

DOI: 10.5846/stxb201306181731

冯璐, 卜兆君, 李振新, 冯亚敏. 长白山哈泥泥炭地丘间生境泥炭藓孢子的寿命. 生态学报, 2015, 35(9): 2993-2997.

Feng L, Bu Z J, Li Z X, Feng Y M. Longevity of *sphagnum* spores in the hollow habitats of Hani Peatland, Changbai Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(9): 2993-2997.

长白山哈泥泥炭地丘间生境泥炭藓孢子的寿命

冯 璐^{1,2}, 卜兆君^{1,2,*}, 李振新^{2,3}, 冯亚敏⁴

1 东北师范大学泥炭沼泽研究所, 长春 130024

2 湿地生态与植被恢复国家环保总局重点实验室, 长春 130024

3 东北师范大学环境学院, 长春 130024

4 东北师范大学地理科学学院, 长春 130024

摘要: 长寿有性繁殖体对于植物种群的长存具有重要意义, 迄今, 泥炭地苔藓植物孢子长寿性研究还很少。在长白山哈泥泥炭地钻取丘间表层泥炭样品, 测定泥炭腐殖化度和烧失量, 逐层提取和培养泥炭藓孢子, 研究埋藏时间对孢子萌发的影响。结果表明, 丘间泥炭藓孢子埋藏环境中, 随着埋深的增加即埋藏年限的增加, 泥炭腐殖化度和烧失量总体上分别呈现增加和递减的趋势, 而地层泥炭藓孢子萌发率呈现直线递减的规律, 但在埋藏近 150 余年后孢子萌发率仍可达 40%。研究进一步证明泥炭藓具有长期持久孢子库, 根据推算, 泥炭地丘间埋藏环境中, 泥炭藓孢子最大寿命可超过 400a。

关键词: 泥炭藓; 持久孢子库; 最大寿命

Longevity of *sphagnum* spores in the hollow habitats of Hani Peatland, Changbai Mountains

FENG Lu^{1,2}, BU Zhaojun^{1,2,*}, LI Zhenxin^{2,3}, FENG Yamin⁴

1 Institute of Peat and Mire, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

2 Key Laboratory for Wetland Conservation and Vegetation Restoration of State Environment Protection Ministry, Changchun 130024, China

3 School of Environment, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

4 School of Geographical Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

Abstract: Longevous sexual propagules are of great importance for persistence of plant populations. In natural environment, *Sphagnum* spores have potential to germinate and regenerate. They may play an important role in maintaining population persistence of *Sphagnum* when great natural or man-made disturbance happens. However, quite few studies about spore longevity of peatland bryophytes have been reported so far. In Hani Peatland of the Changbai Mountains, we took peat cores in hollow habitats, determined peat humification degree and ignition loss and extracted the spores of *Sphagnum* from the peat cores layer by layer. We cultivated the spores, to investigate the effect of burial time on spore germination rate. In the burial environment of hollows for *Sphagnum* spores, with the increase of depth namely burial time, peat humification degree and ignition loss generally showed a trend of increase and decrease, respectively. The germination rate of *Sphagnum* spores decreases linearly, but it can still reach 40% after the spores were buried for more than 150 years. Our study further proves that there are long-term persistent spore banks in peatlands. If we define the maximum longevity of spores as the time that when germination rate of spores is 1% in the burial environment, the maximum longevity for *Sphagnum* spores can be older than 400 years. The longevity mechanism of *Sphagnum* spores may be related with the special burial environment of

基金项目: 国家自然科学基金(30700055, 40971036, 41273147); 中央高校基本科研业务费专项资金(11GJHZ003)

收稿日期: 2013-06-18; **网络出版日期:** 2014-05-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: buzhaojun@nenu.edu.cn

peatlands. It is necessary to carry out experiments to test effects of environment factors such as hydrology, water chemistry and even microbiological diversity on spore viability in the future.

Key Words: *Sphagnum*; persistent spore bank; maximum longevity

自然界中植物种群的延续很大程度上依赖于繁殖体库(包括种子和孢子)^[1]。有“基因记忆”作用之称的种子库,可以增加种群基因多样性,对抗环境干扰^[2]。泥炭地是有机物生产远大于分解的生态系统,这里土壤呈较强酸性,微生物活动受抑制,分解缓慢,因此是有机体保存理想的场所。例如迄今已知的最长寿的种子——莲(*Nelumbo nucifera*)子在泥炭地中埋藏(1288±250)a后仍有萌发的潜力^[3]。

植物有性繁殖体(种子或孢子)或可扩散至遥远的异地,或可“就地”形成有性繁殖体库^[4]。已有研究表明苔藓植物像种子植物一样具有持久孢子库^[5-8],相对而言,该方面的实验证据多来自泥炭藓(*Sphagnum*)。例如,Clymo和Duckett研究发现在地层中埋藏数十年的泥炭藓孢子仍能萌发^[6];Soro等在瑞典东部的一个废弃了50多年的泥炭地发现了有萌发潜力的泥炭藓孢子^[9]。

孢子掩埋实验表明,不同水位埋深可影响泥炭藓孢子寿命,积水的厌氧环境提高了泥炭藓孢子的寿命^[10]。冯璐等发现哈泥尖叶泥炭藓藓丘泥炭藓孢子在埋藏112a后仍具有活力^[11],但迄今为止,丘间泥炭藓孢子长寿性尚无任何报道。本文尝试采用²¹⁰Pb测年法确定泥炭剖面的年代标尺,通过萌发实验,尝试验证丘间生境比藓丘生境更利于泥炭藓孢子保存的假设,以其获得更长寿命泥炭藓孢子的实验证据。

1 研究材料与方法

1.1 研究地概况

研究地哈泥泥炭地位于长白山西侧龙岗山脉中部(42°12'50"N,126°31'05"E),面积1678 hm²,年平均气温5℃,年均降雨量755.5 mm,降水集中在夏季。该地生境类型复杂,植物种类多样,按乔木优势度高低大体划分为林缘和开阔地两种生境。林缘生境以黄落叶松(*Larix olgensis*)为乔木单优势种,草本以羊胡子草(*Eriophorum polystachion*)、毛苔草(*Carex lasiocarpa*)居多,主要分布于丘间。泥炭藓以中位泥炭藓(*Sphagnum magellanicum*)、大泥炭藓(*S. palustre*)、锈色泥炭藓(*S. fuscum*)、尖叶泥炭藓(*S. capillifolium*)和喙叶泥炭藓(*S. fallax*)为主。

1.2 研究材料

实验样品取自2012年7月,在两个尖叶泥炭藓藓丘之间,使用荷兰Kijkelkamp泥炭取样钻钻取6个直径4 cm,深50 cm半圆柱型泥炭藓藓柱。取出后,水平放置于等径聚乙烯半管中,用聚乙烯膜包裹密封后带回实验室,室内4℃冷藏保存。其中,3个藓柱用于孢子提取,另外3个分别用于测年、腐殖化度和烧失量测定。

1.3 研究方法

所有藓柱剖面样品均按1 cm分层切割,40℃烘干24 h后研磨待用。采用碱提取液吸光度法测定泥炭腐殖化度^[12]。用721S型分光光度计测定泥炭样品碱提液在波长540 nm处的吸光度,吸光值即代表泥炭腐殖化度。采用高温灼烧法测定烧失量。¹³⁷Cs和²¹⁰Pb放射性同位素的测定于中科院南京地理与湖泊研究所完成,根据不同深度样品的¹³⁷Cs和²¹⁰Pb比活度,计算泥炭距今年代。因年代仅追溯到157.8a(第33层),故本研究孢子萌发及腐殖化度及烧失量均使用1—33层数据。

采用孔径50 μm的网筛过滤样品,去除孢子以外的较大杂质;再用孔径是38.5 μm的网筛过滤,去除较小杂质;最后用孔径10 μm的聚乙酰胺筛布过滤样液,3 mL蒸馏水反复冲洗筛网,得到各层孢子悬液。将孢子悬液接种在Rudolph培养基^[13]表面,摇匀。将接种后的培养基放入人工气候箱,培养条件为:5:00—21:00 温度25℃,湿度60%,光照3000 lx;21:00—5:00 温度20℃,湿度60%,无光照。20 d后观察培养皿内的孢子萌发状况,统计孢子总数及萌发的孢子数量。根据Sundberg和Rydin的对泥炭藓孢子寿命的定义,有活力的孢

子死亡率达到 99% 时,即萌发率为 1% 时,得出孢子最大寿命^[10]。

2 结果与分析

2.1 泥炭剖面腐殖化度和烧失量

如图 1 所示,泥炭腐殖化度随着泥炭剖面深度的增加整体上呈现出增大的趋势,腐殖化度值基本在 0.1—0.4 之间波动,泥炭剖面 33 层的平均腐殖化度为 0.25。几个较高值出现在 4—6 cm 和 27—31 cm 之间,同时这两段也是腐殖化度值波动最大的部分。

泥炭烧失量整体上随着泥炭剖面深度的增加而递减,烧失量值都在 60% 以上,波动幅度较小。泥炭剖面最表层烧失量值最高,为 92%;第 33 层最低,为 62%,整个剖面平均烧失量为 80%。

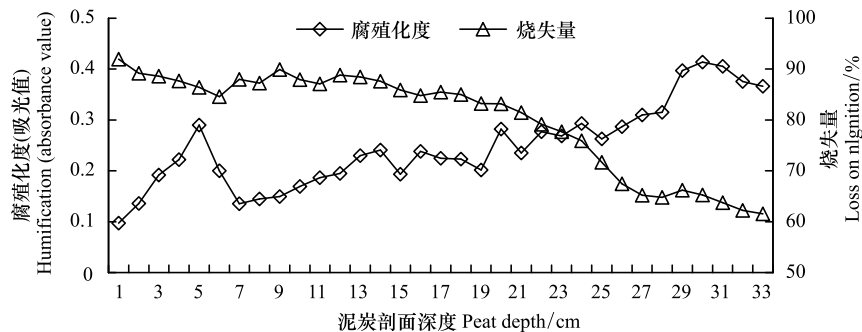


图 1 哈泥泥炭地泥炭剖面深度与泥炭腐殖化度及烧失量关系

Fig.1 Relationship between peat depth and peat humification degree and ignition loss in Hani Peatland

2.2 泥炭剖面年代标尺(²¹⁰Pb 测年)

²¹⁰Pb 测年结果显示,随着泥炭埋深的增加,各泥炭层间年代跨度也逐渐增大。16—17 cm 剖面深度据今年代为 30.8 a,而第 32—33 cm 深度距今年代为 157.8 a。随着剖面深度的增加,各泥炭层距今年代与剖面深度呈显著的指数递增规律($n=33, P<0.001$) (图 2)。

2.3 孢子萌发率与埋藏年限的关系

如图 3 所示,各泥炭层中的泥炭藓孢子都有萌发现象。泥炭剖面第 1 层孢子萌发率最高,为 $(80.6 \pm 3.21)\%$ (Mean $\pm$ SD),第 2 层稍次之,为 $(70.2 \pm 0.24)\%$,从第 3 层开始萌发率陡降,为 $(30.4 \pm 3.91)\%$,到第 19 层萌发率最低,仅为 $(21.7 \pm 2.57)\%$ 。泥炭剖面 33 层孢子的平均萌发率为 40.5%,甚至第 33 层即埋藏 157.8 a 后的孢子萌发率仍达到 $(42.1 \pm 8.37)\%$ 。在 1—33 cm 剖面总体来看,埋藏时间越长,泥炭藓孢子萌发率越低,即泥炭藓孢子萌发率随埋藏时间的增加而呈线性递减趋势($P<0.05$) (图 3)。根据图 3 所示模型关系,当孢子萌发率为 1% 时,孢子埋藏时间为 406.2 a,即尖叶泥炭藓孢子的最大寿命可以达到 406.2 a。

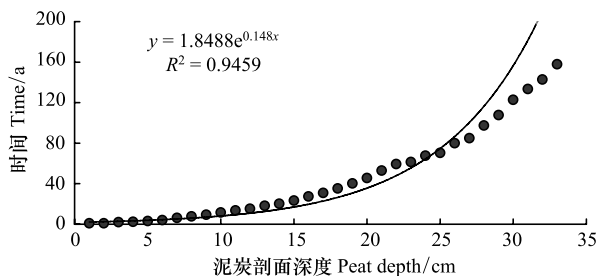


图 2 哈泥泥炭地泥炭剖面的年代标尺

Fig.2 Chronology of the peat profile in Hani Peatland

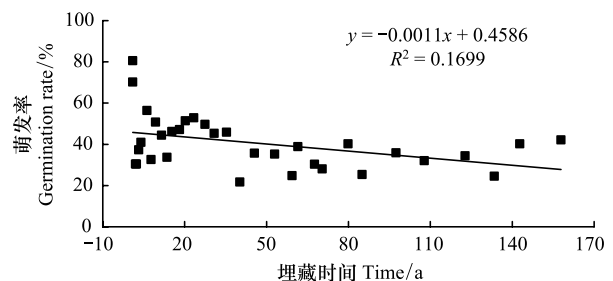


图 3 哈泥泥炭地泥炭藓孢子萌发率与其埋藏时间关系

Fig.3 Relationship between burial time and germination rate of *Sphagnum* spores in Hani Peatland

3 讨论

本研究表明,泥炭地丘间生境中,许多泥炭藓孢子埋藏 150 余年后仍具活力,这是目前发现的最长寿的苔藓植物孢子,充分证明苔藓植物具有长期的持久孢子库。前期哈泥藓丘生境的研究中,埋深 50cm 处的埋藏时间为 112a,泥炭藓孢子萌发率约为 10%^[11]。前期实验采用落叶松法测年,本实验为²¹⁰Pb 法测年,二者都适用于较小尺度时间范围测年。对比来看,丘间生境同为 33 层位孢子萌发率为藓丘生境的 2 倍,而丘间埋藏时间同为 110 余年孢子萌发率达到藓丘生境的 4 倍,由此表明丘间生境更利于孢子保存。然而,模型估计两生境孢子最大寿命均接近 400a,这与两生境样品取样深度不同可能有很大关系,如果进一步延长丘间生境的取样深度,将可能获得更大的最大寿命估计值。

泥炭地中藓丘—丘间微地貌格局常见。通常藓丘顶部距水面 20 cm—50 cm,丘间则长期被浅层水淹没^[14]。哈泥藓丘和丘间两生境间孢子活力差异进一步有研究表明,水分充足是泥炭藓孢子在自然界中保存的最宜条件^[10]。例如,泥炭藓孢子保存在干燥环境中不同时间,孢子全部死亡^[6,15]。对比实验表明,经湿润条件保存的泥炭样品中的泥炭藓孢子更具活力^[16]。丘间比藓丘环境遭受更多的水位变化,且丘间环境的水中有机氧含量更高,因此丘间比藓丘分解程度要高^[17]。本研究结论与之相符,丘间泥炭腐殖化度明显高于藓丘。泥炭藓孢子在分解度高的环境反而更长寿,原因可能是丘间环境多水,使泥炭藓孢子避免了干旱甚至紫外辐射等不利因素的影响,抑或丘间泥炭多酚含量较高,抑制了微生物对孢子的分解作用^[18],具体影响机制还有待研究。

与藓丘生境一样,丘间泥炭藓孢子萌发率随埋藏深度增加整体呈直线下降趋势,但是局部波动较显著。例如最接近地表的两层泥炭藓孢子萌发率较高,而第 3 层开始出现陡降,可能原因是第 3 层开始进入腐殖化程度较高的泥炭部分,水分过饱和,含氧量突然下降限制了孢子的呼吸,从而导致活力下降。在藓丘尖叶泥炭藓孢子萌发实验中^[11],第 1、2 层无萌发,第 3 层埋藏时间为 3.2a,萌发率最高,达 92.1%。分析原因可能是藓丘顶部较干旱,不利于孢子存活;也可能是丘上表层苔藓植物释放大量次生代谢物^[19]导致新生孢子休眠,进入地层之后次生代谢物浓度降低,休眠解除,孢子萌发。

土壤孢子库是苔藓植物种群的恢复重建的基础^[20]。例如,立碗藓属植物,通过持久孢子库顺利度过干旱期,实现种群的长存^[5]。在南极,苔藓孢子在裸地的原生演替中扮演着很重要的角色^[21]。泥炭地中的苔藓植物孢子库能在遭受灾变后迅速萌发定居,为种群延续做出贡献。泥炭藓作为泥炭地的优势种群,目前我们对其孢子寿命研究方法还很有限,泥炭藓孢子在泥炭地中长寿性的机理也是未来研究的一个重要方向。并亟需加强泥炭藓孢子萌发至幼株成功建立这一阶段的研究,充分发挥孢子库在泥炭藓更新与泥炭地生境恢复中的现实作用。

致谢:马进泽和李伟参加了野外取样,孙爱芹、许聪和桂启敏协助完成室内孢子萌发实验,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] Ramírez-Trejo M R, Perez-Garcia B, Orozco-Segovia A. Analysis of fern spore banks from the soil of three vegetation types in the central region of Mexico. *American Journal of Botany*, 2004, 91(5): 682-688.
- [2] Baskin C C, Baskin J M. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego, CA, USA: Academic Press, 1998.
- [3] Shen-Miller J, Mudgett MB, Schopf JW, Clarke S, Berger R.. Exceptional seed longevity and robust growth: ancient sacred lotus from China. *American Journal of Botany*, 1995, 82(11): 1367-1380.
- [4] Grubb P J. Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi//Gray A J, Crawley M J, Edwards P J, eds. *Colonization, Succession, and Stability: the 26th Symposium of the British Ecological Society Held Jointly with the Linnean Society of London*. Blackwell Science Inc, 1987, (26): 81-81.
- [5] Furness S B, Hall R H. An explanation of the intermittent occurrence of *Physcomitrium sphaericum* (Hedw.) Brid. *Journal of Bryology*, 1981, 11

- (4): 733-744.
- [6] Clymo R S, Duckett J G, Regeneration of *sphagnum*. New Phytologist, 1986, 102(4): 589-614.
- [7] Jonsson B G. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. Journal of Vegetation Science, 1993, 4(6): 819-826.
- [8] During H J. Bryophyte diaspore banks. Advances in Bryology, 1997, 60(2): 103-134.
- [9] Soro A, Sundberg S, Rydin H. Species diversity, niche metrics and species associations in harvested and undisturbed bogs. Journal of Vegetation Science, 1999, 10(4): 549-560.
- [10] Sundberg S, Rydin H. Experimental evidence for a persistent spore bank in *Sphagnum*. New Phytologist, 2000, 148(1): 105-116.
- [11] 冯璐, 汤袁, 卜兆君, 赵高林. 长白山哈泥泥炭地持久孢子库的实验证据. 植物研究, 2013, 33(2): 248-251.
- [12] Blackford J J, Chambers F M. Determining the degree of peat decomposition for peat-based paleo climatic studies. International Peat Journal, 1993 (5): 7-24.
- [13] Rudolph H, Kirchhoff M, Gliessmann S. *Sphagnum* culture techniques // Glime J M, ed. Methods in Bryology. Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, 1988: 25-34.
- [14] Rydin H, Jeglum J. The Biology of Peatlands. New York: Oxford University Press, 2006: 15-16.
- [15] Bernstein M. Versuche über die lebensdauer der moossporen. Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis, 1928, 3: 33-36.
- [16] Poschold P. Diaspore rain and diaspore bank in raised bogs and implications for the restoration of peat-mined sites // Wheeler B D, Shaw S C, Fojt W J, Robertson R A eds. Restoration of Temperate Wetlands. Chichester, UK: John Wiley & Sons, 1995: 471-494.
- [17] Van der Molen P C, Wijmstra T A. The thermal regime of hummock-hollow complexes on Clara Bog, Co. Offaly. Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy, 1994, 94(3): 209-221.
- [18] Bonnett S A F, Ostle N, Freeman C. Seasonal variations in decomposition processes in a valley bottom riparian peatland. Science of the Total Environment, 2006, 370(2/3): 561-73.
- [19] Verhoeven J T A, Liefveld W M. The ecological significance of organochemical compounds in *Sphagnum*. Acta Botanica Neerlandica, 1997, 46: 117-130.
- [20] Rydgren K, Hestmark G. The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: changes with depth and relationship to above ground vegetation. Canadian Journal of Botany 1997, 75: 121-128.
- [21] Smith, R I L. The bryophyte propagule bank of Antarctic fellfield soils // Symp. Biol. Hung. 1987, 35: 233-245.