

辽东桤木扩张对大兴安岭泥炭地植物群落组成和生物量的影响*

陈慧敏^{1,3} 宋长春¹ 石福习¹ 张新厚¹ 毛 蓉^{1,2**}

¹中国科学院东北地理与农业生态研究所湿地生态与环境重点实验室 长春 130102

²中国科学院重庆绿色智能技术研究院 重庆 400714

³中国科学院大学 北京 100049

摘 要 近几十年来随着气候变暖及其引起的土壤干化, 北方泥炭地生态系统中固氮树种桤木 (*Alnus* spp.) 的数量越来越多, 已呈现出大规模的扩张趋势. 为揭示其对植物群落组成和生物量的影响, 在大兴安岭北部选取典型泥炭地, 以辽东桤木 (*A. sibirica*) 树岛作为研究对象, 以毗邻的开阔泥炭地作为对照, 比较物种多样性和地上部分生物量的差异. 结果显示: 辽东桤木树岛中植物群落总的地上部分生物量高于开阔泥炭地, 但物种丰富度、Simpson优势度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数均低于开阔泥炭地; 在物种水平上, 辽东桤木树岛中柴桦 (*Betula fruticosa*) 的地上部分生物量高于开阔泥炭地, 但白毛羊胡子草 (*Eriophorum vaginatum*)、三叶鹿药 (*Smilacina trifolia*)、大泥炭藓 (*Sphagnum palustre*)、沼泽皱蒴藓 (*Aulacomnium palustre*)、金发藓 (*Polytrichum commune*) 和石蕊 (*Cladonia rangiferina*) 的地上部分生物量则低于开阔泥炭地; 在植物功能群水平上, 辽东桤木树岛与开阔泥炭地之间常绿灌木地上部分生物量没有显著差异, 但辽东桤木树岛落叶灌木地上部分生物量高于开阔泥炭地, 而草本植物、苔藓植物和地衣的地上部分生物量低于开阔泥炭地. 而且, 由于辽东桤木较大的生物量, 树岛中落叶灌木、常绿灌木、草本植物、苔藓植物和地衣的优势度均显著低于开阔泥炭地. 本研究表明北方泥炭地固氮物种扩张尽管能增加植物生物量, 但导致苔藓植物和地衣消失, 显著降低生物多样性, 这将对生态系统结构和功能产生深远的影响. (图3 表2 参38)

关键词 固氮物种; 活性氮增加; 北方泥炭地; 物种优势度; 物种丰富度; 生物量

CLC Q948.12

Effects of alder expansion on plant community composition and biomass in the peatland in the Da'xingan Mountain*

CHEN Huimin^{1,3}, SONG Changchun¹, SHI Fuxi¹, ZHANG Xinhou¹ & MAO Rong^{1,2**}

¹ Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Institute of Northeast Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China

² Chongqing Institute of Green and Intelligent Technology, Chinese Academy of Sciences, Chongqing 400714, China

³ University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract In recent decades, symbiotic nitrogen-fixing plants such as the alder (*Alnus* spp.) have widely expanded into northern peatlands, because of climate warming and associated soil drying. To assess the changes in plant community composition and biomass following the expansion of N₂-fixing plants in northern peatland ecosystems, we compared the differences in species diversity and aboveground plant biomass in *Alnus sibirica* tree islands and the adjacent open peatlands in the northern area of Da'xingan Mountain in Northeast China. Our results showed that *A. sibirica* tree islands had greater aboveground plant biomass as well as lower species richness, Simpson index, Shannon-Wiener index, and Pielou index than the open peatlands did. At the species level, *Betula fruticosa* in the *A. sibirica* tree islands had higher aboveground plant biomass than those in the open peatlands did, whereas *Eriophorum vaginatum*, *Smilacina trifolia*, *Sphagnum palustre*, *Aulacomnium androgynum*, *Polytrichum commune*, and *Cladonia rangiferina* in the *A. sibirica* tree islands had lower aboveground plant biomass than those in the open peatlands did. At the plant functional group level, the *A. sibirica* tree island had greater deciduous shrub

收稿日期 Received: 2016-10-27 接受日期 Accepted: 2016-12-22

*国家自然科学基金项目 (31570479, 41601056和41671091) 和中国科学院青年创新促进会 (2013152) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31570479, 41601056 and 41671091), and the Youth Innovation Promotion Association Program of the Chinese Academy of Sciences (2013152)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: maorong@cigit.ac.cn)

biomass and lower biomass of grass, moss, and lichen than the open peatlands did, albeit there was no significant difference in the aboveground biomass of evergreen shrubs. The dominance of the deciduous shrub, evergreen shrub, grass, moss, and lichen in the *A. sibirica* tree islands was lower than that in the open peatlands was, owing to the huge amount of *A. sibirica* biomass. These results suggest that despite an increase in aboveground plant biomass, the expansion of N_2 -fixing woody plants to the northern peatlands causes loss of mosses and lichen and drastically reduces biodiversity, which would exert marked effects on ecosystem structure and function.

Keywords nitrogen-fixing species; increased reactive nitrogen; northern peatland; species dominance; species richness; biomass

氮素被认为是限制陆地生态系统植物生长的关键营养元素^[1], 因此氮素有效性的变化可能会影响物种之间的竞争关系, 导致植物群落组成和结构以及植物净初级生产力发生变化^[2-3]. 近几十年来, 化石燃料燃烧、农业集约化生产、固氮物种培育或扩张等导致全球范围内活性氮输入水平剧增, 大多数陆地生态系统出现氮素富集现象, 并呈现持续增加的趋势^[4]. 活性氮输入的增加可以缓和植物生长的氮素限制, 增加植物地上部分生物量, 并导致物种丰富度降低和植物群落组成改变, 进而影响生态系统生产力、稳定性和生态系统服务功能^[5-7]. 因此, 系统研究活性氮增加对植物群落物种组成和生物量的影响, 将有助于揭示全球氮富集背景下生态系统内部的动态变化过程, 这对于准确预测植物群落的演替规律和评价生态系统服务功能具有非常重要的意义.

北方泥炭地特指北半球中高纬度的泥炭沼泽, 属于氮素极为贫瘠的生态系统, 其外部养分输入主要来源于大气干湿沉降^[8-9]. 在北方泥炭地中, 苔藓植物已长期适应于这种养分贫瘠的环境, 具有较高的氮素保持能力和氮素利用效率^[10]. 而且, 苔藓植物不仅能有效地过滤掉大气沉降中的氮素, 还能抑制植物凋落物和土壤有机质的分解, 降低土壤氮素有效性, 限制维管植物的生长^[11-12]. 苔藓植物与维管植物之间对氮素的这种不对称竞争关系, 使得北方泥炭地通常形成苔藓植物与维管植物共同占优势的特殊植物群落^[13-14]. 这种特殊的植物群落对氮素有效性变化极为敏感, 一旦土壤氮素有效性增加并被维管植物吸收利用, 这可能使得维管植物在与苔藓植物的竞争关系中占据优势^[15]. 最近的一些模拟氮沉降试验发现, 随着活性氮输入量的增加, 北方泥炭地中维管植物生产力和优势度通常呈现增加的趋势^[14], 但苔藓植物生产力降低^[16]、增加^[17]或没有变化^[18] 3种趋势并存. 从20世纪50年代以来, 大量的长期观测数据发现, 随着气候变暖及其引起的土壤干旱化, 北方泥炭地普遍出现了固氮树种(主要是桤木属, *Alnus* spp.) 扩张 (Expansion) 的现象^[19-20]. 根据 Hiltbrunner 等^[20] 的定义, 固氮树种扩张指在北方泥炭地中固氮树种数量和分布区域增加, 在群落中占据优势地位进而影响其他物种生长的过程. 固氮树种能通过共生的固氮微生物将大气中的氮气还原成氨, 绕过苔藓植物的过滤效应直接提高土壤氮素有效性, 缓解维管植物生长的氮素限制状况. 因此, 与大气氮沉降相比, 固氮树种扩张引起的土壤活性氮增加对维管植物和苔藓植物之间竞争关系的影响更为强烈, 但至今仍缺乏相关的研究, 导致活性氮增加对北方泥炭地植物群落组成和结构的影响仍然存在很大的不确定性.

大兴安岭地区是我国北方泥炭地的主要分布区, 单位面

积土壤有机碳储量较大, 是我国重要的土壤碳库^[21]. 随着气温升高及其引起的土壤干旱化等, 近年来大兴安岭地区泥炭地中固氮树种辽东桤木 (*A. sibirica*) 幼苗数量越来越多, 其丰富度呈现持续增加的趋势. 辽东桤木扩张能直接提高土壤活性氮输入量并被维管植物所吸收利用, 使得维管植物凭借其高度和盖度在对光资源的竞争中占据有利地位, 这可能会抑制苔藓植物的生长并降低其优势度, 导致植物群落组成和生物量发生变化, 遗憾的是目前还缺乏相关的研究来验证. 本研究在我国大兴安岭地区北部典型泥炭地, 选取辽东桤木树岛及其毗邻的开阔泥炭地作为研究对象, 采用空间代替时间的方法, 通过调查辽东桤木树岛和开阔泥炭地的植物群落物种组成和地上部分生物量, 探讨了不同植物功能群生物量和优势度的差异, 揭示了固氮树种扩张对北方泥炭地植物群落组成和生物量的影响, 这将有助于准确预测和评估活性氮增加背景下北方泥炭地生态系统结构和功能的变化.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

在我国大兴安岭北部漠河县图强林业局选取位于沟谷地带的典型泥炭地作为研究对象 (52.96°N, 122.66°E). 该研究区海拔约467 m, 泥炭层深度为40-100 cm, 微地貌为藓丘 (Hummock) —塔头 (Tussock) —沟 (Hollow) 的复合体. 研究区位于欧亚大陆连续多年冻土区的南缘, 冻土活动层深度为50-70 cm, 属于寒温带大陆性季风气候, 近30年 (1980-2009年) 平均降水量为450 mm, 其中45%的降水量集中在7-8月, 年平均温度为-3.9 °C, 其中1月平均气温为-29.7 °C, 7月平均气温为18.4 °C, 平均无霜期约为86.2 d. 研究区植被类型主要为灌丛—莎草—泥炭藓, 优势物种有柴桦 (*Betula fruticosa*)、笃斯越橘 (*Vaccinium uliginosum*)、小叶杜鹃 (*Rhododendron lapponicum*)、狭叶杜香 (*Ledum palustre*)、白毛羊胡子草 (*Eriophorum vaginatum*) 和泥炭藓 (*Sphagnum* spp.) 等, 伴生植物有越桔柳 (*Salix myrtilloides*)、细叶沼柳 (*S. rosmarinifolia*)、甸杜 (*Chamaedaphne calyculata*)、玉簪苔草 (*Carex globularis*)、小叶章 (*Deyeuxia angustifolia*)、沼泽皱柄藓 (*Aulacomnium palustre*) 等. 在该泥炭地中, 辽东桤木通常会形成树岛. 基于该泥炭地中桤木树轮的调查数据发现, 近30年来辽东桤木的数量越来越多, 呈现出大规模的扩张趋势.

1.2 实验设计和植被调查

为了揭示辽东桤木扩张对植物群落组成和生物量的潜

在影响,采用空间代替时间的研究方法,选取该泥炭地中8个斑块面积较大的树岛,将树岛周围的开阔泥炭地作为对照,采用配对试验设计对比研究树岛和开阔泥炭地植物群落组成和地上部分生物量的差异.本研究尽量选取地形基本一致的树岛和对照区,并采用混合取样的试验方法,以消除空间异质性的影响.根据树轮记录,选取的8个树岛中辽东柃木林龄在25-29年之间,平均胸径为2.77 cm、树高6 m,树岛平均面积为17.7 m² (15.0-20.1 m²).辽东柃木树岛和对照样地的凋落物量和0-10 cm土壤基本属性见表1.

表1 大兴安岭泥炭地对照和树岛凋落物量和0-10 cm土壤属性

Table 1 Litter mass and soil property in the 0-10 cm depth in the control treatments and tree islands in the peatland of the Da'xingan Mountain

参数及其单位 Parameter and unit	对照 CK	树岛 Tree island	P
土壤含水量 Soil water content (w/%)	512 (11)	414 (14)	< 0.001
有机碳 SOC (w/mg g ⁻¹)	395 (6)	400 (5)	0.422
全氮 TN (w/mg g ⁻¹)	15.6 (0.8)	19.1 (1.1)	< 0.001
全磷 TP (w/mg g ⁻¹)	11.6 (0.6)	11.5 (0.3)	0.898
铵态氮 NH ₄ ⁺ -N (w/μg g ⁻¹)	34.6 (4.7)	166.5 (14.0)	< 0.001
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N (w/μg g ⁻¹)	3.5 (0.4)	6.3 (0.4)	0.001
凋落物量 Litter mass (ρ/g m ⁻²)	133 (12)	271 (8)	< 0.001

表中数据为平均值(标准误)(N=8). Values are means (± SE) (N=8).

植物地上部分生物量调查采用收割法与异速生长方程法相结合.在树岛50%冠幅处(固氮树种扩张处理)和毗邻的开阔泥炭地(距离树岛冠幅边界200%冠幅处,对照)各设置3个样方(图1),根据中国生态系统研究网络观测与分析标准方法《陆地生物群落调查观测与分析》中关于灌木生物量调查的标准方法设置样方面积为2 m × 2 m^[22].2015年8月上旬,当植物生长达到高峰期时,在每个样地内测定每个物种的植株高度,并采用收割法测定对照样地植被和树岛林下植被3个样方内的地上部分生物量,然后将每一处理3个样方内的地上部分生物量混合后带回室内分析.将每个处理样方内的地上部分生物量按物种分开,并记录物种数.然后,将每个物种的地上部分生物量在65℃烘干,称重,计算出单位面积的地上部分生物量.同时,在树岛内测定辽东柃木的胸径、树高和树冠投影面积,根据异速生长方程计算出其生物量^[23],根据辽东柃木地上部分生物量和冠幅投影面积计算出单位面积辽东柃木的地上部分生物量.对于柃木树岛,地上部分生物量为辽东柃木和林下植被的地上部分生物量之和.

1.3 数据数理和分析

每个处理内物种优势度(p_i)根据物种*i*的地上部分生物量占样方内全部物种地上部分生物量的比例得出.物种丰富度指数(S)为每个处理样地中的物种总数.Simpson优势度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数根据物种优势度计算得到,具体计算公式如下^[24]:

Simpson优势度指数: $D = 1 - \sum p_i^2$

Shannon-Wiener多样性指数: $H = 1 - \sum p_i \ln p_i$

Pielou均匀度指数: $J = H/\ln S$

式中: p_i 为样方中物种*i*的优势度, S 为物种丰富度指数.

根据特定植物功能特性将泥炭地植物分为树木、落叶灌木、常绿灌木、草本植物、苔藓植物和地衣6个功能群^[25].植物功能群地上部分生物量为功能群内所有物种地上部分

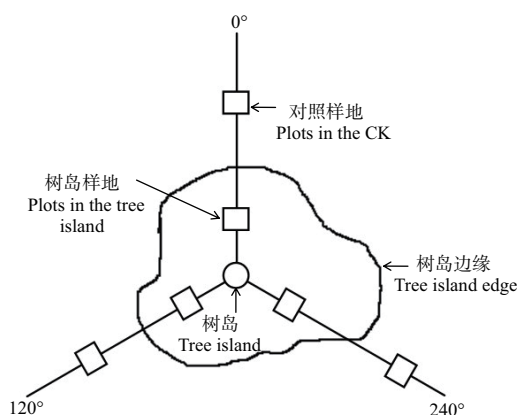


图1 大兴安岭泥炭地对照和树岛样方设置图.

Fig. 1 Diagram of the sampling plots in the control treatments and tree islands in the peatland of the Da'xingan Mountain.

生物量之和,优势度为每一功能群的地上部分生物量占样方内全部物种地上部分生物量的比例,高度为功能群内所有物种高度的平均值.

所有的数据经正态分布检验后采用SPSS软件包(SPSS16.0 for windows)进行分析.利用成对数据*T*检验分别在物种、植物功能群和植物群落水平上分析比较树岛和对照样地相关植物群落参数的差异显著性,设置的显著性水平为 $\alpha = 0.05$.

2 结果与分析

在植物物种水平上,辽东柃木扩张对泥炭地植物群落地上部分生物量的影响具有一定的差异(表2).除了辽东柃木自身以外,树岛中柴桦地上部分生物量显著高于对照样地($P = 0.003$).相反地,对照样地中白毛羊胡子草($P = 0.001$)、三叶鹿药($P = 0.024$)、大泥炭藓($P < 0.001$)、中位泥炭藓($P < 0.001$)、沼泽皱朔藓($P = 0.001$)、金发藓($P = 0.016$)和石蕊($P = 0.001$)地上部分生物量均显著高于辽东柃木树岛.此外,对于越桔柳等其它20个物种来说,辽东柃木树岛和对照样地之间地上部分生物量均没有显著差异($P > 0.05$).

在植物功能群水平上,辽东柃木树岛中树木和落叶灌木地上部分生物量均显著高于对照样地,而草本植物、苔藓植物和地衣地上部分生物量则显著低于对照样地($P < 0.001$,图2).此外,树岛和对照样地间常绿灌木地上部分生物量没有显著差异($P > 0.05$).而且,树岛中落叶灌木高度高于对照样地,而常绿灌木和草本植物则没有显著差异.由于辽东柃木自身巨大的生物量,树岛内落叶灌木、常绿灌木、草本植物、苔藓植物和地衣的优势度均低于对照样地($P < 0.01$).

在植物群落水平上,辽东柃木树岛的地上部分生物量显著高于对照样地($P < 0.001$,表2).然而,辽东柃木树岛样地的物种丰富度、Simpson优势度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数均显著低于对照样地($P < 0.001$,图3).与对照样地相比,辽东柃木树岛的物种丰富度减少了约40%左右,减少的物种主要是苔藓植物和地衣(表2).

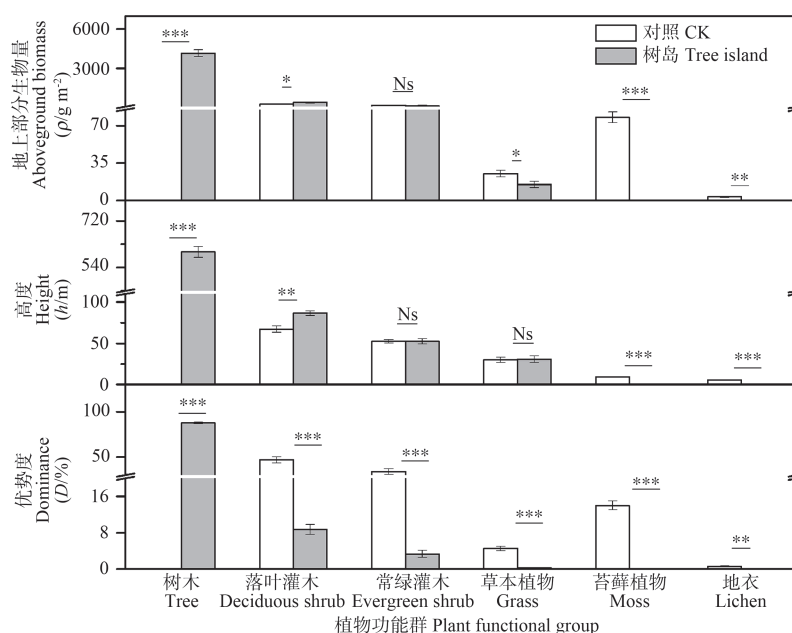


图2 辽东桤木扩张对植物功能群地上部分生物量、高度和优势度的影响。图中数据为平均值 ($\pm$ 标准误) ($N = 8$)。Ns: 没有显著差异; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

Fig. 2 Effect of *A. sibirica* expansion on aboveground biomass, height, and dominance of plant functional groups. Values are means ($\pm$ SE) ($N = 8$). Ns: Not significant; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

表2 辽东桤木扩张对物种地上部分生物量的影响

Table 2 Effect of *A. sibirica* expansion on aboveground plant biomass at the species level

植物功能群 Plant functional group	物种 Species	地上部分生物量 Aboveground biomass ($\rho/g m^{-2}$)		
		对照 CK	树岛 Tree island	P
树木 Tree	辽东桤木 <i>Alnus sibirica</i>	0.00 (0.00)	4164.07 (267.71)	< 0.001
落叶灌木 Deciduous shrub	柴桦 <i>Betula fruticosa</i>	126.15 (11.83)	263.70 (39.15)	0.003
	越桔柳 <i>Salix myrtilloides</i>	11.27 (3.39)	10.58 (4.33)	0.830
	细叶沼柳 <i>Salix rosmarinifolia</i>	66.32 (11.32)	48.72 (19.73)	0.317
	笃斯越橘 <i>Vaccinium uliginosum</i>	56.03 (8.39)	81.58 (27.24)	0.444
	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	1.37 (1.37)	0.00 (0.00)	0.351
常绿灌木 Evergreen shrub	狭叶杜香 <i>Ledum palustre</i>	72.37 (6.61)	71.85 (16.25)	0.967
	甸杜 <i>Chamaedaphne calyculata</i>	47.72 (10.31)	31.32 (7.54)	0.169
	小叶杜鹃 <i>Rhododendron lapponicum</i>	69.80 (10.07)	49.65 (21.67)	0.432
	白毛羊胡子草 <i>Eriophorum vaginatum</i>	17.02 (2.46)	7.40 (2.18)	0.001
	小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i>	2.27 (1.08)	4.37 (1.93)	0.187
草本植物 Grass	玉簪草 <i>Carex globularis</i>	1.12 (0.82)	1.00 (0.57)	0.814
	三叶鹿药 <i>Smilacina trifolia</i>	1.38 (0.45)	0.12 (0.08)	0.024
	小白花地榆 <i>Sanguisorba parviflora</i>	1.95 (0.49)	1.40 (0.74)	0.399
	龙江风毛菊 <i>Saussurea amurensis</i>	1.43 (0.55)	0.90 (0.43)	0.486
	兴安木贼 <i>Equisetum variegatum</i> Schleich	0.00 (0.00)	0.15 (0.12)	0.239
	北悬钩子 <i>Rubus arcticus</i>	0.00 (0.00)	0.05 (0.05)	0.351
	大泥炭藓 <i>Sphagnum palustre</i>	27.42 (1.79)	0.00 (0.00)	< 0.001
	瓢叶泥炭藓 <i>Sphagnum beccarii</i>	3.20 (2.1)	0.00 (0.00)	0.172
	中位泥炭藓 <i>Sphagnum magellanicum</i>	25.78 (1.39)	0.00 (0.00)	< 0.001
	尖叶泥炭藓 <i>Sphagnum nemoreum</i>	2.75 (1.31)	0.00 (0.00)	0.074
苔藓植物 Moss	白齿泥炭藓 <i>Sphagnum girgensohnii</i>	5.17 (2.56)	0.00 (0.00)	0.084
	粗叶泥炭藓 <i>Sphagnum squarrosum</i>	1.43 (1.43)	0.00 (0.00)	0.351
	细叶泥炭藓 <i>Sphagnum teres</i>	0.87 (0.87)	0.00 (0.00)	0.351
	沼泽皱蒴藓 <i>Aulacomnium palustre</i>	5.37 (0.99)	0.00 (0.00)	0.001
	金发藓 <i>Polytrichum commune</i>	1.85 (0.59)	0.00 (0.00)	0.016
	毛梳藓 <i>Ptilium crista-castrensis</i>	1.07 (0.66)	0.00 (0.00)	0.150
	毛地钱 <i>Dumortiera hirsuta</i>	2.67 (1.62)	0.00 (0.00)	0.144
	石蕊 <i>Cladonia rangiferina</i>	3.25 (0.58)	0.00 (0.00)	0.001
地衣 Lichen				
合计 In total		557.00 (11.15)	4736.86 (269.46)	< 0.001

表中数据为平均值 (标准误) ($N = 8$)。Values are means ($\pm$ SE) ($N = 8$)。

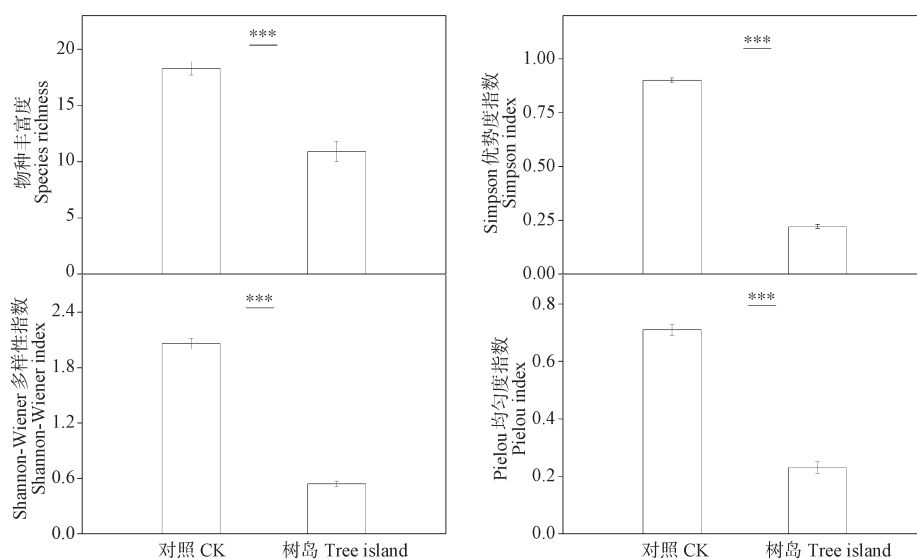


图3 辽东柃木扩张对植物群落物种多样性的影响。图中数据为平均值 ($\pm$ 标准误) ($N=8$)。*** $P < 0.001$ 。

Fig. 3 Effect of *A. sibirica* expansion on species diversity in plant community. Values are means ($\pm$ SE) ($N=8$). *** $P < 0.001$.

3 讨论

氮素通常是限制北方泥炭地生态系统植物净初级生产力的主要营养元素^[8-9]。在本研究中,我们发现辽东柃木扩张显著提高了泥炭地土壤氮素有效性,从而导致植物群落的地上部分总生物量显著增加,这证实了氮素是大兴安岭地区泥炭地植物生长的主要限制性营养元素。然而,辽东柃木扩张引起的氮素有效性增加并没有促进植物群落内所有功能群植物的生长,仅仅显著提高了树木和落叶灌木的地上部分生物量,而对常绿灌木地上部分生物量基本没有显著影响,甚至导致草本植物、苔藓植物和地衣的地上部分生物量呈现降低的趋势。辽东柃木扩张显著促进了柴桦的生长,抑制了白毛羊胡子草的生长,这导致落叶灌木地上部分生物量呈现增加的趋势,而草本植物地上部分生物量呈现降低的趋势。可以看出,与苔藓植物和地衣等隐花植物相比,辽东柃木扩张后维管植物生物量的变化趋势是不一致的。不同植物功能群生物量对辽东柃木扩张响应的差异可能是由于不同物种对养分和光资源的竞争机制和利用效率不同引起的^[34-35]。由于北方泥炭地生境基本都处于氮素贫瘠状态,辽东柃木扩张显著提高了土壤全氮、铵态氮和硝态氮含量,促进了对氮素利用效率较高的落叶灌木的生长,使其在对上层光资源的竞争中处于有利地位,降低了植物群落内中下层地低矮植物常绿灌木和草本植物对光资源的获取和竞争能力^[34, 14],这抵消甚至超过了氮素有效性增加对常绿灌木和草本植物生物量产生的正效应,导致常绿灌木地上部分生物量没有变化,草本植物地上部分生物量降低。

对于物种多样性而言,辽东柃木扩张导致了苔藓植物和地衣均呈现出消失的趋势,从而显著降低了大兴安岭泥炭地植物群落的物种丰富度和生物多样性指数,这与北美和欧洲的大多数氮沉降模拟研究结果是基本一致的^[14, 27]。这些氮添加研究均发现,高氮添加水平不仅可以促进维管植物生长,使苔藓植物处于光竞争的劣势地位,而且可以对苔藓植物产

生致毒效应,从而抑制苔藓植物,尤其是泥炭藓的生长^[14, 27]。此外,在东北长白山地区泥炭地中,Bu等也发现,氮添加可以抑制苔藓植物的生长,而且泥炭藓(*S. magellanicum*和*S. palustre*)生长降低的幅度远远大于金发藓(*P. strictum*)^[26]。在本研究中,与氮沉降不同的是,固氮树种辽东柃木扩张绕过了苔藓植物的过滤效应,通过共生的固氮菌直接提高了土壤氮素有效性,供维管植物吸收和生长。因此,辽东柃木扩张导致苔藓植物和地衣等隐花植物从群落中消失的原因主要有以下3个方面:1)辽东柃木扩张提高了泥炭地生态系统维管植物的净初级生产力,增加了维管植物盖度和地表凋落物输入量(凋落物量增加了104%,表1),对苔藓植物和地衣等隐花植物形成双重遮阴效应,导致苔藓植物和地衣获得的有效性光资源不足,抑制了其生长,最终被群落中其它物种淘汰^[14];2)相对于苔藓植物而言,固氮树种扩张将改善植物凋落物质量,促进植物凋落物分解和氮素释放速率,提高地表凋落物层氮素有效性^[28, 20],对苔藓植物和地衣产生了一定的毒害作用^[29];3)辽东柃木扩张将促进维管植物生长,提高了生态系统蒸散发量,使土壤含水量比对照样地下降20%左右,导致土壤干化,使得微生境不太适宜于苔藓植物的繁殖和生长^[30-31]。

本研究选取了研究区泥炭地中发育程度较高、林龄在25-29年之间的柃木树岛作为研究对象,揭示了柃木扩张对北方泥炭地植物群落组成和生物量的潜在影响。然而,在北方泥炭地中灌木、草本植物、苔藓和地衣之间的高度存在较大的差异,导致植物对光资源的竞争能力不同^[32]。在柃木扩张初期,由于柃木冠层郁闭度较低,在植物生长未受光资源限制的条件下氮素有效性的增加可能会促进植物生长,导致泥炭地原有植物生物量提高。然而,随着辽东柃木扩张过程中树岛内冠层郁闭度的不断增加,苔藓和地衣等低矮植物在光资源的竞争中处于劣势,逐渐在植物群落中减少甚至消失^[33]。因此,北方泥炭地植物群落组成和生物量的变化趋势

可能会随着柾木扩张程度而发生显著的变化,在今后的研究中应关注柾木扩张过程中植物群落和生物量的动态变化格局。

总体而言,辽东柾木扩张不仅导致了苔藓植物和地衣的消失,对树木、落叶灌木、常绿灌木和草本植物等维管植物的生物量也造成了剧烈的影响,显著改变了群落内功能群植物的优势度。在长时间尺度上,辽东柾木扩张驱动的植物功能群组成的变化必然会影响植物群落的组成和结构,落叶灌木柴桦可能凭借其高度和对资源获取的优势在群落中进一步占据优势地位,而苔藓植物和地衣的生长则受到抑制甚至从群落中消失,降低群落的物种多样性,影响泥炭地生态系统结构和功能;另外,虽然辽东柾木扩张引起的土壤氮素有效性增加在植物群落水平上提高了整个生态系统的地上部分生物量,但引起的植物群落这部分净初级生产力的提高是以少数灌木物种的优势度增加和大多数苔藓物种和地衣的减少或消失为代价的,反过来这些物种的丢失可能会减弱限制性养分元素对植物群落生产力的正效应,导致生态系统结构和功能出现降低趋势^[2]。首先,由于苔藓植物在北方泥炭地中发挥着“生态工程师”的作用^[10],苔藓植物和地衣的消失将降低北方泥炭地的生物多样性,导致生态系统抵抗外界干扰和环境变化的能力下降^[36]。其次,尽管柾木扩张到北方泥炭地能增加植物净初级生产力,但苔藓植物的消失结合氮素有效性增加将提高泥炭的分解速率,可能使北方泥炭地由大气碳汇向大气碳源转变^[37]。最后,维管植物凋落物分解过程中氮素释放速率远远高于苔藓植物^[28],而且柾木扩张将进一步提高维管植物组织和土壤有机质的氮浓度^[38],对土壤氮素有效性增加产生正反馈效应,这将解除微生物活性的氮素限制,加快生态系统碳氮循环过程。

4 结论

在大兴安岭地区泥炭地生态系统中,辽东柾木扩张尽管增加了植物群落总的地上部分生物量,但显著改变了植物群落组成和结构,导致物种丰富度、Simpson优势度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数均呈现降低的趋势。具体来说,辽东柾木扩张提高了落叶灌木的地上部分生物量,对常绿灌木没有显著影响,但降低了草本植物的地上部分生物量,并导致苔藓植物和地衣均呈现消失的趋势。由于辽东柾木自身巨大的生物量,泥炭地中落叶灌木、常绿灌木、草本植物、苔藓植物和地衣的优势度在柾木扩张后均呈现下降的变化趋势。这些研究结果表明,固氮树种扩张将剧烈地改变北方泥炭地植物群落组成和地上部分生物量,导致生物多样性下降,这将对生态系统结构和功能产生深远的影响。

参考文献 [References]

- Vitousek PM, Howarth RW. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? [J]. *Biogeochemistry*, 1991, **13**: 87-115
- Bai YF, Wu JG, Clark CM, Naeem S, Pan Q, Huang JH, Zhang LX, Han XG. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from Inner Mongolia grasslands [J]. *Global Change Biol*, 2010, **16**: 358-372
- Berg LJJ, Vergeer P, Rich TCG, Smart SM, Dan G, Ashmore MR. Direct and indirect effects of nitrogen deposition on species composition change in calcareous grasslands [J]. *Global Change Biol*, 2011, **17**: 1871-1883
- Gruber N, Galloway JN. An earth-system perspective of the global nitrogen cycle [J]. *Nature*, 2008, **451**: 293-296
- Tilman D, Reich PB, Knops JMH. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment [J]. *Nature*, 2006, **441**: 629-632
- 吕超群, 田汉勤, 黄耀. 陆地生态系统氮沉降增加的生态效应[J]. 植物生态学报, 2007, **31** (2): 205-218 [Lü CQ, Tian HQ, Huang Y. Ecological effects of increased nitrogen deposition in terrestrial ecosystems [J]. *J Plant Ecol*, 2007, **31** (2): 205-218]
- Lan ZC, Jenerette GD, Zhan SX, Li WH, Zheng SX, Bai YF. 2015. Testing the scaling effects and mechanisms of N-induced biodiversity loss: evidence from a decade-long grassland experiment [J]. *J Ecol*, **103**: 750-760
- Bridgman SD, Johnston CA, Pastor J, Updegraff K. Potential feedbacks of northern wetlands on climate change [J]. *Bioscience*, 1995, **45**: 262-274
- Aerts R, Verhoeven JTA, Whigham DF. Plant-mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs [J]. *Ecology*, 1999, **80**: 2170-2181
- Rydin H, Jeglum JK, Hooijer A. Biology of Peatlands [M]. New York: Oxford University Press, 2006
- Lamers LPM, Bobbink R, Roelofs JM. Natural nitrogen filter fails in polluted raised bogs [J]. *Global Change Biol*, 2000, **6**: 583-586
- Turetsky MR. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling [J]. *Bryologist*, 2003, **106**: 395-409
- Van Breemen N. How *Sphagnum* bogs down other plants [J]. *Trends Ecol Evol*, 1995, **10**: 270-275
- Limpens J, Granath G, Gunnarsson U, Aerts R, Bayley S, Bragazza L, Bubier J, Buttler A, Vanden Berg LJJ, Francez AJ, Gerdol R, Grosvernier P, Heijmans MMPD, Hoosbeek MR, Hotes S, Ilomets M, Leith I, Mitchell EAD, MOORE T, Nilsson MB, Nordbakken JH, Rochefort L, Rydin H, Sheppard LJ, Thormann M, Wiedermann MM, Williams BL, Xu B. Climatic modifiers of the response to nitrogen deposition in peat-forming *Sphagnum* mosses: a meta-analysis [J]. *New Phytol*, 2011, **191**: 496-507
- Van der Wal R, Pearce IS, Brooker RW. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world [J]. *Oecologia*, 2005, **142**: 159-168
- Bubier JL, Moore TR, Bledzki LA. Effects of nutrient addition on vegetation and carbon cycling in an ombrotrophic bog [J]. *Global Change Biol*, 2007, **13**: 1168-1186
- Armitage HF, Britton AJ, Wal R, Pearce ISK, Thompson DBA, Woodin SJ. Nitrogen deposition enhances moss growth, but leads to an overall decline in habitat condition of mountain moss-sedge heath [J]. *Global Change Biol*, 2012, **18**: 290-300
- Saarnio S, Jarvio S, Saarinen T, Vasander H, Silvola J. Minor changes in vegetation and carbon gas balance in a boreal mire under a raised CO₂ or NH₄NO₃ supply [J]. *Ecosystems*, 2003, **6**: 46-60
- Frost GV, Epstein HE. Tall shrub and tree expansion in Siberian tundra ecotones since the 1960s [J]. *Global Change Biol*, 2014, **20**: 1264-1277
- Hiltbrunner E, Aerts R, Buhlmann T, Huss-Danell K, Magnusson B, Myrold DD, Reed SC, Sigurdsson BD, Komer C. Ecological consequences of the expansion of N₂-fixing plants in cold biomes [J].

- Oecologia*, 2014, **176**: 11-24
- 21 刘子刚, 王铭, 马学慧. 中国泥炭地有机碳储量与储存特征分析[J]. 中国环境科学, 32 (10): 1814-1819 [Liu ZG, Wang M, Ma XH. Analysis of organic carbon storage and characteristics of China's peatlands [J]. *China Environ Sci*, 2012, **32** (10): 1814-1819]
 - 22 董鸣, 王义凤, 孔繁志, 蒋高明, 张知彬. 陆地生物群落调查观测与分析[M]. 北京: 中国标准出版社, 1997: 3-10 [Dong M, Wang YF, Kong FZ, Jiang GM, Zhang ZB. Survey, Observation and Analysis of Terrestrial Biocommunities [M]. Beijing: Standards Press of China, 1997: 3-10]
 - 23 Berner LT, Alexander HD, Loranty MM, Ganzlin P, Mack MC, Davydov SP, Goetz SJ. Biomass allometry for alder, dwarf birch, and willow in boreal forest and tundra ecosystems of far northeastern Siberia and north-central Alaska [J]. *For Ecol Manage*, 2015, **337**: 110-118
 - 24 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究.II.丰富度、均匀度和物种多样性指数[J]. 生态学报, 1995, **15** (3): 268-277 [Ma KP, Huang JH, Yu SL, Chen LZ. Plant community diversity in Dongling mountain, Beijing, China: II. species richness, evenness and species diversities [J]. *Acta Ecol Sin*, 1995, **15** (3): 268-277]
 - 25 Chapin FS, Bret-Harte MS, Hobbie SE, Zhong H. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change [J]. *J Veg Sci*, 1996, **7**: 347-358
 - 26 Bu ZJ, Rydin H, Chen X. Direct and interaction-mediated effects of environmental changes on peatland bryophytes [J]. *Oecologia*, 2011, **166**: 555-563
 - 27 曾竞, 卜兆君, 王猛, 马进泽, 赵红艳, 李鸿凯, 王升忠. 氮沉降对泥炭地影响的研究进展[J]. 生态学杂志, 2013, **32** (2): 473-481 [Zeng J, Bu ZJ, Wang M, Ma JZ, Zhao HY, Li HK, Wang SZ. Effects of nitrogen deposition on peatland: a review [J]. *Chin J Ecol*, 2013, **32** (2): 473-481]
 - 28 Dorrepaal E, Cornelissen JHC, Aerts R, Van Logtestijn R. Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? [J]. *J Ecol*, 2005, **93**: 817-828
 - 29 Gunnarsson U, Granberg G, Nilsson M. Growth, production and interspecific competition in *Sphagnum*: effects of temperature, nitrogen and sulphur treatments on a boreal mire [J]. *New Phytol*, 2004, **163**: 349-359
 - 30 Merbold L, Kutsch WL, Corradi C, Kolle O, Rebmann C, Stoy TC, Zimov SA, Schulze ED. Artificial drainage and associated carbon fluxes (CO_2/CH_4) in a tundra ecosystem [J]. *Global Change Biol*, 2009, **15**: 2599-2614
 - 31 肖石红, 张中瑞, 覃德华, 何东进, 刘进山, 吴建勤, 蔡昌棠, 游巍斌, 沈云强, 简立燕. 天宝岩国家级自然保护区4种类型泥炭藓沼泽植被组成及其与环境因子的关系[J]. 应用与环境生物学报, 2016, **22** (4): 631-638 [Xiao SH, Zhang ZR, Qin DH, He DJ, Liu JS, Wu JQ, Cai CT, You WB, Shen YQ, Jian LY. Community composition of four types of *Sphagnum* wetlands and its relationship with environmental factors in Tianbaoyan National Nature Reserve [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2016, **22** (4): 631-638]
 - 32 Mallik AU, Bell FW, Gong Y. Regeneration behavior of competing plants after clear cutting: implications for vegetation management [J]. *For Ecol Manage*, 1997, **95**: 1-10
 - 33 Anthelme F, Grossi JL, Brun JJ, Didier L. Consequences of green alder expansion on vegetation changes and arthropod communities removal in the northern French Alps [J]. *For Ecol Manage*, 2001, **145** (1): 57-65
 - 34 Berendse F, van Breemen N, Rydin H, Buttler A, Heijmans M, Hoosbeek MR, Lee JA, Mitchell E, Saarinne T, Vasander H, Wallen B. Raised atmospheric CO_2 levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in *Sphagnum* bogs [J]. *Global Change Biol*, 2001, **7**: 591-598.
 - 35 Van Heerwaarden LM, Toet S, Aerts R. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization [J]. *J Ecol*, 2003, **91**: 1060-1070
 - 36 Loreau M, de Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms [J]. *Ecol Lett*, 2013, **16**: 106-115
 - 37 Breeuwer A, Heijmans M, Robroek BJM, Limpens J, Berendse F. The effect of increased temperature and nitrogen deposition on decomposition in bogs [J]. *Oikos*, 2008, **117**: 1258-1268
 - 38 Zhang HY, Yu Q, Lü XT, Trumbore SE, Yang JJ, Han XG. Impacts of leguminous shrub encroachment on neighboring grasses include transfer of fixed nitrogen [J]. *Oecologia*, 2016, **180**: 1213-1222