

附生植物对全球变化的响应及其生物指示作用^{*}

宋 亮^{1,2} 刘文耀^{1,3*}

(¹ 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223 ² 中国科学院研究生院, 北京 100049 ³ Curtin University of Technology, Perth WA 6845, Australia)

摘 要 附生植物是一类生活在其他植物体上但不从宿主载体吸收营养和水分等特殊植物,其特有的形态结构和生态习性导致了它们对周围环境变化具有高度的敏感性和脆弱性。研究附生植物对全球变化的响应及其生物指示作用,具有重要的指导意义和应用价值。本文概述了附生植物对大气组成变化、气候变化和土地利用/覆盖方式转变等全球变化事件的响应及其生物指示作用的研究动态和进展,并总结了常用的研究方法。提出,在以后的研究中,要结合新仪器的研发与应用,开展规范、定量的野外控制实验和模拟研究,通过在全球范围内进行长期、系统的监测,建立起有效的数据库,发展有关附生植物对全球变化响应及其指示作用的量化指标以及相应的模型,探讨利用附生植物来监测气候变化的早期识别方法和技术。

关键词 空气污染; 指示种; 大气组成变化; 气候变化; 附生植物; 土地利用/覆盖方式转变

中图分类号 Q948.11 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)1-0145-10

Epiphytic plants Their responses to global change and roles in bioindication SONG Liang^{1,2}, LIU Wen-yao^{1,3*} (¹ Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ² Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³ Curtin University of Technology, Perth WA 6845, Australia). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(1): 145–154

Abstract Epiphytic plants are a group of plants that live on host plants without absorbing nutrients and water from the hosts. Because of their specific morphological and structural features and ecological habits, epiphytic plants are very sensitive and vulnerable to environmental changes. To study the response of epiphytic plants to global change and their roles in bioindication has important guiding significance and application value. This paper reviewed the research progress in the possible responses of epiphytic plants to global change events, including atmospheric composition change, climate change, and land use/cover change, and summarized the related research methods. It was suggested that in the future, field control experiment and simulation study should be carried out by using standard and quantitative methods combined with the development and application of new instruments, the effective database should be built from long-term and systematic monitoring in global range, and the quantitative indices and corresponding models relating to the response of epiphytic plants to climate change should be developed.

Key words air pollution; bioindicator; atmospheric composition change; climate change; epiphytic plant; land use/cover change

伴随着人类社会的飞速发展,大量的化石燃料燃烧释放的温室气体和污染物进入大气、水体、土壤和生物体中。这些变化会伴随着全球化进程被逐渐

扩展到更大的空间,并可能诱发全球范围内的大气组成变化、气候变化和土地利用变化等方面的正反馈效应(Cox *et al.*, 2000; 周广胜等, 2004)。全球变化事件通过改变生态系统的结构和功能来直接或间接地影响生态系统的物质循环和能量流动过程(田汉勤等, 2007)。目前,关于全球变化对森林生态系统影响的研究主要集中在陆生树木上(Malhi &

^{*} 国家自然科学基金项目(30870437)和中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-YW-Z-1019)资助。

^{**} 通讯作者 E-mail: liwy@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2010-06-20 接受日期: 2010-10-02

Phillips 2005), 而作为森林生态系统重要组分之一的林冠附生植物却因受攀爬技术限制以及人们对林冠附生生物的认识不足而长期被人们所忽略。从20世纪80年代以来, 随着单绳攀爬技术(single rope technique)、起重吊塔(crane)、空中走廊(walkway)、热气球(balloon)和遥感(remote sensing)等多种新技术和新设备的逐渐应用(Barker & Pinard 2001), 林冠学(forest canopy science)研究已成为现代生态学的新兴研究领域之一, 其中有关附生植物在整个森林生态系统中对物种多样性和生物量的维系(Hofstede & Wolf 1993; Lowman 2001)、水分和养分的循环(Clark *et al.*, 2005; Pypker *et al.*, 2006)以及对环境变化的响应和指示(Benzing 1998; Loppi *et al.*, 1998)等方面的研究是林冠学研究的热点问题, 逐渐引起林学、生态学、植物学、动物学等领域学者的重视。附生植物由于其自身形态结构的特殊性, 且处于森林与大气的界面层, 对周围环境因子的变化非常敏感(Benzing 1998)。大范围的全球变化事件可能导致附生植物的大量死亡, 从而导致整个森林生态系统生物多样性降低, 物质循环过程受阻, 进而使整个系统陷入危机(Still *et al.*, 1999)。附生植物对全球变化的响应及其生物指示作用的研究是目前国际上林冠附生植物生态学研究与全球变化研究中的重要课题之一, 具有重要的科学意义。本文在附生植物生物学特征论述的基础上, 从大气组成变化、气候变化以及土地利用变化对附生植物与全球变化之间的相互作用关系及其生物指示作用进行系统、全面的综述。

1 附生植物的生物学特征

附生植物是一类生活在植物活体或其残体上但不从宿主载体吸收营养与水分等特殊植物(Bakman 1958)。在全球变化背景下, 相对于其他陆生植物, 附生植物显得特别敏感和脆弱(Gentry & Donson 1987; Lugo & Scatena 1992; Hietz 1999; Kref *et al.*, 2004), 其主要原因如下: 1) 附生植物没有根系与土壤直接相连, 也不侵入宿主的维管组织, 它们被暴露在空气中, 生命活动所需要的全部水分和养分子都来自雨水或空气中的凝结水(Benzing 1998); 2) 附生非维管植物如附生苔藓和地衣多为变水植物, 没有表皮细胞, 它们不能有效地保存水分, 当空气变得干燥, 它们就会很快地丧失水分和光合能力(Benzing 1998); 3) 附生苔藓和地衣类植物

通常个体矮小、叶表面积大。有研究表明: 在温带落叶阔叶林中叶面积指数(LAI)一般为3~6, 在针叶林中能达到20(Waring & Schlesinger 1985), 而覆盖在热带雨林宿主树上的浓密的附生苔藓和地衣层的叶面积指数甚至超过150, 表明附生亚系统具有较大的表面积, 使其能从空气中吸收更多养分和水分(Nadkarni 1984; Coxson 1991; Benzing 1998), 但大气中的污染物也因此可以更轻易地侵入细胞而对植物造成伤害; 4) 大多数附生植物为多年生植物, 它们将长期受到大气污染物的影响(崔明昆, 2001); 5) 附生植物种类繁多, 各种生活型有效地占据了不同生境(Bates 1998; Benzing 1998), 在这种生态位细化的前提下, 一旦环境发生改变, 就必然会影响附生植物的组成和分布(刘文耀等, 2006); 6) 附生植物生长速率较慢(Hietz 1999), 因此, 一旦遭到破坏, 将难以恢复(Zotz & Bader 2009)。

2 附生植物对大气组成变化的响应和指示作用

2.1 CO₂ 浓度升高

工业革命以来, 由于化石燃料的大量燃烧和森林的大面积破坏, 大气中的CO₂浓度急剧升高到380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 预计到21世纪中叶, 将超过550 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (Solomon *et al.*, 2007)。大气CO₂是植物进行光合作用的主要原料之一, 因此, 随着CO₂浓度的升高, 附生植物必然做出一系列的生理响应, 包括改变酶活性、固氮能力、呼吸速率、光合能力等。研究表明, CO₂浓度的升高会影响附生植物体内生化活动所需的各种酶的活性。例如, 当CO₂浓度倍增时, 附生肺衣(*Lobaria pulmonaria*)通过增强其固氮酶活性来提升固氮能力(Norby & Lorene 1989), 而某附生兰科植物会通过对其核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶和蔗糖合成酶活性的调节来增强光合能力并降低资源投入(Li *et al.*, 2002)。CO₂浓度增加还会改变附生植物的生长发育情况。有实验证明, CO₂浓度增加会刺激附生植物的孢子萌发并促进其配植体的生长, 同时提高其净光合和暗呼吸速率(Ong *et al.*, 1998), 也有些附生植物会通过加强根的生长来响应CO₂浓度的升高(Gouk *et al.*, 1999)。通常情况下, CO₂浓度倍增将刺激C3和CAM附生维管植物的生长(Nowak & Martin 1995), 并且对C3植物的作用更大(Monteiro *et al.*, 2009)。另外, 大气中的CO₂浓度大幅升高会加强“温室效应”, 从而导致全球气温逐步上升, 进而间接地影响附生植物的生

存和分布。

2.2 氮污染

附生植物把大气沉降中的无机氮截留到林冠层中, 把游离氮转换成稳定形式, 对生态系统氮循环起着重要作用 (Clark *et al*, 1998 2005)。大气氮沉降与附生植物之间存在着密切的关系 (Mitchell *et al*, 2005), 它影响着附生植物的组成和分布。NO_x是影响附生苔藓和地衣分布的重要因子之一 (Larsen *et al*, 2007)。Zechmeister等 (2007)在一项长达 14 年的森林生态系统监测研究中发现, 氮沉降对苔藓植物群落的分布有显著的影响。van Herk (2001)发现, 嗜氮附生地衣的丰富度与周围空气中的氨气浓度之间存在近线性的相关关系。在荷兰也发现了相似的结果, 随着空气中 NH₃ 浓度的降低, 嗜酸地衣数量快速增加而嗜氮地衣数量减少了 (Sparrus 2007)。Davies等 (2007)研究了伦敦地区附生植物的多样性和敏感性与 NO_x 的关系, 发现附生植物的多样性与其周围环境中的 NO_x 浓度间存在着显著的负相关关系, NO_x 对大部分附生植物显示出明显的植物性毒害作用; 有少数附生地衣的多度与 NO_x 浓度表现出显著的正相关关系, 它们很可能是嗜氮物种。除此之外, 大气氮沉降还可能影响到附生植物的生长、碳固定及光合产物分配等。Gai-Oliveira等 (2005)证明, 虽然在一定范围内, 氮供应量增加有利于附生地衣的生长, 且使共生体内叶绿素 a 浓度增加 (Palmqvist & Dahlgren, 2006), 但持续高水平的氮沉降造成了附生地衣群落大面积的损伤 (Loppi & Corsini 2003)。Mitchell等 (2004)通过对 4 种附生苔藓植物的交互移植实验发现, 附生苔藓植物的组织氮含量与大气氮沉降表现出正相关关系, 生长率与大气氮沉降呈现出负相关关系。Bunteig (1993)在对一种附生地衣 (*Hypogymnia physodes*) 的研究中也发现, 该地衣体内的氮素含量与大气氮沉降情况显著相关。

附生植物生命活动所需氮素全部来源于周围的空气中, 因此它们对大气氮沉降的变化非常敏感, 具有指示大气氮沉降污染的潜力。刘学炎等 (2007)认为, 附生的细叶小羽藓 (*Haplodadium microphyllum*) 能高效利用大气沉降氮, 且分布广泛, 可应用于大气氮沉降的指示或监测研究; 他们还通过对比不同生境的苔藓氮同位素论证了苔藓氮同位素指示氮沉降变化的敏感性和可取性 (Liu *et al*, 2007)。附生地衣对大气环境中的 NO_x 非常敏感 (van

Dobben *et al*, 2001), 利用它们可以很好地监测大气中的氮污染情况。Jovan 和 McCune (2006)则根据大型嗜氮附生地衣与 NH₃ 之间的相关关系创建了一个模型, 认为可以利用地衣对加利福尼亚的内华达地区的氨气污染进行生物监测。

2.3 SO₂ 和酸雨污染

大多数研究表明, 空气中 SO₂ 浓度的增加会对附生植物产生毒害作用, 引起它们的生长、发育情况异常, 组织内有害污染成分增加, 甚至死亡。附生地衣对大气中的 SO₂ 浓度变化表现得尤为敏感, 常被用作大气 SO₂ 污染的生物指示种 (Benzing 1990)。从 19—20 世纪中期, 空气中的 SO₂ 污染被认为是欧洲以及北美城区和工业区附生地衣物种数减少的主要因素之一 (Nash & Wirth, 1988)。Taylor 和 Bell (1983)在华盛顿地区的研究表明, 附生地衣的盖度以及组织硫元素的积累量都与大气中的 SO₂ 浓度通过与 SO₂ 释放源的距离反映。Hamada等 (1995)在大阪平原上的一项研究中则发现, 粉缘黑蜈蚣衣 (*Phaeophyscia linbata*) 的频度与大气中的 SO₂ 浓度成负相关。近年来, 随着人们控制大气污染意识的提高, 大气中的 SO₂ 污染得到了有效的控制, 很多地区空气中的 SO₂ 浓度甚至出现了下降的趋势, 相应地, 附生植物也开始重新占领这些区域。在西欧和北美一些曾经被 SO₂ 严重污染的地区, 附生地衣重新出现了 (Showman 1997; Pokolainen *et al*, 1998; Ranta 2001)。然而, 也有少数附生植物, 它们更适宜生活于较高浓度的 SO₂ 条件下。Bates等 (1996)发现, SO₂ 能给附生地衣耐污苔渍 (*Lecanora conizaeoides*) 带来直接的好处, 随着 SO₂ 浓度的降低, 该种地衣逐渐消失了, 这进一步证实了该种地衣的正常生长是需要较高浓度 SO₂ 来维持的, 其分布情况能很好地指示空气中 SO₂ 的污染程度 (Bates 2001)。高谦等 (1992)调查了我国西南部分酸雨重污染区的附生苔藓植物的种类、分布、盖度等数据, 发现城区、厂矿污染中心树附生苔藓植物明显减少, 渐向郊区 and 边缘种类增多, 他们认为大气净度指数对大气污染程度有生物指示意义。另外, 酸沉降可能通过减弱树皮的缓冲能力、提高树皮酸性来间接影响附生植物 (Famer *et al*, 1991)。

2.4 重金属污染

附生植物对空气中的重金属具有很强的累积效应。Wannaz等 (2006)研究发现, 有两种附生地衣具有极强的累积重金属的能力。因此, 可以通过测量

附生植物体内的重金属含量来衡量当地的重金属污染状况 (Loppi *et al*, 2003; Gapeeva *et al*, 2010)。Cao等 (2009) 采用装有细叶小羽藓的苔袋 (moss bags) 来评估上海市的空气质量, 结果表明, 细叶小羽藓可以很好地监测大气中的硫和重金属 (Cu、Pb 和 Zn) 的污染情况, 并证明苔袋法 (moss bags) 是一种简单、实用的生物监测方法。另外, 他们还分析了上海市 2 种小羽藓属苔藓植物体内的重金属元素 Cr、Cu、Cd、Pb 和 Zn 浓度的时空变异, 发现 1965—2005 年, 采自不同样点的所有苔藓植物体内的五种重金属元素的浓度都不同程度地增加了, 且与重金属的释放源和释放水平存在着明显的相关关系 (Cao *et al*, 2008)。因此, 小羽藓属植物可以用作指示种用来监测上海市乃至整个长江三角洲地区的空气质量。较高浓度的重金属对大多数附生植物具有毒害作用, 会引起附生植物生理形态等各方面的变化。Tarhanen (1998) 发现, 在模拟大气重金属沉降条件下, 附生地衣 (*Bryoria fuscescens*) 的超微结构发生了变化。Hauk 等 (2003) 在实验室培养了一种附生地衣, 发现, Mn^{2+} 浓度增加到一定程度会减少该地衣的叶绿素含量, 并降低其生长率。Ales 等 (2008) 发现, 在重金属污染更严重的城市地区, 附生维管植物松萝凤梨 (*Tillandsia usneoides*) 的叶片结构, 包括叶片大小、气孔密度、表皮厚度等都发生了变化。另外, 重金属污染还可能引起附生植物盖度和生物多样性的改变, 因而可以通过监测这些指标来评价某个地区的空气重金属污染状况 (Loppi *et al*, 2003, 2004)。其他一些研究也发现, 很多附生植物都可以作为指示种用来监测大气环境中的重金属污染程度 (Brighigna *et al*, 1997; Davis *et al*, 2001)。

3 附生植物对全球气候变化的响应和指示作用

3.1 水分变化

空气中的水分的供应状况是影响附生植物生存和分布的决定因素 (Benzing 1998; Kreft *et al*, 2004)。在英国南部, 水分有效性是所有环境变量中能最好地解释附生苔藓植物的组成和分布的因子 (Bates *et al*, 2004)。研究表明, 较湿润森林中附生维管植物的物种数量和个体数都明显高于干旱的森林。在厄瓜多尔 Río Palenque 的一个 0.1 hm^2 的湿润森林样地内, 共调查到 35 种共 4517 棵附生维管植物, 而在该国 Capeira 的一个同样大小的较干燥的

森林样地内只调查到 3 种仅 10 株附生维管植物个体 (Gentry & Donson 1987)。空气湿度及其周期性变化影响着热带雨林中附生植物的多样性、丰富度和分布 (Benzing 1998), 而 Lembeck 和 Balslev (2001) 也发现, 湿度的微小变化会影响附生植物群落的区系组成。Nadkarni 和 Solano (2002) 利用空间上的湿度梯度来模拟附生植物对将来可能发生在热带山区的湿度降低的响应, 他们把附生植物从高海拔 (湿度较高) 的样地移植到低海拔 (湿度较低) 的样地, 结果表明, 附生维管植物的死亡率随着空气湿度的降低而明显增大, 生长速率明显降低, 即湿度条件对附生植物生长和存活起着决定性的作用。刘蔚秋等 (2008) 在广东省黑石顶自然保护区树附生苔藓的研究中发现, 垂直梯度上空气湿度的差异可能是造成附生苔藓在树干不同高度分布差异的主要影响因子之一。

降雨是附生亚系统水分输入的一个重要组成部分, 降雨量的丰富程度会在很大程度上影响附生植物的组成和分布。Gentry 和 Dodson (1987) 研究发现, 在美洲的热带地区, 附生维管植物的物种数和科数都随年降雨量的增加表现出明显的递增趋势。因此, 将来可能发生的全球气候变化所带来的降水格局变化可能直接导致附生植物分布的变化, 甚至使部分种群消失 (Benzing 1998; Ellis *et al*, 2009)。尽管也有研究表明, 在巴拿马的低山地区, 更明显的季节性降雨并没有对附生植物种群产生很明显的影 响 (Zotz & Schmitz 2006)。

干旱是全球气候变化的主要结果和表现之一。随着全球温度的升高, 伴随雾天的减少以及大雾形成海拔的升高 (Pounds *et al*, 1999; Still *et al*, 1999), 干旱加剧成为适于生活在阴凉湿润生境中的附生苔藓和地衣的最大威胁之一。在山地云雾林中, 干旱的增加明显对附生苔藓和地衣有害; 即使在对水分输入依赖性不是很强的森林生态系统, 人为干扰造成的干旱化也会极大地改变附生植物的物种组成 (Zotz & Bader 2009)。附生植物会长期面临水胁迫, 它们可能通过降低蒸腾作用、减弱呼吸作用来响应短期的干旱 (Schäfer & Lüttge 1986; Andrade & Nobre 1997)。大多数附生植物更适于生活在相对比较湿润的生境下, 因此, 一旦发生大范围的干旱事件, 附生植物亚系统将很可能面临毁灭性的打击。Foster (2001) 认为, 如果干旱确实发生了, 生活在潮湿生境的 山地云雾林中附生植物群落将最先做出响应。

3.2 气候变暖

气候变暖作为全球变化的主要表现之一, 已经成为一个不争的事实(徐小锋等, 2007)。全球变暖可能会在大范围内改变附生植物的组成和分布格局。随着全球范围内的升温, 附生植物表现出向更高海拔和更高纬度扩张的趋势, 中欧地区苔藓物种就表现出向北和向东扩展的趋势(Frahm, 2001)。Ellis等(2007, 2009)利用模型预测分析, 发现在全球变暖的背景下, 附生地衣将在其潜在分布范围内全面扩散。van Herk等(2002)基于荷兰自1979以来的生物监测数据, 发现温带物种显著增加, 而适应寒冷环境的物种减少或消失了, 地衣的长期变化与温度的增加显著相关, 是全球变暖导致了附生地衣分布的改变。Jacme等最近在玻利维亚做了这样一个实验: 他们把附生有浓密苔藓的树枝从较高海拔移植到较低海拔(从3000 m到2700 m)以模拟更温暖更干燥的气候环境, 2年后, 群落中物种的相对丰富度发生了显著改变(Gradstein, 2008)。

温度升高还会对附生植物的物候节律、新陈代谢等有不同程度的影响。Vaz等(2004)研究了温度对附生兰科植物文心兰(*Psychotria pusilla*)生长和开花的影响结果表明, 在27℃时, 该物种对生长和繁殖的投入最高, 当温度增加3℃后, 其总生物量降低、花粉柱长度减短。随着温度的升高, 附生植物(*Werauhia sintenisii*)的开花节律也受到影响(Lasso & Ackerman, 2003)。栎扁枝衣(*Evernia prunastri*)会通过一系列生理变化, 包括降低光合色素含量、破坏细胞膜等来响应高温的胁迫(Pisani et al., 2007)。分布在热带低地的苔藓和地衣几乎处于它们生理能力的最高极限, 即使很小的温度增加都可能让它们无法生存(Zotz & Bader, 2009), 因此, 附生植物可以用来监测气候变暖(Pisani et al., 2007)。

3.3 极端天气事件

飓风和其他一些热带风暴作为全球气候变化的重要组成部分, 对附生植物也会产生一定影响。在1983年, 厄尔尼诺事件造成了加拉帕戈斯群岛(厄瓜多尔西部)大量附生地衣死亡或使其从宿主上脱落(Zotz & Bader, 2009)。1992年的安德鲁(Andrew)飓风则使佛罗里达南部的林冠附生植物遭到毁灭性的打击, 90%的附生植物被毁坏, 这比任何其他植物的死亡率都高(Loope et al., 1994)。

4 附生植物对土地利用 覆盖方式转变的响应

土地利用方式转变是除了工业化之外, 人类对

自然生态系统的最大影响因素(陈广生和田汉勤, 2007)。近年来, 人们无节制的森林采伐使越来越多的原生植被遭到破坏, 而次生植被的面积不断增加。原生植被被次生植被代替, 通常会导致附生植物物种数量的减少和多样性的降低。Turner等(1994)在新加坡的研究也表明, 次生林中附生植物的多度、物种数量和群落组成显著低于原生林, 对原生林的破坏造成了大量附生植物(62种)的消失。Barthlott等(2001)调查并比较了委内瑞拉La Carbonera地区原生林和4种受不同程度干扰破坏的次生林中附生维管植物的物种多样性、物种组成以及多度, 结果在原生林中共调查到178个物种, 在次生林中只调查到81种, 且次生林中很难找到喜湿或对干旱敏感的附生植物种类。Cascante-Maín等(2006)比较了哥斯达黎加地区相互临近的次生林和成熟林中附生凤梨科植物的物种丰富度、物种组成及群落结构等, 结果表明成熟林中的物种多样性更高, 两类森林间的物种组成存在很大差别。然而, 也有学者认为, 次生林也可以维持较高的附生植物多样性。Holz和Gradstein(2005)调查了哥斯达黎加山区原生和次生橡树林中的隐花附生植物的丰富度、物种组成等, 结果次生林中附生植物的物种丰富度与原生林中的基本接近, 并且有40%的物种只出现在次生林中。其他一些研究报道了相似的结果(Ma et al., 2009)。

附生植物在原生林与次生林这两种不同的生境下所表现出来的组成和分布差异主要是由于各种微气候因子的变异所造成的。次生林代替原生林的过程伴随着光照加强、降水量减少、空气湿度降低和温度的增加(Padmawathe et al., 2004)。Hietz-Seifert等(1996)认为, 次生林林冠下所形成的大面积空旷, 使光照增强、空气湿度减小, 从而降低了耐荫附生植物的多度和多样性。此外, 在次生林中缺少大径级宿主树, 也是造成附生植物的组成和分布在两种生境下差异悬殊的原因。Barthlott等(2001)就将次生林中附生植物物种多样性和多度较少归因于次生林中支持结构少和微生境的分化程度低。有些次生林之所以也能维持较高的附生植物多样性, 很可能是因为这些次生林样地有较多水分输入(Holz & Gradstein, 2005; Ma et al., 2009)。

人们对森林的不同经营管理手段也会影响附生植物群落的组成和分布。随着人口数量的增加, 为了满足日益增长的物质需要, 大量的森林被开发成

农业用地。如果它们被用来种植可可、咖啡、柑橘等农作物,也许还能给附生植物提供一定的生存空间 (Haro-Carrión *et al.*, 2009), 然而, 这些作物通常结构简单, 附生植物还常被当作有害植物被“清除”, 使其不可能得到有效的发展 (Spom *et al.*, 2007)。Velhik 和 Paal (1999) 在爱沙尼亚对当地保护区内的未进行人为管理和邻近受人为管理的两类森林的附生苔藓植物组成、分布进行对比后认为, 对森林的经营管理措施能对附生植物群落结构产生影响。相对于皆伐, 择伐对附生植被的破坏明显降低, 原因是尽管苔藓和地衣的孢子非常小且易于传播, 扩散仍在很大程度上限制着附生植物种群的入侵和基因交流 (Sillett *et al.*, 2000), 而未被采伐的树木可能为附生植物的扩散和入侵提供有效的种子或孢子等其他繁殖体, 这对附生植被的恢复起着极大的促进作用。附生植物群落的生长发育状况能很好地反映森林的健康水平, 因此, 可以通过对附生植物群落的监测来评价不同管理措施的优劣, 从而发展出更有效的森林管理模式。

5 展望

5.1 附生植物对全球变化响应及其指示作用的相关研究方法

综上所述, 目前关于附生植物对全球变化的响应及其生物指示作用的研究主要采取以下 4 种方法: 1) 调查法, 调查并对比不同环境条件下 (气候、污染程度、土地利用方式不同)、或者同一地区在不同时期附生植物群落组成和分布的差异 (例如: Gentry & Donson, 1987; Loope *et al.*, 1994; Barthlott *et al.*, 2001; Davies *et al.*, 2007); 2) 移植法, 从野外生境采集附生植物材料, 将其移植到污染较为严重或者更加干燥的生境中, 分析其各项生长、生理等指标上的变化 (例如, Nadkarni & Solano, 2002; Mitchell *et al.*, 2004; Cao *et al.*, 2009); 3) 控制实验, 通过人工控制实验条件的方法来模拟全球变化事件, 并对处理前后的附生植物进行对比 (例如, Hauck *et al.*, 2003; Gaio-Oliveira *et al.*, 2005; Monteiro *et al.*, 2009); 4) 模型模拟, 基于已有的数据建立模型, 利用模型进行预测 (例如, Ellis *et al.*, 2007, 2009)。

附生植物所特有的形态结构特征和生态习性导致了其对周围环境变化的高度敏感性和脆弱性 (Gentry & Donson, 1987; Lugo & Scatena, 1992; Hietz, 1999; Kreft *et al.*, 2004), 它们对大范围的全球

变化事件包括大气组成变化、气候变化以及土地利用方式转变等都非常敏感, 并可能从不同角度在不同程度上做出响应。附生植物通过两种方式吸收营养元素并富集多种离子: 一是直接从空气中获取, 二是从宿主植物上吸收, 而这也来自于大气中的沉积, 也就是说, 附生植物必须直接或间接地从空气中吸收养分离子, 因此, 它们对周围空气的组分特别敏感 (Benzing, 1990)。附生植物的生理、生长、组成和分布特征能很好地反映大气的污染情况 (Famer *et al.*, 1992; 张银龙等, 2006; Ellis & Coppons, 2010), 因此, 它们经常被用作指示种或监测种来指示和监测空气质量 (Hawksworth & Rose, 1970; 闵运江, 1997; Lippi *et al.*, 1998; 崔明昆, 2001; Szczepaniak & Bizuk, 2003)。附生植物作为林冠层中一种特殊的生命形式, 它们脱离土壤生活在空中, 处于森林与大气之间的界面层, 与周围环境因子的相互作用特别剧烈, 水热条件的微小改变都可能引起附生植物形态生理等方面的变化, 甚至死亡 (Foster, 2001)。因此, 附生植物常被用作气候变化的生物指示器 (Benzing, 1998)。区域范围的土地利用覆盖方式的转变则通过改变微气候因子极大地影响着附生植物, 可以通过对附生植物群落的监测来评价不同森林管理模式的优劣。

5.2 对未来研究的建议

尽管关于附生植物对全球变化的响应及其指示作用的研究已经取得了一定的研究成果, 然而, 由于许多技术手段和试验方法尚处于探索阶段, 加之人们对整个生态系统的认识有限, 对该领域的研究还存在一些问题和不足, 在未来的研究中, 尚有以下几个方面待进一步加强: 1) 臭氧空洞及由此造成的紫外线增加等也是全球变化的重要表现之一, 然而, 现阶段却很少有学者就这些变化可能对附生植物造成的影响进行相关的研究, 建议加强此方面的相关研究; 2) 现有的研究仅涉及单一环境因子的影响, 未能综合考虑多因子的协同作用。考虑到全球变化的复杂性及长期性, 采用模型模拟方法来研究全球变化多种表现形式的协同作用和综合效应将是未来全球变化研究中的主要方向之一; 3) 到目前为止, 已有的大多数研究多为简单的野外调查, 缺少严格规范、定量的控制实验。在有限的控制实验中, 又多将附生植物材料从野外生境带到室内进行研究, 这样的处理可能无法反映附生植物真实的生长状况。建议结合新仪器设备的研发, 在保持附生植物自然生

长状况的前提下开展规范、定量的控制实验以及相关的模拟研究; 4) 利用附生植物作为指示种的研究多处于理论阶段, 还未能在大范围内得到应用。虽然在欧美和澳大利亚的部分地区, 一些附生植物已经被开发成指示种用来监测空气污染程度, 但多局限在较小的范围内 (Hawksworth & Rose, 1970; Lopp *et al.*, 1998; Szczepaniak & Bizuk, 2003)。在未来的研究中, 应加强国际间的交流, 通过协商在全球范围内采用统一标准的观测方法, 进行长期、系统的监测, 建立起有效的数据库, 实现数据信息互通和共享, 发展有关附生植物对气候变化响应及其指示作用的量化指标以及相应的模型, 探讨利用附生植物监测气候变化的早期识别方法和技术, 为有关部门制定气候变化的应对措施提供科学依据。

参考文献

- 陈广生, 田汉勤. 2007. 土地利用/覆盖变化对陆地生态系统碳循环的影响. 植物生态学报, **31**(2): 189–204.
- 崔明昆. 2001. 附生苔藓植物对城市大气环境的生态监测. 云南师范大学学报 (自然科学版), **21**(3): 54–57.
- 高 谦, 曹 同. 1992. 苔藓植物对西南部分地区大气污染 (包括酸雨) 的指示意义的初步研究. 应用生态学报, **3**(1): 81–90.
- 刘蔚秋, 戴小华, 王永繁. 2008. 影响广东黑石顶树附生苔藓分布的环境因子. 生态学报, **28**(3): 1080–1088.
- 刘文耀, 马文章, 杨礼攀. 2006. 林冠附生植物生态学研究进展. 植物生态学报, **30**(3): 522–533.
- 刘学炎, 肖化云, 刘丛强, 等. 2007. 碳氮稳定同位素指示苔藓生境特征以及树冠对大气氮沉降的吸收. 地球化学, **36**(3): 286–294.
- 闵运江. 1997. 六安市区常见树附生苔藓植物及其对大气污染的指示作用研究. 城市环境与城市生态, **10**(4): 31–33.
- 田汉勤, 万师强, 马克平. 2007. 全球变化生态学: 全球变化与陆地生态系统. 植物生态学报, **31**(2): 173–174.
- 徐小锋, 田汉勤, 万师强. 2007. 气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响. 植物生态学报, **31**(2): 175–188.
- 张银龙, 陆亚芳, 王亚超. 2006. 大气污染梯度下树木附生苔藓植物生理生化指标的变化. 南京林业大学学报 (自然科学版), **30**(5): 5–9.
- 周广胜, 许振柱, 王玉辉. 2004. 全球变化的生态系统适应性. 地球科学进展, **19**(4): 642–649.
- Alves ES, Moura BB, Domingos M. 2008. Structural analysis of *Tillandsia usneoides* L. exposed to air pollutants in São Paulo City-Brazil. *Water, Air & Soil Pollution*, **189**: 61–68.
- Andrade JL, Nobel PS. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica*, **29**: 261–270.
- Barker MG, Pinard MA. 2001. Forest canopy research: Sampling problems and some solutions. *Plant Ecology*, **153**: 23–38.
- Barkman JJ. 1958. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Including a Taxonomic Survey and Description of their Vegetation Units in Europe. Assen: Koninklijke Van Gorcum & Comp. N. V.
- Barthlott W, Schmitt-Neuburg V, Nieder J *et al.* 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: A comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, **152**: 145–156.
- Bates JW, Bell JNB, Massara AC. 2001. Loss of *Lecanora conizaeoides* and other fluctuations of epiphytes on oak in S. E. England over 21 years with declining SO₂ concentrations. *Atmospheric Environment*, **35**: 2557–2568.
- Bates JW, McNeer PJ, McLeod AR. 1996. Effects of sulphur dioxide and ozone on lichen colonization of conifers in the Liphook Forest Fumigation Project. *New Phytologist*, **132**: 653–660.
- Bates JW, Roy DB, Preston CD. 2004. Occurrence of epiphytic bryophytes in a tetrad transect across southern Britain. 2. Analysis and modelling of epiphyte-environment relationships. *Journal of Bryology*, **26**: 181–197.
- Bates JW. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, **82**: 223–237.
- Benzing DH. 1990. Vascular Epiphytes. Cambridge: Cambridge University Press.
- Benzing DH. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: The significance of resident epiphytes. *Climatic Change*, **39**: 519–540.
- Brighigna L, Ravanello M, Minelli A, *et al.* 1997. The use of an epiphyte (*Tillandsia caput-medusae* Morren) as bioindicator of air pollution in Costa Rica. *Science of the Total Environment*, **198**: 175–180.
- Bruelvig IE. 1993. The epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* as a biomonitor of atmospheric nitrogen and sulphur deposition in Norway. *Environmental Monitoring and Assessment*, **26**: 27–47.
- Cao T, An L, Wang M, *et al.* 2008. Spatial and temporal changes of heavy metal concentrations in mosses and its indication to the environments in the past 40 years in the city of Shanghai, China. *Atmospheric Environment*, **42**: 5390–5402.
- Cao T, Wang M, An L, *et al.* 2009. Air quality for metals and sulfur in Shanghai, China: determined with moss bags. *Environmental Pollution*, **157**: 1270–1278.
- Cascante-Mañá A, Wolf JHD, Oostemeijer JGB, *et al.* 2006. Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology*, **7**: 520–532.
- Clark KL, Nadkarni NM, Gholz HL. 2005. Retention of inorganic nitrogen by epiphytic bryophytes in a tropical montane forest. *Biotropica*, **37**: 328–336.
- Clark KL, Nadkarni NM, Schaefer D, *et al.* 1998. Atmospheric deposition and net retention of ions by the canopy in a tropi-

- ical montane forest Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, **14**: 27–45.
- Cox PM, Betts RA, Jones CD, *et al*. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, **408**: 184–187.
- Coxson DS. 1991. Nutrient releases from epiphytic bryophytes in tropical montane rain forest (Guadeloupe). *Canadian Journal of Botany*, **69**: 2122–2129.
- Davies L, Bates JW, Bell JNB, *et al*. 2007. Diversity and sensitivity of epiphytes to oxides of nitrogen in London. *Environmental Pollution*, **146**: 299–310.
- Davis DD, McClenahan JR, Hultine RJ. 2001. Use of an epiphytic moss to biomonitor pollutant levels in southwestern Pennsylvania. *Northeastern Naturalist*, **8**: 379–392.
- Ellis CJ, Coppins BJ, Dawson TP. 2007. Predicted response of the lichen epiphyte *Lecanora populicola* to climate change scenarios in a clear air region of Northern Britain. *Biological Conservation*, **135**: 396–404.
- Ellis CJ, Coppins BJ. 2010. Integrating multiple landscape-scale drivers in the lichen epiphyte response: Climatic setting, pollution regime and woodland spatial-temporal structure. *Diversity and Distributions*, **16**: 43–52.
- Ellis CJ, Yahr R, Coppins BJ. 2009. Local extent of old growth woodland modifies epiphyte response to climate change. *Journal of Biogeography*, **36**: 302–313.
- Farmer AM, Bates JW, Bell JNB. 1991. Seasonal variations in acidic pollutant inputs and their effects on the chemistry of stemflow, bark and epiphyte tissues in three oak woodlands in NW Britain. *New Phytologist*, **118**: 441–451.
- Farmer AM, Bates JW, Bell JNB. 1992. Ecophysiological effects of acid rain on bryophytes and lichens // Bates JW, Farmer AM, eds. *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Oxford: Clarendon Press, 284–313.
- Foster P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, **55**: 73–106.
- Frahm JP, Klaus D. 2001. Bryophytes as indicators of recent climate fluctuations in Central Europe. *Lindbergia*, **26**: 97–104.
- Gair-Oliveira G, Dahman L, Palmqvist K, *et al*. 2005. Nitrogen uptake in relation to excess supply and its effects on the lichens *Evernia prunastri* (L.) Ach. and *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. *Planta*, **220**: 794–803.
- Gapeeva MV, Dobrov AV, Cheremisin EV. 2010. Prospects of using mosses (*Fontinalis antipyretica* Hedw. and *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Buch *et al*) as indicators of environmental contamination with heavy metals. *Russian Journal of Ecology*, **41**: 28–31.
- Gentry AH, Dodson CH. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **74**: 205–233.
- Gouk SS, He J, Hew CS. 1999. Changes in photosynthetic capability and carbohydrate production in an epiphytic CAM orchid plantlet exposed to super-elevated CO₂. *Environmental and Experimental Botany*, **41**: 219–230.
- Gradstein SR. 2008. Epiphytes of tropical montane forests: Impact of deforestation and climate change // Gradstein SR, Gansert D, Hommer J, eds. *The Tropical Mountain Forest: Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*. Göttingen: University of Göttingen Press, 51–65.
- Hamada N, Miyawaki H, Yamada A. 1995. Distribution pattern of air pollution and epiphytic lichens in the Osaka Plain (Japan). *Journal of Plant Research*, **108**: 483–491.
- Haro-Carrón X, Lozada T, Navarrete H, *et al*. 2009. Conservation of vascular epiphyte diversity in shade cacao plantations in the Chocó region of Ecuador. *Biotropica*, **41**: 520–529.
- Hauck M, Paul A, Gross S, *et al*. 2003. Manganese toxicity in epiphytic lichens: Chlorophyll degradation and interaction with iron and phosphorus. *Environmental and Experimental Botany*, **49**: 181–191.
- Hawskworth DL, Rose F. 1970. Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. *Nature*, **227**: 145–148.
- Hietz P. 1999. Diversity and conservation of epiphytes in a changing environment [EB/OL]. [2010-04-25]. <http://www.iupac.org/symposia/proceedings/phuke07/hietz.html>
- 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.
- Hofstede RGM, Wolf JHD. 1993. Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian upper montane rain forest. *Selbyana*, **14**: 37–45.
- Holz I, Gradstein RS. 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica: species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology*, **178**: 89–109.
- Jovan S, McCune B. 2006. Using epiphytic macrolichen communities for biomonitoring ammonia in forests of the greater Sierra Nevada, California. *Water, Air, & Soil Pollution*, **170**: 69–93.
- Krefth, Köster N, Küper W, *et al*. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia Yasuni, Ecuador. *Journal of Biogeography*, **31**: 1463–1476.
- Larsen RS, Bell JNB, James PW, *et al*. 2007. Lichen and bryophyte distribution on oak in London in relation to air pollution and bark acidity. *Environmental Pollution*, **146**: 332–340.
- Lasso E, Ackerman JD. 2003. Flowering phenology of *Werauhia sintenisii*, a bromeliad from the dwarf montane forest in Puerto Rico: An indicator of climate change. *Selbyana*, **24**: 95–104.
- Leinbeck RM, Balslev H. 2001. Species richness and abundance of epiphytic Arecaceae on adjacent floodplain and upland forest in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conser-*

- vation, **10** 1579– 1593.
- Li CR, Gan LJ, Xia K, *et al* 2002 Responses of carboxylating enzymes, sucrose metabolizing enzymes and plant hormones in a tropical epiphytic CAM orchid to CO₂ enrichment. *Plant Cell and Environment*, **25** 369– 377.
- Liu XY, Xiao HY, Liu CQ, *et al* 2007. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of moss *Haplocladum microphyllum* (Hedw.) Broth. for indicating growing environment variation and canopy retention on atmospheric nitrogen deposition. *Atmospheric Environment*, **41**: 4897– 4907.
- Loope L, Duever M, Herndon A, *et al* 1994. Hurricane impact on uplands and freshwater swamp forest: Large trees and epiphytes sustained the greatest damage during Hurricane Andrew. *BioScience*, **44** 238– 246.
- Loppi S, Corsini A. 2003. Diversity of epiphytic lichens and metal contents of *Parmelia caperata thalli* as monitors of air pollution in the town of Pistoia (C. Italy). *Environmental Monitoring and Assessment*, **86** 289– 301.
- Loppi S, Frati L, Paoli L, *et al* 2004. Biodiversity of epiphytic lichens and heavy metal contents of *Favoparmelia caperata thalli* as indicators of temporal variations of air pollution in the town of Montecatini Terme (central Italy). *Science of the Total Environment*, **326** 113– 122.
- Loppi S, Putorti E, Signorini C, *et al* 1998. A retrospective study using epiphytic lichens as biomarkers of air quality: 1980 and 1996 (Tuscany, central Italy). *Acta Oecologica*, **19** 405– 408.
- Lowman MD. 2001. Plants in the forest canopy: Some reflections on current research and future direction. *Plant Ecology*, **153** 39– 50.
- Lugo AE, Scatena FN. 1992. Epiphytes and climate change research in the Caribbean: A proposal. *Selbyana*, **13** 123– 130.
- 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.
- Mahy Y, Phillips OL. 2004. Tropical forests and global atmospheric change: A synthesis. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, **359** 549– 555.
- Mitchell RJ, Sutton MA, Truscott AM, *et al* 2004. Growth and tissue nitrogen of epiphytic Atlantic bryophytes: Effects of increased and decreased atmospheric N deposition. *Functional Ecology*, **18** 322– 329.
- Mitchell RJ, Truscott AM, Leith D, *et al* 2005. A study of the epiphytic communities of Atlantic oak woods along an atmospheric nitrogen deposition gradient. *Journal of Ecology*, **93** 482– 492.
- Monteiro JAF, Zotz G, Kömer C. 2009. Tropical epiphytes in a CO₂-rich atmosphere. *Acta Oecologica*, **35** 60– 68.
- Nadkarni NM, Solano R. 2002. Potential effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: An experimental approach. *Oecologia*, **131** 580– 586.
- Nadkarni NM. 1984. Biomass and mineral capital of epiphytes in an *Acer macrophyllum* community of a temperate moist coniferous forest, Olympic Peninsula, Washington State. *Canadian Journal of Botany*, **62** 2223– 2228.
- Nash TH, Wirth V. 1988. Lichens, Bryophytes and Air Quality. Berlin and Stuttgart: J. Cramer.
- Norby RJ, Sigal LL. 1989. Nitrogen fixation in the lichen *Lobaria pulmonaria* in elevated atmospheric carbon dioxide. *Oecologia*, **79** 566– 568.
- Nowak EJ, Martin CE. 1995. Effect of elevated CO₂ on nocturnal malate accumulation in the CAM species *Tillandsia ionantha* and *Crassula arborescens*. *Photosynthetica*, **31** 441– 444.
- Ong BL, Koh CKK, Wee YC. 1998. Effects of CO₂ on growth and photosynthesis of *Pyrosoma piloselloides* (L.) Price gametophytes. *Photosynthetica*, **35** 21– 27.
- Padmavathe R, Qureshi Q, Rawat GS. 2004. Effects of selective logging on vascular epiphyte diversity in a moist lowland forest of Eastern Himalaya, India. *Biological Conservation*, **119** 81– 92.
- Palmqvist K, Dahman L. 2006. Responses of the green algal foliose lichen *Platismatia glauca* to increased nitrogen supply. *New Phytologist*, **171** 343– 356.
- Pisani T, Paoli L, Gaggi C, *et al* 2007. Effects of high temperature on epiphytic lichens: Issues for consideration in a changing climate scenario. *Plant Biosystems*, **141** 164– 169.
- Pokkinen J, Kuusinen M, Mäkelä K, *et al* 1998. Mapping of the epiphytic lichens on conifers in Finland in the years 1985– 1986 and 1995. *Chemosphere*, **36** 1073– 1078.
- Pounds JA, Fogden ML, Campbell JH. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398** 611– 615.
- Pypker TG, Unsworth MH, Bond BJ. 2006. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest II. Field measurements at the branch and canopy scale. *Canadian Journal of Forest Research*, **36** 819– 832.
- Ranta P. 2001. Changes in urban lichen diversity after a fall in sulphur dioxide levels in the city of Tampere, SW Finland. *Annales Botanici Fennici*, **38** 295– 304.
- Schäfer C, Lüttge U. 1986. Effects of water stress on gas exchange and water relations of a succulent epiphyte *Kalanchoë uniflora*. *Oecologia*, **71** 127– 132.
- Showman RE. 1997. Continuing lichen recolonization in the upper Ohio River Valley. *The Bryologist*, **100** 478– 481.
- Sillett SC, McCune B, Peck JE, *et al* 2000. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications*, **10** 789– 799.
- Solomon S, Qin D, Manning M, *et al* 2007. Climate Change 2007: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press.

- Sparrius LB. 2007. Response of epiphytic lichen communities to decreasing ammonia air concentrations in a moderately polluted area of The Netherlands. *Environmental Pollution*, **146**: 375–379.
- Spom SG, BosMM, Gadstein SR. 2007. Is productivity of cacao impeded by epiphytes? An experimental approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **122**: 490–493.
- Still CJ, FosterPN, SchneiderSH. 1999. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*, **398**: 608–610.
- Szczepaniak K, Biziuk M. 2003. Aspects of the biomonitoring studies using mosses and lichens as indicators of metal pollution. *Environmental Research*, **93**: 221–230.
- Tahvanen S. 1998. Ultrastructural responses of the lichen *Bryoria fuscescens* to simulated acid rain and heavy metal deposition. *Annals of Botany*, **82**: 735–746.
- Taylor RJ, BellMA. 1983. Effects of SO₂ on the lichen flora in an industrial area, northwest Whatcom County, Washington. *Northwest Science*, **57**: 157–166.
- Tumer M, TanHTW, WeeYC, *et al*. 1994. A study of plant species extinction in Singapore: Lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology*, **8**: 705–712.
- van Dobben HF, Wolterbeek HT, Wamelink GWW, *et al*. 2001. Relationship between epiphytic lichens, trace elements and gaseous atmospheric pollutants. *Environmental Pollution*, **112**: 163–169.
- van Herk CM, Aptroot A, van Dobben HF. 2002. Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. *The Lichenologist*, **34**: 141–154.
- van Herk CM. 2001. Bark pH and susceptibility to toxic air pollutants as independent causes of changes in epiphytic lichen composition in space and time. *The Lichenologist*, **33**: 419–441.
- Vaz APA, Figueiredo R, Ribeiro RCL, Kerbauy GB. 2004. Photoperiod and temperature effects on in vitro growth and flowering of *P. pusilla*, an epiphytic orchid. *Plant Physiology and Biochemistry*, **42**: 411–415.
- Vellak K, Pääli J. 1999. Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: A comparison of old unmanaged and managed forests. *Biodiversity and Conservation*, **8**: 1595–1620.
- Wannaz ED, Carreras HA, Pérez CA, *et al*. 2006. Assessment of heavy metal accumulation in two species of *Tillandsia* in relation to atmospheric emission sources in Argentina. *Science of the Total Environment*, **361**: 267–278.
- Waring RH, Schlesinger WH. 1985. Forest Ecosystems: Concepts and Management. Orlando: Academic Press.
- Zechmeister HG, Dirnböck T, Hübner K, *et al*. 2007. Assessing airborne pollution effects on bryophytes: Lessons learned through long-term integrated monitoring in Austria. *Environmental Pollution*, **147**: 696–705.
- Zotz G, BaderMY. 2009. Epiphytic plants in a changing world: global change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany*, **70**: 147–170.
- Zotz G, Schmidt G. 2006. Population decline in the epiphytic orchid *Aspidistra principissa*. *Biological Conservation*, **129**: 82–90.

作者简介 宋亮,男,1984年生,博士研究生。主要从事附生植物对环境变化的响应及其生物指示作用的研究。
E-mail: songliang@xhbg.ac.cn
责任编辑 李凤芹