

· 特邀综述 ·

泥炭藓：一类具有重要生态、经济和科学价值的碳封存植物

朱瑞良*

华东师范大学生命科学学院, 上海 200241

摘要 全球气候变暖是人类面临最严峻的环境挑战。有效控制碳排放, 充分发挥生态系统的固碳能力是实现碳中和目标的重要手段。作为碳封存能力最强的一种湿地类型, 泥炭地是加快实现碳中和目标的关键陆地生态系统。作为泥炭地“有效的生态系统工程师”, 泥炭藓(*Sphagnum*) 在泥炭地的碳汇功能、过滤淡水及保护土地免受洪水侵袭等方面具有极其重要的作用。100多年来, 泥炭藓广泛应用于医药保健、污染监测和废水处理等领域, 尤其是作为一类最值得信赖的土壤介质和保湿材料一直被广泛用于园艺产业。在全球气候变暖和“双碳”目标的大背景下, 泥炭藓已经成为生命科学与生态研究的热点。该文主要从泥炭藓的形态、物种多样性和起源、生境与分布、繁殖和保护、培养与种植、环境指示和监测、用途和应用, 以及碳封存、储水和酸化能力等方面进行综述, 旨在为泥炭藓研究、泥炭地的保护和恢复以及泥炭藓开发利用和产业发展提供借鉴与参考。

关键词 泥炭藓种植, 全球变暖, 苔藓利用, 泥炭地, 碳中和

朱瑞良 (2022). 泥炭藓: 一类具有重要生态、经济和科学价值的碳封存植物. 植物学报 57, 559–578.

由于低氧、低pH值、低营养供应、低温以及特殊的“酶栓”机制, 泥炭地(peatland)是最大的天然陆地碳库(Gorham, 1991; Freeman et al., 2001)。尽管泥炭地仅占全球陆地表面积约3%, 但其储存的碳占全球土壤碳的约1/3, 为世界森林储碳的2倍。因此, 泥炭地被认为是减缓全球气候变暖最有效的陆地生态系统(Crump, 2017; Xu et al., 2018)。然而, 人类活动等因素导致全球泥炭地面积缩小, 碳汇功能严重退化。2017年联合国环境规划署提出全球泥炭地倡议, 强调农业、林业、资源开采和基础设施等对泥炭地的干扰是对气候的极大威胁(Crump, 2017)。因此, 加强对泥炭地的生态保护迫在眉睫。

泥炭地的主要组成部分泥炭藓(*Sphagnum*, peat moss), 在我国也称水苔或海花草, 是一类具有独特形态、生理、生物化学和发育特性的苔藓植物, 被誉为泥炭地“生态系统工程师”, 具有独特和不可替代的生态价值, 对生态系统维持和全球气候调节至关重要(Van Breemen, 1995; Rochefort, 2000; Beike et al., 2015)。泥炭藓虽然个体很小, 但覆盖了超过

1.5×10^8 hm²的地球陆地表面, 占陆地面积的1% (Whitaker and Edwards, 2008; Beike et al., 2015)。全世界一半以上的泥炭来自泥炭藓, 它们占陆地碳储量的10%–15% (Clymo and Hayward, 1982)。

由于泥炭藓具有超强吸水能力和一定的抗菌消炎功效, 100多年来, 无论是干燥的还是被分解过的泥炭藓, 一直广泛用于园艺产业, 成为最有经济价值的一类苔藓植物(Gaudig et al., 2017)。2017年, 智利干泥炭藓出口量超过3 500 t, 并成为智利位居第2的非木材林产品(León et al., 2019)。

无论从有生命力的和凋亡的生物量考虑, 还是从经济和生态价值考量, 泥炭藓无疑是地球上最重要的植物之一(Clymo and Hayward, 1982)。在全球气候变暖的背景下, 对泥炭地的研究成为热点, 而首要前提是了解泥炭藓的生物学和生态学特性。欧盟于2012年启动了泥炭藓克隆计划(Moss clone project), 旨在利用无菌培养技术, 通过生物反应器培养并获得生化背景一致的泥炭藓, 用于大气污染监测(Beike et al., 2015)。美国也启动了泥炭藓基因组计划(Sphagno-

收稿日期: 2022-02-22; 接受日期: 2022-05-10

基金项目: 华东师范大学“幸福之花”先导研究基金

* E-mail: rzhu@bio.ecnu.edu.cn

me), 推动开展泥炭藓生态和进化研究(Weston et al., 2018)。德国等国家正在着力推进泥炭藓种植(*Sphagnum farming*), 用可再生的泥炭藓替代传统泥炭, 研发高端农业基质, 旨在为引领未来世界农业和园艺发展奠定基础(Gaudig et al., 2014; Krebs et al., 2018)。上述研究项目在世界范围内引起科学家对泥炭藓的广泛关注。本文将从泥炭藓的形态和特性、物种多样性和起源、气候变化和污染监测、培养和种植、应用及发展前景等方面进行综述和展望, 以期对相关研究提供借鉴参考, 并推动我国对泥炭藓的研究和相关产业发展。

1 泥炭藓的形态

泥炭藓是一类形态非常独特的苔藓植物, 曾被独立为泥炭藓门(Sphagnophyta)。这类植物具有明显的配子体和孢子体特征, 且配子体主茎的顶端常呈头状。在形态上, 泥炭藓具有3种二型性: (1) 细胞的二型性: 透明细胞(hyalocyst)与绿色细胞(chlorocyst); (2) 枝的二型性: 展枝(spreading branch)与垂枝(pendent branch); (3) 叶的二型性: 茎叶(stem leaf)与枝叶(branch leaf) (图1A–E)。泥炭藓配子体最显著的特征是其叶片由大型的透明细胞和小型的绿色细胞构成, 2种细胞相互交织在一起构成单层的细胞网络。透明细胞也称储水细胞, 呈S形或菱形, 缺乏叶绿体, 其细胞壁(特别是在枝叶细胞中)具有螺旋加厚和水孔, 除执行储水、导水和支撑功能外, 还能为甲烷氧化菌和蓝细菌等微生物的共生提供生存场所(Kostka et al., 2016)。绿色细胞呈线形, 含丰富的叶绿体, 主要行使光合作用的功能。泥炭藓配子体常有展枝与垂枝的分化。展枝是发散生长的侧枝, 1个或几个聚在一起形成枝簇; 而垂枝非常纤细, 紧贴茎呈悬垂生长, 主要负责水和营养物质的运输。在展枝与垂枝高度分化的种类中, 垂枝几乎失去光合能力。茎叶和枝叶除形状和大小有差异外, 其透明细胞的结构也有差异。枝叶的透明细胞常有螺旋加厚和水孔, 而茎叶的透明细胞则没有(Daniels and Eddy, 1985)。干旱环境中的泥炭藓通常比潮湿环境中的具有更多、更大的透明细胞, 使其能在栖息地干涸的时候保持更多的水分(Wagner and Titus, 1984)。

尽管苔藓植物缺乏真正的根, 但通常具有单细胞

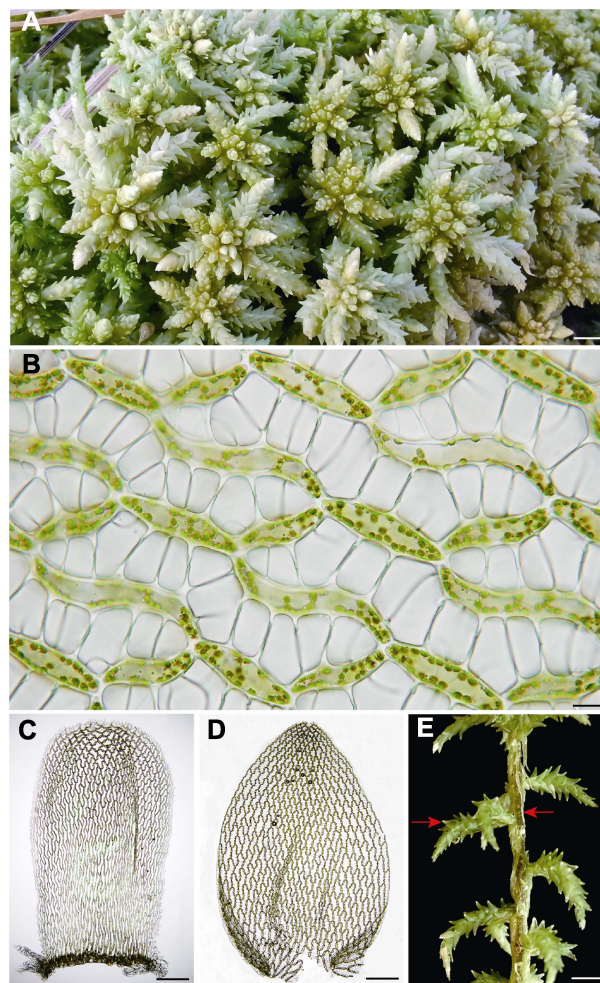


图1 泥炭藓的二型性

(A) 野生居群(bar=4 mm); (B) 细胞的二型性: 透明细胞和绿色细胞(bar=10 μm); (C), (D) 叶的二型性(bars=200 μm): (C) 茎叶; (D) 枝叶; (E) 枝的二型性: 左边箭头示展枝, 右边箭头示垂枝(bar=3 mm)。凭证标本为朱瑞良20181128-100 (HS-NU)。

Figure 1 Dimorphism of *Sphagnum palustre*

(A) Native population (bar=4 mm); (B) Dimorphism of cells: hyalocyst and chlorocyst (bar=10 μm); (C), (D) Dimorphism of leaves (bars=200 μm): (C) stem leaf; (D) branch leaf; (E) Dimorphism of branches, spreading branch (left arrow) and pendent branch (right arrow) (bar=3 mm). All from voucher specimen RL Zhu 20181128-100 (HSNU).

或多细胞的假根。一般认为, 泥炭藓的原丝体和幼小的配子体能产生假根(Daniels and Eddy, 1985), 但其成熟配子体却不具有假根, 原因可能与其对湿地环境的适应有关, 确切原因尚待进一步研究。

泥炭藓的孢子体缺乏蒴柄, 在其孢子体成熟后,

由迅速伸长的假蒴柄(pseudopodium)执行蒴柄的功能(图2H); 孢蒴缺乏蒴齿, 其孢子的释放是通过孢蒴中部收缩, 产生高达200–500 kPa的气压弹开蒴盖完成。泥炭藓孢蒴释放孢子时会产生在动物中常见的涡流环(vortex rings), 实为奇特。泥炭藓在全球的广泛分布可能与这种特殊的孢蒴开裂方式有关(Nawaschin, 1897; Whitaker and Edwards, 2008)。与多数藓类植物一致, 泥炭藓的孢子体也具有气孔, 但气孔的2个保卫细胞之间并无真正的孔, 因而被认为是一种假气孔(pseudostomata), 其功能与气体交换关系不大, 而可能与泥炭藓孢蒴特殊的开裂机制有关(Duckett et al., 2009; Merced, 2015)。泥炭藓的孢子很小, 直径仅17–42 μm (Cao and Vitt, 1986; Glime, 2020), 为四面体结构(图2A)。微小的孢子和孢蒴独特的开裂方式有助于泥炭藓实现长距离传播(Sundberg, 2002, 2013; Whitaker and Edwards, 2008)。泥炭藓的孢子寿命非常长, 我国学者发现, 在长白山哈尼泥炭地埋藏了近170和680年的孢子仍然具有萌发能力, 由此推断在合适的保存条件下, 泥炭藓孢子至少有数百年的寿命(Bu et al., 2017)。泥炭藓孢子的超长寿命不仅与泥炭藓孢子缓慢的代谢速率和其具有高能量有关, 也与泥炭地酸性和贫瘠营养条件下极其缓慢的分解速率有关。

2 泥炭藓属植物物种多样性和起源

苔藓植物由苔类、藓类和角苔植物三大类群或3个门组成, 约有21 000种, 我国约有3 500种。尽管苔藓植物3个门之间以及与维管植物的系统关系尚存争议, 但依据转录组和全基因组数据的系统发育研究支持苔藓植物是一个单系(Puttick et al., 2018; One Thousand Plant Transcriptomes Initiative, 2019; Li et al., 2020; Zhang et al., 2020)。泥炭藓属于藓类植物, 隶属于泥炭藓纲泥炭藓科。泥炭藓是苔藓植物广义泥炭藓属(*Sphagnum*)植物的总称, 除南极洲外, 其它大陆均有分布(Rydin and Jeglum, 2013; Shaw et al., 2016b)。广义泥炭藓科仅含1个属, 即泥炭藓属。2019年出版的《世界泥炭藓》接受广义泥炭藓属有291种, 包括亚洲产84种, 欧洲产56种, 大洋洲产18种, 美洲产231种, 以及非洲产41种(各洲均有共有种)(Michaelis, 2019)。Costa (2021)对巴西泥炭藓的最新分类修订确认巴西有70种, 其中半数以上(44种)

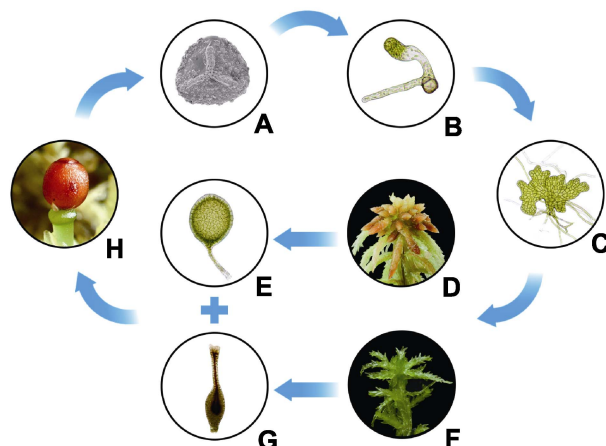


图2 泥炭藓的生活史

(A) 孢子(扫描电镜, 近轴面); (B) 丝状原丝体; (C) 叶状原丝体; (D) 配子体(雄株); (E) 精子器; (F) 配子体(雌株); (G) 颈卵器; (H) 孢子体(含孢蒴基部残留的颈卵器)

Figure 2 Life cycle of *Sphagnum palustre*

(A) Spore (proximal view from scanning electron microscope); (B) Filamentous protonema; (C) Thalloid protonema; (D) Male gametophyte; (E) Antheridium; (F) Female gametophyte; (G) Archegonium; (H) Sporophyte (with an archegonium unfertilized at the bottom of capsule)

被认为是巴西特有。巴西成为目前世界泥炭藓物种最多的国家, 而美洲和亚洲无疑是泥炭藓属的主要现代分布中心。分子系统学证据支持从广义泥炭藓科分出绢炭藓科(Flatbergiaceae) (1属2种)和珠炭藓科(Ambuchananiaceae) (2属2种), 与狭义泥炭藓科构成泥炭藓目(Sphagnales)和泥炭藓纲(Sphagnopsida)。泥炭藓可能代表一个结构古老的谱系(Cardona-Correa et al., 2016), 泥炭藓纲是藓类植物继藻苔(藓)纲(Takakiopsida)支系后最早分化出来的第二大支系(Shaw et al., 2010a, 2016b; Liu et al., 2019)。通过对9个泥炭藓纲植物的转录组序列进行分析, Devos等(2016)发现泥炭藓纲祖先曾发生多次大规模的全基因组重复事件, 并认为最后一次全基因组重复可能是泥炭藓类植物物种多样性分化的一个重要因素, 促进其在泥炭地形成生态优势。据推测, 泥炭藓起源于北半球, 随后经历了多次向热带和南半球地区的扩张(Shaw et al., 2019)。泥炭藓可能有128–319百万年的历史, 但基于质体、线粒体和核基因组的核苷酸序列分析表明, 泥炭藓大多数物种是近期起源的(7–20百万年)(Shaw et al., 2010b)。根据2016年在

美国威斯康星州发现的泥炭藓化石所鉴定的地质年代,显示泥炭藓谱系的年龄更加古老(460–607百万年)(Cardona-Correa et al., 2016)。遗憾的是,由于苔藓植物化石稀缺且鉴定难度较大,以及现有转录组取样不足,包括泥炭藓在内的多数苔藓植物谱系的起源和分化时间有很大的不确定性,有待深入研究。最近,依据对12个来自欧洲泥炭藓的完整核、质体和细胞器基因组的分析,Meleshko等(2021)提出了泥炭藓进化历史的假设。当泥炭藓物种开始多样化时,其有效种群规模很大,新兴物种之间的基因流动广泛,导致物种之间存在大量的共享多态性。随后,由于快速气候变化形成的不同栖息地和全基因组重复事件,促使其快速多样化,生殖隔离和/或限制基因流动导致当前的物种具有多样性。

泥炭藓属的配子体是单倍体($n=19$),但泥炭藓属的多倍体物种并不少见。在已完成染色体调查的物种中,有近1/3的种出现二倍体现象,有约20%或更多的泥炭藓物种可能会杂交,且多数产生异源多倍体(Fritsch, 1991; Meleshko et al., 2018; Glime, 2020)。对19种欧洲泥炭藓在野外随机取样并进行无菌培养,通过流式细胞仪分析发现有4个是二倍体,其余均为单倍体(Heck et al., 2021)。Kyrkjeeide等(2019)报道了北半球首个异源三倍体物种,且该异源三倍体被证实是2个亚属之间起源。杂交、多倍化以及沼泽环境造成的形态可塑性给泥炭藓属物种界定带来了极大的困难。越来越多的分子系统学研究表明,现有的泥炭藓属物种界定可能存在很多问题。例如,几个广布种(如泥炭藓和中位泥炭藓(*S. magellanicum*))在系统发育上展示出多个不同的谱系现象(Kyrkjeeide et al., 2016; Hassel et al., 2018);曾被认为是世界广布的中位泥炭藓实际上是一个复合群,而狭义的中位泥炭藓仅分布在智利和阿根廷(Hassel et al., 2018),我国和世界其它地区的中位泥炭藓有可能是神奇泥炭藓(新拟名)(*S. divinum*)或中型泥炭藓(新拟名)(*S. medium*)。喙叶泥炭藓复合群(*S. recurvum* complex)被认为是单个形态多变的广布种或能被区分为0–6个独立的种。基于RADseq分析,该复合群被划分为7个种,分别为小叶泥炭藓(*S. angustifolium*)、单束泥炭藓(新拟名)(*S. balticum*)、假泥炭藓(*S. fallax*)、喙叶泥炭藓(*S. recurvum*)、平头泥炭藓(新拟名)(*S. flexuosum*)、舌叶泥炭藓(*S. obtusum*)和太平

洋泥炭藓(新拟名)(*S. pacificum*)(Duffy et al., 2020)。依据近期对泥炭藓物种的界定,基于美国明尼苏达产2种泥炭藓材料所测定的全基因组序列,有可能都不是真正的假泥炭藓和中位泥炭藓。目前究竟有多少种泥炭藓尚属未知,最新估算全球泥炭藓属有250–450种(Shaw et al., 2016b)。泥炭藓分类鉴定困难以及物种数量的不确定性表明,无论是泥炭藓分类研究起步很早的欧洲和北美,还是缺乏深入调查的非洲和亚洲,泥炭藓属确切的物种多样性和分布有待进行全球尺度的深入研究。

尽管林奈早在1753年就命名了世界上首个泥炭藓,但直到1892年我国才有泥炭藓的报道。我国最早记载的泥炭藓是白齿泥炭藓(*S. girgensohnii*)和羽枝泥炭藓(*S. subnitens*),其凭证标本由法国传教士JM Delavay在我国云南采集(Bescherelle, 1892)。陈邦杰和黎兴江(1956)初步报道了25种泥炭藓在我国的分布。1994年出版的《中国苔藓志》(第1卷)确认我国共有37种(黎兴江, 1994)。1999年出版的《中国藓类植物志》(英文版)报道了46种(Li and He, 1999)。中国生物名录记载我国泥炭藓属(广义)包含46种(王利松等, 2018)。据最新统计,我国目前有泥炭藓纲植物2科(泥炭藓科和绢炭藓科)2属(泥炭藓属和绢炭藓属),共约50种。绢炭藓属在我国仅有1种,即丝光绢炭藓(*Flatbergium sericeum*),分布于云南和台湾。而泥炭藓属在我国分布广泛,且多数为跨洲际分布的广布种。多纹泥炭藓(*S. multifibrosum*)和刺叶泥炭藓(*S. pungifolium*)(黎兴江, 1984, 1993; Li and He, 1999)是我国学者黎兴江发表的新种,前者近期被列入我国重点保护野生植物,后者只有模式产地云南贡山有记录。由于我国泥炭藓研究主要记载于20世纪出版的《中国苔藓志》,限于当时的科研条件和研究方法以及采集标本不完全,我国确切的泥炭藓物种多样性和分布未能确定,有待在全面深入的野外采集标本基础上结合形态和分子系统学开展整合分类学研究。

基于流式细胞术估算泥炭藓属的基因组大小在种间相对一致。奥地利产26种单倍体泥炭藓物种的基因组大小为0.392–0.506 pg,而4个二倍体种(包括2个泥炭藓变种)的基因组大小为0.814–0.952 pg(Temsch et al., 1998)。目前2个泥炭藓的全基因组已经完成测序,其序列被允许有限使用(<http://phytozome.jgi.doe.gov/>),目前正在开展染色体水平的拼装,

其中“中位泥炭藓”组装后的基因组大小为487.8 Mb, 而“假泥炭藓”只有396 Mb (Shaw et al., 2016b)。泥炭藓全基因组序列有望为植物的生态和进化基因组学研究提供新模型。

3 泥炭藓的繁殖和生活史

与种子植物不同, 苔藓植物雌雄异株的物种多于雌雄同株。在藓类植物中, 约有68%的物种为雌雄异株 (Hedenäs and Bisang, 2011)。该比例在泥炭藓属中似乎更高。Rydin和Jeglum (2013)认为约75%的泥炭藓物种为雌雄异株。在《欧洲泥炭藓手册》描述的41种泥炭藓中, 雌雄同株(含有时同株)只有9种, 而雌雄异株有30种, 还有2种性别不清 (Daniels and Eddy, 1985; Laine et al., 2009, 2018)。《中国藓类植物志》(英文版)描述了46种泥炭藓, 雌雄同株仅2种, 其余均为雌雄异株或性别不清种类 (Li and He, 1999)。

与其它苔藓植物类似, 泥炭藓的生活史也是配子体(图2D, F)占优势的世代交替。泥炭藓依靠孢子进行有性生殖。以模式种泥炭藓为例, 1个孢蒴平均能产生大约13万粒孢子, 孢子直径约25 μm (He and Zhu, 2010); 将孢子在Knop培养基中培养, 通常1周左右可萌发, 萌发后先长出圆形或椭圆形的单细胞萌发管, 萌发管横向分裂形成2个细胞的原丝体, 基部细胞纵向分裂, 细胞突出、伸长, 1–2周后形成更长的丝状原丝体(图2B)和假根, 萌发管的顶端细胞进行斜向分裂形成楔形的单层细胞团, 约5周后可看到叶状原丝体(图2C), 约10周后从叶状体上可看到幼小的茎叶体(未发表数据)。雌雄异株泥炭藓雄株的茎叶体可分化形成无数精子器(图2E), 成熟后释放具有2根鞭毛的精子; 雌株的茎叶体在1个雌苞内能分化形成多个颈卵器(图2G)。泥炭藓的精子器比颈卵器发育早, 但发育较慢, 通常在夏末开始, 一般持续2个月左右, 而颈卵器到9月才开始发育, 约1个月完成发育。精子器成熟后通常变成橘红色, 很容易与无性的植株区分开。到12月或次年1–2月, 精子在风、雨或水的作用下到达颈卵器, 与卵细胞完成受精, 受精后的合子进一步发育成多细胞的胚, 胚进一步分化发育形成球状的孢蒴和基足, 但蒴柄不发育。5–6月孢蒴形成后, 颈卵器下面的配子体细胞迅速发育, 向上形成肉质状的假蒴柄, 假蒴柄的发育方式与苔类植物蒴柄相似。部

分未受精的颈卵器也会随着假蒴柄的产生而向上抬升, 残留在孢蒴的基部(图2H)。泥炭藓的蒴帽为膜质, 在假蒴柄迅速伸长的过程中常被挤破, 多数情况下仅能看到部分残留。

虽然许多泥炭藓物种在夏季会定期生产孢蒴并释放孢子, 但有趣的是, 在野外原丝体并不常见 (Anderson and Crosby, 1965)。Sundberg和Rydin (2002)将这种少见原丝体的现象归因于环境的磷浓度较高, 通过对各种基质进行对比, 他们发现磷酸盐的释放量是孢子成功萌发的决定因素。驼鹿粪便和桦树的凋落物能增加孢子萌发的成功率, 但樟子松凋落物对孢子萌发没有帮助。泥炭藓丝状原丝体的发育与钾浓度有关, 在实验条件下丝状原丝体可通过增加钾浓度而增加。由于野外泥炭地钾浓度较低, 野生的泥炭藓一般只有叶状原丝体, 有时也在泥炭藓成熟的茎上产生叶状原丝体 (Schofield, 1985; Glime, 2020)。在实验室培养条件下, 再生泥炭藓的茎能产生假根状丝状体, Clymo和Duckett (1986)认为把它称为丝状体似乎更合适, 因为这种丝状体的细胞具有叶绿体(像原丝体), 但其细胞横壁通常是斜的(像假根)。依据丝状体产生的位置和发育后期的形态特点, 这种丝状体更像假根。与其它苔藓不同, 泥炭藓的假根可能需要承担丝状原丝体(早期)和假根(后期)的双重功能。我们正在研究丝状体对光、水、营养、重力和激素的反应。

除了有性生殖外, 在野外泥炭藓还通常通过破碎的茎和脱落的枝和头部来完成繁殖。但与其它藓类植物不同, 在培养条件下, 未见到叶片产生新的植物体 (Clymo and Duckett, 1986), 其再生主要来自与主茎连接处附近分枝上的细胞群, 表明泥炭藓叶片的透明细胞和绿色细胞的再分化能力极其有限。

4 泥炭藓的生境和分布

不同泥炭藓对光照、水分和营养要求不同, 多数泥炭藓物种之间竞争较强烈, 并存在生态位分化。依据营养的可获得性, 泥炭藓的生境可分为4类: 雨养(ombrotrophic)、贫营养(oligotrophic)、中营养(mesotrophic)以及富营养(eutrophic) (Laine et al., 2009)。泥炭地丰富的微生境为泥炭藓生长发育所需的水分和营养提供了众多选择。依据对水分的需求, 泥炭藓物种

大致可分为3类: 藓丘种(hummock species)、中间种(intermediate species)和丘间种(洼地种)(hollow species, lawn species)。模式种泥炭藓是我国适应性最广的物种,同时也表现出很强的形态可塑性。在我国东北富营养湿地生境,扭枝泥炭藓(*S. contortum*)和粗叶泥炭藓(*S. squarrosum*)常和湿原藓属(*Acrocladium*)、牛角藓属(*Cratoneuron*)、镰刀藓属(*Drepanocladus*)、提灯藓属(*Mnium*)及泽藓属(*Philonotis*)植物构成群落。亚洲广布的暖地泥炭藓(*S. junghuhnianum*)则常出现在低海拔到中海拔相对干旱的中营养场所,其在我国东南部多生长在林地边缘的岩石或土上(图3D)。狭叶泥炭藓(*S. cuspidatum*)能在营养贫瘠的酸性水中繁衍。在菲律宾棉兰老岛阿波火山高山湖泊中发现的阿波泥炭藓(新拟名)(*S. apopenneysii*)为典型的水生泥炭藓,其茎叶在不同水位条件下形态差异明显(Tan et al., 2018)。我国分布的长叶泥炭藓(*S.*

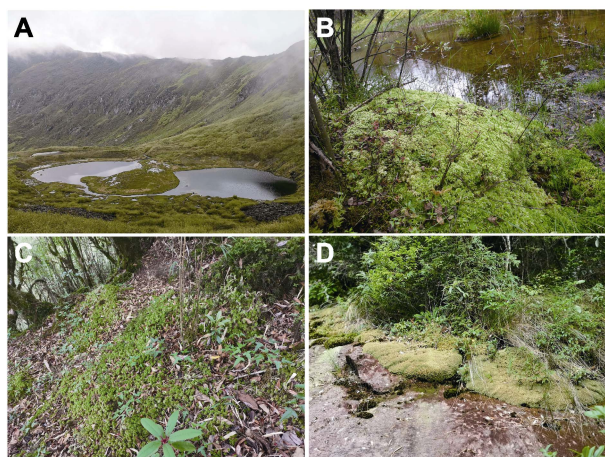


图3 我国南方代表性泥炭藓生境

(A) 高山湖泊周围湿地(云南高黎贡山,海拔3 552 m;各种泥炭藓);(B) 森林河岸(四川达古冰川,海拔3 597 m;粗叶泥炭藓);(C) 高山针叶林林下(云南高黎贡山,海拔2 951 m;刺叶泥炭藓);(D) 林缘岩石(浙江凤阳山,海拔1 270 m;泥炭藓和暖地泥炭藓)

Figure 3 Representative habitats of *Sphagnum* in Southern China

(A) Wetlands around alpine lakes (Gaoligong Mountain, Yunnan, 3 552 m; various peat moss); (B) Riverbank of forests (Dagu glacier, Sichuan, 3 597 m; *S. squarrosum*); (C) Understory of alpine coniferous forest (Gaoligong Mountain, Yunnan, 2 951 m; *S. pungifolium*); (D) Forest edge rock (Fengyangshan, Zhejiang, 1 270 m; *S. palustre* and *S. junghuhnianum*)

falcatulum)也能耐受水生环境。

尽管泥炭地是多数泥炭藓物种的主要栖息地,但高海拔的云雾林也是泥炭藓喜居的生境。高海拔较低且开阔的树冠有更多的光线穿透森林内部,加上频繁且持续出现的云雾,共同促进了泥炭藓的生长和繁衍。我国云南贡山特有的刺叶泥炭藓就是这种生境的代表种(图3C)。在我国和缅甸交界的一些山顶高山矮杜鹃林中(通常高度不到1 m),一些泥炭藓(如广舌泥炭藓(*S. russowii*))能覆盖杜鹃的基部,与小萼苔属(*Mylia*)等苔藓植物形成独特的土壤保护层。在我国西南一些高山湖泊周围,由于常年多雾和积水,泥炭藓多样性也非常丰富(图3A),喜湿的密叶泥炭藓(*S. compactum*)往往是营养贫瘠生境的先锋植物,而广舌泥炭藓、尖叶泥炭藓(*S. capillifolium*)和细齿泥炭藓(*S. denticulatum*)则为这一生境的优势物种。被列入我国野生保护植物的粗叶泥炭藓,是东北泥炭地的习见种,在西南高山则主要生长在高海拔针叶林的溪流旁(图3B)。

与山地泥炭藓不同,在北方泥炭地中,多个泥炭藓物种常常长在一起,并与其它藓类形成稳定的群落。在我国东北的泥炭地,小叶泥炭藓(图4A, d)、锈色泥炭藓(*S. fuscum*) (图4A, a)和阔边泥炭藓(*S. warnstorffii*) (图4A, e) 3个物种常与桧叶金发藓(*Polytrichum juniperinum*)和赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)等形成五彩斑斓的群落(图4A)。泥炭藓(如中位泥炭藓)的红色被认为与其细胞壁内一种黄酮类化合物sphagnorubin有关(Rudolph et al., 1977)。由毛壁泥炭藓(*S. imbricatum*) (图4B, a)、神奇泥炭藓(图4B, c)、阔边泥炭藓(图4B, b)和皱蒴藓(*Aulacomnium palustre*) (图4B, d)等构成的群落在我国和欧洲的泥炭地十分常见(图4B)。在斯堪的纳维亚和北美洲北部的泥炭地中,甚至有20多种泥炭藓物种在同一群落中出现,而这种现象在其它植物中绝无仅有(Shaw et al., 2016b)。在锈色泥炭藓占优势的泥炭地,总伴随食虫植物圆叶茅膏菜(*Drosera rotundifolia*) (图5)。Svensson (1995)对加拿大亚北极泥炭地的圆叶茅膏菜和锈色泥炭藓进行3年施加氮肥实验,发现泥炭藓似乎用自己的方式来竞争有限的营养。施肥除了促进锈色泥炭藓的生长,也导致圆叶茅膏菜的茎高、叶厚、叶数和单株叶干重适度增加,但单株叶面积却没有变化,这意味着圆叶茅膏菜在施肥后并不



图4 我国东北泥炭地的泥炭藓群落
(A) a: 锈色泥炭藓; b: 桧叶金发藓; c: 赤茎藓; d: 小叶泥炭藓; e: 阔边泥炭藓(凭证标本为马晓英等20210815-21 (HSNU)); (B) a: 毛壁泥炭藓; b: 阔边泥炭藓; c: 神奇泥炭藓; d: 皱蒴藓(凭证标本为马晓英等20210813-13 (HSNU))。Bars=5 mm

Figure 4 *Sphagnum* communities in peatland of northeast China

(A) a: *S. fuscum*; b: *Polytrichum juniperinum*; c: *Pleurozium schreberi*; d: *S. angustifolium*; e: *S. warnstorffii* (Voucher specimen XY Ma et al. 20210815-21 (HSNU)); (B) a: *S. imbricatum*; b: *S. warnstorffii*; c: *S. divinum*; d: *Aulacomnium palustre* (Voucher specimen XY Ma et al. 20210813-13 (HSNU)). Bars=5 mm

增加对锈色泥炭藓的遮阴影响。

Campbell等(2021)用基于生物学相关气候变量的MaxEnt模型来模拟和阐明欧洲45种泥炭藓的分布,结果表明,年度水平衡是影响泥炭藓分布的重要环境变量,这与利用生物气候泥炭地模型预测的北美泥炭藓一致(Oke and Hager, 2017)。除了水的可获得性,季节性温度变化也是重要的气候变量之一,它隔离了当前泥炭藓物种的分布。未来欧洲泥炭藓的多样性在很大程度上取决于水的可获得性和温度的季节性变化,湿度的变化可能会对泥炭藓产生最强烈的影响(Campbell et al., 2021)。但是,泥炭藓高效的营养繁殖能力一方面使大部分物种快速占据大片区域;另一



图5 我国东北泥炭地的锈色泥炭藓与食虫植物圆叶茅膏菜
Bar=3 mm

Figure 5 *Sphagnum fuscum* and the carnivorous plant *Drosera rotundifolia* on the peatland of northeast China
Bar=3 mm

方面,其孢子的有效长距离扩散能力又可导致多数种类呈现大陆范围到洲际间断分布模式(Sundberg, 2013)。如果将泥炭藓的传播性也考虑在内,对泥炭藓物种分布范围在气候驱动下的变化研究将对预测全球气候变化下泥炭地分布范围的变化十分重要。

5 泥炭藓的固碳、储碳、储水和酸化特性

5.1 固碳特性

在泥炭地的碳固定过程中,占典型泥炭地地表覆盖率80%–100%的泥炭藓起主要作用(Gunnarsson, 2005)。泥炭藓叶片的绿色细胞充满了叶绿体,与其它植物一样通过光合作用固定二氧化碳,周围的透明细胞为甲烷厌氧氧化菌提供共生场所(Raghoebarsing et al., 2005; Kostka et al., 2016),而甲烷厌氧氧化菌能有效回收泥炭地释放的温室气体甲烷。模拟实验表明,在重新湿润的泥炭地中,泥炭藓不仅能减少93%的甲烷排放,而且向绿色细胞输送高达20%–30%的碳,从而实现泥炭地有效的原位碳循环(Raghoebarsing et al., 2005; van Winden et al., 2010; Berg et al., 2013; Kostka et al., 2016; Kox et al., 2021)。同时,泥炭地的酸性环境也有利于更多的二氧化碳以可利用的形式留在环境中。泥炭藓透明细胞的数量和长度与叶片的形态有关,短小的叶片通常含有少量的透明细胞,且透明细胞分化程度低。透明细胞分化形成的绿色细胞开放网络系统可能是周围水环境中某些低浓度无机离子的清除系统(Baker and

Boatman, 1992)。透明细胞的长度与磷和氮的浓度呈负相关, 因此为确保泥炭藓高效固碳, 需控制泥炭地氮和磷的污染。

5.2 储碳特性

尽管泥炭地的初级生产力不高, 但储存的碳相当于大气中二氧化碳储碳总量的50%以上(IPCC, 2013)。泥炭地的储碳功能通过净初级生产与通过消耗和分解而产生的生态系统总呼吸之间的正平衡实现, 与泥炭地的低消耗、低分解、潮湿和酸性环境以及泥炭藓的特性有关。泥炭地几乎不存在动物对泥炭藓的消耗, 而且泥炭藓凋落物的分解非常缓慢, 与大多数维管植物相比, 泥炭藓具有很强的抗微生物分解能力(Clymo and Hayward, 1982; Johnson and Damman, 1991; Limpens and Berendse, 2003)。泥炭藓是苔藓植物中的长寿物种, 其茎的顶端不断向上生长, 老的部分不断向下沉积, 在泥炭地特定环境中最终形成泥炭(分解不良的有机物), 从而把碳封存下来。泥炭藓不易降解的原因可能与其特有的细胞壁结构及次生代谢产物有关。酚类化合物是泥炭藓第一次生代谢产物, 其中泥炭藓酸(*Sphagnum acid*)是泥炭藓中最丰富的酚类化合物, 它是通过Shikimate途径合成的木质素类酚的分解产物, 为细胞壁聚合物网络的基本组成部分。在细胞壁上, 泥炭藓酸可以形成三维聚合物网络, 模拟许多高等植物中木质素的纤维素掩蔽效应, 抑制微生物生长(Rudolph and Samland, 1985; Rasmussen and Rudolph, 1992)。糖醛酸(uronic acids)是泥炭藓第二次生代谢产物, 占泥炭藓干重的10%–30% (Clymo and Hayward, 1982; Clymo, 1987)。糖醛酸羧基中的质子与 Mg^{2+} 或 Ca^{2+} 等阳离子进行交换是泥炭藓离子交换能力的基础, 可促使环境酸化并捕获养分。因此酚类和糖醛酸等有机化合物的产生有助于抑制维管植物生长和凋落物分解(Clymo, 1987; Rasmussen and Rudolph, 1992)。而泥炭藓中酚类物质不易降解的原因还可能在于一种特殊的酶栓机制, 即泥炭地的缺氧条件抑制酚氧化酶的活性(Freeman et al., 2001)。此外, 不同的物种和生境也具有不同的抗降解能力, 一般认为藓丘种比丘间种更不易腐烂(Johnson and Damman, 1991)。

5.3 储水特性

泥炭藓具有超强的毛细作用和持水及过滤能力, 常被

誉为“超级海绵”, 对生态系统产生极大的影响(Rydin and Jeglum, 2013; 贺琼, 2017)。早在1909年, 研究人员测试一些泥炭藓的吸水能力, 多数泥炭藓能吸收自身干重20倍以上的水分, 红叶泥炭藓(*S. rubellum*)吸水可达自身干重的26.8倍, 泥炭藓为23.2倍, 狭叶泥炭藓为20.3倍(Müller, 1909; Crum, 2000)。泥炭藓吸水能力与透明细胞的形状、大小和数量, 展枝和垂枝的大小和数量, 以及叶间和枝间的空隙紧密相关。不同种的吸水能力差异很大, 我国产的拟尖叶泥炭藓(*S. acutifoloides*)能吸收自身干重40倍的水分(未发表数据)。吸水能力不仅是泥炭藓产品品质的重要指标, 也是发挥泥炭藓涵养水源作用的关键。发掘和培育产量高且吸水能力强的泥炭藓品种是泥炭藓种植和产业化的前提条件。

5.4 酸化特性

泥炭藓具有酸化环境的能力。研究表明, 由于其含有丰富的长链糖醛酸聚合物, 泥炭藓的阳离子交换能力较强, 能够通过阳离子交换降低环境pH值, 从而使更多的二氧化碳以可利用的形式留在环境中, 提供光合作用所需的游离二氧化碳。在以泥炭藓为主的地区, 植物周围水的pH值通常低于4.5, 有时甚至低于3.0(Theander, 1954; Gagnon and Glime, 1992)。实验表明, 泥炭藓在pH3–7范围内改变周围液体介质的pH值。对于泥炭藓周围环境来说, 介质中 H^+ 增多是通过与泥炭藓阳离子进行交换实现的, 要降低环境中的pH值, 介质中的阳离子是必要的, 而且阳离子交换能力通常表现为 $K^+ < Mg^{2+} < Ca^{2+}$ (Gagnon and Glime, 1992)。同时, 不同种泥炭藓对环境pH值的要求也不同, 藓丘种倾向于最低的pH值(Haraguchi, 1996; Haraguchi et al., 2003)。同一物种不同部位的酸化能力与被测试的阳离子有关(Gagnon and Glime, 1992)。不同生境下泥炭藓物种的酸化能力也有差异, 水生泥炭藓(如狭叶泥炭藓)似乎阳离子的交换能力有限, 而藓丘种(如锈色泥炭藓、尖叶泥炭藓和红叶泥炭藓)的酸化能力更强(Glime, 2020)。

6 泥炭藓的培养和种植及泥炭地修复

通过泥炭藓的培养和种植可以实现用可再生的泥炭藓替代泥炭, 从而缓解全球气候变暖和修复受损的泥

炭地生态系统。早在1854年,德国的霍夫迈斯特(W. Hofmeister)就尝试泥炭藓的孢子培养,发现泥炭藓孢子萌发后形成叶状原丝体,这种叶状原丝体在形态上与蕨类的原叶体相似(Hofmeister, 1854; Clymo and Duckett, 1986)。Nishida (1970)将泥炭藓出现叶状原丝体的孢子萌发类型称为泥炭藓型(*Sphagnum-type*) (图2C)。近年来,泥炭藓人工培养取得突破性进展,德国研究团队探索了5种泥炭藓(*S. fimbriatum*、*S. magellanicum*、*S. palustre*、*S. rubellum*和*S. subnitens*)的无菌体外培养条件,利用野生孢子建立了无菌体外培养体系,并重点研究了泥炭藓的培养条件,旨在建立生物反应器,并利用其大规模生产用于大气污染监测的泥炭藓材料(Beike et al., 2015)。6年后,他们将无菌培养的泥炭藓增加到19种,覆盖了欧洲泥炭藓属的5个亚属,为泥炭藓的基础研究和应用奠定了基础(Heck et al., 2021)。我国学者分析了粗叶泥炭藓的再生规律,发现其丝状原丝体和叶状原丝体具有相互促进与相互转化的特点,并建立了粗叶泥炭藓稳定的原丝体再生培养体系,实现从丝状原丝体到叶状原丝体再到幼小植物和成熟植物体的转化和精控培养,为泥炭藓快速繁殖体系和转基因系统的构建奠定了基础(Zhao et al., 2019)。目前,华东师范大学苔藓植物实验室已成功建立了20种泥炭藓的无菌体外培养体系,所培养的物种覆盖世界泥炭藓属的所有亚属,为泥炭藓的基础生物学研究提供了资源保证。目前,我们正在构建泥炭藓转基因系统,随着国内外泥炭藓培养体系的建立和全基因组序列的发布,有望推出一个全新的植物模式系统。

泥炭藓的孢子在人工基质和培养条件下很容易萌发成原丝体,但研究表明在野外泥炭藓产生原丝体并不容易(Gaudig et al., 2014)。传统方法是采挖野生泥炭藓,培植到具有一定水位的农田,但这种方法需耗费较多的野生泥炭藓,而野生泥炭藓生长非常缓慢,依据种类和环境的不同,在瑞典的野生条件下每年平均约长3.6 cm (0.4–12.9 cm) (Högström, 1997)。一旦被过度采挖,将导致原产地的生态被破坏和温室气体的过度排放。

为了有效实施泥炭地的生态修复目标,德国学者率先提出泥炭藓种植(*Sphagnum farming*)的理念,拟通过人工栽培泥炭藓恢复泥炭地(Gaudig and

Joosten, 2002)。2007年,德国联邦经济和技术部启动了*Sphagnum farming*研究项目,资助德国洪堡大学和格赖夫斯瓦尔德大学以及相关的园艺公司,研发泥炭藓育苗、种植和采收的关键技术,旨在用泥炭藓取代园艺上广泛使用的泥炭,促使泥炭藓成为下一代生长介质(Blievernicht et al., 2011, 2013)。近30年来,德国、加拿大及荷兰等国一直在尝试泥炭地泥炭藓的快速恢复(Gaudig et al., 2017)。对加拿大魁北克泥炭地的研究发现,伴生种和高于泥炭藓最低限度的持续水分供应是泥炭藓恢复的关键(McNeil and Waddington, 2003)。短期的浅层洪涝可促进恢复区泥炭藓的发育,但较深或广泛的洪水可能导致过度的泥炭藓黄化或对恢复地区造成严重的物理干扰(Rochefort et al., 2002)。Küttim等(2020)调查了泥炭藓生长的季节性规律,他们测定了3种泥炭藓(小叶泥炭藓、中位泥炭藓(广义)和锈色泥炭藓)的线性生长量和生物量,发现北方泥炭地3种泥炭藓的年平均线性生长量分别为28、20和13 mm,但生物量的增长在物种间相当均匀(分别为189、192和215 g·m⁻²)。线性增长和生物量生产主要取决于气象参数,而非生理生态或微观特征。季节性测量结果显示,冬季生物量和产量一般呈显著的线性增长,分别占年值的10%和5%,秋季的日均线性增长率往往超过夏季,但在有利的条件下,包括在北方的冬季,泥炭藓具有全年生长的能力。早期在英国的研究表明,大气氮沉降的增加会抑制泥炭藓的生长,并改变某些物种的栖息地;但随后在北美地区的研究表明,增加对泥炭沼泽的氮输入会导致泥炭藓生长量的增加(Vitt and Wieder, 2008)。研究表明,高氮沉积区的泥炭藓生长受磷的限制(Limpens et al., 2004),因此,尽管泥炭藓能在营养贫瘠的环境中生长,但在高氮条件下也能够茁壮生长,前提是同时输入高磷和高钾的灌溉水。还有研究表明,在种植泥炭藓之前,清除土壤表层土中的磷并保持较低的pH值对其生长有利(Temmink et al., 2017)。León等(2019)在智利进行泥炭藓迁地实验,探讨2种肥料(硝酸铵和磷酸氢二钠)对2种泥炭藓(中位泥炭藓和长叶泥炭藓)生长和再生的影响,结果表明,施肥对泥炭藓的生长有一定影响,但对泥炭藓的再生作用影响有限。我国学者在湖北七姊妹山自然保护区泥炭地开展了氮、磷和基质对泥炭藓生长的影响,发现当地酸性黄棕壤最适合泥炭藓生长,随着氮和磷的增加,泥炭

藓头状体中氮和磷的含量也平行增加,表明这些养分被按比例吸收并在泥炭藓生长过程中被利用(Li et al., 2018)。在相同的样地,他们分析了凹面、凸面、凹凸面和平面4种不同微地形对泥炭藓生长的影响,结果表明,在凹凸面生长最差,其它3种微地形几乎无差异,微地形重塑对于泥炭藓物种居群的成功并不重要,建议将地下水位保持在-10 cm以内,且表面没有洪水(Li et al., 2019b)。

在泥炭藓原产地,由于可以快速再生和频繁收获,故切断泥炭藓的头部、留下残茎再生是最佳收获方法(Krebs et al., 2018)。在欧洲和北美的多个受损泥炭地中,多年的实验表明,泥炭藓碎片的重新引入是一种用于恢复泥炭地和收获泥炭藓的有效方法(Tuittila et al., 2004)。在麦氏草(*Molinia*)占主导的英国泥炭地, Pilkington等(2021)使用英国微繁殖服务商提供的泥炭藓繁殖苗开展泥炭藓种植实验,结果发现种植后泥炭藓覆盖率在初始阶段快速增加,比天然泥炭藓群落更占优势。Wichmann等(2020)在德国开展了用泥炭藓恢复泥炭地的研究,统计种植20年泥炭藓的成本和收入,他们发现在目前市场价格下,栽培泥炭藓生物量虽然无法与泥炭相比,但用于兰花培养在经济上是可行的。Günther等(2017)研究了泥炭藓种植过程中温室气体的平衡,发现在沼泽地种植泥炭藓可以减少农田温室气体的排放,因此建议泥炭藓农田的设计应尽量减少灌溉沟渠的区域。

泥炭藓是欧洲和亚洲目前比较合适的栽培物种,它不仅适应性很强,而且可以在不降低产量的情况下每年收割1次(晋建勇和孟宪民, 2006; Gaudig et al., 2014; Krebs et al., 2018; 杨盼盼等, 2019; 韩锦华等, 2022)。经过几十年的摸索,我国已在选地、栽培和管理方面形成了一套泥炭藓野外种植技术(陈治民和潘银山, 2017)。在当地政府的支持和推动下,贵州已达到年产数千吨的规模,种植泥炭藓已成为当地脱贫致富和乡村振兴的特色产业。但是,目前种植泥炭藓最有成效的繁殖体还是5-10 cm的泥炭藓配子体或1-2 cm的泥炭藓配子体头状体(Hoshi et al., 2012; Gaudig et al., 2014; Hoshi, 2017; Li et al., 2019a)。由于成本高及消耗资源多,当前泥炭藓种植最大的瓶颈在于繁殖苗的来源、寿命和成本。实验结果表明,将泥炭藓头状体切割后,随着植株变老,芽的再生能力降低,且腋芽的分化与水与光照等因素密切相关

(Clymo and Duckett, 1986; Díaz and Silva, 2012)。同时,由于泥炭藓繁殖苗研发周期长、成本高,涉及的技术层面比较广,我国泥炭藓繁殖苗的研发仍处于起步阶段,需加大对技术研发的投入。

泥炭藓的自然生产力因物种而异,生物量变化较大。在新西兰超海洋气候条件下生长的多束泥炭藓(新拟名) (*S. cristatum*)生物量为840 g·m⁻²·a⁻¹ (Stokes et al., 1999; Gunnarsson, 2005),而在德国潮湿的罗昂山脉生长的红叶泥炭藓生物量可达960 g·m⁻²·a⁻¹ (Gaudig et al., 2017)。由于基因型、性别、倍性以及营养和环境条件均与生产力有关,筛选和培育高产且高品质的物种及品种无疑是泥炭藓产业亟须突破的关键。随着工厂化农业的飞速发展以及修复泥炭地的需要,对高品质泥炭藓的巨大需求势必会推动泥炭藓种植的生态化和现代化。

7 泥炭藓对全球气候变化和环境污染的响应和指示

泥炭藓储存了大量防止干燥的毛细管水,对干旱敏感,是全球气候变化的指示器(Whinam and Copson, 2006),其对干旱的生长反应与气候变暖对水文的影响有关。随着气候持续变暖,泥炭藓群落的迅速衰退是必然且不可逆转的,这将影响泥炭地的生态结构和功能,并对全球碳循环和气候变化产生重大影响(Norby et al., 2019)。气候变化将通过改变温度和降水的模式,包括其变异性和季节性,影响植物的光合作用。温度和降水对泥炭地都很重要,这些生态系统的碳汇潜力取决于植物通过光合作用吸收碳和微生物分解之间的平衡。气候变暖对北方泥炭地泥炭藓光合作用影响的研究表明,暖化诱导的光合作用对北方泥炭地有短暂收益,但过度暖化和干旱会使泥炭地生态系统变得脆弱(Jassey and Signarbieux, 2019)。在凉爽的气候和较短的生长季节条件下,泥炭地生物量的生产主要依赖于泥炭藓的缓慢生长,而温度和水分的有效性是影响泥炭藓产量的重要因素。温度和水分的有效性以及受气候变化影响的其它因素可能对泥炭地生态系统的平衡产生显著影响(Hájek, 2014; He et al., 2016)。在气候变暖的情况下,泥炭藓生长量的增加可能会改变生产和分解的平衡,有利于泥炭的固存(Loisel et al., 2012)。然而,温度升高的间接影响

(如干旱)可能对泥炭地苔藓植物构成威胁。20世纪80年代, 澳大利亚麦夸里岛的泥炭地似乎一直在扩大; 90年代以后, 气候条件导致干早期破坏该岛上较小和/或较浅的泥炭地, 并且该岛泥炭地的空间分布和大小有可能随着亚南极气候变化而继续下降(Whinam et al., 2003; Whinam and Copson, 2006)。随着CO₂浓度的升高, 泥炭藓的高度和干重会增加, 但响应幅度因物种而异。与疣泥炭藓(*S. papillosum*)和尖叶泥炭藓相比, CO₂浓度升高对假泥炭藓的生物量影响最大(Newman et al., 2018)。Bengtsson等(2021)测定了99个北方泥炭地锈色泥炭藓(广义)和中位泥炭藓(广义)的长度增长和净初级生产量(net primary production), 结果发现在较干旱条件下生长的、个体更小且更密集的锈色泥炭藓(藓丘种)对气候变化的反应比在潮湿条件下生长的、个体更大且更松散的中位泥炭藓(丘间种)要弱。随着生长地内维管植物覆盖率的增加, 2种泥炭藓长度增长随之减少。在不同的泥炭地, 降水增加和温度升高使中位泥炭藓的长度增加, 在温暖的气候条件下, 只要不减少降水, 中位泥炭藓长度就会增加, 而锈色泥炭藓更能抵抗降水减少, 对增加的降水和升温不敏感。这种特定物种对气候的敏感性可能影响变化环境中的竞争结果, 并可能影响泥炭地未来的碳汇功能。为了解早春光合作用的重要性, 以及生长季的长度对碳平衡的作用, 芬兰学者通过测量瞬时生态系统净交换(net ecosystem exchange)和生态系统呼吸(ecosystem respiration), 并采用密闭室技术分析了芬兰中部泥炭藓在2种生境(小丘和洼地)中的二氧化碳交换情况, 结果表明, 季节性小丘生境瞬时碳净封存量略高。由此推断全球气候变暖缩短了冰雪覆盖期, 对小丘形成的泥炭藓生长有利(Silvan and Jokinen, 2016)。

多数泥炭藓物种虽然具有广阔的地理分布范围, 但对栖息地的耐受性偏弱, 因此可作为群落变化和气候变化响应的关键指标。同时, 由于泥炭藓超强的吸附能力, 自20世纪60年代以来就一直被制成藓袋(mossbag)用于大气污染治理, 特别是对重金属和二氧化硫的污染监测。无论是野生还是体外培养的泥炭藓, 都是非常有效的重金属吸收材料(Bang et al., 2006; Gonzalez et al., 2016)。为了减少对野生泥炭藓的破坏, 欧盟于2012年启动泥炭藓克隆计划, 资助德国等5个国家(包括企业)合作利用无菌培养获得背

景一致的泥炭藓并用于大气污染监测。通过比较克隆泥炭藓和野生泥炭藓对污染物(铜和锌)的吸收能力, 发现克隆泥炭藓比野生泥炭藓重金属含量更低, 更适合用于指示重金属污染。鉴于克隆泥炭藓是环境友好的替代品, 因此更适用于大气监测(Gonzalez et al., 2016)。Capozzi等(2017)比较了克隆泥炭藓和野生大绢藓(*Pseudoscleropodium purum*)对城市工业、农业和背景区域大气重金属的积累能力, 发现克隆泥炭藓对重金属吸收能力和敏感性更强, 作为生物蓄积器(bioaccumulator)表现出更好的性能, 可提供更高的蓄积信号, 对不同污染程度的地区进行精细监测。由于监测持久性大气污染物标准化藓袋有严格规定, 同时克隆泥炭藓是一种具有恒定元素组成非常低以及同质形态特征的生物材料, Beike等(2015)强烈建议使用克隆泥炭藓作为藓袋。

8 泥炭藓的应用

泥炭藓的植物体或提取液具有独特的防腐性能、吸附能力、阳离子交换能力、抗氧化功能以及抗菌性能, 已在农业、园艺、环境监测、污水处理及医药卫生等领域得到广泛应用(麻俊虎等, 2017; Glime, 2020)。泥炭藓作为土壤调节剂已有数百年的历史, 它通过增加毛细力和阳离子交换能力来增强土壤的保水、保肥和降低pH值能力, 并满足植物根系所需的持水量和通气量, 非常适合用于处理沙质化土壤, 对需要稳定含水量才能生长的植物极为关键。此外, 泥炭藓具有很高的有机质和矿物质含量、有效的保水能力以及抗菌活性, 一直以来都是林木苗圃生产的主要基质, 有助于提高幼苗的质量和活力, 是兰花、食虫植物、垂直绿化、微景观和爬行动物等行业不可或缺的材料。几个世纪以来, 泥炭藓还一直被用作伤口敷料, 利用泥炭藓制作的绷带其吸收能力是普通棉绷带的3-4倍, 吸收速度是棉绷带的3倍。在第一次世界大战最后6个月, 仅英国军队每个月就使用超过450 t干的泥炭藓(Porter, 1917; Nichols, 1920; Glime, 2020)。由此可见, 在其种植技术取得突破后, 泥炭藓有望在现代医药卫生领域获得新的应用。

尽管苔藓植物含有相对较少的酚类物质, 但泥炭藓的酚类物质(sphagnol)含量特别高(Maksimova et al., 2013)。Painter (1983)首次在泥炭藓叶片细胞中

分离到一种特殊的多糖,占泥炭藓透明细胞壁中全纤维素的60%,被命名为sphagnan,它在结构上与高等植物的复合果胶相关,但不同于其它植物糖(Taskila et al., 2016; Glime, 2020)。研究表明sphagnan具有强烈的抗菌活性,是一种很好的防腐剂,被推荐用于艺术品保存。在泥炭地中发现的千年古尸(泥炭鞣尸)托伦德人(Tollund Man)历经千年不腐即归功于sphagnan (Painter, 1991)。

除100多年前的泥炭藓肥皂(sphagnol soap)等卫生用品外(Hotson, 1918; Stevenson, 2012),近几年在欧洲出现了以泥炭藓为核心原料的化妆品,KÄBĪ牌泥炭藓面膜是其中之一。据报道,泥炭藓的生物活性成分能促进皮肤细胞更新,改善血液循环,为肌肤提供营养(<https://kabiorganics.com/>)。

9 泥炭藓和泥炭地的保护

泥炭地和泥炭藓最重要的生态功能是形成泥炭,并将碳封存在土壤中。泥炭是维管和非维管植物(主要是泥炭藓)积累和压缩的残余物,形成1.5 m厚的沉积物可能需要约6 000年(Hallingbäck and Hodgetts, 2000)。人类活动(排水、施肥和种植)、泥炭开采和泥炭藓采挖、氮污染以及气候变暖均可能导致泥炭地碳汇功能的减弱甚至丧失(Limpens et al., 2012; Joosten, 2015; Crump, 2017)。模拟实验表明,在短短3年内,所有暴露在比周围环境温度高2.25–9°C的泥炭地都从碳汇变成了碳源。同时,气候变暖导致地下水位下降及泥炭曝气,进而刺激微生物活动,加快其分解速度并释放不稳定的营养物质,有助于维管植物的生长和扩张。同样,氮沉积的增加有望缓解维管植物生长的营养限制(Gunnarsson et al., 2004; Oke

and Hager, 2020)。而泥炭地中维管植物的过分生长和扩张会限制泥炭藓的生存和产量。在全球气候持续变化及人类活动日益频繁的背景下,泥炭藓作为泥炭地“有效的生态系统工程师”,保持它在泥炭地的产量和活力是维持泥炭地生态功能的关键。除全球气候变暖和氮污染以外,泥炭藓也受到泥炭地的排水、燃烧、放牧、践踏、大规模的泥炭和泥炭藓开采等因素的影响(Whinam et al., 2003; Crump, 2017)。随着泥炭地的重要性被广泛认识,决定泥炭地命运的优势物种泥炭藓备受关注。1994年,为了保护泥炭藓,世界苔藓学会将稀有和独特的新喀里多尼亚泥炭藓(新拟名)(*S. novocaledoniae*)和塔斯马尼亚泥炭藓(新拟名)(*S. leucobryoides*)列入首批世界苔藓植物红色名录。基于分子系统学研究,这2个种目前分别隶属于绢炭藓科绢炭藓属和珠炭藓科珠炭藓属(Shaw et al., 2016a)。目前有6种泥炭藓被世界自然保护联盟(IUCN)列入全球苔藓植物红色名录,包括巴西泥炭藓(新拟名,巴西特有种)(*S. brasiliense*)、塔斯马尼亚泥炭藓(澳大利亚塔斯马尼亚特有种)、亚速尔泥炭藓(新拟名,葡萄牙亚速尔群岛特有种)(*S. nitidulum*)、新喀里多尼亚泥炭藓(新喀里多尼亚特有种)、斯凯泥炭藓(新拟名,英国特有种)(*S. skyense*)及挪威泥炭藓(新拟名,挪威特有种)(*S. troendelagicum*)(<https://www.iucn.org/>)。在亚洲,有6种泥炭藓被列入保护植物名录(Hallingbäck, 2009)。在这6个物种中,吕宋泥炭藓(*S. luzonense*)和卵叶泥炭藓(*S. ovatum*)主要分布在泥炭地,其余4种则主要分布在海拔较高的云雾林或林缘洼地(表1)。2008年,日本将东亚泥炭地优势物种泥炭藓和暖地泥炭藓列入保护名录(Iwatsuki et al., 2008)。2021年,我国首次将5种苔藓列入重要野生植物保护名录(鲁兆莉等, 2021),其中

表1 亚洲濒危泥炭藓及其生境

Table 1 Endangered peat mosses and their habitats in Asia

中文名(植物学名)	分布	生境
印尼泥炭藓(新拟名)(<i>Sphagnum antarense</i>)	新几内亚和苏拉威西	海拔3000 m以上的云雾林
斯里兰卡泥炭藓(新拟名)(<i>S. ceylonicum</i>)	斯里兰卡	云雾林
吕宋泥炭藓(<i>S. luzonense</i>)	中国、泰国、菲律宾和越南	高海拔或中海拔的酸性贫营养到中营养沼泽
尼泊尔泥炭藓(新拟名)(<i>S. nepalense</i>)	尼泊尔	不详
新几内亚泥炭藓(新拟名)(<i>S. novoguineense</i>)	布干维尔、印度尼西亚和新几内亚	高海拔云雾林林缘或洼地
卵叶泥炭藓(<i>S. ovatum</i>)	中国、印度、尼泊尔和泰国	高海拔酸性贫营养到中营养沼泽

包括我国东北和西南泥炭地的优势物种粗叶泥炭藓以及我国特有物种多纹泥炭藓。遗憾的是,除了卵叶泥炭藓有较完善的DNA数据,其它几个保护物种还未进行现代分类修订。考虑到泥炭藓植物的分类鉴定主要依靠细胞特征,在野外很难识别并定种,为了保护泥炭地的自然生境,将我国所有泥炭藓都列入野生植物保护名录是现阶段较为合理的解决办法。同时,鉴于泥炭藓对环境非常敏感,除了落实就地保护外,泥炭藓的迁地保护也很有必要,建议在我国建立泥炭藓种质资源库,以加强泥炭藓遗传资源的优先保护。

10 展望

使用人工基质是未来农业发展的必然趋势。泥炭藓及其产品一直是品质最好且应用范围最广的基质,未来工厂化农业和园艺产业以及生态修复的巨大需求将使泥炭藓产品的供需矛盾加剧。但与传统经济作物相比,泥炭藓的基础生物学研究仍相当落后。在我国,泥炭地和泥炭藓的研究力量十分薄弱。为了充分发掘泥炭藓资源,进一步发挥其生态功能、经济和科学价值,迫切 need 加强基础研究力量,并关注和推动相关研究工作。

10.1 泥炭藓资源、生态和环境数据综合调查及利用

科技部、林草局和环保部等部门已启动针对我国泥炭地和湿地生物多样性相关的重大计划或项目,但由于各种原因,苔藓植物(包括泥炭藓)研究被严重忽视。泥炭地是一个极其复杂的生态系统,且我国有各种各样的类型(卜兆君等,2005)。泥炭藓作为泥炭地的“生态系统工程师”,获取其物种多样性、分布以及生态和环境数据是泥炭地保护与修复不可或缺的环节,事关泥炭地的碳汇功能和生态安全。但目前我国泥炭地的泥炭藓物种多样性、分布以及生态和环境数据严重缺乏,需引起相关部门的重视,建议将泥炭藓和其它苔藓植物纳入湿地调查内容和评价指标。

10.2 泥炭藓优质藓种的筛选培育以及快速繁殖

人工种植泥炭藓并研发独特的产品是泥炭藓产业的核心,而满足不同用途的优质藓种需在充分了解泥炭藓资源和分布的前提下开展系统深入的研究。除了优质种源,缺乏基于生态理念的泥炭藓快速繁殖技术是

目前发展泥炭藓种植的瓶颈,研发广受我国市场欢迎的泥炭藓繁殖苗是一项迫切的任务,需有关方面给予重视和支持。

10.3 泥炭藓转基因系统和模式系统的构建

泥炭藓在凉爽或寒冷的地区呈现多样化,并不断扩大其分布范围到热带地区,这一推论使泥炭藓属有望成为研究与气候变暖相关的形态、生理和基因组特征极好的模式植物(Shaw et al., 2019)。转基因系统是现代分子生物学研究的基础,基于泥炭藓转基因系统的多学科交叉研究有望解析泥炭藓关键基因以及功能性状,提高泥炭地的碳汇功能,为泥炭藓产业发展和泥炭地生态修复提供技术支撑。目前,建立泥炭藓模式系统的呼声很高(Shaw et al., 2016a; Weston et al., 2018),部分国家已开展大规模的泥炭藓全基因组测序(Fernandez-Pozo et al., 2022),建议我国增加研究经费投入,加快相关研究。

10.4 泥炭藓种质资源保护

苔藓植物是生物多样性的重要组成部分,其物种多样性在高等植物中仅次于被子植物。作为自然界的先锋物种,苔藓植物在生态环境改善、活性成分挖掘和药物开发以及独特的基因资源储备方面具有不可替代的作用。在泥炭藓人工种植技术尚未取得突破之前,除对其加强就地保护以外,应尽早建立苔藓植物种质资源收集和保藏中心,加强对泥炭藓种质资源的异地保护和资源共享,同时开展全球野生泥炭藓资源和保护状况调查,探讨列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES)附录的可能性。

参考文献

- 卜兆君,王升忠,谢宗航(2005). 泥炭沼泽学若干基本概念的再认识. 东北师大学报(自然科学版) **37**, 105–110.
- 陈邦杰,黎兴江(1956). 中国泥炭藓属植物的初步观察. 植物分类学报 **5**, 165–203.
- 陈治民,潘银山(2017). 海花草种植技术研究与探讨. 农业开发与装备 (4), 140.
- 韩锦华,张朝晖,王智慧(2022). 水位控制对农田泥炭藓产量影响的研究. 生态学报 **42**, 1–10.
- 贺琼(2017). 神奇的泥炭藓. 大自然 (3), 12–15.
- 晋建勇,孟宪民(2006). 国外泥炭藓种植业的研究进展. 腐植

- 酸 (5), 6–8, 17.
- 黎兴江 (1984). 西藏泥炭藓属一新种. 云南植物研究 **6**, 77–78.
- 黎兴江 (1993). 中国泥炭藓属的新种及新记录种. 云南植物研究 **15**, 257–259.
- 黎兴江 (1994). 泥炭藓科. 见: 高谦主编. 中国苔藓志, 第1卷. 北京: 科学出版社. pp. 2–54.
- 鲁兆莉, 覃海宁, 金效华, 张志翔, 杨庆文, 洪德元, 李德铎, 李开凡, 袁良琛, 周志华 (2021). 《国家重点保护野生植物名录》调整的必要性、原则和程序. 生物多样性 **29**, 1577–1582.
- 麻俊虎, 彭涛, 李大华 (2017). 中国泥炭藓属植物研究进展. 贵州师范大学学报(自然科学版) **35**(1), 114–120.
- 王利松, 贾渝, 张宪春, 覃海宁 (2018). 中国生物物种名录, 第1卷. 植物总名录. 北京: 科学出版社. pp. 134–136.
- 杨盼盼, 刘宇, 卜兆君, 马进泽, 王升忠, 陈旭, 杨云荷 (2019). 水位提升和泥炭藓繁殖体移植对泥炭地植被恢复的影响. 植物研究 **39**, 699–706.
- Anderson LE, Crosby MR (1965). The protonema of *Sphagnum meridense* (Hampe) C. Muell. *Bryologist* **68**, 47–54.
- Baker RGE, Boatman DJ (1992). The effect of nitrogen, phosphorus and carbon dioxide on cell development in branch leaves of *Sphagnum*. *J Bryol* **17**, 35–46.
- Bang S, Lee SW, Kim JY, Yu DI, Kang YK, Kim KW (2006). Adsorption of cadmium, copper, and lead on *Sphagnum* peat moss. *Econ Environ Geol* **39**, 103–109.
- Beike AK, Spagnuolo V, Lüth V, Steinhart F, Ramos-Gómez J, Krebs M, Adamo P, Rey-Asensio AI, Fernández JA, Giordano S, Decker EL, Reski R (2015). Clonal *in vitro* propagation of peat mosses (*Sphagnum* L.) as novel green resources for basic and applied research. *Plant Cell Tissue Organ Cult* **120**, 1037–1049.
- Bengtsson F, Rydin H, Baltzer JL, Bragazza L, Bu ZJ, Caporn SJM, Dorrepaal E, Flatberg KI, Galanina O, Gałka M, Ganeva A, Goia I, Goncharova N, Hájek M, Haraguchi A, Harris LI, Humphreys E, Jiroušek M, Kajukalo K, Karofeld R, Kooronatova NG, Kosykh NP, Laine AM, Lamentowicz M, Lapshina E, Limpens J, Linkosalmi M, Ma JZ, Mauritz M, Mitchell EAD, Munir TM, Natali SM, Natcheva R, Payne RJ, Philippov DA, Rice SK, Robinson S, Robroek BJM, Rochefort L, Singer D, Stenøien HK, Tuittila ES, Vellak K, Waddington JM, Granath G (2021). Environmental drivers of *Sphagnum* growth in peatlands across the Holarctic region. *J Ecol* **109**, 417–431.
- Berg A, Danielsson Å, Svensson BH (2013). Transfer of fixed-N from N₂-fixing cyanobacteria associated with the moss *Sphagnum riparium* results in enhanced growth of the moss. *Plant Soil* **362**, 271–278.
- Bescherelle É (1892). Musci yunnanensis. *Ann Sci Nat Bo Sér 7* **15**, 47–94.
- Blievernicht A, Irrgang S, Zander M, Ulrichs C (2011). Produktion von Torfmoosen (*Sphagnum* sp.) als torfersatz im erwerbsgartenbau. *Gesunde Pflanz* **62**, 125–131.
- Blievernicht A, Irrgang S, Zander M, Ulrichs C (2013). *Sphagnum* biomass—the next generation of growing media. *Peat Int* **1**, 32–35.
- Bu ZJ, Sundberg S, Feng L, Li HK, Zhao HY, Li HC (2017). The Methuselah of plant diaspores: *Sphagnum* spores can survive in nature for centuries. *New Phytol* **214**, 1398–1402.
- Campbell C, Granath G, Rydin H (2021). Climatic drivers of *Sphagnum* species distributions. *Front Biogeog* **13**, e51–146.
- Cao T, Vitt DH (1986). Spore surface structure of *Sphagnum*. *Nova Hedwigia* **43**, 191–220.
- Capozzi F, Adamo P, Di Palma A, Aboal JR, Bargagli R, Fernandez AJ, Mahia PL, Reski R, Tretiach M, Spagnuolo V, Giordano S (2017). *Sphagnum palustre* clone vs native *Pseudoscleropodium purum*: a first trial in the field to validate the future of the moss bag technique. *Environ Pollut* **225**, 323–328.
- Cardona-Correa C, Piotrowski MJ, Knack JJ, Kodner RE, Geary DH, Graham LE (2016). Peat moss-like vegetative remains from ordovician carbonates. *Int J Plant Sci* **177**, 523–538.
- Clymo RS (1987). The ecology of peatlands. *Sci Prog Oxf* **71**, 593–614.
- Clymo RS, Duckett JG (1986). Regeneration of *Sphagnum*. *New Phytol* **102**, 589–614.
- Clymo RS, Hayward PM (1982). The ecology of *Sphagnum*. In: Smith AJE, ed. *Bryophyte Ecology*. London: Chapman and Hall. pp. 229–289.
- Costa DP (2021). A synopsis of the family Sphagnaceae in Brazil. *Syst Bot Monog* **111**, 1–142.
- Crum HA (2000). The Structural Diversity of Bryophytes. Ann Arbor: University of Michigan Herbarium. pp. 1–379.
- Crump J (ed.) (2017). Smoke on water—countering global threats from peatland loss and degradation. A UNEP Rapid Response Assessment. Arendal, Nairobi, and Arendal: United Nations Environment Programme and

- GRID. pp. 1–70.
- Daniels RE, Eddy A** (1985). Handbook of European Sphagna. London: HMSO. pp. 1–262.
- Devos N, Szövényi P, Weston DJ, Rothfels CJ, Johnson MG, Shaw AJ** (2016). Analyses of transcriptome sequences reveal multiple ancient large-scale duplication events in the ancestor of Sphagnopsida (Bryophyta). *New Phytol* **211**, 300–318.
- Díaz MF, Silva W** (2012). Improving harvesting techniques to ensure *Sphagnum* regeneration in Chilean peatlands. *Chil J Agric Res* **72**, 296–300.
- Duckett JG, Pressel S, P'ng KMY, Renzaglia KS** (2009). Exploding a myth: the capsule dehiscence mechanism and the function of pseudostomata in *Sphagnum*. *New Phytol* **183**, 1053–1063.
- Duffy AM, Aguero B, Stenøien HK, Flatberg KI, Ignatov MS, Hassel K, Shaw AJ** (2020). Phylogenetic structure in the *Sphagnum recurvum* complex (Bryophyta) in relation to taxonomy and geography. *Am J Bot* **107**, 1283–1295.
- Fernandez-Pozo N, Haas FB, Gould SB, Rensing SA** (2022). An overview of bioinformatics, genomics, and transcriptomics resources for bryophytes. *J Exp Bot* **73**, 4291–4305.
- Freeman C, Ostle N, Kang H** (2001). An enzymic 'latch' on a global carbon store. *Nature* **409**, 149.
- Fritsch R** (1991). Index to bryophyte chromosome counts. *Bryophyt Bibliot* **40**, 1–352.
- Gagnon ZE, Glime JM** (1992). The pH-lowering ability of *Sphagnum magellanicum* Brid. *J Bryol* **17**, 47–57.
- Gaudig G, Fengler F, Krebs M, Prager A, Schulz J, Wichmann S, Joosten H** (2014). *Sphagnum* farming in Germany—a review of progress. *Mires Peat* **13**, 1–11.
- Gaudig G, Joosten H** (2002). Peat moss (*Sphagnum*) as a renewable resource—an alternative to *Sphagnum* peat in horticulture. In: Schmilewski G, Rochefort L, eds. Peat in Horticulture: Quality and Environmental Challenges. Jyväskylä: International Peat Society. pp. 117–125.
- Gaudig G, Krebs M, Prager A, Wichmann S, Barney M, Caporn SJM, Emmel M, Fritz C, Graf M, Grobe A, Pacheco SG, Hogue-Hugron S, Holzträger S, Irrgang S, Kämäräinen A, Karofeld E, Koch G, Koebbing JF, Kumar S, Matchutadze I, Oberpaur C, Oestmann J, Raabe P, Rammes D, Rochefort L, Schmilewski G, Sendžikaitė J, Smolders A, St-Hilaire B, van de Riet B, Wright B, Wright N, Zoch L, Joosten H** (2017). *Sphagnum* farming from species selection to the production of growing media: a review. *Mires Peat* **20**, 13.
- Glime JM** (2020). Bryophyte ecology. <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>. 2020-07-15.
- Gonzalez AG, Pokrovsky OS, Beike AK, Reski R, Di Palma A, Adamo P, Giordano S, Fernandez JA** (2016). Metal and proton adsorption capacities of natural and cloned *Sphagnum* mosses. *J Colloid Interf Sci* **461**, 326–334.
- Gorham E** (1991). Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecol Appl* **1**, 182–195.
- Gunnarsson U** (2005). Global patterns of *Sphagnum* productivity. *J Bryol* **27**, 269–279.
- 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 Phytol* **163**, 349–359.
- Günther A, Jurasinski G, Albrecht K, Gaudig G, Krebs M, Glatzel S** (2017). Greenhouse gas balance of an establishing *Sphagnum* culture on a former bog grassland in Germany. *Mires Peat* **20**, 1–16.
- Hájek T** (2014). Physiological ecology of peatland bryophytes. In: Hanson DT, Rice SK, eds. Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants. Dordrecht: Springer. pp. 233–252.
- Hallingbäck T** (2009). Report from the Asian bryophyte conservation workshop held in Singapore, Feb 28–2 March 2008. *Bryol Times* **128**, 20–25.
- Hallingbäck T, Hodgetts N** (2000). Mosses, Liverworts, and Hornworts: Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes. Gland, Cambridge: IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group. pp. 1–103.
- Haraguchi A** (1996). Effect of pH on photosynthesis of five *Sphagnum* species in mires in Ochiishi, northern Japan. *Wetlands* **16**, 10–14.
- Haraguchi A, Hasegawa T, Iyobe T, Nishijima H** (2003). The pH dependence of photosynthesis and elongation of *Sphagnum squarrosum* and *S. girgensohnii* in the *Picea glehnii* mire forest in Cape Ochiishi, north-eastern Japan. *Aquat Ecol* **37**, 101–104.
- Hassel K, Kyrkjeeide MO, Yousefi N, Prestø T, Stenøien HK, Shaw JA, Flatberg KI** (2018). *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. *J Bryol* **40**, 197–222.
- He Q, Zhu RL** (2010). Spore output in 24 Asian bryophytes. *Acta Bryolichenol Asiat* **3**, 125–129.
- He XL, He KS, Hyvönen J** (2016). Will bryophytes survive in a warming world? *Perspect Plant Ecol Evol Syst* **19**,

- 49–60.
- Heck MA, Lüth VM, van Gessel N, Krebs M, Kohl M, Prager A, Joosten H, Decker EL, Reski R** (2021). Axenic *in vitro* cultivation of 19 peat moss (*Sphagnum* L.) species as a resource for basic biology, biotechnology, and paludiculture. *New Phytol* **229**, 861–876.
- Hedenäs L, Bisang I** (2011). The overlooked dwarf males in mosses—unique among green land plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* **13**, 121–135.
- Hofmeister W** (1854). Zur Morphologie der Moose. *Ber Ver Königl Sächs Akad Wiss* **6**, 92–106.
- Högström S** (1997). Habitats and increase of *Sphagnum* in the Baltic Sea island Gotland, Sweden. *Lindbergia* **22**, 69–74.
- Hoshi Y** (2017). *Sphagnum* growth in floating cultures: effect of planting design. *Mires Peat* **20**, 8.
- Hoshi Y, Kido M, Nagano K, Ichikawa T, Deguchi H** (2012). A comparative study of water environment effect and *Sphagnum* growing with companion plant rice by two different culture systems of *Sphagnum palustre* L. *Hikobia* **16**, 79–83.
- Hotson JW** (1918). *Sphagnum* as a surgical dressing. *Science* **48**, 203–208.
- IPCC** (2013). Climate change 2013: the physical science basis. In: Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM, eds. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 1–121.
- Iwatsuki Z, Furuki T, Kanda H, Hasegawa J, Higuchi M** (2008). New red list of bryophytes of Japan, 2007. *Bryol Res* **9**, 259–267.
- Jassey VEJ, Signarbieux C** (2019). Effects of climate warming on *Sphagnum* photosynthesis in peatlands depend on peat moisture and species-specific anatomical traits. *Global Change Biol* **25**, 3859–3870.
- Johnson LC, Damman AWH** (1991). Species-controlled *Sphagnum* decay on a South Swedish raised bog. *Oikos* **61**, 234–242.
- Joosten H** (2015). Peatlands, Climate Change Mitigation and Biodiversity Conservation: An Issue Brief on the Importance of Peatlands for Carbon and Biodiversity Conservation and the Role of Drained Peatlands as Greenhouse Gas Emission Hotspots. Copenhagen: Nordic Co-operation. pp. 1–16.
- Kostka JE, Weston DJ, Glass JB, Lilleskov EA, Shaw AJ, Turetsky MR** (2016). The *Sphagnum* microbiome: new insights from an ancient plant lineage. *New Phytol* **211**, 57–64.
- Kox MAR, Smolders AJP, Speth DR, Lamers LPM, Op den Camp HJM, Jetten MSM, van Kessel MAHJ** (2021). A novel laboratory-scale mesocosm setup to study methane emission mitigation by *Sphagnum* mosses and associated methanotrophs. *Front Microbiol* **12**, 652486.
- Krebs M, Gaudig G, Matchutadze I, Joosten H** (2018). *Sphagnum* regrowth after cutting. *Mires Peat* **20**, 12.
- Küttim M, Küttim L, Ilomets M, Laine AM** (2020). Controls of *Sphagnum* growth and the role of winter. *Ecol Res* **35**, 219–234.
- Kyrkjeeide MO, Hassel K, Aguero B, Temsch EM, Afo-nina OM, Shaw AJ, Stenøien HK, Flatberg KI** (2019). *Sphagnum* × *lydiae*, the first allotriploid peat moss in the northern hemisphere. *Bryologist* **122**, 38–61.
- Kyrkjeeide MO, Hassel K, Flatberg KI, Shaw AJ, Yousefi N, Stenøien HK** (2016). Spatial genetic structure of the abundant and widespread peat moss *Sphagnum magellanicum* Brid. *PLoS One* **11**, e0148447.
- Laine J, Flatberg KI, Harju P, Timonen T, Minkkinen K, Laine AM, Tuittila ES, Vasander H** (2018). *Sphagnum* Mosses: The Stars of European Mires. Helsinki: University of Helsinki. pp. 1–326.
- Laine J, Harju P, Timonen T, Laine AM, Tuittila ES, Minkkinen K, Vasander H** (2009). The Intricate Beauty of *Sphagnum* Mosses: a Finnish Guide for Identification. Helsinki: University of Helsinki Department of Forest Ecology. pp. 1–190.
- León CA, Neila-Pivet M, Benítez-Mora A, Lara L** (2019). Effect of phosphorus and nitrogen on *Sphagnum* regeneration and growth: an experience from Patagonia. *Wetl Ecol Manag* **27**, 257–266.
- Li FW, Nishiyama T, Waller M, Frangedakis E, Keller J, Li Z, Fernandez-Pozo N, Barker MS, Bennett T, Blázquez MA, Cheng SF, Cuming AC, de Vries J, de Vries S, Delaux PM, Diop IS, Harrison CJ, Hauser D, Hernández-García J, Kirbis A, Meeks JC, Monte I, Mutte SK, Neubauer A, Quandt D, Robison T, Shimamura M, Rensing SA, Villarreal JC, Weijers D, Wicke S, Wong GKS, Sakakibara K, Szövényi P** (2020). *Anthoceros* genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. *Nat Plants* **6**, 259–272.
- Li TT, Lei Y, Dai C, Yang LF, Li ZQ, Wang ZX** (2018). Effects of both substrate and nitrogen and phosphorus fertilizer on *Sphagnum palustre* growth in subtropical high-mountain regions and implications for peatland recovery.

- Wetl Ecol Manag* **26**, 651–663.
- Li TT, Liu T, Lei Y, Li ZQ, Dai C, Wang ZX** (2019a). Effects of the substrate and planting method on *Sphagnum palustre* growth in subtropical high-mountain regions and the underlying mechanisms. *Wetlands* **39**, 879–893.
- Li TT, Wang ZX, Bu GJ, Lin LQ, Lei Y, Liu CY, Yang LF, Zheng CL** (2019b). Effects of microtopography and water table on *Sphagnum palustre* L. in subtropical high mountains and implications for peatland restoration. *J Bryol* **41**, 121–134.
- Li XJ, He S** (1999). Sphagnaceae. In: Gao C, Crosby MR, eds. Moss Flora of China, Vol. 1. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden. pp. 3–49.
- Limpens J, Berendse F** (2003). How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing *Sphagnum*. *Oikos* **103**, 537–547.
- Limpens J, Berendse F, Klees H** (2004). How phosphorus availability affects the impact of nitrogen deposition on *Sphagnum* and vascular plants in bogs. *Ecosystems* **7**, 793–804.
- Limpens J, Granath G, Aerts R, Heijmans MMPD, Sheppard LJ, Bragazza L, Williams BL, Rydin H, Bubier J, Moore T, Rochefort L, Mitchell EAD, Buttler A, van den Berg LJJ, Gunnarsson U, Francez AJ, Gerdol R, Thormann M, Grosvernier P, Wiedermann MM, Nilsson MB, Hoosbeek MR, Bayley S, Nordbakken JF, Paulissen MPCP, Hotes S, Breeuwer A, Ilomets M, Tomassen HBM, Leith I, Xu B** (2012). Glasshouse vs field experiments: do they yield ecologically similar results for assessing N impacts on peat mosses? *New Phytol* **195**, 408–418.
- Liu Y, Johnson MG, Cox CJ, Medina R, Devos N, Vanderpoorten A, Hedenäs L, Bell NE, Shevock JR, Agüero B, Quandt D, Wickett NJ, Shaw AJ, Goffinet B** (2019). Resolution of the ordinal phylogeny of mosses using targeted exons from organellar and nuclear genomes. *Nat Commun* **10**, 1485.
- Loisel J, Gallego-Sala AV, Yu Z** (2012). Global-scale pattern of peatland *Sphagnum* growth driven by photosynthetically active radiation and growing season length. *Biogeosciences* **9**, 2737–2746.
- Maksimova V, Klavina L, Bikovens O, Zicmanis A, Purmalis O** (2013). Structural characterization and chemical classification of some bryophytes found in Latvia. *Chem Biodivers* **10**, 1284–1294.
- McNeil P, Waddington JM** (2003). Moisture controls on *Sphagnum* growth and CO₂ exchange on a cutover bog. *J Appl Ecol* **40**, 354–367.
- Meleshko O, Martin MD, Korneliusen TS, Schröck C, Lamkowski P, Schmutz J, Healey A, Piatkowski BT, Shaw AJ, Weston DJ, Flatberg KI, Szövényi P, Hassel K, Stenøien HK** (2021). Extensive genome-wide phylogenetic discordance is due to incomplete lineage sorting and not ongoing introgression in a rapidly radiated bryophyte genus. *Mol Biol Evol* **38**, 2750–2766.
- Meleshko O, Stenøien HK, Speed JDM, Flatberg KI, Kyrkjeeide MO, Hassel K** (2018). Is interspecific gene flow and speciation in peat mosses (*Sphagnum*) constrained by phylogenetic relationship and life-history traits? *Lindbergia* **41**, 1–14.
- Merced A** (2015). Novel insights on the structure and composition of pseudostomata of *Sphagnum*. *Am J Bot* **102**, 329–335.
- Michaelis D** (2019). The *Sphagnum* Species of the World. Stuttgart: Schweizerbart Science Publishers. pp. 1–435.
- Müller K** (1909). Untersuchungen über die Wasseraufnahme durch moose und verschiedene andere pflanzen und pflanzenzerteile. *Jahrb Wiss Bot* **46**, 587–598.
- Nawaschin S** (1897). Ueber die sporenausschleuderung beider torfmoosen. *Flora* **83**, 151–159.
- Newman TR, Wright N, Wright B, Sjögersten S** (2018). Interacting effects of elevated atmospheric CO₂ and hydrology on the growth and carbon sequestration of *Sphagnum* moss. *Wetl Ecol Manag* **26**, 763–774.
- Nichols GE** (1920). *Sphagnum* moss: war substitute for cotton in absorbent surgical dressings. *Publ Smiths Inst* **2558** (US Nat Mus Rep), 221–234.
- Nishida Y** (1970). Studies on the differentiation of the protonema in two species of Sphagnaceae. *Bot Mag (Tokyo)* **83**, 249–253.
- Norby RJ, Childs J, Hanson PJ, Warren JM** (2019). Rapid loss of an ecosystem engineer: *Sphagnum* decline in an experimentally warmed bog. *Ecol Evol* **9**, 12571–12585.
- Oke TA, Hager HA** (2017). Assessing environmental attributes and effects of climate change on *Sphagnum* peatland distributions in North America using single- and multi-species models. *PLoS One* **12**, e0175978.
- Oke TA, Hager HA** (2020). Plant community dynamics and carbon sequestration in *Sphagnum*-dominated peatlands in the era of global change. *Global Ecol Biogeogr* **29**, 1610–1620.
- One Thousand Plant Transcriptomes Initiative** (2019). One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. *Nature* **574**, 679–685.

- Painter TJ** (1983). Carbohydrate origin of aquatic humus from peat. *Carbohydr Res* **124**, C22–C26.
- Painter TJ** (1991). Lindow man, tollund man and other peat-bog bodies: the preservative and antimicrobial action of Sphagnum, a reactive glycuronoglycan with tanning and sequestering properties. *Carbohydr Polym* **15**, 123–142.
- Pilkington M, Walker J, Fry C, Eades P, Meade R, Pollett N, Rogers T, Helliwell T, Chandler D, Fawcett E, Keatley T** (2021). Diversification of *Molinia*-dominated blanket bogs using *Sphagnum* propagules. *Ecol Solut Evid* **2**, e12113.
- Porter JB** (1917). *Sphagnum* surgical dressings. *Int J Surgery* **30**, 129–135.
- Puttick MN, Morris JL, Williams TA, Cox CJ, Edwards D, Kenrick P, Pressel S, Wellman CH, Schneider H, Pisani D, Donoghue PCJ** (2018). The interrelationships of land plants and the nature of the ancestral embryo-phyte. *Curr Biol* **28**, 733–745.
- Raghoebarsing AA, Smolders AJP, Schmid MC, Rijpstra WIC, Wolters-Arts M, Derksen J, Jetten MSM, Schouten S, Damsté JSS, Lamers LPM, Roelofs JGM, Op den Camp HJM, Strous M** (2005). Methanotrophic symbionts provide carbon for photosynthesis in peat bogs. *Nature* **436**, 1153–1156.
- Rasmussen S, Rudolph H** (1992). Do phenolics in the cell wall of *Sphagnum* serve in a function similar to that of lignin? In: Sassen MMA, ed. 6th Cell Wall Meeting. Nijmegen: University Press. pp. 142.
- Rochefort L** (2000). *Sphagnum*—a keystone genus in habitat restoration. *Bryologist* **103**, 503–508.
- Rochefort L, Campeau S, Bugnon JL** (2002). Does prolonged flooding prevent or enhance regeneration and growth of *Sphagnum*? *Aquat Bot* **74**, 327–341.
- Rudolph H, Kabsch U, Schmidt-Stohn G** (1977). Änderungen des Chloroplastenpigment-spiegels bei *Sphagnum magellanicum* im verlauf der synthese von sphagnorubin und anderer membranochromer pigmente. *Zeits Pflanzenphysiol* **82**, 107–116.
- Rudolph H, Samland J** (1985). Occurrence and metabolism of *Sphagnum* acid in the cell walls of bryophytes. *Phytochemistry* **24**, 745–749.
- Rydin H, Jeglum JK** (2013). The Biology of Peatlands, 2nd edn. Oxford: Oxford University Press. pp. 1–382.
- Schofield WB** (1985). Introduction to Bryology. New York: Macmillan Publishing Co. pp. 1–431.
- Shaw AJ, Carter BE, Aguero B, da Costa DP, Crowl AA** (2019). Range change evolution of peat mosses (*Sphagnum*) within and between climate zones. *Global Change Biol* **25**, 108–120.
- Shaw AJ, Cox CJ, Buck WR, Devos N, Buchanan AM, Cave L, Seppelt R, Shaw B, Larrain J, Andrus R, Greilhuber J, Temsch EM** (2010a). Newly resolved relationships in an early land plant lineage: bryophyta class Sphagnopsida (peat mosses). *Am J Bot* **97**, 1511–1531.
- Shaw AJ, Devos N, Cox CJ, Boles SB, Shaw B, Buchanan AM, Cave L, Seppelt RD** (2010b). Peat moss (*Sphagnum*) diversification associated with Miocene Northern Hemisphere climatic cooling? *Mol Phylogenet Evol* **55**, 1139–1145.
- Shaw AJ, Devos N, Liu Y, Cox CJ, Goffinet B, Flatberg KI, Shaw B** (2016a). Organellar phylogenomics of an emerging model system: *Sphagnum* (peat moss). *Ann Bot* **118**, 185–196.
- Shaw AJ, Schmutz J, Devos N, Shu S, Carrell AA, Weston DJ** (2016b). The *Sphagnum* genome project: a new model for ecological and evolutionary genomics. *Adv Bot Res* **78**, 167–187.
- Silvan N, Jokinen K** (2016). Early snowmelt enhances the carbon sequestration of hummock-forming *Sphagnum* mosses on boreal wetlands. *Open J Ecol* **6**, 103–112.
- Stevenson R** (2012). From soap to suppositories—'new' uses of *Sphagnum*. *Field Bryol* **108**, 28–29.
- Stokes JR, Alspach PA, Stanley J** (1999). Effect of water table on growth of three New Zealand *Sphagnum* species: implications for *S. cristatum* management. *J Bryol* **21**, 25–29.
- Sundberg S** (2002). Sporophyte production and spore dispersal phenology in *Sphagnum*: the importance of summer moisture and patch characteristics. *Can J Bot* **80**, 543–556.
- Sundberg S** (2013). Spore rain in relation to regional sources and beyond. *Ecography* **36**, 364–373.
- Sundberg S, Rydin H** (2002). Habitat requirements for establishment of *Sphagnum* from spores. *J Ecol* **90**, 268–278.
- Svensson BM** (1995). Competition between *Sphagnum fuscum* and *Drosera rotundifolia*: a case of ecosystem engineering. *Oikos* **74**, 205–212.
- Tan BC, Nosratinia S, Ignatov MS, Ignatova EA, Mishler BD** (2018). New species of *Sphagnum* from the Philippines with remarkable morphological characters. *Philipp J Syst Biol* **12**, 24–36.
- Taskila S, Särkelä R, Tanskanen J** (2016). Valuable applications for peat moss. *Biomass Conv Bioref* **6**, 115–126.

- Temmink RJM, Fritz C, van Dijk G, Hensgens G, Lamers LPM, Krebs M, Gaudig G, Joosten H** (2017). *Sphagnum* farming in a eutrophic world: the importance of optimal nutrient stoichiometry. *Ecol Eng* **98**, 196–205.
- Temsch EM, Greilhuber J, Krisai R** (1998). Genome size in *Sphagnum* (peat moss). *Bot Acta* **111**, 325–330.
- Theander O** (1954). Studies on *Sphagnum* peat. III. A quantitative study on the carbohydrate constituents of *Sphagnum* mosses and *Sphagnum* peat. *Acta Chem Scand* **8**, 989–1000.
- Tuittila ES, Vasander H, Laine J** (2004). Sensitivity of C sequestration in reintroduced *Sphagnum* to water-level variation in a cutaway peatland. *Restor Ecol* **12**, 483–493.
- van Breemen N** (1995). How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends Ecol Evol* **10**, 270–275.
- van Winden JF, Kip N, Reichart GJ, Jetten MSM, Op den Camp HJM, Damsté JSS** (2010). Lipids of symbiotic methane-oxidizing bacteria in peat moss studied using stable carbon isotopic labelling. *Org Geochem* **41**, 1040–1044.
- Vitt DH, Wieder RK** (2008). The structure and function of bryophyte-dominated peatlands. In: Goffinet B, Shaw AJ, eds. *Bryophyte Biology*, 2nd edn. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 357–391.
- Wagner DJ, Titus JE** (1984). Comparative desiccation tolerance of two *Sphagnum* mosses. *Oecologia* **62**, 182–187.
- Weston DJ, Turetsky MR, Johnson MG, Granath G, Lindo Z, Belyea LR, Rice SK, Hanson DT, Engelhardt KAM, Schmutz J, Dorrepaal E, Euskirchen ES, Steenøien HK, Szövényi P, Jackson M, Piatkowski BT, Muchero W, Norby RJ, Kostka JE, Glass JB, Rydin H, Limpens J, Tuittila ES, Ullrich KK, Carrell A, Bensco-ter BW, Chen JG, Oke TA, Nilsson MB, Ranjan P, Jacobson D, Lilleskov EA, Clymo RS, Shaw AJ** (2018). The Sphagnum project: enabling ecological and evolutionary insights through a genus-level sequencing project. *New Phytol* **217**, 16–25.
- Whinam J, Copson G** (2006). *Sphagnum* moss: an indicator of climate change in the sub-Antarctic. *Polar Rec* **42**, 43–49.
- Whinam J, Hope GS, Clarkson BR, Buxton RP, Alspach PA, Adam P** (2003). *Sphagnum* in peatlands of Australasia: their distribution, utilisation and management. *Wetl Ecol Manag* **11**, 37–49.
- Whitaker DL, Edwards J** (2008). *Sphagnum* moss disperses spores with vortex rings. *Science* **329**, 406.
- Wichmann S, Krebs M, Kumar S, Gaudig G** (2020). Paludiculture on former bog grassland: profitability of *Sphagnum* farming in North West German. *Mires Peat* **26**, 1–18.
- Xu JR, Morris PJ, Liu JG, Holden J** (2018). PEATMAP: refining estimates of global peatland distribution based on a meta-analysis. *Catena* **160**, 134–140.
- Zhang J, Fu XX, Li RQ, Zhao X, Liu Y, Li MH, Zwaenepoel A, Ma H, Goffinet B, Guan YL, Xue JY, Liao YY, Wang QF, Wang QH, Wang JY, Zhang GQ, Wang ZW, Jia Y, Wang MZ, Dong SS, Yang JF, Jiao YN, Guo YL, Kong HZ, Lu AM, Yang HM, Zhang SZ, Van de Peer Y, Liu ZJ, Chen ZD** (2020). The hornwort genome and early land plant evolution. *Nat Plants* **6**, 107–118.
- Zhao WQ, Li ZL, Hu YY, Wang M, Zheng SR, Li QP, Wang YF, Xu L, Li XF, Zhu RL, Reski R, Sun Y** (2019). Development of a method for protonema proliferation of peat moss (*Sphagnum squarrosum*) through regeneration analysis. *New Phytol* **221**, 1160–1171.

Peat Mosses (*Sphagnum*): Ecologically, Economically, and Scientifically Important Group of Carbon Sequestration Plants

Ruiliang Zhu*

School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China

Abstract Global warming is the most severe environmental challenge that mankind is facing now. In addition to effectively controlling carbon emissions, making the ecosystem work at full capacity of carbon sequestration is an important means to achieve the goal of carbon neutralization. As one of the wetland types with the highest carbon sequestration capacity, peatland is the key terrestrial ecosystem to accelerate the achievement of carbon neutrality goals. As the 'effective ecosystem engineer' on peatlands, peat moss (*Sphagnum*) plays an extremely important role in peatlands, such as carbon sink, freshwater filtering, and land protection from flooding. For more than 100 years, peat mosses, as the most economically valuable group of bryophytes, have been widely used in the fields of medicine and health care, pollution monitoring and wastewater treatment, especially in the horticultural industry as one of the most reliable soil media and moisturizing materials. In the context of global warming and the 'two-carbon' goal, peat moss is a research hotspot in life sciences and ecology. This paper mainly reviews the morphology, species diversity and origin, habitat and distribution, reproduction and protection, cultivation and planting, environmental indication and monitoring, usage and applications, capabilities of carbon sequestration, water storage and acidification. It provides a reference for peat moss research, peatland protection and restoration, as well as development, utilization, and industrial development of peat moss.

Key words *Sphagnum* farming, global warming, bryophyte utilization, peatland, carbon neutralization

Zhu RL (2022). Peat mosses (*Sphagnum*): ecologically, economically, and scientifically important group of carbon sequestration plants. *Chin Bull Bot* **57**, 559–578.

* E-mail: rlzhu@bio.ecnu.edu.cn

(责任编辑: 白羽红)