

七姊妹山泥炭藓湿地大泥炭藓(*Sphagnum palustre* L.) 群落分布格局及其驱动机制¹

李亭亭^{1, 2#} 任帅^{1, 2#} 莫家勇³ 刘少林^{1, 2} 祝文龙^{1, 2} 刘昌勇⁴ 汪正祥^{1, 2*}

(1. 区域开发与环境影响湖北省重点实验室, 湖北 武汉 430062;

2. 湖北大学资源环境学院, 湖北 武汉 430062;

3. 神农架国家公园管理局, 湖北 神农架林区 442421;

4. 七姊妹山国家级自然保护区管理局, 湖北 宣恩 516353)

【摘要】: 为探究七姊妹山泥炭藓湿地大泥炭藓(*Sphagnum palustre* L.) 群落的分布格局及其驱动机制, 进而为亚热带山地泥炭藓湿地保护、恢复和开发利用提供科学的理论依据, 于 2021 年 6 月, 对该湿地泥炭藓斑块设置样方, 使用标准样方法进行植被、环境调查, 同时采集样品进行测量分析。运用系统聚类法进行群落的数量分类, 随后使用单因素方差分析、多元回归分析及 Pearson 相关性分析检验各群丛间环境因子以及大泥炭藓生长、生理指标的差异及其相关性, 明确影响大泥炭藓生长的主要环境因子及内在机制。结果显示: (1) 37 个调查样方可分为 4 个群丛类型, 即: I、蕨—大泥炭藓群丛(Ass. *Pteridium aquilinum*-*Sphagnum palustre*); II、大理薹草—大泥炭藓群丛(Ass. *Carex rubrobrunnea* var. *taliensis*-*Sphagnum palustre*); III、野灯心草+蛇床—大泥炭藓群丛(Ass. *Juncus setchuensis*+*Cnidium monnieri*-*Sphagnum palustre*); IV、紫萼+芒尖苔草—大泥炭藓群丛(Ass. *Hosta ventricose*+*Lycopus cavaleriei*-*Sphagnum palustre*)。 (2) 从群丛 I~ 群丛 IV, 大泥炭藓的株高、头状枝数量、盖度、生物量 4 项生长指标均逐渐降低。4 群丛间大泥炭藓组织 TN、TP、TK、TC 含量、C/N、N/P、N/K、含水量 9 项生理指标均存在显著差异, 其中组织含水量、N/K 由群丛 I~ IV 呈逐渐上升趋势。 (3) 地下水位和土壤 N/K 是影响七姊妹山泥炭藓湿地大泥炭藓群落生长分布的主要环境因子。在长期淹水胁迫环境下, 大泥炭藓组织含水量过高, 抑制了大泥炭藓的光合作用, 阻碍其生长。而在高 N 负荷下, 大泥炭藓的生长受到 K 的限制, 导致养分吸收不平衡, 生长发育受阻。临近农田地表径流引起的氮输入可能是造成土壤及泥炭藓组织 N/K 在群丛 IV 中过高的因素。

【关键词】: 泥炭藓湿地; 分布格局; 环境驱动机制; 七姊妹山; 环境因子

¹ **【收稿日期】**: 2022-06-01; **【修回日期】**: 2022-08-25

【基金项目】: 国家自然科学基金项目(42101065); 神农架金丝猴保育生物学湖北省重点实验室开放基金项目(SNJGL202101); 湖北省中央引导地方科技发展专项(2019ZYD050); 区域开发与环境影响湖北省重点实验室开放基金项目(2020(C) 002)

【作者简介】: 李亭亭(1989 ~), 女, 讲师, 主要研究方向为植物地理、湿地保护与生态恢复. E-mail: Ltt0819@hubu.edu.cn; #共同第一作者 任帅(1997 ~), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为植物地理学. E-mail: 1430915591@qq.com

【* 通讯作者 E-mail】: wangzx@hubu.edu.cn

【中图分类号】：Q948.1 【文献标识码】：A 【文章编号】：1004-8227(2023)04-0764-10

【DOI】：10.11870/cjlyzyyhj202304008

泥炭藓湿地是自然湿地生态系统的重要组成部分^[1]，其特殊的植物群落组成与外部环境，为许多生物提供了栖息地^[2]。而作为自然界的净碳汇^[3]，泥炭藓湿地在全球碳循环过程中扮演着重要角色^[4]。同时，泥炭藓湿地在水文调节^[5]、污染物净化^[6,7]等方面也发挥着重要的作用。

泥炭藓属物种是泥炭藓湿地关键物种，在其植物群落结构的形成中起到重要作用，并决定泥炭藓湿地的发育和泥炭堆积^[8]。前人大量研究表明，泥炭藓种群的生长和分布格局受到多种生物和非生物因素的影响。其中气候因子在限制泥炭藓物种分布范围方面起到决定性作用^[9,10]。泥炭藓种群的生长与分布还受到泥炭沼泽中各种环境梯度的影响。其中重要的环境梯度包括光照^[11,12,13]、温度^[14]、水位^[15,16,17,18]、养分的可利用性^[19,20]和pH^[21,22]，沿着不同的环境梯度，泥炭藓物种的分布格局各异。除此之外，与其他苔藓植物或维管植物的竞争也可能会改变泥炭藓种群已占据的生态位^[23]。

国内学者关于泥炭藓湿地植被分布格局成因的研究较少，且聚焦于沿水分梯度的带状分布^[24,25]。而在实地调查中我们发现，七姊妹山泥炭藓湿地植被呈现明显的斑块分布，不同斑块中群落物种组成及关键物种大泥炭藓的生长和分布状况也呈现明显差异，造成这种斑块状分布的原因是否仍与水分梯度有关尚未明确。基于此，本研究通过实地调查、取样和测定分析，希望探明：(1)七姊妹山泥炭藓湿地植物群落主要类型；(2)影响湿地关键物种一大泥炭藓种群分布的主导因子及其环境驱动机制。本研究为亚热带山地泥炭藓湿地的保护、恢复和开发利用提供科学的理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

七姊妹山泥炭藓湿地位于湖北宣恩县七姊妹山自然保护区东北部(29° 57' 27" N~30° 03' 41" N, 109° 44' 38" E~109° 46' 54" E)，海拔在 1 650~1 950 m 之间。保护区为云贵高原的东北延伸部分，地处武陵山脉余脉。全境地势表现为西北高西南低，最高峰火烧堡为全县最高峰，海拔 2 014.5 m，最低海拔 650 m。

根据团队前期研究成果《湖北七姊妹山国家级自然保护区泥炭藓湿地综合科学考察与研究》^[26]，该区域气候、植被和水系分布等地理条件如下：保护区属中亚热带季风湿润型气候，气候呈明显的垂直差异。海拔 800~1 200 m 的亚高山地带年均气温 13.7℃，无霜期 263 d，年降水量 1 635.3 mm，年日照时数 1 212.4 h；海拔 1 200 m 以上的高山地带年均气温 8.9℃，无霜期 203 d，年降水量 1 876 mm，年日照时数 1 519.9 h。自然植被以常绿、落叶阔叶混交林为主，具有中亚热带山地的典型植被类型，保存着比较完整的第三纪的残遗植物的森林生态系统。区内河网密布，纵横交错，有大小河溪 30 条，总长度 144.4 km，河长在 10 km² 以上的有 4 条。本团队前期调查发现，保护区范围内泥炭藓零星分布区域达 14 100 hm²，其中集中分布的泥炭藓湿地有 60 个小区域，总面积约为 459.4 hm²，呈斑块状分布，最大的一块区域面积为 31 hm²。

1.2 实验方法

1.2.1 野外调查及样品采集

泥炭藓属植物没有气孔和真正的根，其生长高度依赖于供水和温度^[27,28,29]，导致泥炭藓的生长在一年中有所不同，一般在 0℃ 以上开始生长^[30]。在鄂西亚热带山地，4~9 月是其主要生长季^[31]。本研究于 2021 年 6 月对七姊妹山泥炭藓湿地进行野外调查，在全面摸清泥炭藓湿地斑块分布情况的基础上，选取分布面积广、人为干扰少且结构完整的典型代表性群落设置样地。本次调查分别在椿木营晒坪的九排、丁字台、十排依据上述规格设置 7 块 10 m×10 m 样地，在每块样地四角和中央再设置 5 个 1 m×1

m 的样方。此外，另选取一块林下样地，受实际分布面积的限制，最终设置 2 个 1 m×1 m 林下样方(图 1)。共 37 个样方，在每个样方中心打入一个 PVC 管用于测量地下水位。

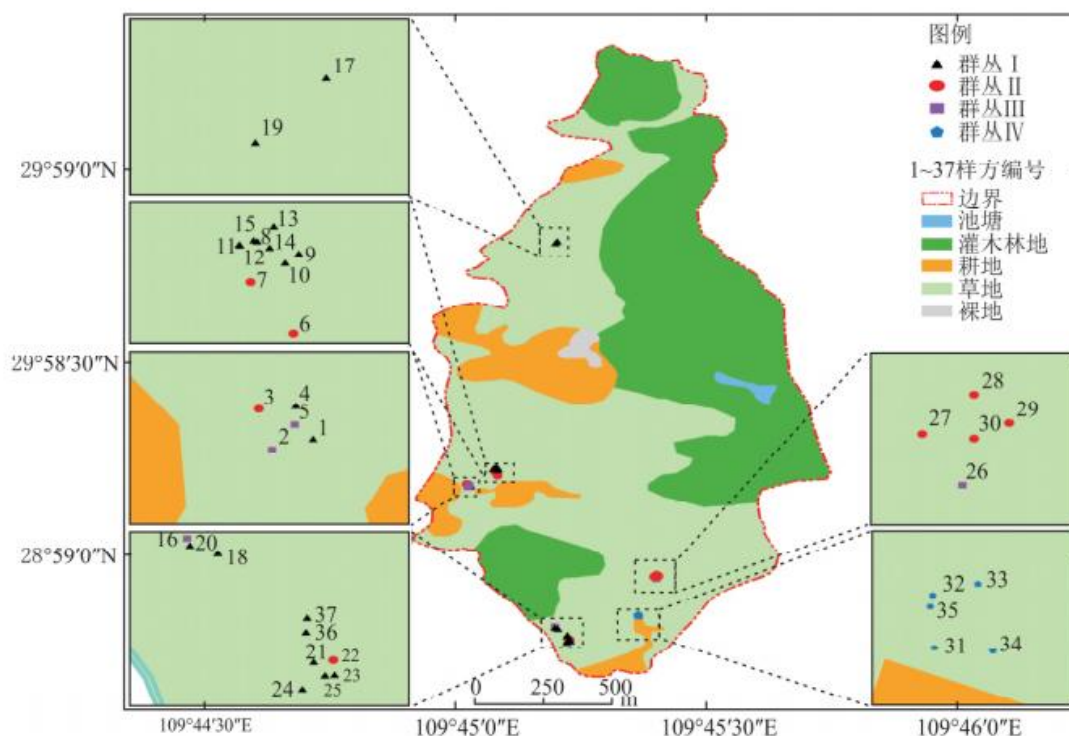


图 1 七姊妹山泥炭藓湿地土地利用和样方调查分布图

Fig. 1 Land use and quadrats distribution map of *Sphagnum* wetland in Qizimei mountain

用手持 GPS 测量每一样方的海拔高度、经纬度，同时记录样地的地形、受干扰状况等信息。在样方调查过程中，记录样方内出现的所有物种及其株高，目测法估算样方内物种的盖度。用环刀在每个样方内采取土样，现场称量鲜重；用 10 cm×10 cm 的取样框在每个样方内采集大泥炭藓鲜样，共 36 份(3 号样方未生大泥炭藓)，现场人工计算取样框内大泥炭藓头状枝个数，并称量鲜重。

1.2.2 指标测定

样品带回实验室后，首先对土样、藓样中的动植物残体进行清理。将藓样放置室内阴干，再放入烘箱 70℃ 恒温烘干 48h 后测量干重。将泥炭藓头状枝干燥后研磨过 100 目筛，土样干燥研磨后分别过 20、100 目筛。采用 pH 电位计 (pHS-3E 型，上海) 测定土样 pH 值；Elementar 元素分析仪 (vario MACRO CUBE, Germany) 测定土样和藓样总碳 (TC) 和总氮 (TN) 含量；用酸溶 (H₂SO₄-HClO₄)—钼锑抗吸光法测量土样、藓样总磷 (TP) 含量；碱解扩散法测定土样水解性氮 (AHN)；土样总钾 (TK) 和速效钾 (AK) 含量用原子吸收分光光度计测定。

1.2.3 数据处理与分析

根据样方中维管植物和苔藓植物的相对盖度和相对高度计算重要值 (importance value, IV)^[26]，公式如下：

$$\text{重要值 (IV)} = (\text{相对盖度} + \text{相对高度}) / 2 \quad (1)$$

式中： 相对盖度=(样方内某一物种盖度/样方内所有物种盖度之和)×100%

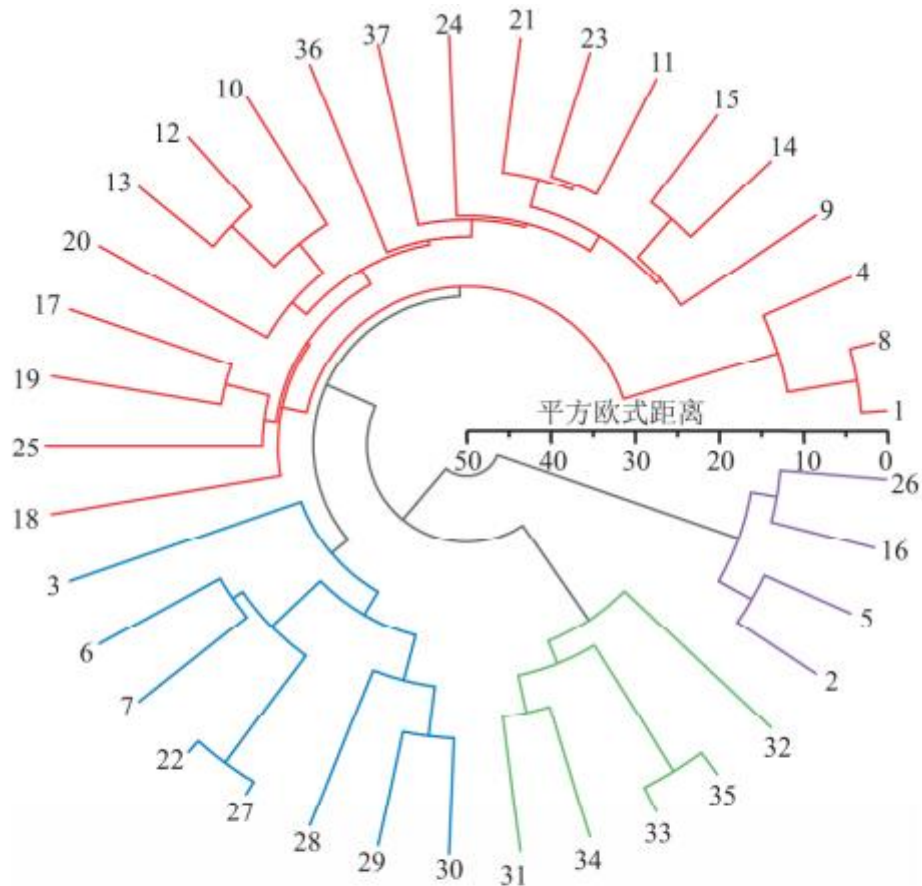
相对高度=(样方内某一物种均高/样方内所有物种均高之和)×100%

根据物种重要值通过组间连接聚类方法测量平方欧式距离对样方进行聚类分析。选取平方欧式距离系数 32.0 作为截距，进行群丛划分，并使用优势种联结法对群丛进行命名。随后通过单因素方差分析法，采用 LSD 进行事后多重检验，分别检验环境因子、大泥炭藓生长和生理指标在各群丛间的差异；通过多元回归分析，以大泥炭藓生物量为因变量，各环境因子及大泥炭藓生理指标为自变量，采用逐步回归方法检验影响大泥炭藓生长的主要环境因子和生理指标，并通过 Pearson 相关性分析检验其两两之间的相关性。以上所有数据分析采用软件 SPSS22.0 完成，图形制作使用 Excel 2019、Origin2021pro 完成。

2 结果与分析

2.1 七姊妹山泥炭藓湿地植物群落分类

依据系统聚类分析结果，将调查区域内植物群落划分为 4 个群丛类型，4 个群丛类型之间差异明显，与群落分布位置相一致(图 1, 图 2)。分别为：



注：1~37 为样方编号。

图 2 七姊妹山泥炭藓湿地植物群落聚类分析树状图

Fig. 2 Dendrogram for cluster analysis of plant communities in Qizimei mountain *Sphagnum* wetland

I. 蕨-大泥炭藓群丛 (Ass. *Pteridium aquilinum*-*Sphagnum palustre*), 包括 1、4、8、9、10、11、12、13、14、15、17、18、19、20、21、23、24、25、36、37 号样方。草本层优势种为蕨, 高度在 61~110 cm, 盖度在 65%~75%; 苔藓层以大泥炭藓占据绝对优势, 盖度在 85%~100%, 平均高度在 12~19 cm。

II. 大理薹草-大泥炭藓群丛 (Ass. *Carex rubrobrunnea* var. *taliensis*-*Sphagnum palustre*), 包括 3、6、7、22、27、28、29、30 号样方。其中草本层以大理薹草占据绝对优势, 平均盖度在 40%~70%, 高度为 43~48 cm; 苔藓层优势种为大泥炭藓, 盖度在 75%~100% 之间, 平均高度为 11~22 cm。

III. 野灯心草+蛇床-大泥炭藓群丛 (Ass. *Juncus setchuensis*+*Cnidium monnieri*-*Sphagnum palustre*), 包括 2、5、16、26 号样方。草本层主要优势种为野灯心草和蛇床, 其中野灯心草盖度在 60%~70%, 均高在 57~60 cm, 蛇床盖度为 20%~30%, 高度在 53~80 cm。苔藓层以大泥炭藓为优势种, 盖度为 93%~100%, 高度在 13~14 cm。

IV. 紫萼+芒尖苔草-大泥炭藓群丛(Ass. *Hosta ventricose*+*Lycopus cavaleriei*- *Sphagnum palustre*), 包括 31、32、33、34、35 号样方。草本层以紫萼和芒尖苔草为优势种, 其中紫萼的盖度在 60%~70%, 高度为 18~20cm, 芒尖苔草的盖度为 20%~35%, 均高为 78 cm。苔藓层以大泥炭藓为优势种, 盖度在 10%~45%, 高度为 8~14 cm。

2.2 环境因子指标

显著性差异分析结果显示: 土壤 TP、AHN、AK、pH 值、容重、孔隙度 6 个指标在 4 群丛间均无显著性差异, 土壤 TN、TK、TOC、C/N、C/P、N/P、N/K、地下水位、含水量 9 个指标在 4 群丛间则均存在显著差异。其中土壤 TN 含量从群丛 I~群丛 IV 呈现先降低后升高的趋势, 在群丛 IV 中最高。土壤 TK 含量从群丛 I~群丛 IV 呈现逐渐降低的趋势, 在群丛 IV 中最低。土壤 TOC、土壤 N/K 以及地下水位在 4 群丛间均呈现逐渐升高的趋势, 均在群丛 IV 中最高。土壤 C/N 从群丛 I~群丛 IV 呈现先升高后降低的趋势, 在群丛 III 中最高, 在群丛 IV 中最低。土壤 C/P、N/P、含水量从群丛 I~群丛 IV 呈现先降低后升高的趋势, 在群丛 III 中最高(表 1)。

表 1 环境因子在不同群丛间的差异

	TN (mg/g)	TP (mg/g)	TK (g/kg)	AHN (mg/kg)	AK (mg/g)
群丛 I	14.44±0.64a	0.51±0.01a	16.55±1.44a	1364.95±40.95a	161.78±11.86a
群丛 II	8.99±1.17b	0.50±0.04a	12.63±1.03a	1160.10±85.94a	151.69±13.94a
群丛 III	12.05±1.58ab	0.53±0.03a	7.39±1.26b	1433.36±82.30a	177.06±18.92a
群丛 IV	16.36±1.05c	0.54±0.02a	6.17±1.28bc	1354.19±63.17a	116.67±12.05a
F	8.02	0.506	8.181	2.444	1.88
P	<0.001	0.679	<0.001	0.068	0.138
	TOC (g/kg)	C/N	C/P	N/P	N/K
群丛 I	245.73±11.47ab	17.40±0.58a	490.42±20.52a	29.04±1.21a	1.81±0.32ab
群丛 II	197.59±23.13a	23.22±3.04b	394.35±34.87b	19.45±2.30b	0.79±0.12a
群丛 III	289.16±14.69b	28.45±3.18b	555.86±30.23a	23.59±3.74ab	2.58±0.77b
群丛 IV	272.67±17.13b	16.84±0.37a	511.46±29.78a	30.44±1.64b	4.91±0.66c
F	3.582	10.292	3.422	5.95	10.727
P	<0.05	<0.001	<0.05	<0.05	<0.001
	pH	地下水位 (cm)	土壤含水量 (%)	土壤容重 (g/m ³)	土壤孔隙度 (%)
群丛 I	4.35±0.07a	-6.46±0.59a	1272.85±104.05a	0.09±0.008a	96.68±0.28a

群丛II	4.45±0.03a	-5.12±0.96ab	1 272.38±249.23a	0.11±0.02a	95.77±0.81a
群丛III	4.69±0.03a	-3.20±1.35bc	2 170.16±208.25b	0.05±0.007a	98.13±0.25a
群丛IV	5.59±0.14a	-0.85±0.08c	1 514.54±183.60a	0.08±0.02a	96.88±0.60a
F	2.306	8.364	4.065	2.144	2.348
P	0.095	<0.001	<0.05	0.103	0.080

注：不同小写字母表示群丛间环境因子存在显著性差异；TN:总氮；TP:总磷；TK:总钾；AHN:碱解氮；AK:速效钾；TOC:有机碳；C/N:碳氮比；C/P:碳磷比；N/P:氮磷比；N/K:氮钾比；pH:土壤 pH 值。

2.3 大泥炭藓生理指标

大泥炭藓生理指标(TN、TP、TK、TC、C/N、C/P、N/P、N/K、含水量)显著性差异分析结果显示：9个生理指标在4群丛间均存在显著差异。大泥炭藓组织TN、TP含量由群丛I~群丛IV先升高后降低，在群丛III中最高，其中群丛I与群丛III大泥炭藓组织TN含量与其他群丛存在显著差异，群丛IV大泥炭藓组织TP含量与其他群丛存在显著差异。大泥炭藓组织TK含量从群丛I~群丛IV均呈逐渐降低趋势，在群丛IV中最低。大泥炭藓组织C/N、N/P呈先降低后升高的趋势，在群丛III最低。大泥炭藓组织TC含量、N/K、含水量从群丛I~群丛IV均呈逐渐上升的趋势，在群丛IV中最高(表2)。

表2 大泥炭藓生理指标在不同群丛间的差异

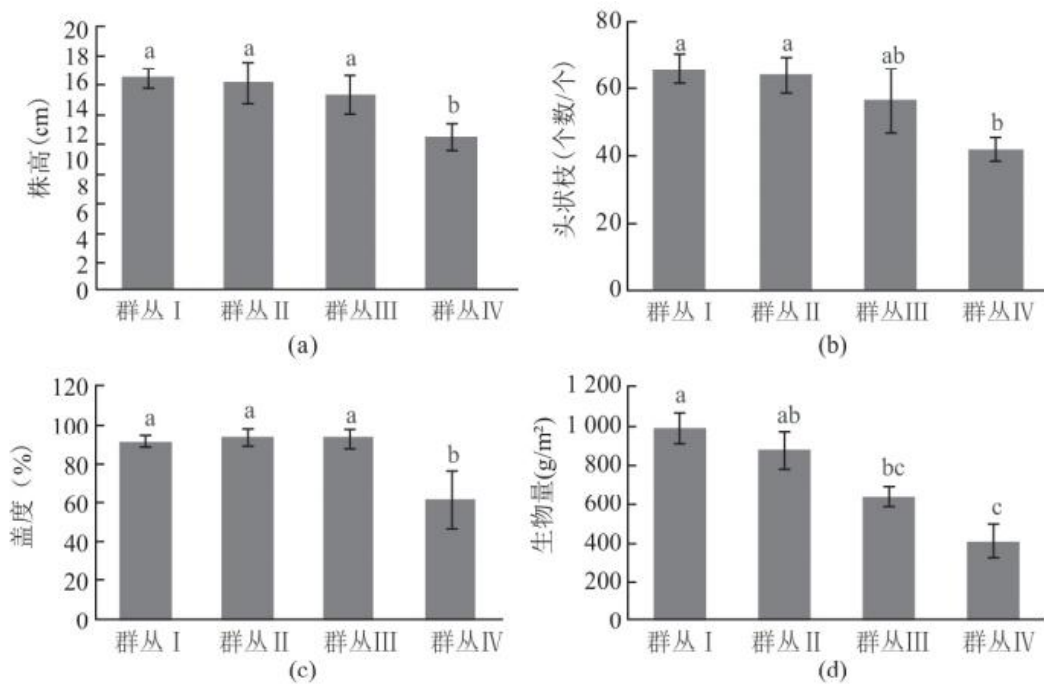
	TN (mg/g)	TP (mg/g)	TK (g/kg)	TC (mg/g)	C/N
群丛I	13.52±0.14a	0.68±0.02a	8.80±0.13a	400.89±1.21c	29.88±0.37a
群丛II	14.83±0.31b	0.68±0.05a	6.49±0.23b	407.61±3.84b	27.62±0.48b
群丛III	15.68±0.23c	0.81±0.06a	6.44±0.41b	396.40±4.37c	25.31±0.47c
群丛IV	14.08±0.20b	0.45±0.03b	3.69±0.07c	420.41±0.65a	29.87±0.42a
F	17.111	13.233	142.924	17.696	14.104
P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
	C/P	N/P	N/K	含水量 (%)	
群丛I	612.84±16.59ab	23.52±1.09a	1.56±0.03a	1722.64±84.19a	
群丛II	652.46±41.18a	20.75±1.12a	2.34±0.11b	1 870.02±118.04ab	
群丛III	517.73±36.61b	19.92±0.74a	2.58±0.20b	1 908.57±127.52ab	
群丛IV	1 005.88±66.09c	27.64±1.79b	3.86±0.43c	2 195.61±128.38b	
F	28.92	3.682	173.934	2.998	

P	<0.01	<0.05	<0.001	<0.05
---	-------	-------	--------	-------

注：不同小写字母表示群丛间大泥炭藓生理指标存在显著性差异。TN:总氮；TP:总磷；TK:总钾；TC:总碳；C/N:碳氮比；C/P:碳磷比；N/P:氮磷比；N/K:氮钾比。

2.4 大泥炭藓生长指标

大泥炭藓株高、头状枝数量、盖度、生物量在4群丛之间均存在显著差异。且4个指标呈现出较一致的变化趋势：即从群丛I到群丛IV逐渐降低。其中株高从群丛I的16 cm降低到群丛IV的11.5 cm，头状枝数量从群丛I的65个降低到群丛IV的42个，盖度从群丛I的91.85%降低到群丛IV的61.5%，生物量从群丛I的993.4 g/m²降低到群丛IV的408.49 g/m²(图3 a~d)。



注：不同小写字母表示群丛间大泥炭藓生长指标存在显著性差异。

图3 大泥炭藓生长指标在不同群丛间的差异

Fig. 3 Differences in each of four growth indicators of *S. palustre* among four associations

2.5 环境因子与大泥炭藓生长指标的相关性

将各环境指标(土壤 TN、TP、TK、AHN、AK、TOC 含量，容重、孔隙度、pH 值；C/N、C/P、N/P、N/K 以及地下水位)与大泥炭藓生物量进行多元线性回归分析，结果显示：仅地下水位(X1)与大泥炭藓生物量(Y)之间显著相关，且呈负相关。其回归方程如下。

$$Y = -0.052X_1 + 1.906$$
$$(R^2 = 0.249, P < 0.01)$$
(2)

基于上述分析,在去除地下水位后对余下的环境因子进行与生物量的多元线性回归分析,结果显示土壤 N/K (X2) 对生物量 (Y) 影响显著。其回归方程如下。

$$Y = -0.042X_2 + 2.256$$
$$(R^2 = 0.109, P < 0.05)$$
(3)

因此,影响大泥炭藓生长的最关键环境因子为地下水位,其次是土壤 N/K。

2.6 大泥炭藓生理指标与生长指标的相关性

将大泥炭藓生理指标 (TN、TP、TK、TC、C/N、C/P、N/P、N/K、含水量) 与生物量进行多元线性逐步回归分析,结果表明: 对大泥炭藓生物量 (Y) 影响最为显著的生理指标是大泥炭藓组织含水量 (X1), 其次是组织 N/K (X2), 且大泥炭藓组织含水量、N/K 与生物量均呈负相关。其回归方程如下。

$$Y = -0.41X_1 - 0.142X_2 + 3.226$$
$$(R^2 = 0.546, P < 0.01)$$
(4)

2.7 环境因子与大泥炭藓生理指标的相关性

为了进一步探究大泥炭藓生长发育的环境驱动机制,对地下水位、土壤 N/K 与大泥炭藓组织含水量、组织 N/K 进行 Pearson 相关性分析。结果显示: 4 指标之间均显著相关,其中地下水位与大泥炭藓组织含水量 ($r=0.377, P<0.05$)、土壤 N/K 与大泥炭藓组织 N/K 均呈显著正相关 ($r=0.392, P<0.05$) (表 3)。

3 讨论

3.1 地下水位对大泥炭藓生长的影响

影响泥炭藓生长分布的环境因素有很多,其中水位梯度最为重要^[32]。在一定范围内,随着地下水位的升高,泥炭藓生长越好,0~-10 cm 左右为大泥炭藓生长的最佳水位条件^[18]。在本研究中,地下水位同样是影响泥炭藓种群生长分布最关键的环境因子 ($Y=-0.052X_1+1.906$),然而此时高水位却成为大泥炭藓生长发育的胁迫因子,表现为随着水位的不断升高,大泥炭藓的生物量、株高、头状枝个数、盖度 4 项生长指标均逐渐下降 (图 2 a~d)。

表 3 主导环境因子与大泥炭藓生理指标的 Pearson 相关性

	地下水位	土壤 N/K	泥炭藓含水量	泥炭藓 N/K
地下水位	1			
土壤 N/K	0.401*	1		
泥炭藓含水量	0.377*	0.354*	1	
泥炭藓 N/K	0.627**	0.392*	-0.209	1

注：*表示在 0.05 水平上显著相关；**表示在 0.01 上显著相关。

多元线性回归分析表明：大泥炭藓组织含水量是影响其生物量最为重要的生理指标 ($Y = -0.041X_1 - 0.142X_2 + 3.226$)。前人研究发现，泥炭藓含水量在 500%~1600% 时为最佳 [33, 34]。而本研究区域内的泥炭藓含水量远远超出最佳范围，达到 1722.64%~2195.61%，其中群从 IV 所在样方大泥炭藓含水量最高 (2195.61%) (表 2)。调查数据显示，七姊妹山样地的地下水位均在 -10 cm 以上，部分样地水位接近地表 (0 cm)。根据恩施市宣恩县 2021 年 4~9 月气象资料，当年调查区域降水偏多，在实地调查过程中我们也发现，调查样地存在不同程度的水淹痕迹，地表存在积水，尤其是在群从 IV 所包含的样方中，水淹痕迹明显，大泥炭藓生长状态明显不佳。因此，本研究中地下水位与大泥炭藓生长的负相关可能是由于淹水对大泥炭藓生长造成了胁迫。泥炭藓的光合速率和生产力在很大程度上取决于其组织含水量 [35, 36]。当泥炭藓处于淹水状态时，叶绿素细胞中的水分过多，CO₂ 向叶绿体的扩散受到限制，从而导致泥炭藓光合速率降低，生长受限 [37, 38, 39]。此外，淹水会减少泥炭藓分枝生长，最终导致其生物量降低，甚至可能使泥炭藓出现枯萎状况 [40, 41, 42, 43]。

3.2 营养元素对大泥炭藓生长的影响

除水位因素外，养分可用性 (如土壤 N、P、K 含量) 同样也是影响泥炭藓湿地植被生长的重要环境因素 [44]。营养元素的有效性对泥炭藓生长发育至关重要 [45]。本研究中，多元线性回归分析表明：土壤 N/K 是除地下水位外影响大泥炭藓生物量的重要环境因子，而大泥炭藓组织 N/K 则是除组织含水量外影响其生物量的重要生理指标，且土壤 N/K 与大泥炭藓组织 N/K 显著正相关 ($r = 0.392, P < 0.05$) (表 3)。这表明，土壤 N/K 会影响大泥炭藓吸收同化到自身组织中的 N/K，进而影响其生长。N 对泥炭藓生长的影响取决于头状枝中的 N 含量，而施氮能够显著增加泥炭藓的生物量 [13]。同时，大量研究也表明，当组织中的 N 含量超出临界值 13 mg/g 时，N 的正效应就会转化为负效应 [46, 47, 48]。而在本研究中，大泥炭藓头状枝中的 N 含量范围在 13.52~15.68 mg/g 之间 (表 2)，超出上述临界值，表明湿地可能存在 N 污染。在高 N 负荷下，泥炭藓的生长可能由 N 限制转变为其他养分的限制，如 K 和 P [49, 50, 51]。Bragazza 等 [52] 研究表明，当泥炭藓组织 N/K > 3.3~3.4 时，泥炭藓的生长受到 K 的限制。本研究中从群从 I~群从 IV，土壤 N/K 以及大泥炭藓组织 N/K 都呈升高趋势，其中群从 IV 所在样方的两指标数值 (4.91, 3.86) 均在 3.3~3.4 之上 (表 2)。实地调查中我们发现，群从 IV 所在样方紧邻周边耕地 (图 1)，这可能导致农田在施用氮肥后，土壤中残留的 N 元素通过地表径流横向迁移进入到湿地中，造成湿地土壤 N、K 比例失衡。而土壤中的高 N/K 导致泥炭藓吸收同化到自身组织中的 N/K 也偏高。在高 N 含量下，七姊妹山泥炭藓湿地部分样方中大泥炭藓的生长可能受到了 K 的限制，导致养分吸收的不平衡，进而阻碍了大泥炭藓的生长。

此外，其他环境因子，如微地貌导致的微气候 (湿度、温度等)、环境污染、其他层片 (种间竞争) 等可能也会影响各群从大泥炭藓的生长，本研究尚未深入探讨，这也是今后研究中需要进一步完善之处。

4 结论

本研究通过野外实地调查结合室内实验，对七姊妹山泥炭藓湿地大泥炭藓种群生长分布格局的环境驱动机制进行探究，得到以下结论。

(1) 七姊妹山泥炭藓湿地 37 个调查样方可划分为四个群丛, 包括 I、蕨-大泥炭藓群丛(Ass. *Pteridium aquilinum*-*Sphagnum palustre*); II、大理薹草-大泥炭藓群丛(Ass. *Carex rubrobrunnea* var. *taliensis*-*Sphagnum palustre*); III、野灯心草+蛇床-大泥炭藓群丛(Ass. *Juncus setchuensis*+*Cnidium monnieri*-*Sphagnum palustre*); IV、紫萼+芒尖苔草-大泥炭藓群丛(Ass. *Hosta ventricose*+*Lycopus cavaleriei*-*Sphagnum palustre*)。

(2) 从群丛 I ~ 群丛 IV, 大泥炭藓株高、头状枝个数、盖度、生物量 4 项生长指标均呈逐渐降低的趋势, 均在群丛 IV 中最低。

(3) 地下水位和土壤 N/K 是影响七姊妹山泥炭藓湿地大泥炭藓种群生长分布的主要环境因子。在本研究中, 在长期淹水胁迫环境下, 大泥炭藓组织含水量过高, 抑制了大泥炭藓的光合作用, 进而对其生长产生阻碍。群丛 IV 所在样方紧邻耕地, 可能导致农田土壤中残留的 N 元素通过地表径流进入到湿地中, 造成湿地土壤 N 含量过高。在高 N 负荷下, 大泥炭藓的生长受到了 K 的限制, 导致养分吸收的不平衡, 生长发育受阻。

参考文献

- [1] CONG M, XU Y, TANG L, et al. Predicting the dynamic distribution of *Sphagnum* bogs in China under climate change since the last interglacial period[J]. *PLoS One*, 2020, 15(4):e0230969.
- [2] MINAYEVA T Y, BRAGG O, SIRIN A A. Towards ecosystem-based restoration of peatland biodiversity[J]. *Mires and Peat*, 2017, 19(1):1-36.
- [3] ARSENAULT J, TALBOT J, MOORE T R, et al. The spatial heterogeneity of vegetation, hydrology and water chemistry in a peatland with open-water pools[J]. *Ecosystems*, 2019, 22(6):1352-1367.
- [4] RENO-WILSON F, MOSER G, FALLON D, et al. Rewetting degraded peatlands for climate and biodiversity benefits: Results from two raised bogs[J]. *Ecological Engineering*, 2019, 127:547-560.
- [5] PRICE J S, EDWARDS T W D, YI Y, et al. Physical and isotopic characterization of evaporation from *Sphagnum* moss[J]. *Journal of Hydrology*, 2009, 369(1/2):175-182.
- [6] NING Y Q, LIU J L, HUANG X Y, et al. Geochemical cycle of mercury associated with wet deposition and inflows in a subalpine wetland[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 208:111507.
- [7] UNGUREANU G, BALAN C D, VOLF I. Application of *Sphagnum* moss peat in ecological remediation of oxyanions contaminated aqueous solutions[J]. *Environmental Engineering and Management Journal*, 2018, 17(4):915-923.
- [8] VITT D H. Peatlands: ecosystems dominated by bryophytes[M]. // *Bryophyte Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000:312-343.
- [9] GIGNAC L D, VITT D H. Habitat limitations of *Sphagnum* along climatic, chemical, and physical gradients in mires of western Canada[J]. *The Bryologist*, 1990, 93(1):7-22.
- [10] DAMMAN A W H. Geographical changes in the vegetation pattern of raised bogs in the Bay of Fundy region of Maine and New Brunswick[J]. *Vegetatio*, 1977, 35(3):137-151.

-
- [11] 石匡正, 张朝晖, 何春梅, 等. 毕节吞天井边缘地带不同郁闭度环境对泥炭藓叶绿素荧光特性及蓄水量的影响[J]. 植物研究, 2021, 41(2):262-269. SHI K Z, ZHANG Z H, HE C M, et al. Effects of different canopy density on the chlorophyll fluorescence and water storage capacity of *Sphagnum palustre* in the edge of the Tuntianjing sinkhole in Bijie city[J]. Bulletin of Botanical Research, 2021, 41(2):262-269.
- [12] MARSCHALL M, PROCTOR M C F. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids[J]. Annals of Botany, 2004, 94(4):593-603.
- [13] BONNETT S A F, OSTLE N, FREEMAN C. Short-term effect of deep shade and enhanced nitrogen supply on *Sphagnum capillifolium* morphophysiology[J]. Plant Ecology, 2010, 207(2):347-358.
- [14] 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 Phytologist, 2004, 163(2):349-359.
- [15] MANUKJANOVÁ A, ŠTECHOVÁ T, KUCERA ERAJC ERAJ. Drought survival test of eight Fen moss species[J]. Cryptogamie, Bryologie, 2014, 35(4):397-403.
- [16] 杨盼盼, 刘宇, 卜兆君, 等. 水位提升和泥炭藓繁殖体移植对泥炭地植被恢复的影响[J]. 植物研究, 2019, 39(5):699-706. YANG P P, LIU Y, BU Z J, et al. Effects of water table level increase and *Sphagnum* propagule transplantation on vegetation restoration[J]. Bulletin of Botanical Research, 2019, 39(5):699-706.
- [17] CHEN X, MCGOWAN S, BU Z J, et al. Diatom-based water-table reconstruction in *Sphagnum* peatlands of northeastern China[J]. Water Research, 2020, 174:115648.
- [18] LI T T, WANG Z X, BU G J, et al. Effects of microtopography and water table on *Sphagnum palustre* L. in subtropical high mountains and implications for peatland restoration[J]. Journal of Bryology, 2019, 41(2):121-134.
- [19] VROOM R J E, TEMMINK R J M, VAN DIJK G, et al. Nutrient dynamics of *Sphagnum* farming on rewetted bog grassland in NW Germany[J]. The Science of the Total Environment, 2020, 726:138470.
- [20] GUNNARSSON U. Global patterns of *Sphagnum* productivity[J]. Journal of Bryology, 2005, 27(3):269-279.
- [21] MIKULÁŠKOVÁ E, HÁJEK M, VELEBA A, et al. Local adaptations in bryophytes revisited: The genetic structure of the calcium-tolerant peatmoss *Sphagnum warnstorffii* along geographic and pH gradients[J]. Ecology and Evolution, 2015, 5(1):229-242.
- [22] SHWAIKI Z. Micro topographic and pH effects on *Sphagnum* growth[J]. Williams Honors College, Honors Research Projects, 2015, 58.
- [23] COUDUN C, GÉGOUT J C. Ecological behaviour of herbaceous forest species along a pH gradient: A comparison between oceanic and semicontinental regions in northern France[J]. Global Ecology and Biogeography, 2005, 14(3):263-270.

-
- [24] 燕红. 泥炭沼泽湿地植被演替规律及植物多样性研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2015. YAN H. Laws of vegetation community succession and plant-diversity in peatlands[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2015.
- [25] 熊蔚. 神农架大九湖泥炭藓湿地的植被分布格局及环境解释[D]. 武汉: 湖北大学, 2021. XIONG W. Vegetation distribution pattern and environmental interpretation in Sphagnum wetland of Dajiu Lake, Shennongjia[D]. Wuhan: Hubei University, 2021.
- [26] 汪正祥, 雷耘, 熊坤赤, 等. 湖北七姊妹山国家级自然保护区泥炭藓湿地综合科学考察与研究 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2013:5-56. WANG Z X, LEI Y, XIONG K C, et al. Comprehensive scientific investigation and study on Sphagnum wetland in Qizimei mountain national nature reserve, Hubei Province [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2013:5-56.
- [27] HAYWARD P M, CLYMO R S. The growth of Sphagnum: Experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth[J]. The Journal of Ecology, 1983, 71(3):845-863.
- [28] GERDOL R. The growth dynamics of Sphagnum based on field measurements in a temperate bog and on laboratory cultures[J]. The Journal of Ecology, 1995, 83(3):431-437.
- [29] LOISEL J, GALLEGÓ-SALA A V, YU Z. Global-scale pattern of peatland Sphagnum growth driven by photosynthetically active radiation and growing season length[J]. Biogeosciences, 2012, 9(7):2737-2746.
- [30] GRIGAL D F. Sphagnum production in forested bogs of northern Minnesota[J]. Canadian Journal of Botany, 1985, 63(7):1204-1207.
- [31] 李亭亭. 亚热带山地大泥炭藓(Sphagnum palustre)生长的微环境及生态恢复机理研究[D]. 武汉: 湖北大学, 2019. LI T T. Effects of microenvironments on Sphagnum palustre growth in subtropical mountains and the underlying mechanisms for ecological restoration[D]. Wuhan: Hubei University, 2019.
- [32] GORHAM E, ROCHEFORT L. Peatland restoration: A brief assessment with special reference to Sphagnum bogs[J]. Wetlands Ecology and Management, 2003, 11(1):109-119.
- [33] WILLIAMS T G, FLANAGAN L B. Effect of changes in water content on photosynthesis, transpiration and discrimination against ^{13}C and $\text{C}_{18}\text{O}_{16}\text{O}$ in Pleurozium and Sphagnum [J]. Oecologia, 1996, 108(1):38-46.
- [34] SCHIPPERGES B, RYDIN H. Response of photosynthesis of Sphagnum species from contrasting microhabitats to tissue water content and repeated desiccation[J]. The New Phytologist, 1998, 140(4):677-684.
- [35] TUUTTILA E S, VASANDER H, LAINE J. Sensitivity of C sequestration in reintroduced Sphagnum to water-level variation in a cutaway peatland[J]. Restoration Ecology, 2004, 12(4):483-493.
- [36] GRANATH G, WIEDERMANN M M, STRENGBOM J. Physiological responses to nitrogen and sulphur addition and raised temperature in Sphagnum balticum [J]. Oecologia, 2009, 161(3):481-490.

-
- [37] MURRAY K J, HARLEY P C, BEYERS J, et al. Water content effects on photosynthetic response of *Sphagnum* mosses from the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska[J]. *Oecologia*, 1989, 79(2):244-250.
- [38] THOMPSON D K, WADDINGTON J M. *Sphagnum* under pressure: Towards an ecohydrological approach to examining *Sphagnum* productivity[J]. *Ecohydrology*, 2008, 1(4):299-308.
- [39] WHEELER B D, PROCTOR M C F. Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires[J]. *Journal of Ecology*, 2000, 88(2):187-203.
- [40] ROCHEFORT L, CAMPEAU S, BUGNON J L. Does prolonged flooding prevent or enhance regeneration and growth of *Sphagnum*?[J]. *Aquatic Botany*, 2002, 74(4):327-341.
- [41] CAMPEAU S, ROCHEFORT L, PRICE J S. On the use of shallow basins to restore cutover peatlands: Plant establishment[J]. *Restoration Ecology*, 2004, 12(4):471-482.
- [42] BRUST K, KREBS M, WAHREN A, et al. The water balance of a *Sphagnum* farming site in north-west Germany[J]. *Mires and Peat*, 2017, 20(10):1-12.
- [43] 郑星星. 非生物胁迫对三种泥炭藓生长与植物相互作用的影响[D]. 长春: 东北师范大学, 2011. ZHENG X X. The effects of abiotic stress on growth and plant-plant interaction between three *Sphagnum* species[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2011.
- [44] BRAGAZZA L. *Sphagnum* niche diversification in two oligotrophic mires in the southern Alps of Italy[J]. *The Bryologist*, 1997, 100(4):507-515.
- [45] LI T T, LEI Y, DAI C, et al. Effects of both substrate and nitrogen and phosphorus fertilizer on *Sphagnum* palustre growth in subtropical high-mountain regions and implications for peatland recovery[J]. *Wetlands Ecology and Management*, 2018, 26(4):651-663.
- [46] LIMPENS J, HEIJMANS M M P D. Swift recovery of *Sphagnum* nutrient concentrations after excess supply[J]. *Oecologia*, 2008, 157(1):153-161.
- [47] WIEDERMANN M M, NORDIN A, GUNNARSSON U, et al. Global change shifts vegetation and plant-parasite interactions in a boreal mire[J]. *Ecology*, 2007, 88:454-464.
- [48] BRAGAZZA L, LIMPENS J. Dissolved organic nitrogen dominates in European bogs under increasing atmospheric N deposition[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18(4).
- [49] AERTS R, WALLEN B, MALMER N. Growth-limiting nutrients in *Sphagnum*-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply[J]. *Journal of Ecology*, 1992, 80(1):131-140.
- [50] LUND M, CHRISTENSEN T R, MASTEPANOV M, et al. Effects of N and P fertilization on the greenhouse gas exchange in two northern peatlands with contrasting N deposition rates[J]. *Biogeosciences*, 2009, 6(10):2135-2144.

[51] VERHOEVEN J T A, KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. Nitrogen-or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: Relations with atmospheric inputs and management regimes[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1996, 11(12):494-497.

[52] BLRAGAZZA L, TAHVANAINEN T, KUTNAR L, et al. Nutritional constraints in ombrotrophic Sphagnum plants under increasing atmospheric nitrogen deposition in Europe[J]. *The New Phytologist*, 2004, 163(3):609-616.