

云南哀牢山国家保护区几个过渡带树干 附生苔藓的物种组成与多样性

姚元林^{1, 2**} 刘文耀^{1*} 马文章^{3**} 宋亮^{1, 2}

1 (中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 昆明 650223)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

3 (中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650223)

摘要: 对环境变化敏感的附生苔藓植物是亚热带潮湿生境山地森林生态系统的重要组成部分之一。为了解不同类型植物群落间过渡带附生苔藓植物多样性与分布特征, 我们对哀牢山徐家坝地区中山湿性常绿阔叶林(也称为原生林)与3类不同类型森林(苔藓矮林、次生的栎类萌生林和滇山杨(*Populus bonatii*)林)之间的过渡带内树干附生植物的物种组成、多样性、生活型等进行了调查研究。结果表明: 原生林与苔藓矮林过渡带的物种丰富度(68)和Shannon-Wiener多样性指数(3.46)低于其相邻的原生林(分别为85和3.69)和苔藓矮林(分别为92和3.98)。而在原生林与栎类萌生林、滇山杨林两类次生林的过渡带上, 物种的丰富程度高于各自的次生森林但低于原生林。有些物种的分布仅限于过渡带, 如亮叶光萼苔(*Porella nitens*)和细枝刺枝藓(*Wijkia surcularis*)的分布仅限于原生林-滇山杨林过渡带, 狭叶厚角藓(*Gammiella tonkinensis*)仅出现于原生林-苔藓矮林过渡带, 具有一定的保护价值。我们认为边缘效应产生高生物多样性这一特征对于过渡带树干附生苔藓植物群落而言并不符合。

关键词: 生物多样性, 附生植物, 过渡带, 生活型

Species composition and diversity of epiphytes of several ecotones in Ailao Mountain National Nature Reserve, Yunnan

Yuanlin Yao^{1, 2**}, Wenyao Liu^{1*}, Wenzhang Ma^{3**}, Liang Song^{1, 2}

1 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

2 University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

Abstract: Epiphytic bryophytes are sensitive to environmental factors and are important components of montane moist subtropical forests. The aim of this study was to investigate the biodiversity and distribution of bole epiphytic bryophytes in the ecotones among old growth forest (OGF) and three other forest types (i.e., old growth dwarf mossy forest (ODMF), 50-yr-secondary *Lithocarpus* forest (SLF), and secondary *Populus bonatii* forest (SPF) in the Xujiaba region of Ailao Mountains, Yunnan. We evaluated species composition, biodiversity, and life forms of epiphytic bryophytes on host trunks above the ground in these ecotones and adjacent communities. Species richness and Shannon-Wiener diversity were lower in the ecotone between OGF and ODMF (EOO) than the adjacent forest communities (i.e., OGF and ODMF), whereas these indices were higher in ecotones between OGF and SLF (EOSI) and between OGF and SPF (EOSp) than the adjacent secondary forests. The distribution of some species was restricted to specific ecotones. *Porella nitens* and *Wijkia surcularis* only appeared in EOSp, and *Gammiella tonkinensis* was restricted to EOO. Ecotones in montane moist evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountains exhibit an important influence on the pat-

收稿日期: 2012-03-22; 接受日期: 2012-05-23

基金项目: 国家自然科学基金(U133605、30870437)和中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-YW-Z-1019)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: Liuwy@xtbg.ac.cn

** 同等贡献作者 The two authors contributed equally to this work

terns of epiphyte species composition and diversity.

Key words: biodiversity, epiphytes, ecotone, life form

生态过渡带或交错带(ecotone)是指相邻生态系统之间的过渡地带,其特征由相邻生态系统相互作用的空间、时间及强度所决定(Holland, 1988; Risser, 1993)。过渡带一般具有一组确定的空间与时间特征,其相互作用多数处于两个景观成分的边际之间(于顺利等, 2000),在两个或多个不同性质群落的过渡带中,通常表现出强烈的边缘效应。随着全球气候变暖和生物多样性的不断丧失,有关过渡带的生物多样性及其形成机制、群落演替规律、环境异质性等方面越来越受到人们的关注。过渡带通常拥有各相邻群落中的物种以及独特的物种(Risser, 1995; Schilthuizen, 2000),植被镶嵌化(vegetation mosaic)(Risser, 1995)、微环境的变化、高生产力和空间质量效应(Shmida & Ellner, 1984)等都可能引起过渡带生物多样性的增加,因此有利于形成比相邻生态系统更高的生物多样性。对于苔藓植物而言,国际上的研究多集中于由海拔梯度而产生的自然的渐变过渡带,其物种丰富度的峰值常出现在高海拔(Gradstein *et al.*, 1989)或中部海拔地区(Enroth, 1990; Wolf, 1993)。对于人为干扰形成的过渡带中附生苔藓植物,尤其是亚热带不同类型森林之间过渡带附生苔藓的生态学研究还相对较少,对不同类型过渡带附生植物的物种组成、生物多样性及其生态功能等方面尚不清楚。

国内有关过渡带附生植物的组成、多样性及其空间分布方面的研究刚刚开始。郭水良等(1999)对长白山过渡带苔藓植物对森林生态界面的指示作用进行了研究;马文章等(2008)研究了林缘效应对哀牢山山地湿性常绿阔叶林附生植物组成与分布的影响。本文以哀牢山徐家坝地区原生山地湿性常绿阔叶林与3类不同森林类型之间的过渡带为研究对象,通过对过渡带树干附生植物的物种组成、盖度、生活型等方面的调查,研究了经受干扰后的演替形成的次生过渡带(原生林-50年栎类萌生林过渡带和原生林-滇山杨林过渡带)以及原生性过渡带森林(原生林-苔藓矮林过渡带(EOO))树干下部0-2 m范围内附生苔藓植物的物种分布和多样性格局,并结合生境因子(宿主特征、空气相对湿度等)探讨其形成机制,以期全面深入地研究亚热带山地森林生

态系统结构、功能及其动态过程,为亚热带山地森林资源的保护与管理提供科学依据。

1 方法

1.1 研究区概况

哀牢山位于云贵高原西南部、横断山区南段以东,属云岭山脉向南分支的余脉(吴征镒, 1983),地理位置为 $23^{\circ}35'-24^{\circ}44' N$, $100^{\circ}54'-101^{\circ}30' E$,平均海拔2,400-2,700 m,相对高差1,500-1,600 m,至今保存着我国最完整、面积最大的中山湿性常绿阔叶林(邱学忠和谢寿昌, 1998)。徐家坝地区位于哀牢山国家级自然保护区的核心区,面积约5,100多公顷。根据位于徐家坝地区的哀牢山生态站的气象观测结果,该地区年平均降雨量1,841 mm, 85%以上的降水集中在雨季,年蒸发量为1,485.9 mm,相对湿度86%。年平均气温 $10.7^{\circ}C$,气温最低月(1月)平均气温 $4.7^{\circ}C$,最高月(7月)平均气温 $16.4^{\circ}C$ 。全年无霜期180 d,终年温凉潮湿。

中山湿性常绿阔叶林是徐家坝地区分布面积最大的原生森林植被,其郁闭度在95%以上,代表性优势树种有木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)、硬壳柯(*L. hancei*)、变色锥(*Castanopsis wattii*)等,树干及林冠层附生植物密布(徐海清和刘文耀, 2005)。在本区山顶地带呈块状分布的山顶苔藓矮林,未经受人为干扰,其中倒卵叶石栎(*L. pachyphylloides*)和露珠杜鹃(*Rhododendron irroratum*)是该群落中占优势的乔木树种(施济普等, 2007),森林郁闭度约70%。因一年中有大部分时间受到雾水的影响,林内空气湿度约为87%。

50年栎类萌生林分布于哀牢山自然保护区周边及徐家坝水库周围,这些栎类萌生林是常绿阔叶林受到人为砍伐后,由未受到破坏的伐桩根系萌生株干而形成的,森林郁闭度约80%。该群落恢复时间较短,约50年。优势树种主要由云南越桔(*Vaccinium duclouxii*)、硬壳柯、厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)等组成(邱学忠和谢寿昌, 1998)。

滇山杨(*Populus bonatii*)林是由原生植被在经过一定的砍伐和火烧后形成的,恢复时间约50年。其中乔木层优势树种为滇山杨,并伴生硬壳柯、木

果柯和变色锥等多种壳斗科植物, 森林郁闭度约70%。林内的附生植物较为集中地分布在林冠底层, 特别是树干基部(马文章, 2009)。

山顶苔藓矮林及不同类型次生林镶嵌分布在原生林中, 并与原生林之间形成了不同类型的过渡带。原生林-苔藓矮林过渡带为自然形成的渐变过渡带(gradual ecotone), 基本上无人为干扰。森林郁闭度约85%, 乔木以云南越桔、南亚枇杷(*Eriobotrya bengalensis*)、硬壳柯、木果柯、变色锥等为主, 树高介于相邻的原生林和山顶苔藓矮林之间, 树干附生苔藓植物盖度较低, 主要种类包括树平藓(*Homaliodendron flabellatum*)、刀叶树平藓(*H. scalpellifolium*)、落叶细鳞苔(*Lejeunea subacuta*)等。

原生林-50年栎类萌生林过渡带为受人为破坏后经过次生演替逐渐形成的突变过渡带(abrupt ecotone), 演替时间与相邻的次生林相同。森林郁闭度87%, 云南越桔为优势树种, 并伴生珊瑚冬青(*Ilex corallina*)、珍珠花(*Lyonia ovalifolia*)、薄叶马银花(*Rhododendron leptothrium*)和硬壳柯。平均树高介于50年栎类萌生林与原生林之间, 树干附生苔藓的盖度比50年栎类萌生林大, 但低于原生林, 附生苔藓植物以阿萨羽苔(*Plagiochila assamica*)、树平藓、喜马拉雅鞭苔(*Bazzania himalayana*)等为主。

原生林-滇山杨林过渡带也是由人为干扰逐渐演替形成的突变过渡带, 演替时间约50年。森林郁闭度约80%, 树种主要由硬壳柯、多花山矾(*Symplocos ramosissima*)和滇山杨等组成, 林下华西箭竹(*Fargesia nitida*)发达。树干附生苔藓植物主要由树平藓、刀叶树平藓、树形羽苔(*Plagiochila arbuscula*)等组成。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置和调查方法

在原生山地湿性常绿阔叶林和苔藓矮林及其过渡带、原生林和50年栎类萌生林及其过渡带、原生林和滇山杨林及其过渡带随机选择3个20 m × 20 m的调查样方(图1), 对各林型和过渡带进行乔木和附生苔藓植物的调查。乔木调查主要包括物种组成和胸径; 附生苔藓植物调查主要包括物种组成和盖度。附生苔藓植物的调查方法如下: 在各工作样方中尽量选择附生植物分布最为丰富的宿主, 且不少于8株(Ma *et al.*, 2009)。在每棵宿主距地面0–2 m树干区域, 在苔藓分布较多的一面设置一个采样点,

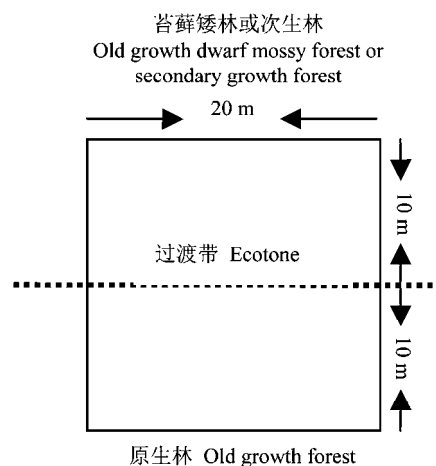


图1 过渡带样地设置示意图

Fig. 1 Plot setting diagram of the ecotones

每个采样点使用400 cm²铁丝网(由256个面积为1.25 mm × 1.25 mm的小方格组成)来测定附生苔藓植物各物种所出现的盖度(曹同和郭水良, 2000)。附生苔藓植物标本的鉴定主要根据植物志, 如高谦和曹同(2000)、黎兴江(2002, 2005), 其中疑难种由第三作者马文章鉴定, 滇山杨林和部分原生林的数据由马文章分别于2005–2007年获取。附生苔藓的生活型参考马文章等(2008)及Bates(1998), 具体划分方法请查看马文章等(2008)。所有凭证标本存放于昆明植物研究所隐花植物标本馆。

1.2.2 林内空气相对湿度的测定

为了解各过渡带及其相邻群落环境因子的变化情况, 于2010年11–12月对本地区各过渡带的林内空气相对湿度分别进行了测定。在过渡带和相邻的两个群落距地面0.5–1.5 m的位置分别悬挂摆放一个自动干湿球温度记录仪(日本T & D TR-71U双通道温度湿度记录仪), 每30 min自动记录一次, 连续测量6–7 d。

1.2.3 数据分析

对中山湿性常绿阔叶林与3类不同类型森林(苔藓矮林及次生的栎类萌生林、滇山杨林)形成的过渡带及其相邻群落的乔木物种组成及胸径、树干附生植物的盖度、物种丰富度及生活型进行对比分析。对以上数据进行独立性、正态性和方差齐性检验, 三者均符合的采用成组设计定量资料 t -检验, 若满足正态性但方差不齐则采用近似性 t -检验, 若不满足正态性则采用Wilcoxon秩和检验。以此确定各生活型的频度在各过渡带与其相邻群落之间的差异

显著性。以上处理均借助SAS 9.1完成(SAS Institute, Cary, NC, USA)。各过渡带及其相邻群落附生苔藓的重要值、各过渡带和林型的Simpson和Shannon-Wiener多样性指数以及各过渡带及其相邻群落的Sørensen相似性系数的计算公式如下:

重要值(IV) = 相对频度(F) + 相对盖度(C)(徐海清和刘文耀, 2005) (1)

Simpson多样性指数: $D = 1/\sum P_i^2$ (2)

Shannon-Wiener多样性指数: $H = -\sum P_i \ln P_i$ (3)

上述公式中, P_i 为种*i*的相对重要值, $P = N_i/N$, N_i 为种*i*的绝对重要值, N 为重要值之和(郭正刚等, 2004; 徐海清和刘文耀, 2005)

相似性系数采用Sørensen指数(Krebs, 1999):

$C_s = 2a/(2a+b+c)$ (4)

式中, C_s 是Sørensen相似性系数, a 为甲乙两个群落所共有的物种数量, b 为甲群落有而乙群落没有的物种数, c 为乙群落有而甲群落没有的物种数。

2 结果

2.1 过渡带乔木宿主特征

本研究共调查了263株乔木宿主, 其中胸径最小值为7.5 cm, 各过渡带及其相邻群落调查宿主的平均胸径存在较大的差异(表1), 其中原生林-苔藓矮林过渡带(EOO)调查宿主平均胸径均高于相邻群落, 该过渡带与苔藓矮林(ODMF)的调查宿主平均胸径之间差异达到了极显著($t = 7.72$, $P < 0.01$); 原生林(OGF)与次生林之间的过渡带与相邻群落的调查宿主平均胸径均无显著差异。原生林-苔藓矮林过渡带(EOO)的调查宿主株数为36, 主要有硬壳

柯、变色椎、木果柯等; 苔藓矮林(ODMF)的调查宿主株数为30, 主要由倒卵叶石栎和露珠杜鹃组成; 原生林(OGF)的调查宿主株数为51, 主要为木果柯、硬壳柯和变色椎; 原生林-50年栎类萌生林过渡带(EOSI)调查宿主株数为36, 主要有云南越桔、木果柯、南洋木荷(*Schima noronhai*)等; 50年栎类萌生林(SLF)调查宿主株数为36, 主要有硬壳柯和云南越桔; 原生林-滇山杨林过渡带(EOSp)调查宿主株数为36, 主要由滇山杨和硬壳柯组成; 滇山杨林(SPF)调查宿主株数为38, 主要为滇山杨。

2.2 过渡带附生苔藓植物的组成和分布

根据马文章2005-2007年期间及本次对哀牢山徐家坝地区森林附生苔藓植物的调查结果, 共记录记录附生苔藓169种(本次调查到苔藓87种), 分属36科75属。附生藓类占有调查结果总物种数的65.7% (为111种)。在各过渡带及林型的前10位优势附生苔藓植物中, 树平藓均出现, 刀叶树平藓除了在滇山杨林(SPF)外也都出现, 阿萨羽苔、树形羽苔和落叶细鳞苔在前10位优势种中的分布相对广泛(见表2)。

原生林-苔藓矮林过渡带(EOO)的附生苔藓优势种为树平藓、刀叶树平藓、落叶细鳞苔、短叶毛锦藓(*Pylaisiadelphya yokohamae*)、树形羽苔等。原生林(OGF)的附生苔藓种类较为丰富, 其优势种为树平藓、刀叶树平藓、阿萨羽苔、羽枝羽苔(*Plagiochila fruticosa*)、疏叶丝带藓(*Floribundaria walkeri*)等, 前两位优势种与原生林-苔藓矮林过渡带(EOO)的相同。苔藓矮林(ODMF)的附生苔藓种类最为丰富, 其中弯叶刺枝藓(*Wijkia deflexifolia*)、喜马拉雅鞭苔、刀叶树平藓、树平藓、狭叶剪叶苔(*Herbertus angustissimus*)等为优势种。

原生林-50年栎类萌生林过渡带(ODMF)的优势附生苔藓由阿萨羽苔、树平藓、喜马拉雅鞭苔、刀叶树平藓、落叶细鳞苔等组成; 50年栎类萌生林(SLF)附生苔藓的优势种为树平藓、落叶细鳞苔、树形羽苔、疏叶羽苔(*Plagiochila secretifolia*)、阿萨羽苔。原生林-50年栎类萌生林过渡带(ODMF)以及50年栎类萌生林都是以云南越桔为优势树种, 苔类在过渡带及50年栎类萌生林(SLF)优势种中占的比例都很大。

原生林-滇山杨林过渡带(EOSp)的附生苔藓以树平藓、刀叶树平藓、树形羽苔、疏叶丝带藓、落

表1 各过渡带及其相邻群落调查宿主的平均胸径

Table 1 Mean DBH of hosts surveyed among each ecotone and its adjacent communities

生态交错带及其相邻群落 Ecotone and its adjacent communities	胸径 DBH (cm)	宿主株数 No. of hosts
原生林 OGF	29.60 ± 3.60	51
原生林-苔藓矮林过渡带 EOO	30.51 ± 1.75	36
苔藓矮林 ODMF	14.59 ± 0.84	30
原生林-50年栎类萌生林过渡带 EOSI	27.01 ± 1.62	36
50年栎类萌生林 SLF	23.81 ± 1.76	36
原生林-滇山杨林过渡带 EOSp	31.70 ± 2.82	36
滇山杨林 SPF	29.90 ± 2.40	38

OGF, Old growth forest; EOO, Ecotone between OGF and ODMF; ODMF, Old growth dwarf mossy forest; EOSI, Ecotone between OGF and SLF; SLF, 50-yr-secondary *Lithocarpus* forest; EOSp, Ecotone between OGF and SPF; SPF, Secondary *Populus bonatii* forest.

表2 各过渡带及其相邻群落附生苔藓重要值居前10位的优势物种

Table 2 Top 10 dominant epiphytic bryophytes ranked by importance value (IV) across all ecotones and communities

过渡带或群落的优势种类 Dominant species of ecotone or community	宿主数 Host No.	重要值 IV	生活型 Life form
原生林 OGF			
树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>	43	25.1	扇型 Fan
刀叶树平藓 <i>H. scalpellifolium</i>	41	24.9	扇型 Fan
阿萨羽苔 <i>Plagiochila assamica</i>	17	10.1	扇型 Fan
羽枝羽苔 <i>P. fruticosa</i>	12	8.4	扇型 Fan
疏叶丝带藓 <i>Floribundaria walker</i>	26	7.1	悬垂型 Pendant
树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>	21	6.7	扇型 Fan
网藓 <i>Syrrhopodon gardneri</i>	10	5.1	丛集型 Turf
扁平棉藓原变种 <i>Plagiothecium neckeroideum</i> var. <i>neckeroideum</i>	12	4.8	扇型 Fan
疏叶美喙藓 <i>Eurhynchium laxirete</i>	16	4.8	粗平铺型 Rough mat
狭叶羽苔 <i>Plagiochila trabeculata</i>	16	4.5	丛集型 Turf
原生林-苔藓矮林过渡带 EOO			
树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>	22	27.7	扇型 Fan
刀叶树平藓 <i>H. scalpellifolium</i>	20	20.7	扇型 Fan
落叶细鳞苔 <i>Lejeunea subacuta</i>	30	19.0	细平铺型 Smooth mat
短叶毛锦藓 <i>Pylaisiadelphya yokohamae</i>	20	9.5	细平铺型 Smooth mat
树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>	14	8.2	扇型 Fan
南方小锦藓 <i>Brotherella henonii</i>	12	8.2	细平铺型 Smooth mat
阿萨羽苔 <i>Plagiochila assamica</i>	10	8.2	扇型 Fan
卷叶鞭苔 <i>Bazzania yoshinagana</i>	6	5.6	细平铺型 Smooth mat
扁平棉藓原变种 <i>Plagiothecium neckeroideum</i> var. <i>neckeroideum</i>	13	5.4	扇型 Fan
平叉苔 <i>Metzgeria conjugata</i>	15	5.2	细平铺型 Smooth mat
苔藓矮林 ODMF			
弯叶刺枝藓 <i>Wijkia deflexifolia</i>	19	10.5	粗平铺型 Rough mat
喜马拉雅鞭苔 <i>Bazzania himalayana</i>	8	10.1	交织型 Weft
刀叶树平藓 <i>Homaliodendron scalpellifolium</i>	13	10.1	扇型 Fan
树平藓 <i>H. flabellatum</i>	15	9.8	扇型 Fan
狭叶剪叶苔 <i>Herbertus angustissimus</i>	11	8.4	丛集型 Turf
树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>	9	8.4	扇型 Fan
阿萨羽苔 <i>P. assamica</i>	8	8.2	扇型 Fan
平叉苔 <i>Metzgeria conjugata</i>	18	6.6	细平铺型 Smooth mat
粗仰叶垂藓 <i>Sinskea phaea</i>	14	5.3	悬垂型 Pendant
拟扭叶藓卷叶变种 <i>Trachypodopsis serrulata</i> var. <i>crispatula</i>	4	5.2	树型 Dendroid
原生林-50年栎类萌生林过渡带 EOSI			
阿萨羽苔 <i>Plagiochila assamica</i>	10	20.1	扇型 Fan
树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>	16	15.7	扇型 Fan
喜马拉雅鞭苔 <i>Bazzania himalayana</i>	13	15.3	交织型 Weft
刀叶树平藓 <i>Homaliodendron scalpellifolium</i>	17	14.1	扇型 Fan
落叶细鳞苔 <i>Lejeunea subacuta</i>	24	14.1	细平铺型 Smooth mat
弯叶刺枝藓 <i>Wijkia deflexifolia</i>	22	12.7	细平铺型 Smooth mat
树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>	14	12.6	扇型 Fan
桧叶白发藓 <i>Leucobryum juniperoideum</i>	12	6.2	垫状型 Cushion
刺叶羽苔 <i>Plagiochila sciophila</i>	11	5.8	丛集型 Turf
小叶鞭苔 <i>Bazzania ovistipula</i>	4	4.4	粗平铺型 Rough mat
50年栎类萌生林 SLF			
树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>	26	23.8	扇型 Fan
落叶细鳞苔 <i>Lejeunea subacuta</i>	32	16.3	细平铺型 Smooth mat
树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>	16	10.9	扇型 Fan

表2 (续) Table 2 (continued)

过渡带或群落的优势种类 Dominant species of ectone or community	宿主数 Host No.	重要值 IV	生活型 Life-form
疏叶羽苔 <i>P. secretifolia</i>	17	10.8	丛集型 Turf
阿萨羽苔 <i>P. assamica</i>	12	10.0	扇型 Fan
狭叶羽苔 <i>P. trabeculata</i>	18	9.6	丛集型 Turf
平叉苔 <i>Metzgeria conjugata</i>	29	9.3	细平铺型 Smooth mat
刀叶树平藓 <i>Homaliodendron scalpellifolium</i>	12	8.8	扇型 Fan
南方小锦藓 <i>Brotherella henonii</i>	17	7.8	细平铺型 Smooth mat
青毛藓 <i>Dicranodontium denudatum</i>	19	6.4	丛集型 Turf
原生林-滇山杨林过渡带 EOSp			
树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>	29	23.8	扇型 Fan
刀叶树平藓 <i>H. scalpellifolium</i>	18	15.3	扇型 Fan
树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>	20	13.7	扇型 Fan
疏叶丝带藓 <i>Floribundaria walkeri</i>	16	11.0	悬垂型 Pendant
落叶细鳞苔 <i>Lejeunea subacuta</i>	21	9.9	细平铺型 Smooth mat
齿叶平藓 <i>Neckera crenulata</i>	10	8.8	扇型 Fan
狭叶羽苔 <i>Plagiochila trabeculata</i>	13	8.6	丛集型 Turf
皱萼苔 <i>Ptychanthus striatus</i>	10	6.8	扇型 Fan
大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i>	10	5.9	交织型 Weft
短叶毛锦藓 <i>Pylaisiadelphya yokohamae</i>	12	5.0	细平铺型 Smooth mat
滇山杨林 SPF			
树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>	23	24.9	扇型 Fan
皱萼苔 <i>Ptychanthus striatus</i>	17	15.1	扇型 Fan
疏叶丝带藓 <i>Floribundaria walkeri</i>	13	12.0	悬垂型 Pendant
黄松萝藓 <i>Papillaria fuscescens</i>	13	12.0	悬垂型 Pendant
大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i>	12	11.7	交织型 Weft
树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>	14	10.3	扇型 Fan
狭叶羽苔 <i>Plagiochila trabeculata</i>	10	8.8	丛集型 Turf
侧枝匍灯藓 <i>Plagiomnium maximoviczii</i>	12	8.3	粗平铺型 Rough mat
轮叶波叶藓 <i>Himantocladium cyclophyllum</i>	10	8.0	扇型 Fan
大耳羽苔 <i>Plagiochila subtropica</i>	8	6.9	扇型 Fan

过渡带或群落代号同表1。 Ecotone or community codes see Table 1.

叶细鳞苔等为主; 滇山杨林(SPF)的附生苔藓优势种主要包括树形羽苔、皱萼苔(*Ptychanthus striatus*)、疏叶丝带藓、黄松萝藓(*Papillaria fuscescens*)、大羽藓(*Thuidium cymbifolium*)等。原生林-滇山杨林过渡带(EOSp)乔木优势种既拥有原生林的优势种硬壳柯, 又分布有滇山杨林(SPF)的优势种滇山杨, 但附生苔藓的物种数并未呈现为最多。而滇山杨林(SPF)的附生植物的物种丰富度最低。

在调查过程中发现有些附生苔藓植物仅分布在相应的过渡带, 但它们的重要值并不高。如亮叶光萼(*Porella nitens*)和细枝刺枝藓(*Wijkia surcularis*)的分布仅限于原生林-滇山杨林过渡带(EOSp), 狭叶厚角藓仅出现于原生林-苔藓矮林过渡带(EOO), 具有一定的保护价值。

2.3 过渡带附生苔藓植物的多样性和相似性

本研究结果(表3, 表4)表明, 各个过渡带及其

相邻群落附生苔藓的物种丰富度、Shannon-Wiener和Simpson多样性指数也存在显著的差异。原生林-苔藓矮林过渡带(EOO)的物种丰富度、Shannon-Wiener和Simpson多样性指数均低于与其相邻的原生林(OGF)与苔藓矮林(ODMF); 苔藓矮林(ODMF)的所有指数都是最高的, 原生林(OGF)居中。

原生林-50年栎类萌生林过渡带(ODMF)的物种丰富度和Shannon-Wiener多样性指数略高于其相邻的50年栎类萌生林(SLF), 同时低于原生林(OGF)。

原生林-滇山杨林过渡带(EOSp)的各项指数均高于其相邻的滇山杨林(SPF), 而低于原生林(OGF)(表3)。

各过渡带与其相邻群落附生苔藓的相似性系数(表4)均较高。原生林-苔藓矮林过渡带(EOO)与其相邻群落的相似性系数均高于0.5, 且原生林-苔藓

表3 各过渡带及其相邻群落附生苔藓的Simpson和Shannon-Wiener多样性指数以及物种丰富度
Table 3 Simpson diversity index, Shannon-Wiener diversity index and species richness among all ecotones and communities of epiphytic bryophytes

过渡带或群落 Ecotones or communities	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	Simpson 指数 Simpson index	物种丰富度 Richness
原生林 OGF	3.69	0.95	85
原生林-苔藓矮林过渡带 EOO	3.46	0.95	68
苔藓矮林 ODMF	3.98	0.97	92
原生林-50年栎类萌生林过渡带 EOSI	3.49	0.95	65
50年栎类萌生林 SLF	3.47	0.95	63
原生林-滇山杨林过渡带 EOSp	3.61	0.96	73
滇山杨林 SPF	3.44	0.95	54

Shanon-Wiener指数和Simpson指数表示距地面0–2.0 m树干附生苔藓的多样性。过渡带或群落代号同表1。Shannon-Wiener index and Simpson index are the diversity of epiphytic bryophytes on trunks of host trees at 0–2.0 m height. Ecotone or community codes see Table 1.

表4 各过渡带与其相邻群落附生苔藓的相似性系数和共有种数
Table 4 Number of common species and Sørensen’s similarity coefficient of epiphytic bryophytes among different ecotones and its adjacent communities

过渡带与其相邻的群落之间 Between ecotone and its adjacent communities	相似性系数 Similarity coefficient	共有种数 Number of common species
原生林与原生林-苔藓矮林过渡带 OGF–EOO	0.60	46
原生林-苔藓矮林过渡带与苔藓矮林 EOO–ODMF	0.63	50
原生林与原生林-50年栎类萌生林过渡带 OGF–EOSI	0.48	36
原生林-50年栎类萌生林过渡带与50年栎类萌生林 EOSI–SLF	0.69	44
原生林与原生林-滇山杨林过渡带 OGF–EOSp	0.58	46
原生林-滇山杨林过渡带与滇山杨林 EOSp–SPF	0.43	27

过渡带或群落代号同表1。Ecotone or community codes see Table 1.

矮林过渡带(EOO)与苔藓矮林(ODMF)的共有种数最多,达50种。原生林–50年栎类萌生林过渡带(ODMF)与50年栎类萌生林(SLF)的相似性系数最高(0.69)。原生林–滇山杨林过渡带与滇山杨林(SPF)的相似性系数最小,共有种为27种。

2.4 过渡带附生苔藓植物的盖度

原生林–苔藓矮林过渡带(EOO)附生苔藓植物的盖度(均值为72%) (图2)明显低于其相邻苔藓矮林(ODMF)的(均值为96%) ($t = 3.85, P = 0.02$)。原生林–50年栎类萌生林过渡带(ODMF)附生苔藓植物的盖度(均值为78%)与其相邻的次生林(均值为57%)之间存在显著差异($t = 4.16, P = 0.01$)。原生林–滇山杨林过渡带(EOSp)附生苔藓植物的盖度(均值为66%)与相邻群落均无显著差异(原生林和滇山杨林(SPF)的分别为74%和75%)。

2.5 过渡带附生苔藓植物的生活型

附生苔藓的不同生活型在各过渡带与其相邻群落出现的频率也存在较大的差异(图3)。交织型从原生林(OGF)到原生林–苔藓矮林过渡带(EOO)的变

化最为显著(Wilcoxon $Z = 2.10, P < 0.05$), 细平铺型从滇山杨林(SPF)到原生林–滇山杨林过渡带(EOSp)的变化最为敏感($t = 9.22, P < 0.01$)。交织型在原生林–苔藓矮林过渡带(EOO)和原生林–滇山杨林过渡带(EOSp)的出现频度最低, 而从原生林(OGF)到50年

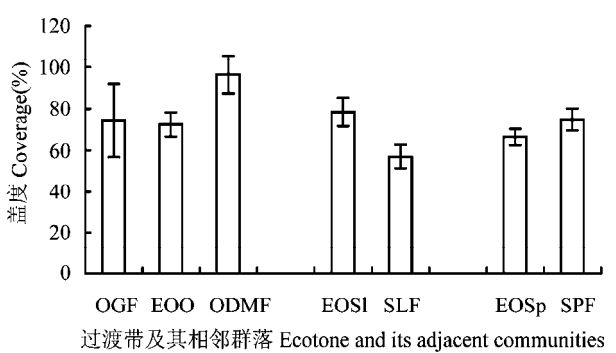


图2 过渡带及其相邻群落附生苔藓的盖度(过渡带或群落代号同表1)
Fig. 2 Mean coverage of epiphytic bryophytes among each ecotone and its adjacent communities. Ecotone or community codes see Table 1.

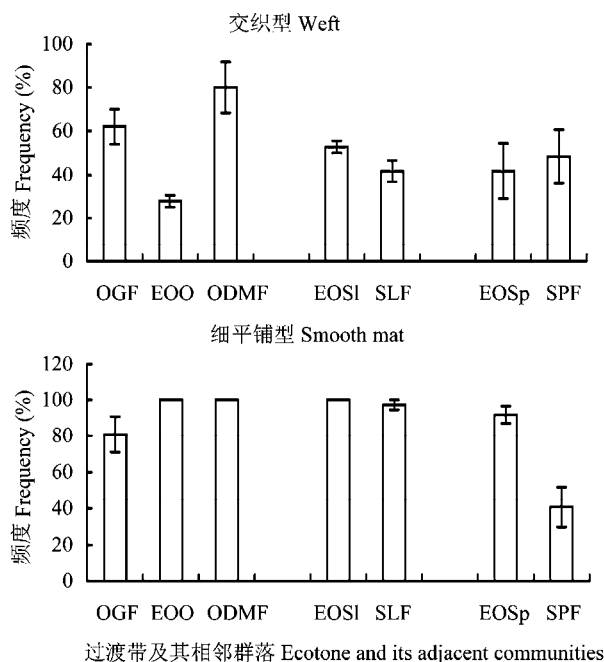


图3 过渡带及其相邻群落附生苔藓植物各生活型的分布频度(过渡带或群落代号同表1)

Fig. 3 Frequencies of each life-form among each ecotone and its adjacent communities. Ecotone or community codes see Table 1.

栎类萌生林(SLF)呈逐渐增加的趋势。细平铺型在原生林-滇山杨林过渡带(EOSp)和原生林-50年栎类萌生林过渡带(ODMF)处的出现频度值均最高, 在原生林-苔藓矮林过渡带(EEO)及其相邻群落苔藓矮林(ODMF)的出现频度均达到1, 原生林-苔藓矮林过渡带(EEO)内前10位优势附生苔藓中, 有5种属于细平铺型(图3)。

2.6 过渡带及相邻森林群落的空气相对湿度

在所研究的各过渡带林内, 其空气相对湿度的日平均(6-7 d)变化基本趋于一致(图4), 均在10:00-15:00呈现出下降趋势, 而15:00-19:00开始回升。

原生林-苔藓矮林过渡带(EEO)及其相邻的群落林内空气相对湿度均值为94.0%, 明显低于其相邻的原生林(OGF)(Wilcoxon $Z = 8.49$, $P < 0.001$)和苔藓矮林(ODMF)(Wilcoxon $Z = 5.49$, $P < 0.001$)(原生林和苔藓矮林的空气相对湿度分别为99.5%和96.6%); 原生林-50年栎类萌生林过渡带(ODMF)及其相邻的群落林内空气相对湿度均在98.5%以上, 该过渡带与相邻的次生林差异显著(Wilcoxon $Z =$

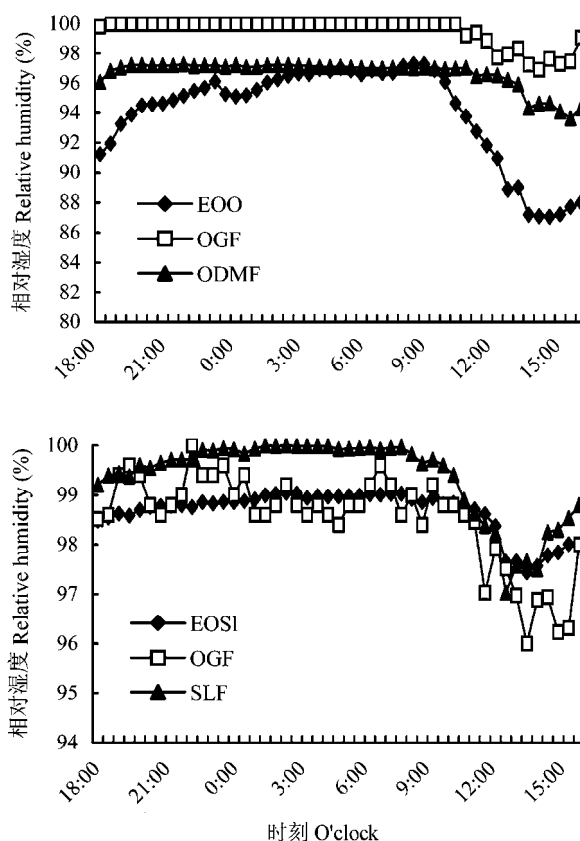


图4 各过渡带及其相邻群落空气相对湿度日变化曲线(过渡带或群落代号同表1)

Fig. 4 Relative humidity (hourly means) of atmosphere in ecotones and its adjacent communities. Ecotone or community codes see Table 1.

4.95, $P < 0.001$); 原生林-滇山杨林过渡带(EOSp)及其相邻的群落林内空气相对湿度均在96.0%以上。

3 讨论

3.1 过渡带生物多样性格局

过渡带的物种丰富度和多样性格局可分为3类: 高于相邻的群落(Odum, 1983)、介于相邻群落的中間(Dutoit *et al.*, 2007; Burley, 2010)和低于相邻的群落(Stowe *et al.*, 2003)。Wolf(1993)对哥伦比亚Cordillera山脉中部从海拔1,000到4,130 m的附生苔藓和地衣的物种组成进行了研究, 结果表明在海拔2,550-3,190 m范围内, 随着植物群落的过渡, 苔类植物在过渡带的物种丰富度达到最高。然而, Peshkova和Andreyashkina(2009)研究了北极乌拉尔山西伯利亚冷杉(*Larix sibirica*)林群落树线处过渡

带的下层植被,发现地衣-苔藓层的盖度和物种丰富度从群落内部到外部呈现出递减的趋势,也就是说过渡带地衣-苔藓层的盖度和物种丰富度不是最高的,这一现象是由地衣-苔藓层对维管束植物的选择性和地上植被盖度的变化共同造成的。Grytnes等(2006)对挪威西部Hordaland省Jondalen山的研究显示,苔藓植物类群的物种丰富度在过渡带没有明显的变化趋势,他们推测这是由微环境(如湿度条件等)的异质性引起的。对哀牢山不同类型森林过渡带树干附生苔藓植物组成与多样性特征的研究结果表明,过渡带对树干距地面0-2 m范围内单位面积的附生苔藓植物的物种组成、分布和生物多样性均存在显著影响,所研究的3种过渡带内树干附生苔藓的物种丰富度和生物多样性都不是最高。

3.2 过渡带对附生苔藓的影响

原生林-苔藓矮林过渡带附生苔藓的物种丰富度和Shannon-Wiener多样性指数与其相邻群落相比都表现为最低,这可能是由空气相对湿度较小造成的。空气湿度对物种的分布和植物群落的结构至关重要(Leuschner & Lendzion, 2009)。Karger等(2012)调查了热带雨林26个地区林冠粗枝上的附生苔藓,发现无论是在海拔1,800-3,500 m的高山地区还是小于1,800 m的低地,附生苔藓盖度和空气湿度之间均存在明显的相关性,而温度只在海拔小于1,800 m的低地与附生苔藓盖度相关。Acebey等(2003)的研究证实山地雨林原生林附生苔藓物种丰富度最大值在林冠上层,而免耕地的在林冠下层,这一规律与两类林地的空气温、湿度存在很强的相关性。本研究中雨季末期的观测数据显示,原生林-苔藓矮林过渡带的空气相对湿度均低于相邻群落,且差异均极显著。当空气相对湿度小于95%时,苔藓植物即停止光合作用(León-Vargas *et al.*, 2006),而该过渡带的空气平均相对湿度为94%,且白天中的一半时间空气相对湿度低于该均值,也就是说这段时间里附生苔藓需忍受水分胁迫,从而影响了附生苔藓的生长状况和群落结构。

本研究中附生苔藓的物种丰富度和Shannon-Wiener多样性指数从原生林经过渡带至两类次生林(50年栎类萌生林和滇山杨林)均表现为逐渐递减的趋势,但过渡带的空气相对湿度与相邻原生林的没有显著差异,且过渡带的宿主胸径与相邻群落的之间均未达到显著差异,导致这一逐渐递减趋势的原

因可能是人为干扰、宿主组成和繁殖体源等因素共同作用的结果。干扰会使附生植物失去适宜的宿主(Hietz-Seifert *et al.*, 1995)。Nöske等(2008)对厄瓜多尔南部的Loja和Zamora省交界的原生林、50年次生林和弃用牧场的开阔地孤立树(isolated tree)附生苔藓植物的调查发现物种丰富度与干扰梯度之间存在明显相关:随着干扰的增强,林冠郁闭度下降,空气相对湿度降低,使得物种丰富度呈递减趋势。本研究中经历过干扰的原生林与次生林之间的过渡带,林冠郁闭度均不及原生林。在调查宿主的物种组成上,原生林-50年栎类萌生林过渡带主要有云南越桔、木果柯、南洋木荷等,50年栎类萌生林主要有硬壳柯和云南越桔。云南越桔的树皮较光滑、持水力差且容易脱落,很大程度上限制了附生苔藓植物的定居和扩散。马文章等对哀牢山徐家坝地区原生林和不同类型的次生林附生植物的研究发现,树皮粗糙度和持水力等环境因子对不同生活型的附生苔藓植物的分布有显著影响(Ma *et al.*, 2009)。原生林的优势树种均为常绿树种,可减少林下辐射,保持湿度,而滇山杨为落叶树种,在雨季末期和旱季初期落叶,这对滇山杨林内的阴生附生苔藓不利。次生林及其与原生林之间过渡带的宿主年龄均不及原生林,这一特征也可能影响附生植物的定居。Song等(2011)对哀牢山原生林和110年栎类萌生林木果柯树干附生苔藓的研究发现,宿主年龄是影响附生苔藓物种组成的主要因素。附生植物的定居取决于宿主的特征(Gradstein *et al.*, 2003),而距繁殖体源的距离对附生苔藓植物向次生林的扩散过程也有重要的影响(Hietz-Seifert *et al.*, 1996; Wolf, 2005)。

对于多数苔藓植物而言,种群是通过无性繁殖建立的。有性繁殖可以产生大量孢子,但难以通过孢子建立种群(During & van Tooren, 1987; Hedenås *et al.*, 2003)。Zartman和Nascimento(2006)研究发现,亚马孙热带雨林的破碎化导致斑块内的叶附生苔藓被隔离,并且限制了它们向斑块的扩散。本研究中,原生林作为多数苔藓植物的繁殖体源,为附生苔藓植物向其相邻的过渡带和次生林的扩散提供繁殖体。随着距原生林距离的增加以及微环境条件的变化,一些附生苔藓植物向次生林的扩散和定居受到不同程度的限制。

3.3 本研究对哀牢山保护区的启示

生长于林下的阴生附生植物比阳生植物更易

受到干扰, 当森林林冠郁闭度变小时, 前者很难适应干燥环境并会首先消失(Gradstein, 1992)。原生林-50年栎类萌生林和原生林-滇山杨林过渡带及各自相邻的次生林恢复的时间较短, 其附生植物的物种丰富度均不及原生林。这一结果警示我们: 人为干扰对森林的影响是深远的, 特别是附生苔藓植物, 即便在历经多年自然恢复的次生森林群落和过渡带上, 仍很难形成较高的物种多样性格局。由于过渡带可以提供不同于相邻群落的微生境(Risser, 1995), 对于喜好特殊生境的(过渡带特有的)附生苔藓植物也应重视并采取一定的保护措施。

Peters和Darling(1985)预测全球变暖将会导致低海拔的物种向高海拔转移。气候变化对整个生态系统的影响首先会在过渡带上表现出来(Gosz & Sharpe, 1989; Neilson, 1993)。附生苔藓植物特殊的生理和形态特征, 使得它们对外界环境的变化更为敏感(Nadkarni, 1992; Hietz, 1998), 今后可以在一个连续的时间和空间尺度上针对一些对过渡带敏感的附生植物类群, 定量地研究其盖度、生物量及多样性的变化规律, 并结合生境因子深入探讨其对环境变化的响应机制, 从而为附生植物对环境变化的预警机制研究提供理论依据。

致谢: 哀牢山生态站职工杨文争、李达文和杞金华在野外调查工作中给予了极大支持, 哀牢山生态站提供了本区原生林内温、湿度的观测数据, 特此感谢!

参考文献

- Acebey A, Gradstein SR, Krömer T (2003) Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 9–18.
- Bates JW (1998) Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, **82**, 223–237.
- Burley ST, Harper KA, Lundholm JT (2010) Vegetation composition, structure and soil properties across coastal forest-barren ecotones. *Plant Ecology*, **211**, 279–296.
- Cao T (曹同), Guo SL (郭水良) (2000) A study on bryophytes diversity in the main ecosystems in Changbai Mountain. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), **8**, 50–59. (in Chinese with English abstract)
- During HJ, van Tooren BF (1987) Recent developments in bryophyte population ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **2**, 89–93.
- Dutoit T, Buisson E, Gerbaud E, Roche P, Tatoni T (2007) The status of transitions between cultivated fields and their boundaries: ecotones, ecoclines or edge effects? *Acta Oecologica*, **31**, 127–136.
- Enroth J (1990) Altitudinal zonation of bryophytes on the Huon Peninsula, Papua New Guinea. A floristic approach, with phytogeographic considerations. *Tropical Bryology*, **2**, 61–90.
- Gao Q (高谦), Cao T (曹同) (2000) *Flora Yunnanica*, Tomus 17, *Bryophyta: Hepaticae, Anthocerotae* (云南植物志第十七卷, 苔藓植物: 苔纲、角苔纲). Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Gosz JR, Sharpe PJH (1989) Broad-scale concepts for interactions of climate, topography, and biota at biome transitions. *Landscape Ecology*, **3**, 229–243.
- Gradstein SR (1992) Threatened bryophytes of the neotropical rain forest: a status report. *Tropical Bryology*, **6**, 83–93.
- Gradstein SR, Nadkarni NM, Krömer T, Holz I, Nöske N (2003) A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana*, **24**, 105–111.
- Gradstein SR, van Reenen GB, Griffin D III (1989) Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica*, **38**, 439–448.
- Grytnes JA, Heegaard E, Ihlen PG (2006) Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. *Acta Oecologica*, **29**, 241–246.
- Guo SL (郭水良), Han SJ (韩士杰), Cao T (曹同) (1999) Indicative value of bryophytes on forest eco-boundary. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **10**, 1–6. (in Chinese with English abstract)
- Guo ZG (郭正刚), Wang GX (王根绪), Shen YY (沈禹颖), Cheng GD (程国栋) (2004) Plant species diversity of grassland plant communities in permafrost regions of the northern Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **24**, 149–155. (in Chinese with English abstract)
- Hedenäs H, Bolyukh VO, Jonsson BG (2003) Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 233–242.
- Hietz P (1998) Diversity and conservation of epiphytes in a changing environment. *Pure and Applied Chemistry*, **70**, 2114–2125.
- Hietz-Seifert U, Hietz P, Guevara S (1996) Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, **75**, 103–111.
- Holland MM (1988) SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries: report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones. *Biology International*, **17** (Special issue), 47–106.
- Karger DN, Kluge J, Abrahamczyk S, Salazar L, Homeier J, Lehnert M, Amoroso VB, Kessler M (2012) Bryophyte cover on trees as proxy for air humidity in the tropics. *Ecological Indicators*, **20**, 277–281.
- Krebs CJ (1999) *Ecological Methodology*, 2nd edn. Addison-Wesley Publishers, Menlo Park, California.

- León-Vargas Y, Engwald S, Proctor MCF (2006) Microclimate, light adaptation and desiccation tolerance of epiphytic bryophytes in two Venezuelan cloud forests. *Journal of Biogeography*, **33**, 901–913.
- Leuschner C, Lendzion J (2009) Air humidity, soil moisture and soil chemistry as determinants of the herb layer composition in European beech forests. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 288–298.
- Li XJ (黎兴江) (2002) *Flora Yunnanica*, Tomus 18, *Bryophyta: Musci* (云南植物志第十八卷, 苔藓植物: 藓纲). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Li XJ (黎兴江) (2005) *Flora Yunnanica*, Tomus 19, *Bryophyta: Musci* (云南植物志第十九卷, 苔藓植物: 藓纲). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Ma WZ (马文章) (2009) *The Composition and Biomass of Epiphytic Materials and Their Relationships with Ecological Factors in Xujiaba Region from Ailao Mountains, Yunnan* (云南哀牢山徐家坝地区附生植物的物种组成、生物量及其与生态因子的关系). PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract)
- Ma WZ, Liu WY, Li XJ (2009) Species composition and life forms of epiphytic bryophytes in old-growth and secondary forests in Mt. Ailao, SW China. *Cryptogamie Bryologie*, **30**, 477–500.
- Ma WZ (马文章), Liu WY (刘文耀), Yang LP (杨礼攀), Yang GP (杨国平) (2008) Edge effects on epiphytes in montane moist evergreen broad-leaved forest. *Biodiversity Science* (生物多样性), **16**, 245–254. (in Chinese with English abstract)
- Nadkarni MN (1992) The conservation of epiphyte and their habitats: summary of discussion at the international symposium on the biology and conservation of epiphytes. *Selbyana*, **13**, 140–142.
- Neilson RP (1993) Transient ecotone response to climatic change: some conceptual and modelling approaches. *Ecological Applications*, **3**, 385–395.
- Nöske NM, Hilt N, Werner FA, Brehm G, Fiedler K, Sipman HJM, Gradstein SR (2008) Disturbance effects on diversity of epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 4–12.
- Odum EP (1983) *Basic Ecology*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Peshkova NV, Andreyashkina NI (2009) Structural-functional organization of lower vegetation layers in tree communities of the upper timberline ecotone in the Polar Urals. *Russian Journal of Ecology*, **40**, 44–47.
- Peters RL, Darling JDS (1985) The greenhouse effect and nature reserves. *BioScience*, **35**, 707–717.
- Qiu XZ (邱学忠), Xie SC (谢寿昌) (1998) *Research of Forest Ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan* (哀牢山森林生态系统研究). Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese)
- Risser PG (1993) Ecotones at local to regional scales from around the world. *Ecological Applications*, **3**, 367–368.
- Risser PG (1995) The status of the science examining ecotones. *BioScience*, **45**, 318–326.
- Schilthuizen M (2000) Ecotone: speciation-prone. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 130–131.
- Shi JP (施济普), Zhao CJ (赵崇奖), Zhu H (朱华) (2007) Characteristics and species composition of main vegetation types on west slope of the Ailao Mountains in Yunnan. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **11**, 1–7. (in Chinese with English abstract)
- Shmida A, Ellner S (1984) Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio*, **58**, 29–55.
- Song L, Liu WY, Ma WZ, Tan ZH (2011) Bole epiphytic bryophytes on *Lithocarpus xylocarpus* (Kurz) Markgr. in the Ailao Mountains, SW China. *Ecological Research*, **26**, 351–363.
- Stowe CJ, Kissling WD, Ohlemuller R, Wilson JB (2003) Are ecotone properties scale-dependent? A test from a Nothofagus treeline in southern New Zealand. *Community Ecology*, **4**, 35–42.
- Wolf JHD (1993) Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80**, 928–960.
- Wolf JHD (2005) The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, **212**, 376–393.
- Wu ZY (吴征镒) (1983) *Research on Forest Ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan* (云南哀牢山森林生态系统研究). Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese)
- Xu HQ (徐海清), Liu WY (刘文耀) (2005) Species diversity and distribution of epiphytes in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain, Yunnan. *Biodiversity Science* (生物多样性), **13**, 137–147. (in Chinese with English abstract)
- Yu SL (于顺利), Liu CR (刘灿然), Ma KP (马克平) (2000) A study on the ecotones between *Quercus mongolica* community and other communities. *Biodiversity Science* (生物多样性), **8**, 277–283. (in Chinese with English abstract)
- Zartman CE, Nascimento HEM (2006) Are habitat-tracking metacommunities dispersal limited? Inferences from abundance-occupancy patterns of epiphylls in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, **127**, 46–54.

(责任编辑: 朱瑞良 责任编辑: 时意专)