

长白山森林生态系统树附生苔藓植物分布与环境关系研究

郭水良^{1,2}, 曹 同¹

(1. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110015; 浙江师范大学生命与环境科学学院, 金华 321004)

摘要:应用除趋势典范对应分析(DCCA)、除趋势对应分析(DCA)对长白山不同森林类型 36 个样点的树生苔藓植物与环境关系的研究表明,海拔高度、树干离地面的高度、附生树的种类是影响树附生苔藓植物分布最重要的环境因子。树干倾斜度与倾斜方向也影响到苔藓在树干不同方向上的分布。

关键词:树附生苔藓植物;生态;除趋势典范对应分析(DCCA);除趋势对应分析(DCA)

Studies on relationships of epiphytic bryophytes and environmental factors in forest ecosystems in Changbai Mountain forests

GUO Shui-Liang^{1,2}, CAO Tong¹ (1. *Institute of Applied Ecology, Academia Sinica, Shenyang, 110015, China*; 2. *College of Life and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China*)

Abstract: Detrended canonical correspondence analysis (DDCA) and detrended correspondence analysis (DCA) were applied to study the relationships of the main epiphytic bryophytes and the environmental factors in 36 sites in the forest ecosystems in Changbai Mountains. The results showed that host species, place on trunks, canopy density, altitude, inclination angle and the direction of the host trunks are the five important factors influencing the distribution of epiphytic bryophytes.

Key words: epiphytic bryophyte; Ecology; DCCA; DCA

文章编号:1000-0933(2000)06-0922-10 中图分类号:Q948.12 文献标识码:A

森林生态系统中,树生苔藓植物种类、群落类型多样,分布式样千变万化,这内含着树附生苔藓植物与森林立地条件、附生树种(Host tree 或 Phorophytes)、树龄、树干上位置高度、树皮性质以及地质历史间的复杂关系。因此,对树附生苔藓植物生态学研究受到众多苔藓学家的重视。

Quarterman 研究表明,树龄对树干附生苔藓的相对优势度影响明显。树龄增加,树皮的性质、苔藓植物间的竞争关系会发生变化,苔藓植物定居树干的机会也会增加^[1]。Hoffman 与 Kazmierski 的研究表明,树附生苔藓群落能够指示环境条件^[2]。Iwatsuki 研究发现,同龄同一树种不同植株树干上的附生苔藓植物群落受到了湿度、光照和地形等环境因子的影响^[3]。Slack 研究了东北美附生苔藓植物对附生树的专一性现象,并系统地回顾了在此以前附生苔藓植物生态学的研究概况,指出树干上的高度位置对苔藓植物的附生影响极为明显,树干位置的高度不同,树皮的含水量、周围的光照强度、CO₂、温度等会有差异,进而影响到苔藓分布的差异。树皮 pH 值其缓冲能力、持水性能、树胶、单宁存在与否以及树皮硬度等对附生苔藓植物的分布也有重要影响,大尺度的气候条件也会影响某一地区的树生苔藓群落组成^[4]。McCune 与 Antos

基金项目:中国科学院资源与环境重点资助研究项目(KZ952-J1-022)、国家自然科学基金资助项目(39770139)与中国科学院长白山森林生态系统定位研究开放站资助项目

收稿日期:1998-11-26;修订日期:1999-05-10

作者简介:郭水良(1964~),男,浙江平湖人,博士,教授。主要从事植物系统分类学和植物生态学的教学与科研工作。

应用极点排序(PO)、主成分分析(PCA)、对应分析(RA)研究了美国蒙太那州 Swan 山谷的树附生植物群落,以样地为单位,分别以维管植物与树附生植物盖度为指标,对样地进行排序,同时也以树附生苔藓植物为对象进行排序分析,结果认为苔藓植物对环境条件的反应不同于维管植物^[5]Mccune 研究表明森林中的树附生植物有三个明显的空间与时间上序列:一定样地中不同树干高度上的附生植物组成上有别,森林年龄相同但湿度条件不同的样地中苔藓组成有别,一定样地的森林随着年龄变化附生植物组成发生变化^[6]。Peck 等通过对加拿大查尔顿王子群岛温泉岛 3 种木本植物上的附生苔藓植物的研究发现,树附生苔藓植物在排序图上的位置与树上高度相对应,在垂直梯度上附生苔藓植物组成的变化与大的气候及森林演替梯度相平行^[7]。Trynoski 等研究了树的不同高度与方向对苔藓植物分布的影响,表明某些苔藓种类对所附生的树种有选择性,多数苔藓植物偏生于树上某一高度,不同方向也以对苔藓植物分布产生影响,仅在杨树上发现附生苔藓植物盖度随着树的直径增大而增高^[8]。Schmitt 等研究了北卡罗里洲南蓝谷山区与纽约 Adirondack 山区附生苔藓与地衣对附生树的专一性,发现极少有某一附生植物对树有选择,但是苔藓、地衣群落或苔藓地衣群落类型明显表现出树附生树种的专一性倾向^[9]。

与国外相比,我国很少见有关于树附生苔藓生态研究的工作报道。长白山是我国东北名山,森林生态系统类型复杂,垂直分带明显,不同的森林生态系统中,附生苔藓种类繁多^[10,11],定量研究并揭示长白山地区树附生苔藓植物分布与生态环境的关系,将为我国在这一领域开展工作积累资料。高谦、曹同、Koponen 等已对长白山苔藓区系与分布概况进行过研究^[10,11],选择这一地区研究树附生苔藓植物的生态学,有较好的工作基础。

除趋势典范对应分析(DCCA)能够同时在一排序图上定量地展示种类、环境因子、样点 3 个对象间的关系,比 PO、PCA、RA 有明显的优势^[21]。在缺乏环境数据矩阵的情况下,除趋势对应分析(DCA)也是一种有效的分析样本关系的排序方法^[12]。本研究采用这两种方法,试图在同一排序图上展示附生苔藓分布与海拔、树上位置、树种、郁闭度等环境因子间的关系,阐明同一立地条件下不同树种以及同一树种在不同立地条件下附生苔藓植物组成的差异。

2 研究方法

2.1 野外调查

长白山地区地质、气候及植被等自然概况见有关文献^[10,11,13,14]。

在长白山北坡与东坡不同海拔高度和植被类型中,设立 $20 \times 20 \text{m}^2$ 的样点 36 个(见表 1),调查样点中胸径大于 15cm 的每一棵树的附生苔藓植物。调查树附生苔藓时,在距离地面 20、100、140cm 处的树干上均按苔藓分布较多的一面设立 3 个面积为 $20 \times 20 \text{cm}^2$ 的样点,样方内苔藓植物盖度计测应用网格法。即用一面积为 $20 \times 20 \text{cm}^2$ 的铁筛,铁筛进一步用细线分成 $2.22 \times 2.22 \text{cm}^2$ 的小格 81 个,调查时计测苔藓植物在网格线交叉处出现的次数,以此计算每棵树上苔藓植物在 3 个高度上的平均盖度^[15]。36 个样点共调查 506 株树。对样点中的主要树种在 3 个高度采集树皮,重量法测定不同位置树皮含水量,记录海拔高度,目测林冠郁闭度。

长白山地区二道白河镇海拔 690m 处有几片美人松(*Pinus sylvestriiformis*)纯林,为同龄级树林,树龄在 40a 左右,美人松分布均匀,林内郁闭度为 0.68 左右,土壤含水量测定值为 40.33%,树干上的附生苔藓植物以金灰藓(*Pylaisiella polyantha* (Hedw.) Grout.) 为主,伴有少量的中华缩叶藓(*Ptychomitrium sinense* (Mitt.) Jaeg.) 及中华木衣藓(*Drummondia sinensis* C. Müll.)。野外调查发现,林内不少树干有不同程度和方向的倾斜。为分析树干倾斜对金灰藓分布的影响,在该林内设立样点,记录直径大于 15cm 的每一株树干东、南、西、北 4 个方向离树基 30、70、110cm 三个高度处的金灰藓盖度,每株美人松树上测定 12 个点,每点调查 $20 \times 20 \text{cm}^2$ 样方内的金灰藓盖度,盖度计测方法同前所述,目测调查树的倾斜角度和方向。

为分析树皮含水量对苔藓分布的影响,对不同森林类型中的主要树种树皮含水量进行测定,树皮取自离树基 20cm、100cm、140cm 3 个高度。

采集样方内数据苔藓标本,回实验室鉴定到种,苔藓的学名参考中国和东北苔藓有关文献^[10,11,15~20]。

2.2 苔藓植物分布与环境关系分析

2.2.1 树附生苔藓植物分布与环境关系的 DCCA 研究 DCCA 分析需要样点-种类数据矩阵和样点-环境因子数据矩阵,为了解树上不同高度对苔藓分布的影响,将每一个样点按树上的 3 个高度进一步划分成 3 个小样点,个别样点树干中、上部样方没有苔藓分布,故总计有 96 个小样点(为方便起见,以下仍称样点)。以样点林冠郁闭度、海拔高度、树干上的位置高度以及胸径超过 15cm 的树的株数作为 DCCA 运算的环境指标。计算前,首先以样点为单位,对树种株数进行总和和标准法,再对 96 个样点的环境指标采用最大值标准化处理。在每一个样点中,计算每一种附生苔藓植物的总盖度,以样点为单位,对每一种苔藓植物盖度进行总和和标准化。DCCA 分析采用国际通用生态软件 CANOCO3.12 计算,应用 CANODRAW3.0 作出树附生苔藓类与环境因子关系的二维排序图。

2.2.2 苔藓分布与树种关系的 DCA 研究 为进一步分析苔藓分布与树种的关系,以附生树种为对象,以树上的附生苔藓为指标,应用 DCA 分析同一立地条件下不同树种及不同海拔高度的同一树种附生苔藓的组成差异。

1~5 号样点均在中国科学院长白山定位研究站 1 号标准样地中,这 5 个样点立地条件一致,因此,树上苔藓分布的差异,主要与树种有关,以 1~5 号样点中直径大于 15cm 的每棵树为排序对象,以树干上 3 个不同高度的附生苔藓植物盖度为指标,在树干上不同高度的同一种苔藓植物分别给予编号。排序分析时,以开平方法对种类盖度数据进行标准化处理。共包括红松、色木槭、紫椴、水曲柳、蒙古栎 5 种 65 棵树。

分布于 740~1210m 间的 14 个样点立地条件差异明显,以这 14 个样点中的红松树种为排序对象,以样点中红松树干每个高度上附生苔藓盖度的平均值为指标,应用 DCA 进行排序,分析同一树种在不同海拔高度上的附生苔藓植物群落组成差异。

2.2.3 树干倾斜度对苔藓分布影响 基于野外调查数据,统计不同倾斜方向与倾斜角度对树干东、南、西、北 4 个方向、3 个不同高度位置的苔藓盖度影响。

3 结果与分析

于 1998 年 7 月 23 日至 9 月 10 日,对长白山地区 36 个样点树附生苔藓进行调查,共鉴定到藓类植物 21 科 54 属 98 种,苔类植物 10 科 13 属 16 种。

3.1 树附生苔藓植物分布与环境关系的 DCCA 分析

对 36 个样点中盖度大于 1% 的苔藓进行 DCCA 分析,共有 55 种苔藓植物。55 种苔藓植物在 36 个样点不同树种的不同高度上盖度分布表因篇幅有限存查。55 种苔藓植物与树种、海拔高度、树上位置关系的 DCCA 分析结果见图 1。

DCCA 前三个轴的特征值分别为 0.665、0.410 和 0.205,环境因子轴与种类排序轴之间的相关系数,分别为 0.967、0.870 和 0.855,这说明排序能够较好地反映种类与环境间的关系^[21]。

表 3 说明,在 DCCA 排序图中,与第一排序轴(水平轴)关系最大的是海拔高度(hb),达 0.9046,海拔高度这一因子对树附生苔藓植物分布的影响主要是通过温度、雨量等来实现的。与第二排序轴(垂直轴)相关系数最大的为附生藓类在树上的高度(gd),为 0.8021。郁闭度与第一轴也有较大的相关性,为负相关,表明郁闭度对附生苔藓分布也有影响。从与第一轴与第二轴的相关系数大小分析,海拔高度与树上的位置是影响长白山地区附生苔藓植物分布最为重要的环境因子。

树种类对苔藓植物的分布也有影响,与第一轴相关性较大的有岳桦(yf)、落叶松(ly)、鱼鳞云杉(yf),分别为 0.6867、0.4665、0.2296;红松、紫椴、色木槭、大青杨、蒙古栎也与第一轴相关性较大,但为负相关,相关系数分别为 -0.6579、-0.6074、-0.5551、-0.3303 以及 -0.3634;美人松、红皮云杉、枫桦在调查 36 个样点中出现的概率小,故对长白山地区树附生苔藓的分布影响不明显。

图 1 从整体上反映了 55 种苔藓植物分布与海拔、树种、树上位置的关系。沿第一排序轴(水平),从左到右,海拔由低向高,位于左侧的小羽藓(25)、反齿藓(21)、欧洲凤尾藓(6)、鼠尾藓(37)、小青藓(34)、牛舌藓(24)、粗肋细罗藓(23)、羊角藓(28)等反映出它们低海拔的分布特点,位于右侧的白齿藓(17)、木灵藓(16)、毛尖柔荑藓(15)等表现出高海拔的分布趋势。而介于这两类之间的种类例如曲尾藓(2)、东亚曲尾藓(1)、卷叶灰藓(47)、多蒴曲尾藓(4)分布并不局限于低或高的海拔地段。

表 1 长白山 36 个样点的生境及种子植物群落类型

Table 1 Data of enviromental factors in 36 sites in main ecological systems in Changbai Mountain

样点 Sites	海拔(m) Altitude (m)	冠层郁闭度 Canopy density	在长白山地 区的位置 Locations	森林植被主要组成(胸径>15cm 的树种及株数) Main components of forests (including tree species and number of individual with diameter over 15cm)
1	740	0.80	北坡	红松(7)+色木槭(1)+水曲柳(1)+紫椴(1)
2	740	0.80	北坡	红松(6)+蒙古栎(4)+水曲柳(2)+紫椴(1)
3	740	0.80	北坡	红松(8)+色木槭(2)+水曲柳(1)+紫椴(1)
4	740	0.80	北坡	红松(5)+色木槭(6)+水曲柳(1)+紫椴(1)
5	740	0.82	北坡	红松(6)+色木槭(5)+水曲柳(3)+紫椴(2)+蒙古栎(1)
6	740	0.65	北坡	白桦(3)+大青杨(4)
7	740	0.65	北坡	白桦(9)
8	1100	0.85	北坡	红松(12)+臭冷杉(7)+鱼鳞云杉(4)+紫椴(1)
9	1100	0.80	北坡	臭冷杉(5)+红松(3)+鱼鳞云杉(2)+落叶松(2)
10	900	0.80	北坡	红松(5)+臭冷杉(3)+大青杨(3)+蒙古栎(2)+紫椴(1)+色木槭(1)
11	900	0.85	北坡	红松(6)+臭冷杉(5)+落叶松(2)+大青杨(3)+鱼鳞云杉(1)
12	1000	0.85	北坡	臭冷杉(12)+红松(2)+水曲柳(1)+紫椴(1)+色木槭(1)
13	1000	0.85	北坡	红松(4)+臭冷杉(7)+色木槭(4)+紫椴(1)
14	1210	0.25	东坡	落叶松(7)
15	1100	0.70	北坡	臭冷杉(10)+落叶松(2)+枫桦(2)+红松(2)
16	1220	0.15	东坡	落叶松(6)
17	1200	0.75	北坡	鱼鳞云杉(7)+臭冷杉(4)+落叶松(4)+大青杨(3)+红皮云杉(4)+红松(3)+枫桦(1)
18	1000	0.85	北坡	臭冷杉(5)+红松(4)+鱼鳞云杉(1)+紫椴(2)
19	1960	0.40	北坡	岳桦(8)
20	1830	0.50	北坡	岳桦(7)+落叶松(4)
21	1905	0.50	北坡	岳桦(6)+落叶松(5)
22	1970	0.50	北坡	岳桦(8)
23	1895	0.52	北坡	岳桦(8)
24	1680	0.85	北坡	臭冷杉(10)+鱼鳞云杉(7)+花楸(3)+岳桦(1)
25	1678	0.66	北坡	臭冷杉(3)+鱼鳞云杉(1)+岳桦(1)+花楸(1)
26	1580	0.80	北坡	鱼鳞云杉(6)+落叶松(2)+臭冷杉(1)+岳桦(1)
27	1440	0.87	北坡	臭冷杉(8)+鱼鳞云杉(3)+落叶松(2)+大青杨(2)+岳桦(1)
28	1500	0.80	北坡	鱼鳞云杉(6)+臭冷杉(5)+落叶松(4)
29	1525	0.87	北坡	臭冷杉(5)+落叶松(4)+鱼鳞云杉(3)
30	1740	0.60	北坡	落叶松(6)+岳桦(4)
31	1700	0.75	北坡	臭冷杉(7)+岳桦(4)+落叶松(3)
32	1520	0.80	北坡	臭冷杉(3)+鱼鳞云杉(3)+落叶松(3)+岳桦(2)+花楸(1)+大青杨(1)
33	690	0.70	北坡	美人松(42)
34	1200	0.50	东坡	落叶松(8)
35	1120	0.50	东坡	落叶松(11)
36	1945	0.60	东坡	落叶松(18)

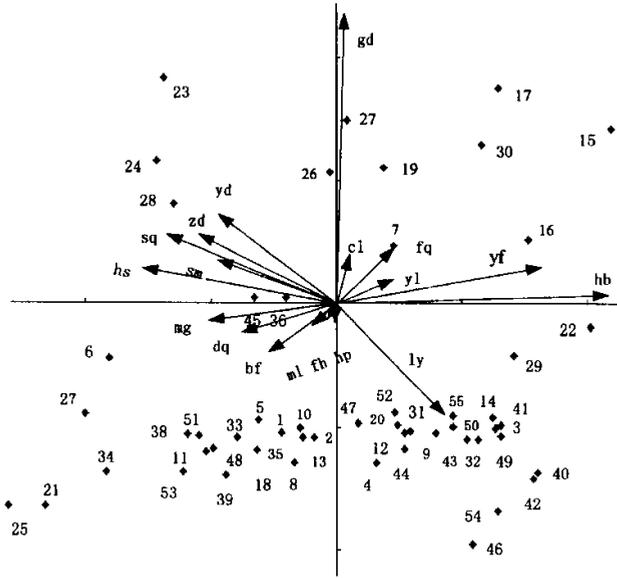


图1 长白山主要生态系统 55 种主要树附生苔藓植物与环境关系的 DCCA 二维排序图

Fig. 1 DCCA two-dimensional ordination diagram of the relationships of 55 epiphytic bryophytes with environmental factors in the main forest ecosystems in Changbai Mountains

* 图 1 中序号所代表的苔藓植物见表 2. Bryophyte species 1~55 are listed in table 2. bf=白桦, cl=臭冷杉, dq=大青杨, fh=枫桦, fq=花楸, gd=树上高度, hb=海拔, hs=红松, hp=红皮云杉, ly=落叶松, mg=蒙古栎, ml=美人松, sm=色木槭, sq=水曲柳, yd=郁闭度, yf=岳桦, yl=鱼鳞云杉, zd=紫椴. bf=*Betula platyphylla*, cl=*Abies nephrolepis*, dq=*Populus ussuriensis*, fh=*Betula castata*, gd=position on the trunk, hb=altitude, hs=*Pinus koraiensis*, hp=*Picea koraiensis*, ly=*Larix olgensis*, mg=*Quercus mongolica*, ml=*Pinus densiflora* var. *sylvestriflora*, sm=*Acer mono*, sq=*Fraxinus mandshurica*, yd=canopy density, yf=*Betula ermanii*, yl=*Abies jezeensis* var. *komarovii*, zd=*Tilia amurensis*.

沿第二排序轴(垂直轴),反映了苔藓植物在树上的分布位置特点。由下向上,苔藓在树上的分布表现为由基部向中部、上部变化趋势。图中,偏叶金灰藓(46)^[23]、绒苔(54)、反齿藓(21)、细叶小羽藓(25)、日本羽苔(52)、扁枝藓(18)、鞭枝疣灯藓(13)、东亚绢癣(39)、节齿绢癣(40)、拟垂枝藓(49)、扁灰藓(43)、塔藓(50)、腐木藓(44)、多蒴曲尾藓(4)、曲尾藓(2)、东亚曲尾藓(1)、尖叶提灯藓(11)、刺叶提灯藓(9)、粗枝藓(48)、青藓(33)、乌苏里疣灯藓(14)、鼠尾藓(37)和弯叶灰藓(47)等位于排序图基部,表明它们多附生于树的基部;粗肋细罗藓(23)、白齿藓(17)、中华木衣藓(15)、小多枝癣(27)、羽平藓(19)、多枝藓(26)、牛舌藓(24)、黄羽藓(30)等在图的上侧,表明这类苔藓植物倾向于生于树的中、上部;直毛藓(7)、羊角藓(28)、金灰藓(45)、鲜美喙藓(36)、木灵藓(16)介于上述两者之间,表明它们的分布或多生于树干中部或从基部至中部均有,在树干上的分布对高度的要求并不严格。

根据苔藓种类与各树种间(环境因子)的位置关系,图 1 清楚地反映出附生苔藓分布与树种间的关系。相对来讲,与岳桦(yf)联系密切的苔藓种类有木灵藓(16)、毛尖柔齿藓(22)、中华木衣藓(15)、毛尖羽藓(22),与臭冷杉(cl)、鱼鳞云杉(yl)、花楸(fq)联系密切的种类有直毛藓(7)、羽平藓(19)、多枝藓(26)、小多枝藓(26)、白齿藓(17)、黄羽藓(30),与紫椴(zd)、水曲柳(sq)、色木槭(sm)等联系较为密切的有羊角藓(28)、牛舌藓(24);金灰藓(45)、鲜美喙藓(36)与低海拔的红松(hs)及阔叶树种白桦(bf)、大青杨(dq)、色木槭(sm)联系最为密切。图 1 中,右下侧附生苔藓种类与落叶松(ly)的关系最为密切,其次是与岳桦(yf)、鱼鳞云杉(yl)、花楸(fq)和臭冷杉(cl)等,偏生于高海拔树干的基部。位于图 1 左下侧的苔藓种类与左侧方向

的树种大青杨(dq)、蒙古栎(mg)、白桦(bf)、红松(hs)、水曲柳(sq)、紫椴(zd)、色木槭(sm)等阔叶树种联系密切,偏生于低海拔树干的基部。

表 2 DCCA 排序图中序号所代表的苔藓种类

Table 2 List of bryophytes in the ordination plot of DCCA

序号 No.	种类	Species	序号 No.	种类	Species
1	东亚曲尾藓	<i>Dicranum japonicum</i> Mitt.	29	毛尖羽藓	<i>Thuidium philibertii</i> Limp.
2	曲尾藓	<i>D. scoparium</i> Hedw.	30	黄羽藓	<i>T. pycnothallum</i> (C. Müll.) Par.
3	棕色曲尾藓	<i>D. fuscescens</i> Turn subsp. <i>congestum</i> (Brif.) Kindb.	31	羽藓	<i>T. cymbifolium</i> (Doz. et Molk) Doz. et Molk
4	多蒴曲尾藓	<i>D. majus</i> Turn.	32	钩枝镰刀藓	<i>Drepanocladus uncinatus</i> (Hedw.) Warnst.
5	卷叶凤尾藓	<i>Fissidens dubius</i> P. Beauv.	33	青藓	<i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) B. S. G.
6	欧洲凤尾藓	<i>F. osmundoides</i> Hedw.	34	小青藓	<i>B. pygmaeum</i> Tak.
7	直毛藓	<i>Orthodicranum montanum</i> (Hedw.) Loesk.	35	美喙藓	<i>Eurhynchium eustegium</i> (Besch.) Dix.
8	异叶提灯藓	<i>Mnium heterophyllum</i> (Hook.) Schwaegr	36	鲜美喙藓	<i>E. pulchellum</i> (Hedw.) Jenn.
9	刺叶提灯藓	<i>Mnium spinosum</i> (Voit.) Schwaegr.	37	鼠尾藓	<i>Myuroclada maximowiczii</i> (Broszcz.) Steer. et Schof.
10	长齿匍灯藓	<i>Plagiomnium drummondii</i> (Bruch. et Schimp.) T. Kop.	38	尖叶绢藓	<i>Entodon sullivantii</i> var. <i>versicolor</i> fide R. L. Hu
11	尖叶匍灯藓	<i>P. cuspidatum</i> (Hedw.) T. Kop.	39	东亚绢藓	<i>E. luridus</i> (Griff.) Jaeg.
12	侧叶匍灯藓	<i>P. maximowiczii</i> (Lindb.) T. Kop.	40	节齿绢藓	<i>E. scabridens</i> Lind.
13	鞭枝疣灯藓	<i>Trachycystis flagellaris</i> (Sull. et Lesq.) Lindb.	41	棉藓	<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) B. S. G.
14	乌苏里疣灯藓	<i>T. ussuriensis</i> (Regel. et Munck.) T. Kop.	42	毛尖棉藓	<i>P. piliferum</i> (Sw.) B. S. G.
15	中华木衣藓	<i>Drummondia sinensis</i> C. Müll.	43	扁灰藓	<i>Breidleria pratensis</i> (Hartm.) Loesk.
16	木灵藓	<i>Orthotrichum affine</i> Schrad. ex Brid.	44	腐木藓	<i>Callicladium haldanianum</i> (Grev.) Crum.
17	白齿藓	<i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) B. S. G.	45	金灰藓	<i>Pylaisiella polyantha</i> (Hedw.) Grout.
18	扁枝藓	<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) B. S. G.	46	偏叶金灰藓	<i>P. facalata</i> (B. S. G.) Ando.
19	羽平藓	<i>Neckera pennata</i> Hedw.	47	弯叶灰藓	<i>Hypnum hamulosum</i> Bruch. & Schimp.
20	树藓	<i>Pleuroziopsis ruthenica</i> (Weinm.) Kindb.	48	粗枝藓	<i>Gollania varians</i> (Mitt.) Broth.
21	反齿藓	<i>Anacamptodon latidens</i> (Besch.) Broth.	49	拟垂枝藓	<i>Rhytidadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.
22	毛尖柔齿藓	<i>Habrodon piliferus</i> Card.	50	塔藓	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B. S. G.
23	粗肋假细罗藓	<i>Pseudoleskeella nervosa</i> (Brid.) Nyl.	51	光萼苔	<i>Porella platyphylla</i> (L.) Lindb.
24	牛舌藓	<i>Anomodon minor</i> (Hedw.) Fuernr.	52	日本羽苔	<i>Plagiochila sciophila</i> Nees
25	细叶小羽藓	<i>Haplocladium microphyllum</i> (Hedw.) Broth.	53	心叶管口苔	<i>Solenostoma cordifolium</i> (Hook.) Steph.
26	多枝藓	<i>Haplohymenium sieboldii</i> (Doz. et Molk.) Dozet Molk.	54	绒苔	<i>Trichocolea tomentella</i> (Ehrh.) Dumort.
27	小多枝藓	<i>H. triste</i> (Ces.) Kindb.	55	毛叉苔	<i>Apometzgeria pubescens</i> Kuwah.
28	羊角藓	<i>Herpetineuron toccoe</i> (Sull. et Lesq.) Card.			

3.2 苔藓分布与树种关系的 DCA 分析

以树附生苔藓盖度为指标,对 1~5 号样点中直径大于 15cm 的每一棵树的 DCA 排序结果见图 2。图 2 中,红松明显地与其他 4 种阔叶树相区别,而紫椴、水曲柳、蒙古栎与色木槭这 4 个阔叶树种没有形成明显的区别。说明红松与阔叶树树干上附生苔藓种类区别明显。统计表明,红松树干上金灰藓、直毛藓的盖度远大于阔叶树种,而阔叶树树干上的牛舌藓、欧洲凤尾藓、鼠尾藓、羊角藓等盖度远大于红松,4 种阔叶树的附生苔藓组成比较一致(见表 4)。

表 3 环境变量与 DCCA 第一排序轴与第二排序轴的相关系数
Table 3 Correlation coefficients of environment variables with the first two axes of DCCA

环境因子 Environmental factors	红松	色木槭	水曲柳	紫椴	蒙古栎	大青杨	白桦	臭冷杉	鱼鳞云杉
第一轴	-0.6579	-0.4041	-0.5551	-0.6074	-0.3634	-0.3303	-0.2701	0.0399	0.2296
第二轴	0.0618	0.0685	0.1328	0.1021	-0.0309	-0.0765	-0.1119	0.1006	0.0772
环境因子	落叶松	红皮云杉	岳桦	花楸	枫桦	美人松	海拔	树上高度	郁闭度
第一轴	0.4665	-0.0002	0.6867	0.1812	-0.0195	-0.0381	0.9046	0.0329	-0.4956
第二轴	-0.2432	-0.0161	0.0751	0.0956	-0.0496	-0.0599	0.0174	0.8021	0.1486

表 4 样点 1~5 号中红松等 5 种树种上的主要苔藓植物盖度(%)

红松 <i>Pinus koraiensis</i>			色木槭 <i>Acer mono</i>			紫椴 <i>Tilia amurensis</i>					
苔藓 Bryophytes	盖度 Cover		苔藓 Bryophytes	盖度 Cover		苔藓 Bryophytes	盖度 Cover				
	下	中	上	下	中	上	下	中	上		
金灰藓	76.83	11.73	3.91	牛舌藓	53.92	85.10	78.25	牛舌藓	33.20	47.40	37.90
直毛藓	2.63	0.00	0.00	欧洲凤尾藓	30.3	0.53	0.15	欧洲凤尾藓	26.60	9.00	4.00
毛尖羽藓	2.34	0.00	0.00	鼠尾藓	10.32	0.00	0.00	羊角藓	16.00	28.50	16.50
羊角藓	0.87	0.00	0.00	羊角藓	0.55	0.25	0.00	光萼苔	7.25	0.00	0.00
欧洲凤尾藓	0.10	0.00	0.00	尖叶提灯藓	0.45	0.00	0.00	鼠尾藓	6.00	0.00	0.00
多枝藓	0.03	0.00	0.00	扁灰藓	0.30	0.00	0.00	扁灰藓	3.00	0.00	0.00
小毛羽藓	0.03	0.00	0.00	小多枝藓	0.10	0.00	0.00	鞭枝疣灯藓	1.00	0.00	0.00
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>			蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>								
苔藓种类 Bryophytes	盖度 Cover		苔藓种类 Bryophytes	盖度 Cover							
	下 Base	中 Middle	上 Upper	下 Base	中 Middle	上 Upper					
牛舌藓	30.53	66.87	59.37	鼠尾藓	95.00	0.00	0.00				
鼠尾藓	25.53	7.00	0.00	羊角藓	5.00	0.00	0.00				
欧洲凤尾藓	17.67	4.00	0.00	牛舌藓	3.00	10.00	5.00				
光萼苔	9.00	0.00	0.00	欧洲凤尾藓	2.00	5.00	1.00				
细枝青藓	7.00	0.00	0.00	金灰藓	1.00	0.00	0.00				
扁灰藓	6.07	0.00	0.00								
尖叶提灯藓	2.53	0.00	0.00								

以树干苔藓植物盖度为指标,对 14 个样点中的红松进行 DCA 排序见图 3。图 3 表明,不同海拔高度的红松,苔藓植物分布有明显差异。而同一海拔段的红松树干,苔藓植物组成比较接近。例如,1~5 号样地中的红松树干上,以金灰藓为主,而处于海拔 1210m 处的红松,附生苔藓以直毛藓、多蒴曲尾藓、长齿匍灯藓、羽平藓为主(见表 5)。

图 2、图 3 说明,影响树附生苔藓种类与盖度分布,既与树种有关,也与立地条件有关,是两种因素综合作用的结果。

对不同海拔高度的部分树种的树皮含水量进行了测定(测定株数在 3~5 株),结果见表 6。不同树种树皮含水量存在明显差异,这与不同树种的树皮蓄水能力不同有关,树皮含水量的差异是影响苔藓植物分布的一个重要因素。

3.3 树干倾斜度对苔藓分布的影响。

统计不同树干斜度对树干上金灰藓的分布影响,结果见图 4。图 4 表明,树的倾斜对树干苔藓分布影响极为明显。任何一种方向的倾斜产生近地面的一面(背光面)与远地面的一面(向光面),结果使远地面的苔藓分布明显增加,而近地面的苔藓盖度减少。对苔藓盖度的影响,树干中、上部的表现更为明显。Pitkin 也发现倾斜的树干的下侧很少有苔藓植物生长^[22]。

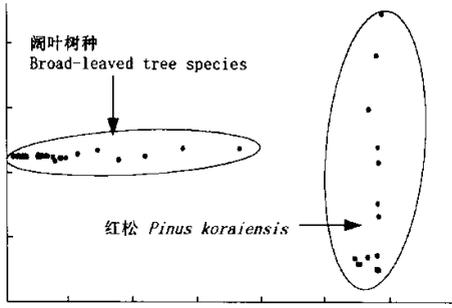


图 2 基于树生苔藓盖度的 1~5 号样点树株的 DCA 排序

Fig. 2 DCA ordination of individuals of tree species in site 1~5 based on coverages of epiphytic bryophytes

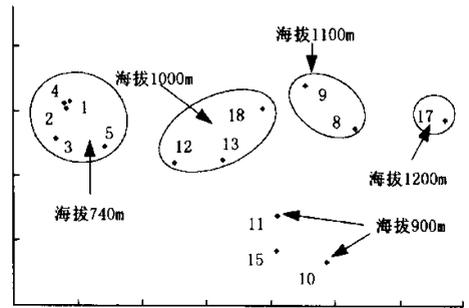


图 3 基于树生苔藓盖度的 14 个样点红松的 DCA 排序

Fig. 3 DCA ordination of *Pinus koraiensis* in 14 sites based on coverages of epiphytic bryophytes

注:图中 14 个样点情况见表 1。Note: 14 sites are listed in Table 1.

表 5 不同条件下红松树干的主要附生苔藓植物盖度(%)

Table 5 Coverages of epiphytic bryophytes of *Pinus koraiensis* under different conditions

苔藓种类 Bryophytes	海拔 Altitude 740m			苔藓种类 Bryophytes	海拔 Altitude 1210m		
	下 Base	中 Middle	上 Upper		下 Base	中 Middle	上 Upper
金灰藓	76.83	11.73	3.91	直毛藓	18.52	18.52	13.17
直毛藓	2.63	0.00	0.00	多蒴曲尾藓	14.81	0.00	0.00
毛尖羽藓	2.34	0.00	0.00	长齿匍灯藓	86.4	0.00	0.00
羊角藓	0.87	0.00	0.00	金灰藓	7.00	1.64	2.88
欧洲凤尾藓	0.10	0.00	0.00	羽平藓	0.00	22.16	7.01
多枝藓	0.03	0.00	0.00	刺叶提灯藓	5.35	0.00	0.00

表 6 不同条件下部分树种的树皮含水量(%)

Table 6 Water contents of trunk bark of some tree species under different conditions

树种 Tree species	上 Upper	中 Middle	下 Base
海拔 740m 处(北坡) on north slope at 740m.			
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	21.03	20.52	47.05
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	23.51	24.44	45.68
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	49.14	49.80	64.76
色木槭 <i>Acer mono</i>	20.77	39.65	40.20
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	—	6.24	22.39
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	16.07	18.07	23.09
海拔 1830m 处岳桦林(北坡) <i>Betula ermanii</i> forest on north slope at 1830m.			
岳桦 <i>Betula ermanii</i>	12.98	13.08	19.69
落叶松 <i>Larix olgensis</i>	14.82	18.68	19.87
海拔 1200m 处落叶松林(东坡) <i>Larix olgensis</i> forest on east slope at 1200m.			
落叶松 <i>Larix olgensis</i>	8.44	11.27	19.43

万方数据

对倾斜(树干与地面角度在 89~76°之间)树干上、下两面树皮的含水量进行测定,并与直立树干的树

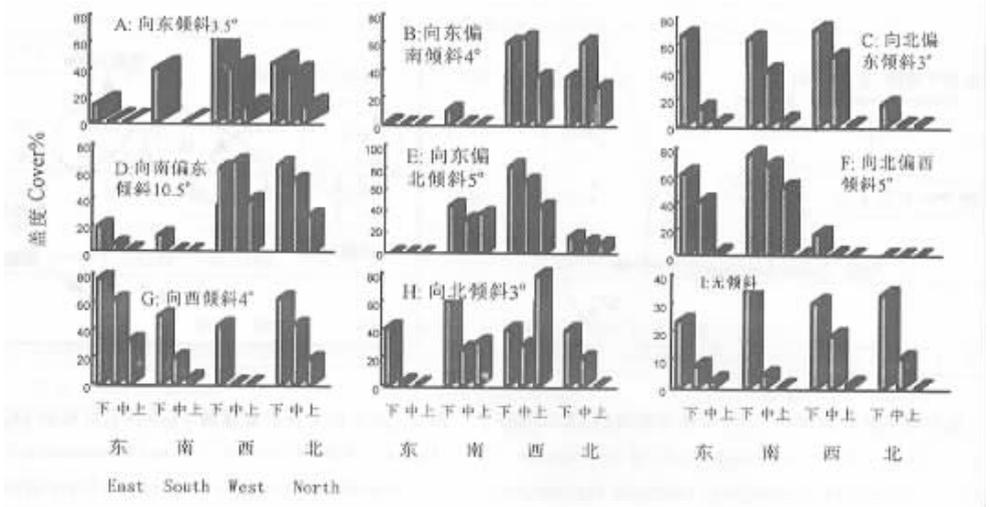


图 4 美人松树干倾斜对金灰藓盖度的影响

Fig. 4 Influences of inclination of trunk of *Pinus densiflora* var. *sylvestriiformis* on the distribution of *Pylaisiella polyantha*

皮含水量进行了比较,两种类型各测定 5 株,取样高度分别离树基 30、70、100cm。测定结果见表 7。

表 7 美人松树皮的含水量(%)

Table 7 Water content of trunk bark of *Pinus densiflora* var. *sylvestriiformis* under different conditions

树干不同部位 Different parts of trunks	上 Upper	中 Middle	下 Base
直立树干 Upright trunk	16.76	17.49	30.69
倾斜树干上侧 Upperside of inclined trunk	22.11	24.56	66.45
倾斜树干下侧 Underside of inclined trunk	16.76	17.01	17.48

十分明显,不同条件下树皮含水量大小顺序为:倾斜树干上侧树皮>直立树干树皮>倾斜树干下侧树皮。树干倾斜一方面使上侧截留更多的雨量与光照,另一方面也有利于苔藓植物孢子等繁殖体定植,树皮含水量增加又利于苔藓的生长,两方面因素结合起来使树干上侧的苔藓盖度明显大于下侧,苔藓群落生长又进一步加强了该部位对雨量的截留。

4 讨论

影响树附生苔藓植物分布的因素多样,其中不同海拔会形成温度、降雨量的差异;树干上离树基位置不同,周围空气湿度、光照强度不同,树皮含水量也有差异。尽管树种的分布与海拔高度有相关性,但是不同的树种,树皮在营养条件、集水性能、pH 值、表面粗糙程度以及硬度等方面存在差异^[22],因此,在研究树附生苔藓分布与环境关系时,将海拔高度、树干上位置、树种作为首选的环境因子考虑。研究表明,海拔、树干上高度、树种是影响长白山地区树附生苔藓植物分布的 3 个重要环境因子。

在研究树附生苔藓植物生态分布时,不同树种树皮的化学性质差异也是影响附生苔藓植物分布上的差异的一个重要原因。在野外调查时发现,臭冷杉与鱼鳞云杉树皮的粗糙程度明显不同,但附生苔藓植物组成比较接近,这可能与两者的树皮化学性质有关,因为这两个树种的树皮均是富油性的^[22]。Barkman 广泛地回顾了树皮性质对树生苔藓植物影响的研究,包括树皮的硬度、持水性能、pH 及缓冲性能、树胶与单宁存在与否^[22]。在长白山白桦林中,白桦树干中上部很少见有附生苔藓植物,这与该种树皮光滑有关。含水量测定表明,白桦树干中部树皮的含水量仅为 6.24%,而紫椴、色木槭、红松树干中部的树皮含

水量分别为 49.80% 与 39.65% 和 18.07%。白桦树干中上部树皮干燥也是影响附生苔藓植物分布的因素。

树附生苔藓生态学研究,一般均按离树基 150cm 的范围内设置 2~3 个高度来分析树上高度对苔藓植物生态分布的影响^[2,4,5,7~9,22],这可能是限于野外工作条件的缘故。在将来的工作中,应该在一定的样点范围内,对主要树种的整个高度进行调查,则能够更好地反映不同树干高度对苔藓分布的影响。

除趋势典范对应分析是研究植物与环境关系最为有效的统计方法^[12],本文在一定程度上定量展示了影响长白山地区树附生苔藓植物分布的环境因子。将来的工作应该对长白山地区重要森林生态系统中树附生苔藓植物生态学研究,更多地考虑树皮粗糙度、硬度、含水量、pH 以及化学成分等因子对树附生苔藓分布的影响,从而为苔藓植物的生物多样性保护提供更多的科学依据。

参考文献

- [1] Quarterman R. Ecology of cedar gladders. III. Corticolous bryophytes. *The Bryologist*, 1949, **52**:153~165.
- [2] Hoffman G R & Kazmierski R. An ecologic study of epiphytic bryophytes and lichens of *Pseudotsuga menziesii* on the Olympic Peninsula, Washington. II. Diversity of the vegetation. *The Bryologist*, 1969, **74**:413~427.
- [3] Iwatsuki Z. The epiphytic bryophytes communities in Japan. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 1960, **22**:159~352.
- [4] Slack N G. Host specificity of bryophytic epiphytes in Eastern North America. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 1976, **41**:107~132.
- [5] Mccune B & Antos J A. Epiphyte communities of the Swan valley, Montana. *The Bryologist*, 1982, **85**(1):1~12.
- [6] Mccune B. Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in Western Oregon and Washington. *The Bryologist*, 1993, **96**(3):405~411.
- [7] Peck J E, Hong W S & Mccune B. Diversity of epiphytic bryophytes on three host tree species, Thermal Meadow, Hotsprings island, Queen Charlotte islands, Canada. *The Bryologist*, 1996, **98**(1):123~128.
- [8] Trynoski S E & Glime J M. Direction and height of bryophytes on four species of Northern trees. *The Bryologist*, 1982, **85**(3):281~300.
- [9] Schmitt C K & Slack M G. Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: A comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the Southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). *The Bryologist*, 1990, **93**(3):257~274.
- [10] 高 谦,曹 同. 长白山苔藓植物的初步研究. *森林生态系统研究*, 1983, **3**:82~118.
- [11] Koponen T C, Gao, Lou J S & Jarvinen I. Bryophytes from Mt. Changbai, Jilin Province, Northeast China. *Ann. Bot. Fennici*, 1983, **20**:215~232.
- [12] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京:中国科学技术出版社, 1995. 97~170.
- [13] 张凤山,迟振文,李晓晏. 长白山地区气候分析及其初步评价. *森林生态系统研究*, 1980, **1**:193~204.
- [14] 李文华,邓坤枚,李 飞. 长白山主要生态系统生物生产量的研究. *森林生态系统研究*, 1981, **2**:34~50.
- [15] Bates J W. Quantitative Approaches in Bryophyte Ecology, In: Smith, A. J. E. ed, *Bryophyte Ecology*. New York: Chapman and Hall, 1982, 1~44.
- [16] 高 谦. 中国苔藓志(第一卷). 北京:科学出版社, 1994. 368.
- [17] 高 谦. 中国苔藓志(第二卷). 北京:科学出版社, 1996. 293.
- [18] 辽宁省林业土壤研究所. 东北藓类植物志. 北京:科学出版社, 1997. 404.
- [19] Redfearn P L Jr, Tan B C & He S. A new updated and annotated checklist of Chinese mosses. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 1996, **79**:163~357.
- [20] 高 谦,张光初. 东北藓类植物志. 北京:科学出版社, 1981. 220.
- [21] Ter Braak C J F. Canonical correspondence analysis; a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 1986, **67**:1167~1179.
- [22] Smith A J E. Epiphytes and epiliths in bryophyte ecology, In: Smith, A. J. E. ed, *Bryophyte ecology*. New York: Chapman and Hall, 1982. 1~44.
- [23] Ando H. *Pylaisiella falcata* (B. S. G.) Ando, a moss of east Asia-Latin American distribution, *Journal of the society of Bryologists*, 1978, **1**:14~23.