

边缘效应对山地湿性常绿阔叶林附生植物的影响

马文章^{1,2} 刘文耀^{1,3*} 杨礼攀^{1,2} 杨国平¹

1 (中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650231)

2 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

3 (Curtin University of Technology, Perth, WA 6845, Australia)

摘要: 作为热带、亚热带地区森林生态系统中重要组成成分之一的附生植物, 对环境变化尤为敏感。为了解附生植物对森林生境破碎化的响应, 本研究选择哀牢山北段徐家坝山地湿性常绿阔叶林因人为干扰而形成的四处森林边缘为研究对象, 分别在距离林缘10、20、40和80 m的位置设立样带, 采用树干取样法调查各样带内距地面0–2 m范围附生植物的物种组成、生物量和附生苔藓植物的生活型特征。结果显示: 边缘效应对单位面积附生植物的生物量和附生苔藓植物盖度均具有极显著的影响($P < 0.001$), 其中附生苔藓比附生蕨类对边缘效应更为敏感。边缘效应对附生苔藓植物的作用强度在各生活型之间存在着差异, 其中对丛集型($P = 0.014$)和交织型($P = 0.030$)的附生苔藓植物的影响最显著。综合附生植物在各样带的分布特征, 我们认为单位面积上附生植物的生物量和附生苔藓植物的盖度可作为指示森林边缘生境的重要指标。黄牛毛藓(*Ditrichum pallidum*)、角状刺枝藓(*Wijkia hornschurchii*)和格氏剪叶苔(*Herbertus giraldianus*)的分布具有指示林缘生境的意义, 而尖叶羽藓(*Thuidium philibertii*)、大羽藓(*T. cymbifolium*)、多疣麻羽藓(*Claopodium pellucinerne*)、波叶金枝藓(*Pseudotrismegistia undulata*)和扭叶藓(*Trachypus bicolor*)的分布局限于林内, 具有一定的保护价值。

关键词: 哀牢山, 附生苔藓, 附生蕨类, 生活型

Edge effects on epiphytes in montane moist evergreen broad-leaved forest

Wenzhang Ma^{1,2}, Wenyao Liu^{1,3*}, Lipan Yang^{1,2}, Guoping Yang¹

1 Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650231, China

2 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Curtin University of Technology, Perth WA 6845, Australia

Abstract: Epiphytes are important components in tropical and subtropical forest ecosystems, and are well-known for their sensitivity to environmental changes. To understand epiphyte's response to forest fragmentation and edge effects, we established four plots at the edges of a montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains of Yunnan. Within each plot, we established four transects at 10, 20, 40, and 80 m from forest edge to study the species composition, biomass, and life form of epiphytes on host trunks 0–2 m above the ground. Distance to edge influenced biomass of epiphytes ($P < 0.001$) and coverage of epiphytic bryophytes ($P < 0.001$). Epiphytic bryophytes were more sensitive to edge effects than epiphytic ferns. The intensity of edge effects were life-form specific, and turf ($P = 0.014$) and weft forms ($P = 0.030$) both showed a pronounced response. Based on the distributional traits of epiphytes in all plots, we concluded that both the biomass of epiphytes and coverage of epiphytic bryophytes are biological indicators of forest edges. Furthermore, *Ditrichum pallidum*, *Wijkia hornschurchii* and *Herbertus giraldianus* are capable of indicating edge habitats, while the conservation status of *Thuidium philibertii*, *T. cymbifolium*, *Claopodium pellucinerne*, *Pseudotrismegistia undulata* and *Trachypus bicolor* deserve further attention because they are excluded from forest edges.

Key words: Ailao Mountain, epiphytic bryophyte, epiphytic fern, life-form, edge effects

收稿日期: 2008-01-07; 接受日期: 2008-04-01

基金项目: 国家自然科学基金项目(30470305);中国科学院百人计划项目(BRJH2002098)

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

边缘效应是指森林边缘区域与森林内部在生物和非生物因素方面存在的差异(Gehlhausen *et al.*, 2000)。由人为活动引起的森林片断化, 改变了原有森林景观的结构、功能和过程(Weathers *et al.*, 2000; Cadenasso & Pickett, 2000), 如导致边缘区域生产力降低、种群密度减少和多样性发生变化(Murcia, 1995; Laurance *et al.*, 1997)。与森林内部相比, 森林边缘风速更大, 光照更强, 相对湿度更低, 且这些环境因子的变幅更剧烈, 往往呈现出由林缘向林内的梯度分布格局(Chen *et al.*, 1995; Murcia, 1995; 刘文杰等, 2001)。

对环境变化尤为敏感的附生植物作为一类环境指示物(Nadkarni, 1992), 常被用于研究森林的边缘效应。Hietz-Seifert等(1995)发现距离森林边缘的远近对附生植物的数量存在着显著的影响。Esseen 和 Renhorn (1998) 在瑞典Vasterbotten地区发现附生地衣*Alectoria sarmentosa*的多度在林缘与林内之间存在显著差异, 他们认为这种差异是由于风速、光照、湿度和大气养分粒子含量等条件的不同所致。尽管附生(epiphytic)苔藓植物与地被(terrestrial)苔藓植物的分布盖度和多样性指数均可作为判别森林边缘生态界面的客观指标(郭水良等, 1999)。但在对森林边缘效应响应的灵敏程度上, 附生苔藓植物较地被苔藓植物更胜一筹(Hylander, 2005)。

研究证实苔藓植物的生长型(growth form)具有指示其生境的作用(Gimingham & Birse, 1957), 而苔藓植物的生活型是指在其生长型的基础上, 包含环境条件对植物形态塑造的信息(Bates, 1998)。苔藓植物的生活型是一个重要的概念, 却很少有研究利用这一概念来探讨边缘效应对附生苔藓植物的影响。因此本研究在对林缘各样带中的附生植物(包括附生苔藓植物、附生蕨类植物及其枯死残留物)的物种组成和生物量进行调查和分析的前提下, 还对其中的附生苔藓植物进行了生活型的划分, 并探讨森林边缘效应对附生植物的影响, 旨在筛选出一些对边缘生境敏感的附生植物, 一方面为保护这类植物提供理论依据, 另一方面为定量研究森林生境破碎化提供更为便捷的生物指标。

1 方法

1.1 研究地概况

本研究在中国科学院哀牢山森林生态系统研

究站开展。该站位于云南省景东县太忠乡国家级自然保护区的徐家坝地区(24°32'N, 101°01'E)。区内干湿季分明, 相对湿度在干季可达60–70%, 年平均降雨量约为1,841 mm, 年均温10.7℃, 最冷月(1月)均温4.7℃, 最热月(7月)均温16.4℃, 表现出终年温凉潮湿的气候特点(Liu *et al.*, 2000)。该地区分布着目前我国保存最为完好的亚热带山地湿性常绿阔叶林, 林内优势植物由木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)、变色椎(*Castanopsis wattii*)和硬壳柯(*L. crasifolius*)组成, 乔木上层高20–25 m, 平均盖度达90%, 林地土壤主要为山地黄棕壤(吴征镒, 1983)。林冠层分布着丰富的附生植物, 包括维管束植物、苔藓和地衣(徐海清和刘文耀, 2005)。

1.2 研究方法

1.2.1 样地和采样样方的设定

样地位于徐家坝地区的簸箕坝, 因伐木养蜂而形成大小约为300 m×500 m的开阔地, 在保护区成立后再无大规模的人为干扰, 经过20–30多年的自然恢复, 形成了次生的低矮灌木群落和草丛, 四周森林林龄、林冠高度和坡度相对一致。在进行林缘选择时我们避开了正北向和西南向这两个被认为最容易产生极端气候条件的林缘方位(Chen *et al.*, 1995), 选择了与木果柯林具有最鲜明边界的东南向和东北向的森林边缘各两段, 其中干、雨季各一段。针对林缘的具体位置, 以原生林中乔木树干为起点, 由林外至林内分别设定4条50 m×10 m的工作样带, 分别距林缘10 m、20 m、40 m和80 m(图1)。

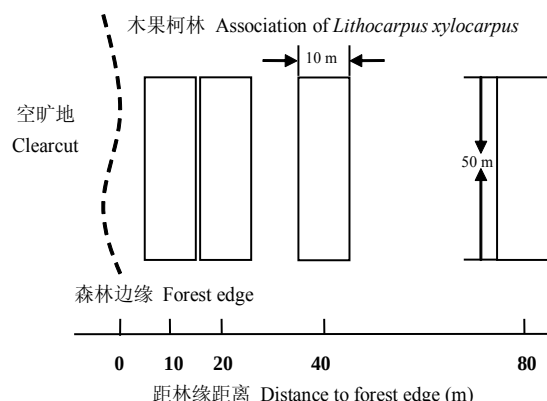


图1 林缘样带设置示意图

Fig. 1 Illustration of the allocation of edge transects

表1 附生苔藓植物生活型的划分依据(参考张晋昆^①; Bates, 1998)
Table 1 Classification of life forms in epiphytic bryophytes

生活型 Life form	特征描述 Description
垫状型 Cushion	主茎或多或少直立, 分枝从基部向上呈辐射状 Dome-shaped colonies formed by regeneration from a central point of origin, with stems more or less vertical
树型 Dendroid	主茎或横走或直立, 分枝呈树状展开 Stems creep or erect, branching resemble miniature tree
扇形 Fan	生于垂直的生长基质上, 分枝在一个平面上 Shoots rising from vertical substratum, branch repeatedly in the horizontal plane to form flattened photosynthetic surfaces
平铺型 Mat	主茎横生, 其上着生假根与生长基质紧密相连 Shoots creep over the substratum with rhizoids closely attached to
悬垂型 Pendant	分枝从树枝上向下悬垂生长 Main shoots hang down form the point of attachment
丛集型 Turf	主茎直立, 平行聚集生长, 分支少, 常占据大面积区域 Many loosely or closely packed vertical stem with limited branching, occupying a large area
交织型 Weft	主茎与分枝疏松交织 Stems and branches loosely interwoven

1.2.2 附生植物的调查采样方法

调查分别于2005年4月(干季)和8月(雨季)展开。在各工作样带中随机选择距地面0–2 m树干区域附生植物覆盖度大于33%的6株乔木作为调查对象, 分树干基部(0–0.5 m)和树干胸高以上(1.5–2.0 m)两个区段, 选择南、北两个方向来调查。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), 并记录该面积内附生蕨类植物的株数以计算附生蕨类植物的密度。收获铁丝网面积内(400 cm²)的附生物, 分成附生植物和枯死残留物两部分, 在80℃下烘干至恒重, 分别测定各自生物量。两次先后调查16个工作样带, 每个样带中选出6株宿主, 每株宿主上有4个取样点, 共计384个采样样点。附生植物标本的鉴定主要依据植物志文献: 高谦和曹同(2000)、黎兴江(2002, 2005), 并查阅中国科学院植物研究所和昆明植物研究所两个标本馆的馆藏标本完成, 其中部分疑难标本请专家鉴定。附生苔藓植物生活型的划分参考张晋昆^①和Bates(1998)(表1)。

1.2.3 林内外大气湿度数据的测定

为了解林内外环境因子的变化情况, 在调查过程中, 分别在距林缘200 m的林内和林外空旷地距地面1.5 m的位置悬挂摆放两个自动干湿球温度记录仪(T & D TR-71U), 每10 min自动测值一次, 连续测量6 d, 以计算林内外的大气相对湿度。

1.3 数据分析

综合各工作样带中所有采样点内附生植物的物种丰富度、各生活型的附生苔藓植物的物种数, 以及单位面积上附生苔藓植物的总盖度、附生蕨类的总密度和附生植物活体、枯死残留物生物量数据, 得到以样带为单位的平均值, 并对这些数据进行Shapiro-Wilk正态性检验和Bartlett方差齐性检验, 符合参数检验要求的数据使用单因素方差分析(One-way ANOVA)完成各样带间(10、20、40和80 m)的比较, 其余不符合要求的数据则采用Kruskal-Wallis秩和检验与Pairwise Wilcoxon 秩和检验。以上统计任务均借助R 2.6.0 统计程序包(R Development Core Team, 2007)完成。

重要值的计算参考徐海清和刘文耀(2005):

附生苔藓: 重要值(IV)=相对频度+相对盖度 (1)

附生蕨类: 重要值(IV)=相对频度+相对密度 (2)

各样带间物种组成相似程度用Sørensen相似性系数(Krebs, 1999)表示。

$$S_s=2a / (2a+b+c)$$
 (3)

其中S_s为Sørensen's相似性系数, a为两个样方中共有的物种数, b为甲样方有而乙样方没有的物种数, c为乙样方有而甲样方没有的物种数。

2 结果

2.1 宿主特征

在所有的16个工作样带中, 共记录到DBH≥5.0 cm的乔木315株, 其中0–2 m区域树干上具有附生植物分布的乔木宿主有293株, 占总株数的93.0%。

从附生植物宿主在样带的分布情况来看(图2),

① 张晋昆 (1985) 云南哀牢山徐家坝地区湿性常绿阔叶林苔藓植物的初步研究. 云南大学硕士论文, 昆明

表2 所有林缘样带内附生苔藓植物重要值居前10位的优势物种
Table 2 Top 10 dominant epiphytic bryophytes ranked by important value (IV) across all edge transects

距林缘距离 Distance to forest edge	优势种类 Dominant species	频度(%) Frequency	宿主数 No. of hosts	盖度 Coverage (% ± SE)	重要值 IV	生活型 Life form
10 m	多疣悬藓 <i>Neodictyella pendula</i>	21.9	6	26.0 ± 0.7	41.2	悬垂型 Pendant
	粗垂藓 <i>Chrysocladium phaeum</i>	15.6	5	13.7 ± 0.6	23.1	悬垂型 Pendant
	小叶鞭苔 <i>Bazzania ovistipula</i>	25.0	7	9.4 ± 0.2	20.8	平铺型 Mat
	树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>	28.1	6	2.3 ± 0.1	12.6	扇型 Fan
	疏叶丝带藓 <i>Floribundaria walkeri</i>	25.0	7	1.5 ± 0.1	10.5	悬垂型 Pendant
	粗齿稚尾藓 <i>Cyathophorum adiantum</i>	9.4	3	3.4 ± 0.1	7.6	扇型 Fan
	刺齿合叶苔 <i>Scapania ciliata</i>	6.3	2	3.1 ± 0.4	6.2	丛集型 Turf
	绢藓一种 <i>Entodon</i> sp.	6.3	4	3.0 ± 0.2	6.0	交织型 Weft
	短肋羽藓 <i>Thuidium kanedae</i>	12.5	4	0.2	4.5	交织型 Weft
	赤茎小锦藓 <i>Brotherella erythrocaulis</i>	9.4	4	0.8	4.2	交织型 Weft
20 m	刺齿合叶苔 <i>Scapania ciliata</i>	19.5	8	19.0 ± 0.3	18.2	丛集型 Turf
	南亚白发藓 <i>Leucobryum neilgherrense</i>	46.3	14	6.7 ± 0.1	16.7	垫状型 Cushion
	树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>	24.4	7	13.8 ± 0.2	15.9	丛集型 Turf
	卵叶羽苔 <i>P. ovilifolia</i>	7.3	4	19.1 ± 0.9	15.2	扇型 Fan
	小叶鞭苔 <i>Bazzania ovistipula</i>	24.4	20	10.4 ± 0.1	13.5	平铺型 Mat
	树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>	34.2	10	3.5	11.3	扇型 Fan
	青毛藓 <i>Dicranodontum denudatum</i>	9.8	6	10.8 ± 0.3	10.0	丛集型 Turf
	黄牛毛藓 <i>Ditrichum pallidum</i>	19.5	9	6.9 ± 0.1	9.8	丛集型 Turf
	扁萼苔 <i>Radula complanata</i>	9.8	4	10.5 ± 0.4	9.8	平铺型 Mat
	绢藓一种 <i>Entodon</i> sp.	7.3	5	7.1 ± 0.3	6.8	交织型 Weft
40 m	南亚白发藓 <i>Leucobryum neilgherrense</i>	39.4	17	14.8 ± 0.3	18.6	垫状型 Cushion
	异形凤尾藓 <i>Fissidens anomalus</i>	30.3	11	16.3 ± 0.4	17.8	扇型 Fan
	树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>	57.6	19	7.5 ± 0.1	17.4	扇型 Fan
	小叶鞭苔 <i>Bazzania ovistipula</i>	27.3	13	12.6 ± 0.3	14.6	平铺型 Mat
	细指叶苔 <i>Lepidozia trichodes</i>	6.1	9	11.6 ± 0.9	9.3	交织型 Weft
	侧枝匍灯藓 <i>Plagiomnium maximoviczii</i>	21.2	8	6.7 ± 0.3	9.2	平铺型 Mat
	树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>	21.2	13	5.5 ± 0.1	8.3	丛集型 Turf
	赤茎小锦藓 <i>Brotherella erythrocaulis</i>	27.3	11	1.8	7.0	平铺型 Mat
	平藓 <i>Neckera pennata</i>	24.2	9	2.4	6.8	树型 Dendroid
	双齿鞭苔 <i>Bazzania bidentula</i>	3.3	6	7.5	6.0	平铺型 Mat
80 m	小叶鞭苔 <i>B. ovistipula</i>	41.5	15	41.0 ± 0.4	30.0	平铺型 Mat
	南亚白发藓 <i>Leucobryum neilgherrense</i>	43.9	16	24.9 ± 0.3	22.1	垫状型 Cushion
	树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>	68.3	22	10.2 ± 0.1	19.6	扇型 Fan
	卵叶羽苔 <i>Plagiochila ovilifolia</i>	14.6	10	27.2 ± 0.5	17.2	扇型 Fan
	赤茎小锦藓 <i>Brotherella erythrocaulis</i>	31.7	10	9.6 ± 0.2	11.6	平铺型 Mat
	狭叶羽苔 <i>Plagiochila trabeculata</i>	9.8	4	12.6 ± 0.2	8.6	扇型 Fan
	树形羽苔 <i>P. arbuscula</i>	22.0	12	7.1 ± 0.2	8.3	丛集型 Turf
	细指叶苔 <i>Leptozia trichodes</i>	14.6	10	9.7 ± 0.1	8.1	交织型 Weft
	疏叶丝带藓 <i>Floribundaria walkeri</i>	22.0	10	4.0 ± 0.1	6.7	悬垂型 Pendant
	短肋羽藓 <i>Thuidium kanedae</i>	24.4	9	1.7	6.0	交织型 Weft

附生植物宿主的DBH(ANOVA, F=0.945, P=0.433)、树高(ANOVA, F=5.288, P=0.005)和具有附生植物的宿主数量(ANOVA, F=26.81, P<0.001)从林缘向林内均呈逐渐增加的趋势, 其中后两者差异显著。

2.2 物种丰富度

本次调查共采集到附生植物78种, 其中附生苔藓植物67种, 占总种数的85.9%, 附生蕨类11种, 占总种数的14.1%。以所有样带中的重要值为依据, 附

表3 所有林缘工作样带内的附生蕨类植物
Table 3 The epiphytic ferns across all edge transects

距林缘距离 Distance to forest edge	种类 Species	总株数 Total no.	平均簇数 (簇/宿主) Average no. of individual	出现频率 Frequency (%)	重要值 IV
10 m	小果露蕨 <i>Mecodium microsorum</i>	111	27.8	6.3	8.0
	棕鳞瓦韦 <i>Lepisorus scolopendrium</i>	4	2.0	6.3	6.6
20 m	小果露蕨 <i>Mecodium microsorum</i>	279	69.8	14.6	18.0
	棕鳞瓦韦 <i>Lepisorus scolopendrium</i>	6	3.0	7.3	7.7
	高山条蕨 <i>Oleandra wallichii</i>	3	3.0	3.0	3.1
	黑鳞假瘤蕨 <i>Phymatopsis ebenipes</i>	1	1.0	2.4	2.5
	书带蕨 <i>Vittaria flexuosa</i>	2	0.7	2.4	2.5
40 m	小果露蕨 <i>Mecodium microsorum</i>	159	39.8	15.2	17.0
	友水龙骨 <i>Polypodiodes amoena</i>	3	0.8	9.1	9.3
	雨蕨 <i>Gymnogrammitis dardiformis</i>	1	1.0	9.1	9.2
	书带蕨 <i>Vittaria flexuosa</i>	5	2.5	6.1	6.4
	胎生铁角蕨 <i>Asplenium viviparum</i>	4	1.3	6.1	6.2
	褐柄剑蕨 <i>Loxogramme duclouxii</i>	1	1.0	6.1	6.2
	棕鳞瓦韦 <i>Lepisorus scolopendrium</i>	3	1.0	3.0	3.2
	书带蕨 <i>Vittaria flexuosa</i>	2	1.0	3.0	3.1
80 m	小果露蕨 <i>Mecodium microsorum</i>	54	13.5	12.2	13.0
	友水龙骨 <i>Polypodiodes amoena</i>	4	1.3	9.8	10.0
	雨蕨 <i>Gymnogrammitis dardiformis</i>	2	2.0	9.8	10.0
	褐柄剑蕨 <i>Loxogramme duclouxii</i>	1	0.5	2.4	2.5
	栗柄水龙骨 <i>Polypodiodes microrhizoma</i>	1	1.0	2.4	2.5
	书带蕨 <i>Vittaria flexuosa</i>	2	2.0	2.4	2.5
	胎生铁角蕨 <i>Asplenium viviparum</i>	1	1.0	2.4	2.5

表4 林缘各样带间附生植物共有种与相似性系数
Table 4 The number of common species and Sørensen's similarity coefficient between transects

两两样带之间 Between two transects	10–20 m	10–40 m	10–80 m	20–40 m	20–80 m	40–80 m
Sørensen 相似性系数 Sørensen's similarity coefficient	0.641	0.701	0.506	0.741	0.627	0.683
共有种数目 Number of common species	25	27	20	30	26	28

生苔藓植物以小叶鞭苔(*Bazzania ovistipula*)、南亚白发藓(*Leucobryum neilgherrense*)、树平藓(*Homaliodendron flabellatum*)、异形凤尾藓(*Fissidens anomalus*)、刺齿合叶苔(*Scapania ciliata*)、树形羽苔(*Plagiochila arbuscula*)、锐齿假悬藓(*Pseudobarbella armata*)、多疣悬藓(*Neodicladiella pendula*)和粗垂藓(*Chrysocladium phaeum*)为优势物种(表2); 而附生蕨类以小果露蕨(*Mecodium microsorum*)和友水龙骨(*Polypodiodes amoena*)为优势种(表3)。统计分析显示, 附生苔藓植物和附生蕨类植物的物种丰富度在林缘各样带间均无显著差异。

总的来说, 距林缘不同距离的各样带之间附生植物的物种组成相似程度较高(表4), 其中20 m与40 m样带之间Sørensen相似性系数最高, 达0.741, 共有种数量达30种; 而10 m与80 m样带之间的相似性系数最小, 为0.506, 共有种数量为20种。

2.3 生物量和盖度

从林缘向林内, 各样带内附生植物活体部分(苔藓和蕨类)的生物量逐渐增加(图3A), 统计结果显示边缘效应对附生植物活体生物量(Kruskal-Wallis $\chi^2=41.577$; $P<0.001$)和枯死残留物生物量(Kruskal-Wallis $\chi^2=16.691$; $P<0.001$)均存在

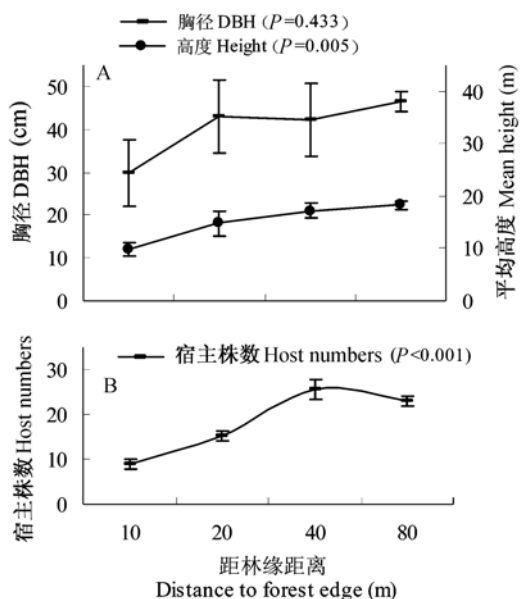


图2 林缘各样带内具有附生植物的乔木宿主的分布情况
Fig. 2 The distribution pattern of phorophytes in each edge transects

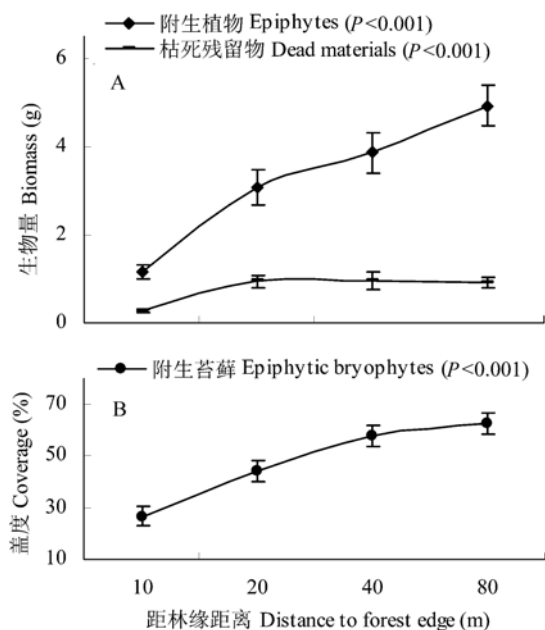


图3 林缘各样带内的附生植物生物量和附生苔藓植物盖度
Fig. 3 The biomass of epiphytes and the coverage of epiphytic bryophytes in each edge transects

极显著的影响。多重比较表明10 m样带内附生植物活体和枯死残留物两部分的生物量均显著低于其他各样带。

附生苔藓植物的盖度从林缘向林内也表现出

逐渐增加的趋势 (Kruskal-Wallis $\chi^2=33.166$; $P<0.001$) (图3B), 多重比较表明10 m 和20 m样带均显著低于40 m或80 m样带。

2.4 附生苔藓植物生活型

不同生活型的附生苔藓植物在林缘各样带的出现频率存在差异。从林缘到林内, 交织型、扇型和树型表现为逐渐增加的趋势; 丛集型先增加后减少; 悬垂型则是先减小后增加(图4)。对边缘效应最为敏感的是丛集型(ANOVA, $F=5.395$, $P<0.05$)和交织型(Kruskal-Wallis $\chi^2=8.9197$, $P<0.05$), 两者的出现频率在各样带间均存在着显著差异。其中丛集型更多地分布在靠近森林边缘的样带, 在各样带内依据重要值排序的前10种附生苔藓植物中有4种丛集型苔藓植物出现在20 m样带, 而其余样带中仅有1种(表2); 交织型的苔藓植物则较多地分布在靠近林内的样带, 尽管各样带中的优势附生苔藓都有1-2种属于交织型, 但在所有样带出现的全部10种交织型附生苔藓植物中就有9种分布在80 m样带中。

2.5 林内外空气相对湿度

对本区林内外空气湿度的测定结果表明, 林内外空气相对湿度的日平均(6 d)变化基本趋于一致(图5)。在雨季(8月), 林内、外的平均大气相对湿度均在95%以上, 林外数值在下午(13:00-19:00)略低于林内; 而在干季(4月)林内、外的相对湿度值分别为73.5%和68.3%, 林外数值在夜晚(21:00至次日凌晨6:00)略低于林内观测值。

3 讨论与结论

3.1 边缘效应对附生植物的影响

本研究结果显示边缘效应对树干距地面0-2 m 范围内单位面积的附生植物生物量、附生苔藓植物盖度, 以及交织型和丛集型附生苔藓植物的分布频度均存在显著的影响, 而对附生植物的物种丰富度却无显著影响。附生蕨类植物对边缘效应不如附生苔藓植物敏感, 其物种丰富度、密度和频度在各样带均无显著差异。

一般来说, 森林的边缘生境有利于形成较高的物种多样性(Risser, 1995), 高物种丰富度在一定程度上具有指示边缘生境的作用。对隐花植物而言, 边缘区域具有更多的生长空间(Jonsson & Esseen, 1990), 林缘频繁的干扰会增加该区域先锋附生苔藓植物的物种数量(Baldwin & Bradfield, 2005)。在

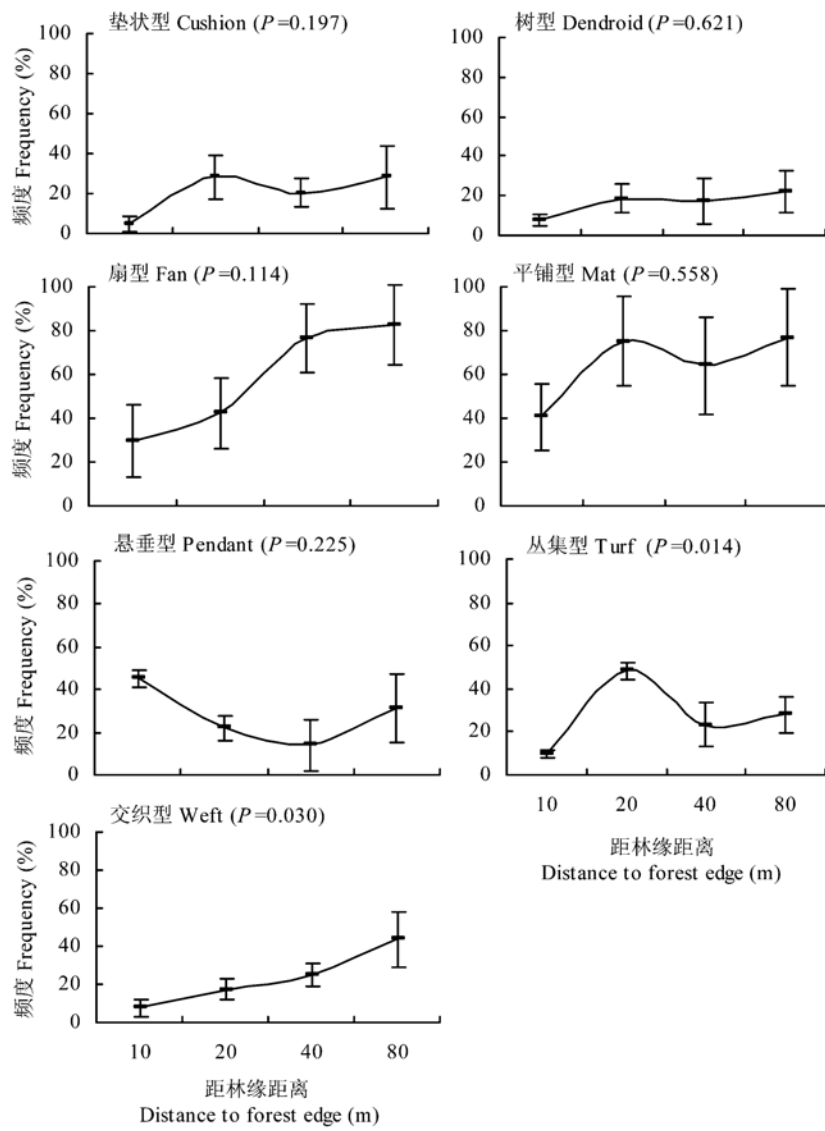


图4 林缘各样带附生苔藓植物主要生活型的平均分布频度
Fig. 4 Mean frequency of main life forms in epiphytic bryophytes per plot across all edge transects

本研究中, 附生植物的物种丰富度不但在各样带之间没有显著差异, 反而存在着较多的共有物种以及较大的相似度, 即使在 10 m 与 80 m 样带之间 Sørensen 相似性系数仍达 0.506, 原因可能是因该区域常年湿润多雾, 林内、外的大气相对湿度均处于较高水平(图 5), 为附生植物的生长提供了相对一致的环境, 正如 Kivistö 和 Kuusinen(2002)所指出的, 林内外相对一致的大气湿度是附生地衣的盖度在林内与林缘间并无显著差异的原因。此外, 位于森

林边缘区域的具有附生植物生长的乔木宿主数量显著地少于林内(图 2B), 加之不能为附生植物提供理想生境的针叶树种又占较大比例, 所以限制了林缘位置附生植物的物种数量。

本研究中, 边缘效应对附生苔藓植物的盖度存在显著的影响, 靠近林缘的附生植物盖度显著地低于林内。之前已有研究证实森林的边缘效应对附生植物, 尤其是对环境变化敏感的隐花类附生植物的盖度存在着显著的影响(Hilmo & Holien, 2002), 如

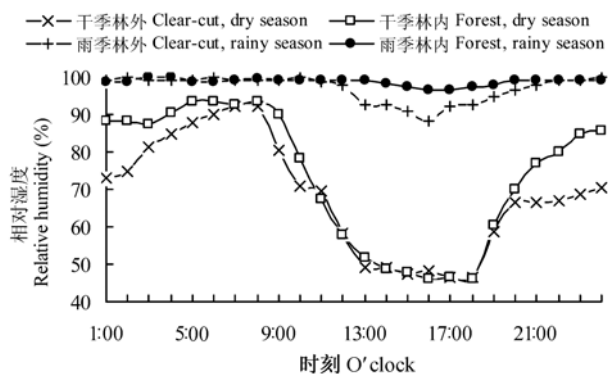


图5 林内外大气相对湿度日变化曲线

Fig. 5 The relative humidity (hourly means) of atmosphere in forest and clearcut during both dry and rainy season

Baldwin和Bradfield(2005)发现树干基部的附生苔藓植物的盖度值在林内显著高于林缘区域。在本研究区中,从林缘向林内,附生苔藓植物的盖度呈不断增加的趋势(图3B),且各样带间差异显著。类似的现象在之前也有报道(郭水良等, 1999),郭水良和曹同(2000)认为导致这一现象的原因是由于林缘区域林冠郁闭程度不同所带来的大气湿度和干湿交替频率上的差异。但根据中国科学院哀牢山森林生态系统研究站多年气象观测资料,哀牢山山地湿性常绿阔叶林中年降雨量达1,931.1 mm,平均每1.8天就有一次降雨,小气候的观测结果也显示该区域的林内、外在干季雨季都具有基本一致的大气相对湿度。那么导致边缘效应对附生苔藓植物盖度的影响很可能是由于其他原因造成的。作为与生长基质紧密相连,且主要依靠大气中的水分、养分供给的附生苔藓植物,对宿主树种存在一定的依赖。位于10 m和20 m的样带中,先锋树种思茅松(*Pinus kesiya* var. *langbianensis*)和华山松(*P. armandii*)所占宿主的比例分别为 $27.1 \pm 10.4\%$ 和 $12.5 \pm 7.2\%$,而其他样带内则没有分布。相对于林内的常绿阔叶优势树种木果柯、硬壳柯和腾冲椎来说,思茅松和华山松的树皮含水量更少、持水力更差且容易脱落,不能为附生植物提供适宜的生境,附生植物在森林边缘的分布盖度自然会受到影响。

边缘效应对附生植物的生物量也有显著的影响。附生植物对环境变化的敏感性主要表现在其生长速率上。首先,边缘效应已经被证实对附生植物的生长具有制约作用,从林内到林缘,附生植物的

生长量呈指数减少的趋势(Hylander, 2005)。其次,附生植物生物量的累积需经历较长的时间(Freiberg & Freiberg, 2000),特别是位于林冠底层的附生植物,由于受光照条件的限制,一经干扰需10年甚至更多的时间才能恢复到原始状态(Nadkarni, 2000)。尽管本文所涉及的森林边缘已约20–30多年的历史,林缘区域单位面积内附生植物的活体和枯死残留物两部分与林内样带的数值仍相距甚远:10 m和20 m样带内的生物量显著地低于40 m和80 m的样带。

附生植物由于没有根系与土壤相连,植株整体暴露于空气中,对环境变化尤为敏感,尤其是水分、养分均主要来源于大气的附生苔藓植物。附生苔藓植物对外界环境的要求在不同的生活型之间存在着差异:从垫状型、丛集型、平铺型到树型,其耐旱能力逐渐减弱(Gimingham & Birse, 1957),而扇型和悬垂型则对大气湿度具有苛刻的要求(Bates, 1998)。在本文所划分的各种附生苔藓植物的生活型中,只有丛集型和交织型在各样带间存在着显著的频度分布差异。在各样带重要值排序居前的附生苔藓植物中,以青毛藓(*Dicranodontum denudatum*)和黄牛毛藓(*Ditrichum pallidum*)为代表的丛集型较多地分布在靠近林缘的样带(20 m),以细指叶苔(*Leptozia trichodes*)为代表的交织型则集中在林内的两个样带中(40 m和80 m)。丛集型在林缘的高频分布在之前已有报道(Baldwin & Bradfield, 2005);交织型在非土壤基质上的大量分布则是对林内中等阴湿环境的指示(Bates, 1998)。丛集型和交织型在林缘→林内梯度上的分布表明它们具有一定的生境指示意义。

森林的破碎化所产生的边缘效应不仅伴随水分条件的减少,还有干湿交替、光照和风速条件和宿主物种组成的变化,因此边缘效应不会局限在对水分条件敏感的附生植物。如树平藓作为对水分条件要求较高的扇型的典型代表,广泛地分布在各样带中;同样是对空气湿度具有较高要求的悬垂型代表多疣悬藓、粗垂藓和疏叶丝带藓(*Floribundaria walkeri*)却较为集中地分布在10 m样带中;南亚白发藓作为耐旱性很强的垫状型代表,也广泛地分布在10 m以外的各样带。由于这些例外的物种分布仅仅来自于林冠底层,故不足以否定苔藓植物生活型的生境指示意义。

3.2 边缘生境指示物种与研究展望

综合各物种在林缘的分布规律和附生苔藓植物的生活型特征, 我们认为树干距地面0–2 m范围内, 单位面积上附生植物的生物量和附生苔藓植物的盖度都可作为指示森林边缘生境的重要指标。通过对附生苔藓植物的物种分布规律, 并结合其生活型特征, 得出一些可指示边缘生境的物种: 如丛集型的黄牛毛藓与格氏剪叶苔(*Herbertus giraladianus*)和平铺型的角状刺枝藓(*Wijkia hornschurchii*); 此外, 交织型的尖叶羽藓(*Thuidium philibertii*)、大羽藓(*T. cymbifolium*)、多疣麻羽藓(*Claopodium pellucinerve*)和树型的波叶金枝藓(*Pseudotrismegistia undulata*)、扭叶藓(*Trachypus bicolor*)的分布都局限于林内, 具有一定的保护价值。

森林生境片断化伴随着森林边缘区域的乔木树种在物种组成上发生变化, 一些针叶先锋树种的存在不仅制约附生植物在边缘生境的生物量积累, 还会减少附生苔藓植物的盖度和部分生活型的频度。该现象足以警示我们: 即使是在林内外大气湿度基本一致的区域, 边缘效应对附生植物的影响依旧是深远的, 且这种影响在林缘形成20–30年之后仍不能消除。因此, 保护森林生态系统的连续性和完整性对保护附生植物至关重要。今后的研究可以针对一些对边缘效应敏感的附生植物, 在从林缘到林内, 在一个连续的尺度上定量地研究它们在宿主上的分布盖度、频度、生物量以及宿主偏好, 并与形成历史不同的森林边缘进行比较, 深入探讨其适应机制。通过这些研究, 揭示出附生植物在指示森林边缘生境中所具有的实际应用价值, 从而为今后定量研究森林生境的破碎化提供理论依据。

致谢: 感谢中国科学院昆明植物研究所黎兴江研究员和中国科学院植物研究所吴鹏程研究员对鉴定苔藓植物标本所给予的热心指导以及对部分疑难标本的鉴定; 感谢云南大学陆树刚教授对蕨类植物的鉴定。野外工作是在中国科学院西双版纳热带植物园哀牢山森林生态系统研究站的大力协助下完成的, 在此深表感谢!

参考文献

Baldwin LK, Bradfield GE (2005) Bryophyte community differences between edge and interior environments in temperate rainforest fragments of coastal British Columbia.

- Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 580–592.
- Bates JW (1998) Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, **82**, 223–237.
- Cadenasso ML, Pickett TA (2000) Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, **88**, 31–44.
- 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)
- Chen JQ, Franklin JF, Spies TA (1995) Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges to old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications*, **5**, 74–86.
- Esseen PA, Renhorn KE (1998) Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology*, **12**, 1307–1317.
- Freiberg M, Freiberg E (2000) Epiphyte diversity and biomass in the canopy lowland and montane forests in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 673–688.
- 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)
- Gehlhausen SM, Schwartz MW, Augspurger CK (2000) Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, **147**, 21–35.
- Gimingham CH, Birse EM (1957) Ecological studies on growth-form in bryophytes. I. Correlations between growth-form and habitat. *Journal of Ecology*, **45**, 533–545.
- Guo SL (郭水良), Cao T (曹同) (2000) Studies on community distribution patterns of epiphytic bryophytes in forest ecosystems in Changbai Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **24**, 224–240. (in Chinese with English abstract)
- Guo SL (郭水良), Han SJ (韩士杰), Cao T (曹同) (1999) Indicative value of bryophyte on forest eco-boundary. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **10**, 1–6. (in Chinese with English abstract)
- Hietz-Seifert U, Hietz P, Guevara S (1995) Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, **75**, 103–111.
- Hilmo O, Holien H (2002) Epiphytic lichen response to the edge environment in a boreal *Picea abies* forest in central Norway. *The Bryologist*, **105**, 48–56.
- Hylander K (2005) Aspect modifies the magnitude of edge effects on bryophyte growth in boreal forests. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 518–525.
- Jonsson BG, Esseen P (1990) Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology*, **78**, 924–936.
- Kivistö L, Kuusinen M (2000) Edge effect on the epiphytic

- lichen flora of *Picea abies* in middle boreal Finland. *Lichenologist*, **32**, 387–398.
- Krebs CJ (1999) *Ecological Methodology*, 2nd edn. Addison-Wesley Publishers, Menlo Park, California.
- Laurance WF, Laurance SG, Ferreira LV, Merona JMR, Gascon C, Lovejoy TE (1997) Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*, **278**, 1117–1118.
- 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)
- Liu WJ (刘文杰), Tang JW (唐建维), Bai QJ (白坤甲) (2001) Microclimate edge effects within and between *Shorea chinensis* forest fragments in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **25**, 616–622. (in Chinese with English abstract)
- Liu WY, Fox JD, Xu ZF (2000) Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan, Southwest China. *Ecological Research*, **15**, 435–447.
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 58–62.
- 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.
- Nadkarni MN (2000) Colonization of stripped branch surfaces by epiphytes in a lower montane cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Biotropica*, **32**, 358–363.
- R Development Core Team (2007) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Risser PG (1995) The status of science examining ecotones. *BioScience*, **45**, 318–326.
- Weathers KC, Lovett GM, Likens GE (2000) The effect of landscape features on deposition to Hunter Mountain, Catskill Mountains, New York. *Ecological Applications*, **10**, 528–540.
- Wu ZY (吴征镒) (1983) *Research on the Ecosystem in Ailao Mountain, Yunnan* (云南哀牢山生态系统研究). 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)

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 周玉荣)