DOI: 10.20103/j.stxb.202408272026
樊笑荧,王鑫涛,张锦豪,蔡玉山,段亮亮.大兴安岭北部林下苔藓层溶解性有机碳氮淋溶特征.生态学报,2025,45(10):4975-4986.
Fan X Y, Wang X T, Zhang J H, Cai Y S, Duan L L.Leaching characteristics of dissolved organic carbon and dissolved organic nitrogen from understory moss layer in the northern Da Hinggan mountains.Acta Ecologica Sinica,2025,45(10):4975-4986.

大兴安岭北部林下苔藓层溶解性有机碳氮淋溶特征

樊笑荧[1,2],王鑫涛[1,2],张锦豪[1,2],蔡玉山[1,2],段亮亮[1,2,*]
1 东北林业大学林学院, 哈尔滨　150040
2 东北林业大学森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨　150040

摘要:苔藓广泛分布于北方森林生态系统中,对生态系统碳氮生物地球化学循环有着重要作用。以大兴安岭北部森林地区分布的两种典型苔藓:赤茎藓(*Pleurozium* spp.)和泥炭藓(*Sphagnum* spp.)为研究对象,通过分析生长季 5 月末—9 月末的降雨中苔藓层渗透水的溶解性有机碳(DOC, Dissolved Organic Carbon)和溶解性有机氮(DON, Dissolved Organic Nitrogen)的浓度和通量,揭示了赤茎藓和泥炭藓渗透水中溶解性有机碳氮的季节动态特征、对穿透雨强度及其他环境因子的响应。结果表明,赤茎藓渗透水中 DOC 和 DON 的平均浓度分别为 73.47、1.45 mg/L,平均淋溶量分别为 3.981、0.083 kg/hm^2,泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 的平均浓度为 154.39、1.05 mg/L,平均淋溶量为 12.820、0.050 kg/hm^2。由于生长季中期(7 月和 8 月)的温度较高,生长季末期(9 月)的降雨量少,导致可溶性有机物质累积时间较长,降雨洗脱的养分含量高,因而赤茎藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度显著高于生长季初期和生长季末期($P<0.01$),生长季初期 5 月和 6 月泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度显著低于生长季中期和生长季末期($P<0.01$)。在穿透雨强度大于 0.77 mm/h 后,泥炭藓的可溶性有机碳氮淋溶量随穿透雨强度的增大而增大的趋势明显,并且具有极显著的($P<0.001$)线性相关关系。赤茎藓可溶性有机碳的淋溶量随穿透雨强度的增大有明显增大趋势,具有显著($P<0.05$)线性相关关系。赤茎藓渗透水中可溶性有机碳氮浓度与温度呈显著($P<0.01$)正相关关系,相关性系数分别达到了 0.71 和 0.72。随着降雨历时的增加降雨量变大,导致养分浓度被稀释,因而降雨历时与两种苔藓层渗透水中可溶性有机碳氮浓度呈负相关关系。

关键词:赤茎藓;泥炭藓;DOC;DON;穿透雨强度;淋溶

Leaching characteristics of dissolved organic carbon and dissolved organic nitrogen from understory moss layer in the northern Da Hinggan mountains

FAN Xiaoying[1,2], WANG Xintao[1,2], ZHANG Jinhao[1,2], CAI Yushan[1,2], DUAN Liangliang[1,2,*]
1 *School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*
2 *Key Laboratory of Sustationable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*

Abstract: Mosses, extensively found in boreal forest ecosystems, significantly contribute to the biogeochemical cycling of carbon and nitrogen with these systems. This study focused on two common mosses found in the Da Hinggan Range's boreal forests, *Pleurozium spp.* and *Sphagnum spp.*, to evaluate the concentrations and fluxes of dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) in water that percolated through the moss layer during the growing season, spanning from late May to late September. The seasonal variations in dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) within moss throughfall, along with their responses to throughfall intensity and the impacts of various environmental factors, were examined. The findings indicated that the average concentrations of DOC and DON in *Pleurozium spp.* throughfall were 73.47 and 1.45 mg/L, with average leaching amounts of 3.98 and 0.083 kg/hm^2, respectively. For

基金项目:国家重点研发计划项目(2023YFE0112805-04);黑龙省自然科学基金(PL2024C001)
收稿日期:2024-08-27;　　**网络出版日期**:2025-03-18
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: liangliang.duan@ nefu.edu.cn

Sphagnum spp. throughfall, the average concentrations were 154.39 and 1.05 mg/L, with corresponding leaching amounts of 12.82 and 0.05 kg/hm^2. Due to the high temperature in the middle of the growing season (July and August) and the low rainfall in the end of the growing season (September), the accumulation time of dissolved organic matter is longer, and the nutrient concentrations of rainfall eluting is high. Therefore, the concentrations of DOC and DON in *Pleurozium* spp. throughfall in the middle of the growing season (July and August) were significantly ($P<0.01$) higher than those in the early and the end of the growing season. The concentrations of DOC and DON in *Sphagnum* spp. throughfall in the early of growing season (May and June) were significantly ($P<0.01$) lower than those in the middle and the end of growing season. When the throughfall intensity was greater than 0.77 mm/h, DOC and DON leaching amount of *Sphagnum* spp. increased with the increase of throughfall intensity, and there was a significant ($P<0.001$) linear correlation between the leaching amount of DOC and DON of *Sphagnum* spp. and the throughfall intensity. DOC leaching amount of *Pleurozium* spp. increased with the increase of throughfall intensity, and there was a significant ($P<0.05$) linear correlation between the leaching amount of DOC of *Pleurozium* spp. and the throughfall intensity. A highly significant ($P<0.01$) positive correlation existed between the concentrations of DOC and DON in *Pleurozium* spp. throughfall and the temperature, and the correlation coefficients reached 0.71 and 0.72, respectively. With the increase of rainfall duration, the rainfall amount becomes larger, resulting in the dilution of nutrient concentration. Therefore, a negative correlation existed between the rainfall duration and the concentration of DOC and DON in the two types of moss throughfall.

Key Words: *Pleurozium* spp.; *Sphagnum* spp.; DOC; DON; throughfall intensity; leaching

苔藓植物结构简单,是最原始的高等植物类群[1],广泛分布于北方森林生态系统,因其喜阴冷潮湿的环境,往往在郁闭度较高或光照条件不好的森林生态系统林冠下形成厚厚的苔藓层。苔藓层疏松多孔、巨大的表面积和类似于海绵的强大弹性的结构特征,可以拦截大部分降雨[2],防止雨水的击溅造成的水土流失、保护土壤结构、减缓地表径流的产生,王顺利研究发现穿透雨可以被苔藓层截留 32.34%[3]。同时,苔藓植物具有很强的固碳能力[4],有研究表明,在高纬度及高海拔生态系统中苔藓层的固碳能力可占地面植被净初级生产力((Net Primary Production, NPP))的 30%以上[5]。苔藓生长所需的营养物质多来自于大气沉降[6],这是由于苔藓植物大部分属于外吸水性,虽然只有假根,但其具有较大表面积与体积比,不发达的角质层使苔藓能吸收大量溶解于水的矿质元素,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[7]。有研究表明泥炭藓凭借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[8],之后泥炭藓凋落物分解及浸出的 C、N 养分又归还土壤,成为土壤有机质的组成部分[9]。Slate 发现按面积估算,单次模拟苔藓干燥再湿润产生的碳氮通量大致相当于北方森林和温带落叶林穿透雨的年碳氮通量[10]。这些特征使苔藓在森林生态系统的水源涵养[11]、释氧固碳[12]、养分循环[13]等系统功能中发挥着重要作用。

溶解性有机碳(Dissolved Organic Carbon,DOC)和溶解性有机氮(Dissolved Organic Nitrogen,DON)是陆地生态系统中碳氮生物地球化学循环的重要和高活性的化学成分。降雨对苔藓层的冲刷过程中,积累的 DOC 和 DON 会随雨水浸出流失到土壤中,改变土壤中的养分累积,或被微生物利用或被其他植物吸收,也会通过径流从陆地生态系统中流失进入水生生态系统,或加剧土壤和水生生态系统的温室气体的排放[14—15]。有研究表明持续湿润苔藓和干燥再湿润苔藓的渗透水与空白对照相比,都会显著促进土壤 CO_2 和 NO_2 的排放,这可能是生态系统碳氮循环和储存的重要驱动因素[10]。此外,苔藓通过渗透水影响下层土壤微生物的生物量、功能和结构,可溶性碳含量高的渗透水使土壤微生物群落转变成相对更多的革兰氏阴性菌[16]。Carleton 和 Read 发现干燥时的苔藓会浸润出大量碳水化合物,并且这些富含碳水化合物的渗滤液能够支持菌根真菌的生长[17],也可以被土壤中的微生物吸收[18]。从苔藓层中浸出的 DOC 和 DON 受穿透雨强度、温度和苔藓的干燥再湿润和反复冻融循环[19]等因素的影响,Jennifer 研究发现高强度降雨事件会导致塔藓(*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.)淋溶出更多 TOC 和 K^+,快速干燥预处理可以导致塔藓再湿润时释放的 TOC 达到

1544 mg/m^2[20]。苔藓在调节大量土壤碳氮储量和大气之间碳氮交换方面发挥着重要作用,高纬度地区对气候变化尤为敏感,以往研究多关注苔藓持水性能和实验室环境中干燥再湿润苔藓淋溶养分变化,对自然状态下林内穿透雨对苔藓碳氮淋溶研究较为少见,尚不清楚穿透雨强度、温度等环境因子将如何影响苔藓的碳氮淋溶特征。

大兴安岭北部森林地表分布有大量的苔藓,甚至能够形成单独的片层覆盖在地表[21],其中泥炭藓是一种生长在水湿或沼泽地区及洼地的丛生藓类植物,喜欢在酸性基质上生长,植株通常较小,常形成大面积的单一垫状群落。泥炭藓植物体的上部继续生长,而下部逐渐死亡,由于死亡部分处于缺氧环境,不易被细菌分解,因此会逐渐炭化,最终形成泥炭,泥炭藓的名字正是由此而来[22]。赤茎藓通常与蓝藻共生固定大量的大气氮[23],可以占北方森林生态系统总氮输入的 50%,向缺氮生态系统补充氮缺口[24]。本研究分析了大兴安岭森林地区广泛分布的两种典型苔藓(赤茎藓和泥炭藓)渗透水中 DOC 和 DON 的浓度和通量,探讨了苔藓层 DOC 和 DON 淋溶的季节动态,及其对穿透雨强度和其他环境因子的响应,为揭示苔藓层在森林生态系统中的碳氮循环的作用提供理论依据。

1　研究地区与研究方法

1.1　研究地区概况

研究地位于大兴安岭地区北部漠河市北极村境内的老爷岭流域(53°23′53″—53°27′30″N, 122°14′27″—122°21′2″E),该区域属寒温带大陆性季风气候,夏冬多降水,多年平均降水量 460 mm,全年无霜期大约 86 d。海拔为 302—696 m,年均温为-4.9℃。其地带性土壤为棕色针叶林土,坡面土壤厚度为 10—30 cm[25],其下分布为砾石[26],研究区存在多年冻土。其地带性植被是以兴安落叶松(*Larix gmelinii*)为优势建群种的明亮针叶林,樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolic*)也有一定面积的分布,白桦(*Betula platyphylla*)林是该区域内森林群落演替中的先锋植物群落,主要灌木有兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)、杜香(*Ledum palustre*)、越橘(*Vaccinium vitis-idaea*)等,主要苔藓有泥炭藓(*Sphagnum palustre* L.)、赤茎藓(*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.)、金发藓(*Polytrichum commune* Hedw.)、波叶仙鹤藓(Atrichum undulatum)等,本实验选取赤茎藓和泥炭藓作为研究对象,样地的分布和两种苔藓的详细资料分别见图 1 和表 1。

表 1　苔藓样地基本信息

Table1　Basic information of moss sample plots

样地种类 Sample plots type	平均苔藓厚度 Mean moss thickness/cm	平均苔藓蓄积量 Mean moss accumulation/(t/hm^2)	苔藓最大持水量 W_{max}/(t/hm^2)	林型 Forest type	平均树高 Tree height/m	平均胸径 Mean DBH/cm	郁闭度 Canopy density	林木叶面积指数 LAI	坡度 Slope/(°)
赤茎藓样地 *Pleurozium* spp. sample plots	4.6±1.0	28.0±8.6	89.5±33.4	白桦林 *Betula platyphylla* forest	8.2±2.7	6.3±3.1	0.80	2.39	30
泥炭藓样地 *Sphagnum* spp. sample plots	29.8±4.5	195.7±61.1	333.5±27.5	落叶松林 *Larix gmelini* forest	10.2±2.5	8.5±2.2	0.65	1.46	30

W_{max}:苔藓最大持水量 Maximum water holding capasity of bryophyte;Mean DBH:平均胸径 Mean diameter at breast height;LAI:林木叶面积指数 Leaf area index

1.2　研究方法

1.2.1　穿透雨采样:

在老爷岭流域阴坡处设置赤茎藓样地和泥炭藓样地各 3 块(20 m×30 m)。在每个样地内分别随机布设 3 个长条式塑料集水槽(长 1.2 m,宽 0.2 m,深 0.1 m)收集穿透降雨,水槽两端使用塑钢板封闭,使用 4 个 pvc 管做支架,距离地面的高度 50—100 cm,并与地面保持约 5°—15°的倾角,塑钢板下端流出水口使用塑料软管相连接雨量筒,同时使用保鲜膜多层缠绕封闭,每次下雨时采集穿透降水样品。

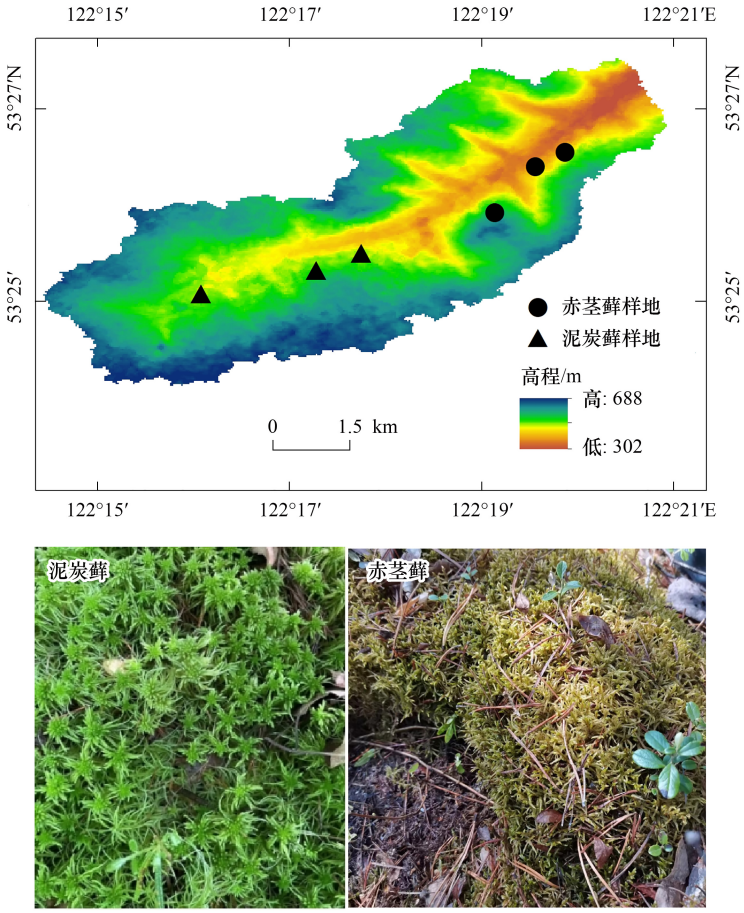

图 1 苔藓样地分布图

Fig.1 Distribution of moss sample plots

上图为漠河老爷岭流域苔藓样地分布图;下图左一为泥炭藓,右一为赤茎藓

1.2.2 苔藓持水性能测定

每块样地随机布设 5 个 0.2 m×0.2 m 的小样方,进行苔藓厚度调查,并把样方内苔藓取下,清除土壤颗粒,用高精度电子秤测定自然状态下的重量,然后用密封袋将野外采集的苔藓层带回实验室,浸泡 24 h 后称其浸水后的重量,称重后在 65℃下烘干,测定干重,计算最大持水量。

$$W_{max} = M_a - M_1$$

式中,W_{max}为最大持水量(t/hm^2);M_a为苔藓浸泡 24 h 后的重量(g);M_1为苔藓干重(g)。

1.2.3 苔藓层渗透水采样:

在每块样地内分别随机布设 6 个标准雨量桶,取苔藓层按照标准雨量筒口径大小和形状用刀垂直切割,并清除土壤颗粒后,完整地装入雨量筒内, 放置在由尼龙网制成过滤层,下置集水瓶。将装有苔藓的雨量桶放置在林内原位处,雨量桶外沿与林内原苔藓层表面相平。根据实地调查和当地物候变化情况,在生长季 5 月末—9 月末期间,选取 5 月和 6 月作为生长季初期,7 月和 8 月作为生长季中期,9 月为生长季末期[27],每次降水后,及时收集林内穿透雨和通过苔藓层而下渗到集水瓶中的渗透水。

1.2.4 实验分析

在老爷岭流域采集的水样(穿透雨、苔藓层渗透水)带回实验室分析,DOC 和溶解性总氮(TDN)浓度使用 Multi N/C 2100S 总有机碳分析仪测定,铵态氮(NH_4^+-N)和硝态氮(NO_3^--N)采用 AA3 连续流动分析仪(SEAL,德国)测定。DON 即为 TDN 与溶解性无机氮(Dissolved Inorganic Nitrogen, DIN, DIN = NH_4^+-N + NO_3^--N)之差

(DON=TDN-DIN)[28]。DOC 和 DON 通量为 DOC 和 DON 浓度与苔藓层渗透水量的乘积,苔藓层 DOC 和 DON 淋溶量为苔藓层渗透水中 DOC 和 DON 通量与穿透雨中 DOC 和 DON 通量之差。

穿透雨量:

$$TF = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n} TF_i / FA_i$$

式中,n 为林内穿透雨收集器重复数,$n=3$;TF_i 为每次降雨第 i 个林内收集器穿透雨量(mm);FA_i 为第 i 个收集器面积(cm^2)。

苔藓层渗透水量:

$$\mathrm{MTF} = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n} \mathrm{MTF}_i / FA_i$$

式中,n 为林内苔藓层渗透水收集器重复数,$n=6$;MTF_i 为每次降雨第 i 个林内收集器苔藓层渗透水量(mm);FA_i 为第 i 个收集器面积(cm^2)。

气象数据:降雨、土壤表面温度来自漠河生态站的标准气象场。

试验期间(5—10 月),选取了 9 场降雨作为研究对象,每种苔藓的 3 块样地穿透雨量取平均值,基本降雨资料见表 2。用 Excel 和 SPSS 27.0 进行数据分析计算,对数据进行正态检验,使用单因素方差分析检验苔藓层渗透水养分浓度的季节间差异,使用最小显著性差异法(LSD)进行差异显著性检验,使用 Origin 2021 软件绘图,利用 Pearson 相关性分析检验苔藓层渗透水中养分的浓度和通量与环境因子之间的相关性,综合以上实验数据得出科学结论。

表 2　降雨特征

Table 2　Rainfall characteristics

日期 Date	降雨历时 Duration of rainfall/h	赤茎藓 *Pleurozium* spp.		泥炭藓 *Sphagnum* spp.	
		平均穿透雨量 Mean throughfall/mm	平均穿透雨强 Mean throughfall intensity/(mm/h)	平均穿透雨量 Mean throughfall/mm	平均穿透雨强 Mean throughfall intensity/(mm/h)
2023-05-27	57.00	23.80	0.41	22.50	0.39
2023-06-09	21.05	9.06	0.43	4.16	0.19
2023-06-22	26.50	16.60	0.62	19.50	0.73
2023-07-26	13.58	15.38	0.61	15.79	1.16
2023-07-31	14.88	11.10	0.46	11.40	0.77
2023-08-15	10.35	10.43	0.40	10.70	1.03
2023-09-08	14.88	16.95	0.42	18.31	1.23
2023-09-21	21.73	8.33	0.38	10.85	0.50
2023-09-30	37.60	10.40	0.28	9.27	0.25

2　结果

2.1　苔藓层渗透水 DOC、DON 浓度季节变化特征

在生长季 5—10 月的降雨中,两种苔藓渗透水的 DOC 和 DON 浓度变化如图 2 所示,赤茎藓渗透水中的 DOC 和 DON 浓度在生长季初期较低,生长期中期达到最高,生长季末期又有所下降。图 2 泥炭藓渗透水中 DOC 浓度在生长季初期较低,生长季中期逐渐升高,末期又有所下降,图 2 泥炭藓渗透水中 DON 浓度也是在生长季初期较低,生长季中期和末期有逐渐升高的趋势。赤茎藓渗透水中 DOC 在 8 月中旬达到最大 116.34 mg/L,9 月中旬最低 40.55 mg/L,年均浓度为 73.47 mg/L,DON 的浓度在 7 月末达到最大 2.49 mg/L,同样在 9 月中旬最低 0.77 mg/L,年均浓度为 1.45 mg/L。泥炭藓渗透水中 DOC 的浓度在 9 月初达到最高 282.10 mg/L,在 6 月初最低 16.49 mg/L,年均浓度为 154.39 mg/L,DON 浓度在 9 月末达到最大 1.60 mg/L,在 5 月末最低

0.30 mg/L,年均浓度为 1.05 mg/L。泥炭藓渗透水中的年均 DOC 浓度明显高于赤茎藓,达到了 2.1 倍,而赤茎藓渗透水中的年均 DON 浓度高于泥炭藓。

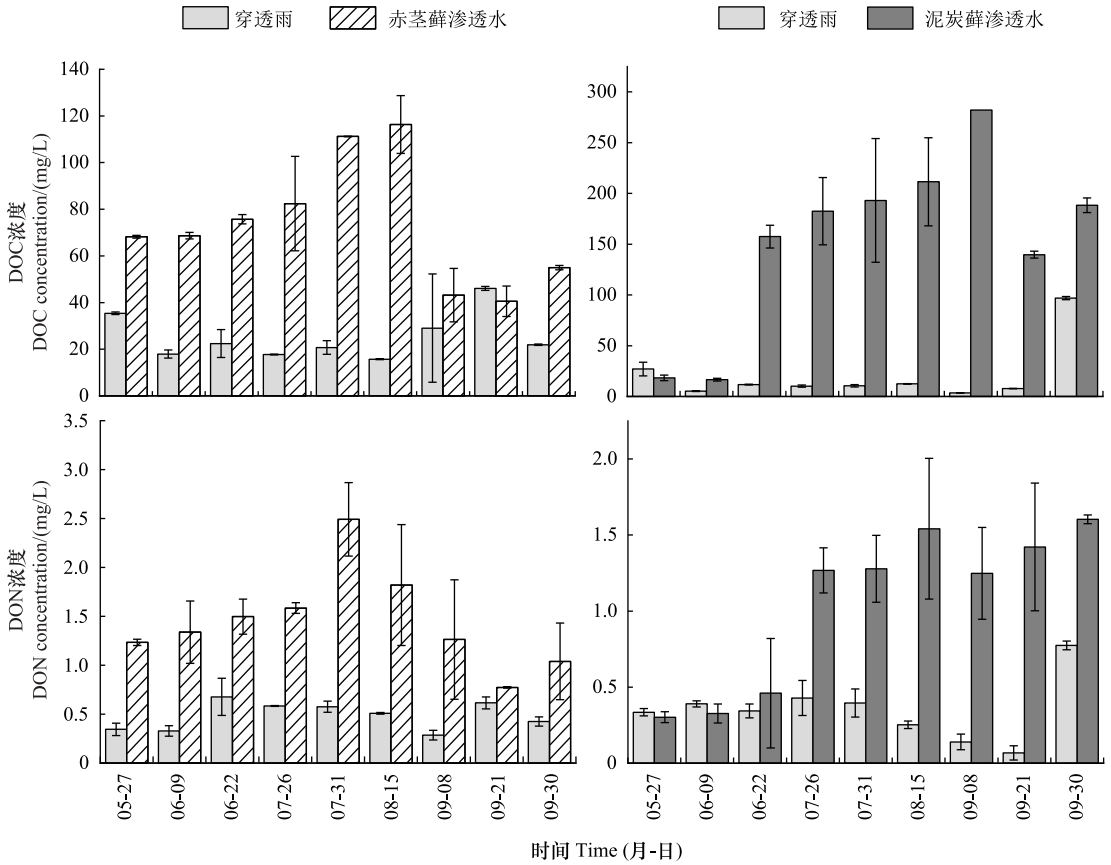

图 2 穿透雨、赤茎藓渗透水、泥炭藓渗透水单次降雨中可溶性有机碳(DOC)、可溶性有机氮(DON)浓度动态变化

Fig.2 The dynamic changes of dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) concentrations in throughfall, *Pleurozium* spp. throughfall and *Sphagnum* spp. throughfall in a single rainfall

如图 3 所示,在生长季初期(5、6 月)、生长季中期(7、8 月)和生长季末期(9 月),对赤茎藓和泥炭藓渗透水中 DOC、DON 浓度进行季节差异比较,图 3 发现生长季中期的赤茎藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度都极显著高于生长季初期和末期($P<0.01$),此外,图 3 生长季初期的 DOC 浓度显著高于生长季末期($P<0.05$)。图 3 生长季初期的泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度都极显著低于生长季中期和末期($P<0.01$)。

2.2 穿透雨强度对苔藓层 DOC、DON 淋溶量的影响

将研究期间的穿透雨按强度从小到大排列,分析赤茎藓和泥炭藓的 DOC 和 DON 淋溶量对不同穿透雨强度的响应。如图 4 所示,赤茎藓 DOC 的淋溶量随着穿透雨强度的增加呈现双峰趋势,而图 4 泥炭藓的 DOC 淋溶量随着穿透雨强度的增加有明显增大的趋势。赤茎藓和泥炭藓的 DOC 淋溶量在不同穿透雨强度下不同,平均淋溶量分别为 3.981、12.820 kg/hm^2,最大淋溶量分别为 8.060、41.183 kg/hm^2,最小淋溶量分别为 -1.305、-3.400 kg/hm^2。如图 5 所示,赤茎藓和泥炭藓的 DOC 淋溶量与穿透雨强度都有显著正相关关系,其线性拟合方程分别为:DOC = 16.164TI - 3.225 (R^2 = 0.231, $P<0.05$)、DOC = 30.20TI - 8.156 (R^2 = 0.744, $P<0.001$)。

图 4 赤茎藓 DON 的淋溶量随着穿透雨强度的增加与 DOC 呈现相同的双峰趋势,图 4 泥炭藓的 DON 淋溶量随着穿透雨强度的增加,与 DOC 一样也呈现出明显增大的趋势。赤茎藓和泥炭藓的 DON 淋溶量在不同穿透雨强度下的平均淋溶量分别为 0.083、0.050 kg/hm^2,最大淋溶量分别为 0.144、0.160 kg/hm^2,最小淋溶量

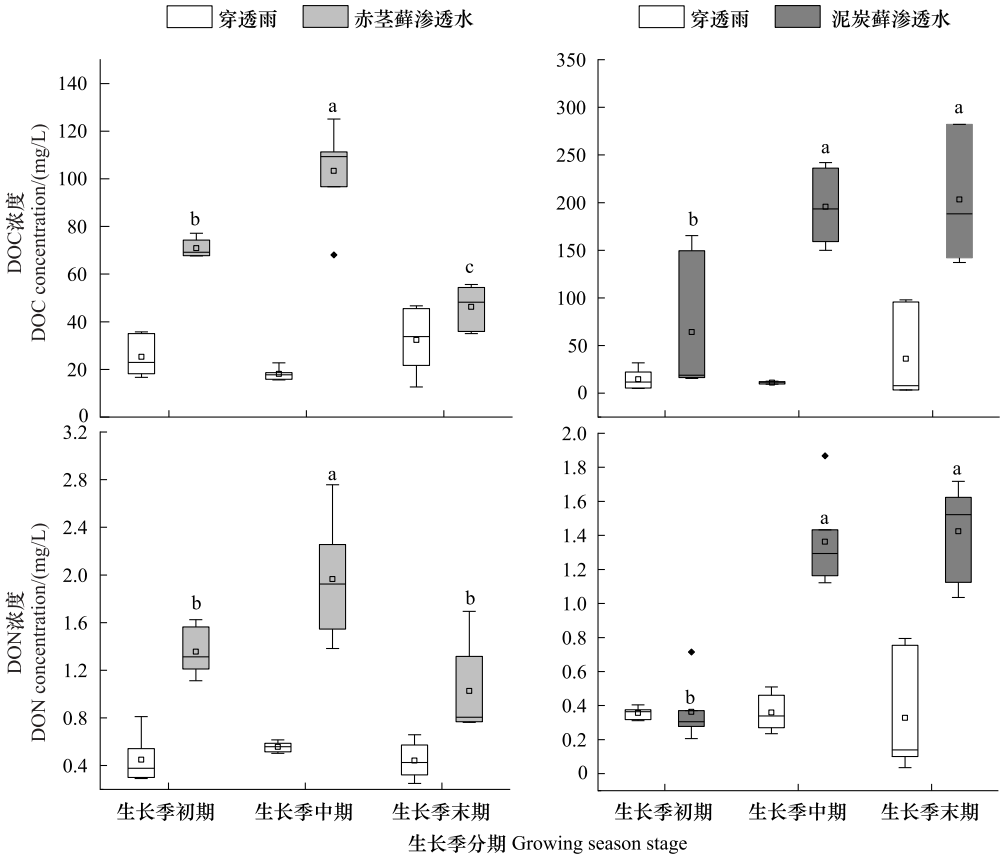

图 3　穿透雨、赤茎藓和泥炭藓渗透水不同季节可溶性有机碳(DOC)、可溶性有机氮(DON)浓度变化

Fig.3　The changes of dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) concentrations in throughfall, *Pleurozium* spp. throughfall and *Sphagnum* spp. throughfall in different seasons

图中不同小写字母表示同一种苔藓不同季节的离子浓度差异显著

分别为-0.003 和-0.031 kg/hm^2。此外,泥炭藓的 DOC 和 DON 淋溶量对穿透雨强度的响应在 0.77 mm/h 之后趋势明显。如图 5 所示泥炭藓 DON 淋溶量与穿透雨强度有极显著正相关关系($P<0.001$),线性拟合方程分别为:$DON=0.12TI-0.033$($R^2=0.714$)。赤茎藓 DON 淋溶量与穿透雨强度没有显著相关性。

2.3　苔藓渗透水中 DOC、DON 浓度的影响因素

由图 6 可知,赤茎藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度与温度呈显著正相关,赤茎藓渗透水中 DOC 和 DON 通量与穿透雨量、穿透雨强、赤茎藓渗透水量和穿透雨 DON 通量呈显著正相关。由图 7 可知,泥炭藓渗透水中 DOC 浓度与穿透雨强呈显著正相关,与降雨历时呈显著负相关,泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 通量与穿透雨强呈显著正相关,其中,泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度与温度、穿透雨量、穿透雨 DOC 和 DON 浓度以及通量相关性都不显著,这可能是由于泥炭藓的厚度较大。

3　讨论

3.1　苔藓层渗透水 DOC、DON 浓度季节变化特征

降雨经过林冠层后形成的穿透雨落在林内的苔藓层,因苔藓较好的持水性能,一部分穿透雨被苔藓截留,另一部分穿过苔藓层后形成苔藓层渗透水流到土壤中,雨水在经过苔藓层时会发生养分的吸收与淋溶,其养分浓度发生变化。本研究中,苔藓层渗透水中 DOC 和 DON 浓度具有显著的季节变化特征,研究发现赤茎藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度在生长季中期极显著高于生长季初期和生长季末期($P<0.01$),泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度在生长季初期极显著低于生长季中期和生长季末期($P<0.01$),这说明不同种类苔藓的碳氮

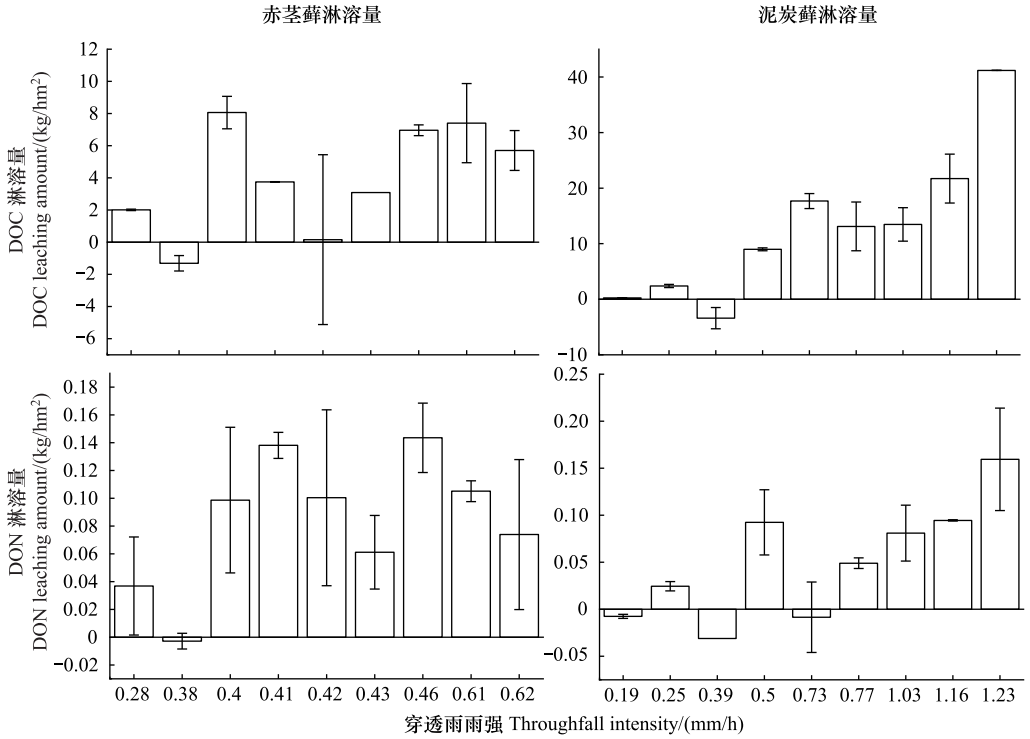

图 4 不同降雨强度下赤茎藓和泥炭藓渗透水的可溶性有机碳(DOC)、可溶性有机氮(DON)淋溶量

Fig.4 Dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) leaching amount of *Pleurozium* spp. throughfall and *Sphagnum* spp. throughfall under different throughfall intensities

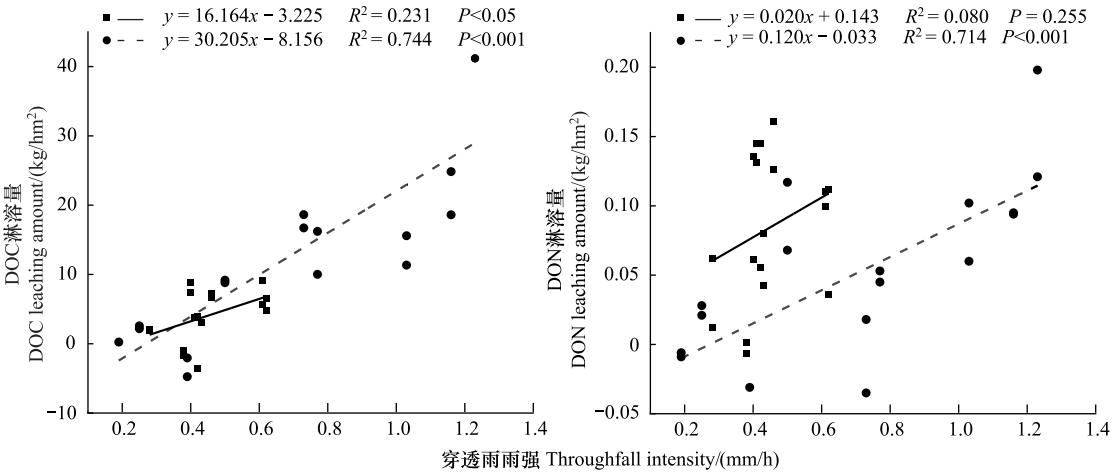

图 5 赤茎藓(方块)和泥炭藓(圆形)的可溶性有机碳(DOC)和可溶性有机氮(DON)淋溶量与穿透雨强度(*TI*)的相关性

Fig.5 Correlation of dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) leaching amounts with throughfall intensity (*TI*) in *Pleurozium* spp. (square) and *Sphagnum* spp. (circle)

TI:穿透雨强度 Throughfall intensity

淋溶,季节变化规律也有差异。Rosa 研究了泥炭地植物凋落物淋溶在气候变化下的响应,发现植物物种及其功能性状的差异在分解动力学中起着重要作用[9]。有研究发现凉水原始红松林和次生阔叶林凋落物淋溶液中养分溶出的高峰都在 6、7 月份,与此阶段温度较高降雨较少有关,温度升高凋落物表面的养分更易溶解到溶液中[29],降雨量少导致凋落物固体物质累积时间较长,降雨洗脱的养分含量高,因而使养分元素释放达到

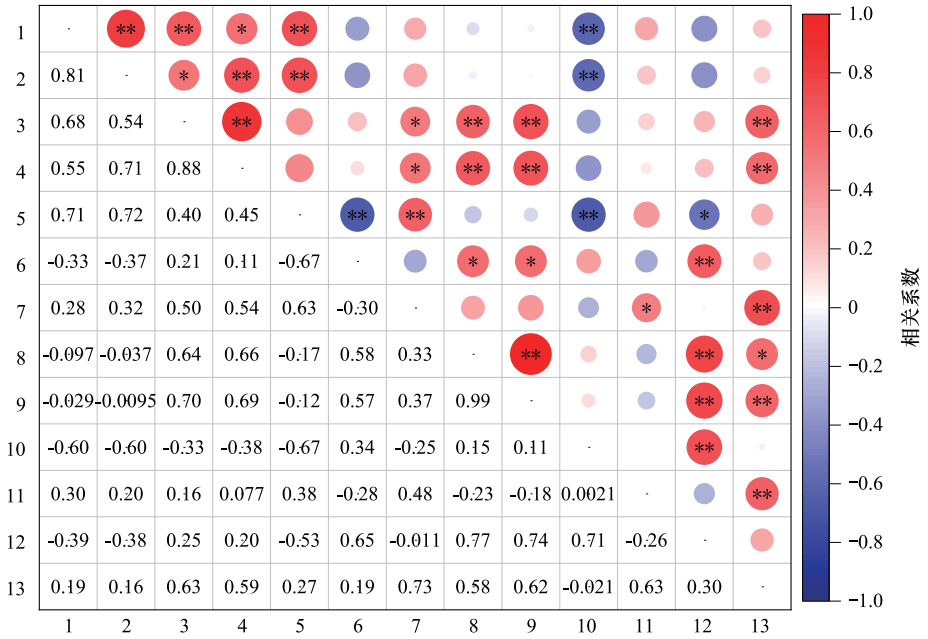

图 6　赤茎藓渗透水中可溶性有机碳(DOC)、可溶性有机氮(DON)与各环境因子的相关性分析

Fig.6　Correlation analysis of dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) in *Pleurozium* spp. throughfall and various environmental factors

$*P\leqslant0.05$　$**P\leqslant0.01$;1:赤茎藓渗透水 DOC 浓度;2:赤茎藓渗透水 DON 浓度;3:赤茎藓渗透水 DOC 通量;4:赤茎藓渗透水 DON 通量;5:温度;6:降雨历时;7:穿透雨强;8:穿透雨量;9:赤茎藓渗透水量;10:穿透雨 DOC 浓度;11:穿透雨 DON 浓度;12:穿透雨 DOC 通量;13:穿透雨 DON 通量

高峰[30]。本研究中生长季中期温度高降水少,生长季末期降水少,这在一定程度上解释了本研究中赤茎藓和泥炭藓养分溶出在生长季中期和末期较高的原因。其中,穿透雨经过赤茎藓后渗透水中 DOC 和 DON 平均浓度分别达到了所在林地穿透雨的 2.91、3.00 倍,泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 平均浓度分别达到了所在林地穿透雨的 7.50、3.03 倍。

3.2　苔藓层 DOC、DON 淋溶的影响因素

降雨对苔藓的影响表现为雨水冲刷苔藓表面的养分流入土壤,增加了土壤中碳氮积累,起到了碳源氮源的作用,不同的穿透雨强度对苔藓层的淋洗力度不同,导致淋溶量的差异,本研究中林地内的泥炭藓 DOC 和 DON 淋溶量与穿透雨强度之间的拟合呈显著正相关($P<0.001$),穿透雨雨强与赤茎藓 DOC 和 DON 通量呈显著正相关($P<0.01$),两种苔藓都表现为雨强越大淋溶养分越多。此外,本研究中雨强在 0.77 mm/h 时是一个转折点,大于 0.77 mm/h 后泥炭藓的养分淋溶量随雨强的增大而增大的趋势明显,但雨强小于 0.77 mm/h 时苔藓的养分淋溶量随雨强变化趋势并不明显。降雨历时与赤茎藓和泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度呈负相关,降雨历时越长,养分被雨水稀释,浓度越低。穿透雨量与赤茎藓渗透水 DOC、DON 通量呈显著正相关($P<0.05$)。目前关于穿透雨强度对苔藓养分淋溶的研究较少,有部分关于降雨对森林冠层养分淋溶影响的研究,吕茂奎研究发现福建的米槠次生林的树干茎流 DOC 浓度随着降雨量的增加有下降的趋势,而杉木人工林则相反,穿透雨和树干茎流中离子浓度不仅受降雨条件(降雨量、穿透雨强度、降雨历时)影响,还受树种类型[31]、林分结构[32]、立地条件的影响[33—35],与之相似苔藓层渗透水的离子浓度也受苔藓种类、降雨条件、立地环境等的影响。

温度对赤茎藓和泥炭藓渗透水 DOC、DON 浓度呈正相关,温度越高浓度越大。其中赤茎藓对温度的响应较泥炭藓更敏感,淋溶液 DOC 和 DON 浓度与温度显著相关($P<0.01$)。泥炭藓的 DOC、DON 淋溶与温度相关性较低,泥炭藓的平均厚度为 29.8 cm,远远大于赤茎藓的平均厚度 4.6 cm,且厚厚的泥炭藓垫形成的缺氧冷

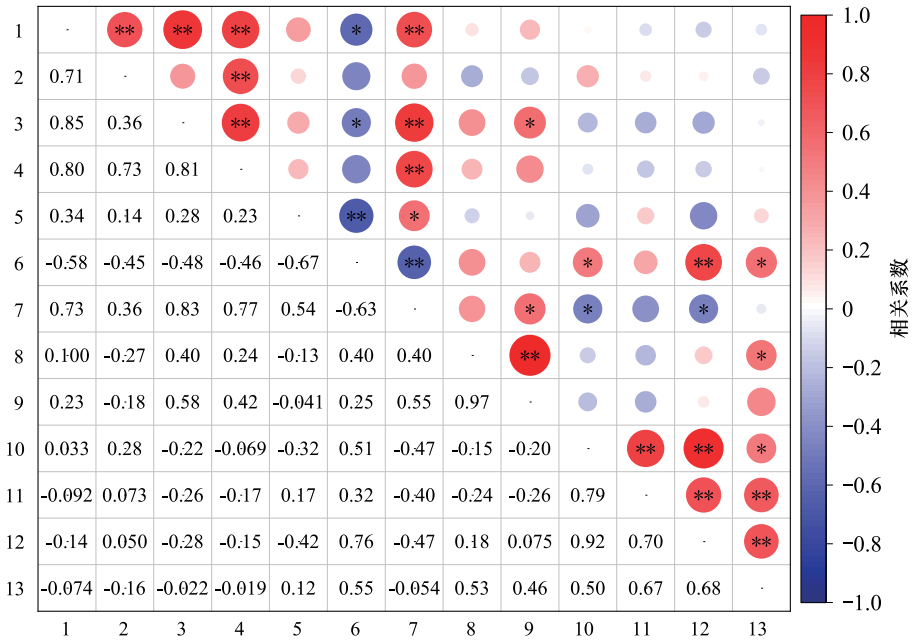

图 7 泥炭藓渗透水中可溶性有机碳(DOC)、可溶性有机氮(DON)与各环境因子的相关性分析

Fig.7 Correlation analysis of dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) in *Sphagnum* spp. throughfall and various environmental factors

$*P \leq 0.05$ $**P \leq 0.01$;1:泥炭藓渗透水 DOC 浓度;2:泥炭藓渗透水 DON 浓度;3:泥炭藓渗透水 DOC 通量;4:泥炭藓渗透水 DON 通量;5:温度;6:降雨历时;7:穿透雨强;8:穿透雨量;9:泥炭藓渗透水量;10:穿透雨 DOC 浓度;11:穿透雨 DON 浓度;12:穿透雨 DOC 通量;13:穿透雨 DON 通量

湿的环境导致下部土壤常年冰冻难以融化,原位培养时周围的泥炭藓形成一个厚的保温层,也许是泥炭藓的这一特点使其碳氮淋溶特征对温度的敏感程度较低,但缺乏相关研究证明。以往的研究显示赤茎藓通常与蓝藻形成共生关系,捕获大气中的 N_2,吸收雨水中的 NH_4^+-N、NO_3^--N 和 DON[36],转化为苔藓能利用的 NH_4^+-N 形式,蓝藻的固氮效率与温度密切相关[37],蓝藻在 28℃ 时固氮能力最好[38],低温则会破坏蓝藻的固氮酶活性[39],本研究发现温度的升高可以增加苔藓对碳氮的淋滤,Liudmila 发现气候变暖导致的泥炭地活动层厚度、湖水温度和解冻时间的增加,会促进苔藓、地衣和泥炭向热岩溶湖泊的碳淋滤,且苔藓和地衣的定植、淹没和退化是热岩溶湖水化学成分演化的重要驱动因素[40]。温度升高可以增加微生物活性,从而促进凋落物分解[41],阿旺等人研究了青藏高原高寒草甸凋落物对水热条件变化的响应,结果表明温度和湿度可显著增加凋落物的 DOC 淋滤[42]。以往研究表明苔藓分解对温度敏感性低,腐烂率低,因为苔藓细胞壁可以保护不稳定性碳免受微生物分解,但尚没有研究分析温度如何影响苔藓淋溶,今后可采用温控实验分析温度对苔藓淋溶的作用。

此外,关于其他环境因子对苔藓养分淋溶的研究也有许多,大多是有关苔藓的干燥再湿润或冻融循环,有研究显示苔藓 N 释放可能是由于再湿润过程中细胞膜的变形、作为吸引有益生物的机制或者是作为有毒废物排放[43—45],有研究显示苔藓释放的氮甚至可以占固氮量的 5%—70%,当温度、pH、光照、二氧化碳等因子条件不理想时,或是在干燥后再湿润时,释放量更大[46—47]。苔藓没有角质层,因此对小气候变化很敏感,反复的干湿循环和冻融循环也会导致苔藓细胞渗出更多的养分[20]。Coxson 研究发现热带雨林的冠层附生苔藓在经历干燥再湿润后会释放大量的糖和多元醇[48],Millbank 发现干湿重复 3 次,淋溶液中氮的浓度呈对数减少,这意味着从不溶性储备中很少或者没有补充流动物质,在一次暴雨中损失的氮量可能是每日固定氮量的 3 倍[49],而 Roger Grau-Andrés 发现降雨频率降低导致苔藓更强烈的干湿循环并不能使 DOC 淋溶量增加,这可能是因为苔藓层下层和腐殖质层相对稳定的潮湿的环境抵御较大的水分波动[50]。本研究中每次降雨与上

一次降雨间隔时间基本都大于 7 d,每次降雨前苔藓都为干燥状态,排除了湿润状态下苔藓渗透水中养分浓度较小的影响。除此之外,在每次收集苔藓渗透水前都会摘除苔藓层上林木或其他植物的凋落物,以尽量降低其他植物凋落物对苔藓层淋溶养分浓度的影响。同时因泥炭藓特性易形成缺氧环境抑制林木根系呼吸,所以本研究中泥炭藓研究样地的林木生长较弱,郁闭度较小,因此穿透雨强度高,而赤茎藓样地的林木则郁闭度较高,穿透雨强度也较泥炭藓样地的小,这可能是本研究中泥炭藓养分淋溶与穿透雨强度相关性较高,而赤茎藓与之相关性相对较低的原因,今后可以采取控制实验再进一步深入研究赤茎藓对降雨强度变化的响应。

4　结论

苔藓层渗透水中 DOC 和 DON 浓度具有显著的季节变化特征,研究发现赤茎藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度在生长季中期极显著高于生长季初期和生长季末期($P<0.01$),泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度在生长季初期极显著低于生长季中期和生长季末期($P<0.01$)。在雨强大于 0.77 mm/h 后,泥炭藓的养分淋溶量有明显的随雨强的增大而增大的趋势。泥炭藓的 DOC、DON 淋溶量和赤茎藓的 DOC 淋溶量与穿透雨强度均具有显著正向的线性相关关系。相关分析显示,温度和穿透雨强度与赤茎藓和泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度呈正相关,说明随着温度和穿透雨强度的增加,赤茎藓和泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度可能会增加。温度与赤茎藓渗透水中 DOC 和 DON 浓度呈显著正相关($P<0.01$)。穿透雨强度是与泥炭藓渗透水中 DOC 和 DON 通量呈显著正相关关系($P<0.01$),同时泥炭藓渗透水中 DOC 与降雨历时呈显著负相关关系($P<0.05$)。

致谢:感谢黑龙江漠河森林生态系统国家定位观测研究站在野外采样调查工作中给予的帮助,感谢王晓明老师、李金哲、张小军同学对实验的帮助。

参考文献(References):

[1] 万艳芳, 李广, 刘贤德, 王顺利, 于澎涛, 敬文茂, 李晓青. 祁连山青海云杉林苔藓层降雨再分配特征及其影响因素. 干旱区研究, 2017, 34(5): 1149-1156.
[2] 王芝慧, 黎静妤, 白义, 李飞, 侯建峰, 蒋雨芮, 李旭清, 郑冰倩, 杨万勤. 川西亚高山森林木质残体及其附生苔藓持水特性. 生态学报, 2021, 41(16): 6552-6565.
[3] 王顺利, 王金叶, 张学龙, 敬文茂. 祁连山青海云杉林苔藓枯落物分布与水文特性. 水土保持研究, 2006, 13(5): 156-159.
[4] Lindo Z, Nilsson M C, Gundale M J. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change. Global Change Biology, 2013, 19(7): 2022-2035.
[5] Wardle D A, Jonsson M, Bansal S, Bardgett R D, Gundale M J, Metcalfe D B. Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment. Journal of Ecology, 2012, 100(1): 16-30.
[6] Bates J W. Mineral nutrient acquisition and retention by bryophytes. Journal of Bryology, 1992, 17(2): 223-240.
[7] 吴玉环, 程国栋, 高谦. 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, 2003, 23(3): 215-220.
[8] Aldous A R. Nitrogen translocation in *Sphagnum* mosses: effects of atmospheric nitrogen deposition. New Phytologist, 2002, 156(2): 241-253.
[9] Del Giudice R, Lindo Z. Short-term leaching dynamics of three peatland plant species reveals how shifts in plant communities may affect decomposition processes. Geoderma, 2017, 285: 110-116.
[10] Slate M L, Sullivan B W, Callaway R M. Desiccation and rehydration of mosses greatly increases resource fluxes that alter soil carbon and nitrogen cycling. Journal of Ecology, 2019, 107(4): 1767-1778.
[11] 王彬, 于澎涛, 王顺利, 王彦辉, 张雷, 刘贤德, 金铭, 张学龙. 祁连山北坡青海云杉林下苔藓层对土壤水分空间差异的影响. 生态学报, 2017, 37(8): 2753-2762.
[12] Gunnarsson U. Global patterns of *Sphagnum* productivity. Journal of Bryology, 2005, 27(3): 269-279.
[13] 郝占庆, 叶吉, 姜萍, 蔺菲. 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, 2005, 16(12): 2263-2266.
[14] 张亚亚, 李军, 郭颖, 牛颖权, 王艺涵, 周雯雯. 土壤可溶性有机氮的研究进展. 生态学杂志, 2016, 35(6): 1661-1669.
[15] 曾嘉, 陈槐, 刘建亮, 杨随庄, 严飞, 曹芹, 杨刚. 青藏高原泥炭地水位下降促进土壤碳积累的影响机制. 生态学报, 2022, 42(2): 625-634.
[16] Fanin N, Hättenschwiler S, Fromin N. Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. Plant and Soil, 2014, 379(1): 79-91.
[17] Carleton T J, Read D J. Ectomycorrhizas and nutrient transfer in conifer-feather moss ecosystems. Canadian Journal of Botany, 1991, 69(4): 778-785.

[18] Chasar L S, Chanton J P, Glaser P H, Siegel D I, Rivers J S. Radiocarbon and stable carbon isotopic evidence for transport and transformation of dissolved organic carbon, dissolved inorganic carbon, and CH_4 in a northern Minnesota peatland. Global Biogeochemical Cycles, 2000, 14(4): 1095-1108.

[19] Melick D R, Seppelt R D. Loss of soluble carbohydrates and changes in freezing point of Antarctic bryophytes after leaching and repeated freeze-thaw cycles. Antarctic Science, 1992, 4(4): 399-404.

[20] Wilson J A, Coxson D S. Carbon flux in a subalpine spruce-fir forest: pulse release from *Hylocomium splendens* feather-moss mats. Canadian Journal of Botany, 1999, 77(4): 564-569.

[21] 盛后财. 大兴安岭北部兴安落叶松林生态水文特征研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021.

[22] 胡人亮. 苔藓植物学. 北京: 高等教育出版社, 1987: 10-197.

[23] DeLuca T H, Zackrisson O, Gundale M J, Nilsson M C. Ecosystem feedbacks and nitrogen fixation in boreal forests. Science, 2008, 320(5880): 1181.

[24] Rousk K, Jones D L, DeLuca T H. Exposure to nitrogen does not eliminate N_2 fixation in the feather moss *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Plant and Soil, 2014, 374(1/2): 513-521.

[25] 王雯倩, 蔡玉山, 肖湘, 段亮亮. 老爷岭多年冻土小流域春季冻融期径流溶解性有机碳变化特征. 生态学报, 2023, 43(16): 6716-6727.

[26] Zhang J H, Cai Y S, Duan L L. Rock fragments significantly affect the carbon and nitrogen distribution in the surface soil-Evidences from large number samples of soil rock fragment interfaces in a boreal forest watershed. Science of the Total Environment, 2024, 925: 171640.

[27] 朱正青, 满秀玲. 林下植被对寒温带兴安落叶松林土壤磷形态及有效性的影响. 水土保持学报, 2024, 38(2): 339-350,365.

[28] Izquieta-Rojano S, García-Gomez H, Aguillaume L, Santamaría J M, Tang Y S, Santamaría C, Valiño F, Lasheras E, Alonso R, A À, Cape J N, Elustondo D. Throughfall and bulk deposition of dissolved organic nitrogen to holm oak forests in the Iberian Peninsula: Flux estimation and identification of potential sources. Environmental Pollution, 2016, 210: 104-112.

[29] Liu G D, Sun J F, Tian K, Xiao D R, Yuan X Z. Long-term responses of leaf litter decomposition to temperature, litter quality and litter mixing in plateau wetlands. Freshwater Biology, 2017, 62(1): 178-190.

[30] 刘楠, 冯富娟, 张秀月. 原始红松林皆伐后穿透雨对凋落物淋溶过程的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2021, 45(1): 159-167.

[31] 罗艳, 周国逸, 张德强, 官丽莉, 欧阳学军, 褚国伟. 鼎湖山三种主要林型水文学过程中总有机碳浓度对比. 生态学报, 2004, 24(12): 2973-2978.

[32] 吕茂奎, 谢锦升, 林廷武, 江淼华, 张浩, 王恩熙, 邱曦, 蒲晓婷, 杨玉盛. 降雨对米槠次生林和杉木人工林林冠可溶性有机碳迁移的影响. 水土保持学报, 2014, 28(5): 134-138.

[33] 吕茂奎, 谢锦升, 江淼华, 罗水金, 曾少娟, 纪淑蓉, 万菁娟, 杨玉盛. 米槠常绿阔叶次生林和杉木人工林穿透雨和树干径流可溶性有机质浓度和质量的比较. 应用生态学报, 2014, 25(8): 2201-2208.

[34] Guo J F, Yang Y S, Chen G S, Lin P. Dissolved organic carbon and nitrogen in precipitation, throughfall and stemflow from *Schima Superba* and *Cunninghamia Lanceolata* plantations in subtropical China. Journal of Forestry Research, 2005, 16(1): 19-22.

[35] Rosenqvist L, Kleja D B, Johansson M B. Concentrations and fluxes of dissolved organic carbon and nitrogen in a *Picea abies* chronosequence on former arable land in Sweden. Forest Ecology and Management, 2010, 259(3): 275-285.

[36] Salemaa M, Kieloaho A J, Lindroos A J, Merilä P, Poikolainen J, Manninen S. Forest mosses sensitively indicate nitrogen deposition in boreal background areas. Environmental Pollution, 2020, 261: 114054.

[37] Belnap J, Lange O L. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2003.

[38] Coxson D S, Kershaw K A. Nitrogenase activity during Chinook snowmelt sequences by *Nostoc commune* in *Stipa-Bouteloa* grassland. Canadian Journal of Microbiology, 1983, 29(8): 938-944.

[39] DuBois J D, Kapustka L A. Biological nitrogen influx in an Ohio relict prairie. American Journal of Botany, 1983, 70(1): 8-16.

[40] Shirokova L S, Chupakov A V, Ivanova I S, Moreva O Y, Zabelina S A, Shutskiy N A, Loiko S V, Pokrovsky O S. Lichen, moss and peat control of C, nutrient and trace metal regime in lakes of permafrost peatlands. Science of the Total Environment, 2021, 782: 146737.

[41] 彭少麟, 刘强. 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应. 生态学报, 2002, 22(9): 1534-1544.

[42] 阿旺, 吕汪汪, 周阳, 孙建平, 张苏人, 夏露, 李博文, 刘培培, 洪欢, 王奇, 张立荣, 苏爱玲, 姜丽丽, 斯确多吉, 张振华, 罗彩云, 汪诗平. 温度和湿度对高寒草甸凋落物分解的影响. 生态学报, 2021, 41(17): 6846-6853.

[43] Belnap J. Factors influencing nitrogen fixation and nitrogen release in biological soil crusts//Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001: 241-261.

[44] Bergman B, Johansson C, Söderbäck E. The *Nostoc-Gunnera* symbiosis. New Phytologist, 1992, 122(3): 379-400.

[45] Dodds W K, Gudder D A, Mollenhauer D. The ecology of *NOSTOC*. Journal of Phycology, 1995, 31(1): 2-18.

[46] Henriksson E. Studies in the physiology of the lichen *Collema*. Physiologia Plantarum, 1957, 10(5): 943-948.

[47] Jones K, Stewart W D P. Nitrogen turnover in marine and brackish habitats III. The production of extracellular nitrogen by *Calothrix scopulorum*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1969, 49(2): 475-488.

[48] Coxson D S, McIntyre D D, Vogel H J. Pulse release of sugars and polyols from canopy bryophytes in tropical montane rain forest (Guadeloupe, French west Indies). Biotropica, 1992, 24(2): 121-133.

[49] Millbank J W. The assessment of nitrogen fixation and throughput by lichens. New Phytologist, 1982, 92(2): 229-234.

[50] Grau-Andrés R, Wardle D A, Nilsson M C, Kardol P. Precipitation regime controls bryosphere carbon cycling similarly across contrasting ecosystems. Oikos, 2021, 130(4): 512-524.