bragazza & Freeman, 2007)。而其中,泥炭藓可分泌最为重要和特殊的多酚苯乙烯酸衍生物来影响植物残体的分解。从欧洲 11 处雨养型泥炭地比较来看,随着大气氮沉降的增加,泥炭中多酚含量下降,而其中 9 处泥炭地泥炭分解速率随氮沉降增加而增大 (Bragazza & Freeman, 2007)。

6.2 温室气体排放

Aerts 和 De Caluwe (1999) 通过比较不同营养和氮水平类型泥炭地,发现二氧化碳排放与土壤 pH 间呈正相关关系。施加氮肥可以导致泥炭地 pH 下降,减少二氧化碳的排放,在氮水平较低的泥炭地中尤为明显。然而,部分实验表明氮沉降对泥炭地分解作用影响不大 (Keller *et al.*, 2005), 泥炭地二氧化碳的排放量仅与土壤温度有关。Wendel 等 (2011) 研究表明,随着泥炭地氮、磷、钾肥的添加,维管植物生物量增加而对地表造成遮荫,降低土壤温度,但由于植被改变导致蒸散发量增加,造成表层泥炭地土壤湿度下降,由此导致氮沉降对泥炭地二氧化碳的排放量影响不大。Kivimäki 等 (2012) 最新研究发现,在一定温度下氮添加会促进生态系统的呼吸,增加泥炭地二氧化碳的排放,当同时施加一定量的 P 和 K 时,对呼吸作用的促进作用尤其明显。

泥炭地甲烷排放量与甲烷氧化及生产潜力无关,维管植物因氮沉降导致盖度的增加将提高甲烷排放量,但氧化亚氮的排放量极少 (Nykanen *et al.*, 2002)。在芬兰矿养型泥炭地,2 年硝态氮施肥后,氧化亚氮的排放量均增加,而且随着施肥量的增加而成倍增长 (Silvan *et al.*, 2002)。Granberg 等 (2001) 认为,氮沉降可以影响北方复合型泥炭地甲烷排放,但这种影响只有在泥炭地植被盖度达到一定阈值时才更为显著。当莎草盖度较大时,增加氮沉降将增加莎草盖度,但降低甲烷排放,而当初始莎草盖度很低的情况下,无显著效应。Eriksson 等

(2010) 经过长达 12 年的施肥实验得出,泥炭地高氮沉降会增加甲烷的产量。长期的氮沉降导致白毛羊胡子草 (*Eriophorum vaginatum*)、大果毛蒿豆 (*Vaccinium oxycoccos*) 和小石楠 (*Andromeda polifolia*) 盖度的增加,为产烷生物提供更多有效的二氧化碳,增加基质供应及产烷生物的数量。

6.3 碳累积

泥炭的积累是有机物生产和分解共同作用的结果,泥炭地巨大的碳库功能并非源于植被的高生产力,而是死亡植物的缓慢分解所致。有机物的生产和分解受温度、水分状况、通气性、植物组成以及微生物和无脊椎动物种类及数量的影响 (Chimner & Cooper, 2003)。

氮沉降对泥炭地碳累积影响的综合实验研究还较少,近年来在欧洲的研究很具代表性。氮沉降模拟实验研究表明,氮沉降改变了枯落物分解期间微生物的营养限制、泥炭地水化学、影响藓类植物和维管植物间的竞争平衡。 $4 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的氮沉降平均减少 $40 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 新枯落物的碳输入,导致泥炭地的碳累积功能大大下降 (Bragazza *et al.*, 2012)。

泥炭地泥炭的积累对环境变化十分敏感,尤其在活跃层中,即使微弱的环境变化对净初级生产力和分解的影响也会很大。Gunnarsson 等 (2008) 应用松木年轮法确定浅层泥炭年代,研究近 40 年内氮沉降对瑞典西南部雨养型泥炭地泥炭积累的影响。氮沉降大大促进了枯落物及泥炭的分解,大大降低了泥炭地的碳累积功能,大约仅有 1% 的有机物生产能够在惰性层内以泥炭形式积累下来。

以上研究结论均来自雨养型泥炭地,其在矿养型泥炭地中是否适用尚需验证。在对比加拿大东部 23 个泥炭地过去 50 年的碳平均累积率, Turunen 等 (2004) 发现,在气候和高氮沉降的共同作用下,最大的碳平均累积率发生在大气氮沉降高的地区,氮沉降似乎提高了泥炭地的碳累积,这可能是氮沉降大大增加泥炭地植被生产力所致,或许亦与气候变暖有关。总体而言,因为氮沉降能与地上和地下生物多样性组分相互作用,可抵消氮对碳累积的正效应,威胁泥炭地作为碳汇的能力 (Bragazza *et al.*, 2012)。

7 问题与展望

相对森林和草地而言,除了植物残体分解研究

较多以外,泥炭地氮沉降的研究还很薄弱,很多规律仅根据森林生态系统研究的文献推论而来,因此有诸多方面亟待加强。如植物生态响应方面研究中,个体的生理生态响应(如光合、呼吸作用)研究鲜有报道,种群统计、物候、繁殖及更新甚至生物多样性等研究也都很少。由于泥炭地植被演替所需长时间尺度的原因,尚未见专门的大气氮沉降导致泥炭地植被演替的直接证据。植被生产力氮沉降响应方面研究报道虽较为丰富,但主要集中在北方泥炭地,且以泥炭藓地被为主,小灌木和草本植物研究均较少,且地下生产力研究鲜有报道。然而,地下维管植物生物量在泥炭地中是个重要碳库(Murphy & Moore, 2010)。Bragazza 等(2012)野外实验证实,高氮可获性通过增加地上枯落物生产提高了维管植物枯落物的累积,但这不能弥补耐分解泥炭藓枯落物减少所带来的损失,而地下枯落物生产多大程度上能弥补地上枯落物累积的损失尚不知。

目前研究从泥炭地类型、地理纬度(Aerts *et al.*, 1992)、氮沉降多寡、优势植物生活型等多个角度对比研究了氮沉降对泥炭地的影响,但对同一泥炭地内不同生境影响的对比研究仍十分缺乏。同时,生态系统过程十分复杂,单一因子的变化可能影响许多生态过程。当前泥炭地面临全球变暖、人为干扰如农业生产、林业改造、植物及泥炭资源的利用等均会对泥炭地产生重要影响,这些自然及人为扰动过程与氮沉降对泥炭地产生的交互作用尚需深入研究。

泥炭地氮沉降研究因实验物种和时间尺度的不同,研究结果差异很大。此外,对地下生态系统过程关注不够也会导致研究结果具有片面性。事实上,因为增加氮可获性将影响土壤微生物群落的结构与代谢功能,影响泥炭土壤酶的活性,改变植物枯落物化学组成,最终影响泥炭地的碳累积过程(DeForest *et al.*, 2004),所以,为充分理解大气氮沉降对泥炭地枯落物分解和碳累积的影响,今后实验研究需兼顾地上和地下过程。

泥炭地氮沉降研究主要通过添加无机硝态氮和铵态氮肥来模拟湿沉降。事实上,大气氮沉降包括干沉降和湿沉降两种(Sheppard *et al.*, 2012)。生长季内,泥炭地气温日较差大,湿度日变化剧烈,易于露水凝结。干沉降中的部分无机养分溶于露水将利于苔藓植物叶的吸收,剩余部分养分将可能进入表层泥炭供维管植物利用。部分干沉降和有机氮沉降

通过降雨过程进入维管植物根周,经过矿质化过程,可能会对泥炭地生态系统的格局和过程产生重要影响。另外,泥炭地土壤孔隙水中有有机氮的含量占总氮含量的80%以上(Rattle, 2006),在整个氮循环过程中起重要作用。最近研究证明,陆地生态系统植物可以直接吸收、利用有机氮(Jones *et al.*, 2005),但是目前对这方面机理的研究还非常匮乏,而泥炭地植被对有机氮利用方面的研究才刚刚起步。

迄今,许多泥炭地氮沉降模拟研究结果均来自于室内实验(Bragazza *et al.*, 2006; Xing *et al.*, 2011)。虽然室内实验同野外实验一样,能定性定量地评价氮添加对泥炭藓浓度的改变状况,但二者对生产力变化的评估差异很大。野外自然群落结构复杂,氮沉降常导致泥炭藓占优势的群落被维管植物替代,从而限制泥炭地的碳库功能(Juutinen *et al.*, 2010)。而室内实验往往只是对单一的苔藓群落进行研究,忽略了苔藓植物同维管植物间相互作用而造成的各物种生产力等的变化。且室内长期低剂量氮肥对泥炭藓造成的负作用比野外低频率大剂量施肥实验的负作用大。因此,在室内研究各环境因子相互作用影响苔藓对氮沉降响应的同时,应相应进行野外实验,量化各影响因子(Limpens *et al.*, 2012)。

参考文献

- 吕超群,田汉勤,黄耀. 2007. 陆地生态系统氮沉降增加的生态效应. 植物生态学报, **31**(2): 205-218.
- 谢腾芳,薛立,王相娥. 2009. 土壤-植物-大气连续体系中氮的研究进展. 生态学杂志, **28**(10): 2107-2116.
- 薛璟花,莫江明,李炯,等. 2005. 氮沉降增加对土壤微生物的影响. 生态环境, **14**(5): 777-782.
- Aerts R, De Caluwe H. 1999. Nitrogen deposition effects on carbon dioxide and methane emissions from temperate peatland soils. *Oikos*, **84**: 44-54.
- Aerts R, Wallén B, Malmer N, *et al.* 2001. Nutritional constraints on *Sphagnum*-growth and potential decay in northern peatlands. *Journal of Ecology*, **89**: 292-299.
- Aerts R, Wallen B, Malmer N. 1992. Growth-limiting nutrients in *Sphagnum*-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *Journal of Ecology*, **80**: 131-140.
- Aldous AR. 2002a. Nitrogen translocation in *Sphagnum* mosses: Effects of atmospheric nitrogen deposition. *New Phytologist*, **156**: 241-253.
- Aldous AR. 2002b. Nitrogen retention by *Sphagnum* mosses: Responses to atmospheric nitrogen deposition and drought. *Canadian Journal of Botany*, **80**: 721-731.
- Austin KA, Wieder RK. 1987. Effects of elevated H^+ , SO_4^{2-} , NO_3^- , and NH_4^+ in simulated acid rain precipitation on the

- growth and chlorophyll content of 3 North American *Sphagnum* species. *The Bryologist*, **90**: 221–229.
- Bedford B, Walbridge MR, Aldous A. 1999. Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American wetlands. *Ecology*, **80**: 2151–2169.
- Berendse F, van Breemen N, Rydin H, *et al.* 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.
- Bobbink R, Hornung M, Roelofs JGM. 1998. The effects of airborne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, **86**: 717–738.
- Bragazza L, Buttler A, Habermacher J, *et al.* 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, Jones T, *et al.* 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, Freeman C. 2007. High nitrogen availability reduces polyphenol content in *Sphagnum* peat. *Science of the Total Environment*, **377**: 439–443.
- Bragazza L, Tahvanainen T, Kutnar L, *et al.* 2004. Nutritional constraints in ombrotrophic *Sphagnum* plants under increasing atmospheric nitrogen deposition in Europe. *New Phytologist*, **163**: 609–616.
- Bu ZJ, Joosten H, Li HK, *et al.* 2001. The response of peatlands to climate warming: A review. *Acta Ecologica Sinica*, **31**: 157–162.
- Charman DJ. 2002. *Peatlands and Environmental Change*. Chichester: Wiley.
- Chimner RA, Cooper DJ. 2003. Influence of water table levels on CO₂ emissions in a Colorado subalpine fen: An *in situ* microcosm study. *Soil Biology and Biochemistry*, **35**: 345–351.
- Clymo RS, Hayward PM. 1982. The ecology of *Sphagnum*// Smith AJE, ed. *Bryophyte Ecology*. London: Chapman and Hall: 229–289.
- Damman AWH. 1988. Regulation of nitrogen removal and retention in *Sphagnum* bogs and other peatlands. *Oikos*, **51**: 291–305.
- DeForest JL, Zaka DR, Pregitzer KS, *et al.* 2004. Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **36**: 965–971.
- Eriksson T, Öquist MG, Nilsson MB. 2010. Production and oxidation of methane in a boreal mire after a decade of increased temperature and nitrogen and sulfur deposition. *Global Change Biology*, **16**: 2013–2144.
- Fierer N, Strickland MS, Liptzin D, *et al.* 2009. Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters*, **12**: 1238–1249.
- Freeman C, Ostle N, Kang H. 2001. An enzymatic latch on a global carbon store. *Nature*, **409**: 149.
- Fritz C, van Dijk G, Smolders AJP, *et al.* 2012. Nutrient additions in pristine Patagonian *Sphagnum* bog vegetation: Can phosphorus addition alleviate (the effects of) increased nitrogen loads. *Plant Biology*, **14**: 491–499.
- Galloway JN, Cowling EB. 2002. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *Ambio*, **31**: 64–71.
- Granberg G, Sundh I, Svensson BH, *et al.* 2001. Effects of temperature, and nitrogen and sulfur deposition, on methane emission from a boreal mire. *Ecology*, **82**: 1982–1998.
- Gunnarsson U, Bronge LB, Rydin H, *et al.* 2008. Near-zero recent carbon accumulation in a bog with high nitrogen deposition in SW Sweden. *Global Change Biology*, **14**: 2152–2165.
- Gunnarsson U, Granberg G, Nilsson M. 2004. Growth, production and interspecific competition in *Sphagnum*: Effects of temperature, nitrogen and sulphur treatments on a boreal mire. *New Phytologist*, **163**: 349–359.
- Gunnarsson U, Rydin H. 2000. Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities. *New Phytologist*, **147**: 527–537.
- Heegaard E, Vandvik V. 2004. Climate change affects the outcome of competitive interactions: An application of principal response curves. *Oecologia*, **139**: 459–466.
- Heijmans M, Klees H, Berendse F. 2002. Competition between *Sphagnum magellanicum* and *Eriophorum angustifolium* as affected by raised CO₂ and increased N deposition. *Oikos*, **97**: 415–425.
- Hogg EH, Malmer N, Wallen B. 1994. Microsite and regional variation in the potential decay rate of *Sphagnum magellanicum* in south Swedish raised bogs. *Ecography*, **17**: 50–59.
- Hughes PDH, Lomas-Clarke SH, Schulz J, *et al.* 2007. The declining quality of late-Holocene ombrotrophic communities and the loss of *Sphagnum anstinii* (Sull. Ex Aust) on raised bogs in Wales. *The Holocene*, **17**: 613–625.
- Johnson LC, Damman AWH. 1993. Decay and its regulation in *Sphagnum* peatlands. *Advances in Bryology*, **5**: 249–296.
- Jones DL, Healey JR, Willett VB, *et al.* 2005. Dissolved organic nitrogen uptake by plants: An important N uptake pathway? *Soil Biology & Biochemistry*, **37**: 413–423.
- Juutinen S, Bubier JL, Moore TR. 2010. Responses of vegetation and ecosystem CO₂ exchange to 9 years of nutrient addition at Mer Bleue bog. *Ecosystems*, **13**: 874–887.
- Keller JK, Bridgman SD, Chapin CT, *et al.* 2005. Limited effects of six years of fertilization on carbon mineralization dynamics in a Minnesota fen. *Soil Biology and Biochemistry*, **37**: 1197–1204.
- Kivimäki SK, Sheppard LJ, Leith ID, *et al.* 2012. Long-term enhances nitrogen deposition increases ecosystem respiration and carbon loss from a *Sphagnum* bog in the Scottish Borders. *Environmental and Experimental Botany*, doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.09.003
- Koerselman W, Meuleman AFM. 1996. The vegetation N : P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, **33**: 1441–1450.
- Kramer C, Gleixner G. 2008. Soil organic matter in soil profiles: Distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation. *Soil Biology and Biochemistry*, **40**: 425–433.

- 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. 2003a. How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing *Sphagnum*. *Oikos*, **103**: 537–547.
- Limpens J, Heijmans MMPD, Berendse F. 2006. The nitrogen cycle in boreal peatlands. *Ecological Studies*, **188**: 195–230.
- Limpens J, Tomassen H, Berendse F. 2003b. Expansion of *Sphagnum fallax* in bogs: Striking the balance between N and P availability. *Journal of Bryology*, **25**: 83–90.
- Limpens J, Granath G, Aerts R, *et al.* 2012. Glasshouse vs field experiments: Do they yield ecologically similar results for assessing N impacts on peat mosses? *New Phytologist*, **195**: 408–418.
- Magill AH, Aber JD, Berntson GM, *et al.* 2000. Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. *Ecosystems*, **3**: 238–253.
- Malmer N, Svensson BM, Wallin B. 1994. Interactions between *Sphagnum* mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, **29**: 483–496.
- Manninen S, Woods C, Leith ID, *et al.* 2011. Physiological and morphological effects of long-term ammonium or nitrate deposition on the green and red (shade and open grown) *Sphagnum capillifolium*. *Environmental and Experimental Botany*, **72**: 140–148.
- Murphy TM, Moore TR. 2010. Linking root production to aboveground plant characteristics and water table in a temperate bog. *Plant and Soil*, **336**: 219–231.
- Nykanen H, Vasander H, Huttunen JT, *et al.* 2002. Effect of experimental nitrogen load on methane and nitrous oxide fluxes on ombrotrophic boreal peatland. *Plant and Soil*, **242**: 147–155.
- Rattle J. 2006. Dissolved nitrogen dynamics in an ombrotrophic bog (M. Sc. thesis). Montreal, Quebec: Department of Geography, McGill University.
- Redbo-Torstenson P. 1994. The demographic consequences of nitrogen fertilization of a population of sundew, *Drosera rotundifolia*. *Acta Botanica Neerlandica*, **43**: 175–188.
- Rochefort L, Vitt DH. 1990. Growth, production, and decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions. *Ecology*, **71**: 1986–2000.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, *et al.* 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**: 1770–1774.
- Schlesinger WH. 1997. Biogeochemistry: An analysis of global change. San Diego: Academic Press.
- Sheppard LJ, Leith ID, Leeson SR, *et al.* 2012. Fate of N in a peatland, whim bog: N immobilization in the vegetation and peat, leakage into pore water and losses as N_2O depend on the form of N. *Biogeosciences Discuss*, **9**: 8141–8171.
- Silvan N, Regina K, Kitunen V, *et al.* 2002. Gaseous nitrogen loss from a restore peatland buffer zone. *Soil Biology and Biochemistry*, **34**: 721–728.
- Sterner RW, Elser J. 2002. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Tallis JH. 1964. Studies on southern Pennine peats. III. The behaviour of *Sphagnum*. *Journal of Ecology*, **52**: 345–353.
- Tomassen H, Smolders A, Limpens J, *et al.* 2004. Expansion of invasive species on ombrotrophic bogs: Desiccation or high N deposition? *Journal of Applied Ecology*, **41**: 139–150.
- Turetsky MR, Bond-Lamberty B, Euskirchen E, *et al.* 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytologist*, **196**: 49–67.
- Turunen J, Roulet NT, Moore TR, *et al.* 2004. Nitrogen deposition and increased carbon accumulation in ombrotrophic peatlands in eastern Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, **18**: GB3002 1–12.
- van Breemen N. 1995. How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**: 270–275.
- van der Heijden E, Verbeek SK, Kuiper PJC. 2000. Elevated atmospheric CO_2 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.
- Verhoeven JTA, Beltman B, Dorland E, *et al.* 2011. Differential effects of ammonium and nitrate deposition on fen phanerogams and bryophytes. *Applied Vegetation Science*, **14**: 149–157.
- Verhoeven JTA, Liefveld WM. 1997. The ecological significance of organochemical compounds in *Sphagnum*. *Acta Botanica Neerlandica*, **46**: 117–130.
- Vitousek PM, Mooney H, Lubchenco J, *et al.* 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**: 494–499.
- Vitt DH, Wieder K, 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.
- Wassen MJ, Venterink HO, Lapshina ED, *et al.* 2005. Endangered plants persist under phosphorus limitation. *Nature*, **437**: 547–550.
- Wendel S, Moore T, Bubier J, *et al.* 2011. Experimental nitrogen, phosphorus, and potassium deposition decreases summer soil temperatures, water contents, and soil CO_2 concentrations in a northern bog. *Biogeosciences*, **8**: 585–595.
- Woodin SJ, Lee JA. 1987. The fate of some components of acidic deposition in ombrotrophic mires. *Environmental Pollution*, **45**: 61–72.
- Xing Y, Bubier J, Moore T, *et al.* 2011. The fate of ^{15}N -nitrate in a northern peatland impacted by long term experimental nitrogen, phosphorus and potassium fertilization. *Biogeochemistry*, **103**: 281–296.

作者简介 曾 竞,女,1987年生,硕士研究生,主要从事湿地生态学与植物生态学研究。E-mail: zengj265@nenu.edu.cn
责任编辑 李凤芹