

DOI: 10.5846/stxb201807171546

汪沁, 杨万勤, 吴福忠, 常晨晖, 曹瑞, 王壮, 汤国庆, 蒋雨芮. 高山森林林窗和粗木质残体对木生苔藓生物量和多样性的影响. 生态学报, 2019, 39(18): - .

Wang Q, Yang W Q, Wu F Z, Chang C H, Cao R, Wang Z, Tang G Q, Jiang Y R. Effects of forest gap and coarse woody debris on biomass and diversity of epixyloous moss in an alpine forest. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): - .

高山森林林窗和粗木质残体对木生苔藓生物量和多样性的影响

汪沁¹, 杨万勤^{3,*}, 吴福忠^{1,2}, 常晨晖¹, 曹瑞¹, 王壮¹, 汤国庆¹, 蒋雨芮¹

1 长江上游林业生态工程省级重点实验室, 四川农业大学生态林业研究所, 成都 611130

2 长江上游生态安全协同创新中心, 成都 611130

3 台州学院生命科学学院, 台州 318000

摘要: 木生苔藓植物是原始森林的基本组成部分, 其生长和分布对林窗和粗木质残体(CWD)等环境因子的响应可能非常敏感, 但林窗和 CWD 对木生苔藓植物群落的影响研究未见报道。因此, 我们研究了高山森林不同林窗位置(林窗、林缘和林下)和不同粗木质残体类型(倒木、大枯枝、枯立木和根桩)木生苔藓生物量(储量、单位面积生物量和生物积累量)和多样性(Shannon 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数)特征。结果表明: 川西高山粗木质残体木生苔藓植物生物量储量为 141.14 kg/hm², 倒木生苔藓生物量储量最大为 78.80kg/hm², 枯立木生苔藓生物量储量最小为 3.11kg/hm²。其中, 第 III、IV 腐解等级粗木质残体木生苔藓生物量储量较高, 在 I 腐解等级时为最低。整体来看不同粗木质残体类型木生苔藓单位面积生物量均在林缘最高, 但不同粗木质残体类型单位面积木生苔藓生物量积累量差异显著。木生苔藓生物多样性受林窗位置和粗木质残体类型显著影响。倒木、大枯枝和根桩的苔藓 Simpson 优势度指数从林窗至林下均为下降趋势。倒木的苔藓 Shannon 多样性指数和 Pielou 均匀度指数在林下最高, 在林缘最低。林窗大枯枝木生苔藓三种多样性指标均大于倒木。枯立木和根桩木生苔藓多样性指标随林窗变化表现各异。研究也发现, 曲尾藓(*Dicranum*)和平藓(*Neckera*)在川西高山苔藓生物量中比重较大。我们的研究表明在高山森林生态系统中, 林窗效应对木生苔藓生物量具有促进作用, 但对木生苔藓生物多样性的影响作用不明显。这也意味着, 森林更新导致林窗形成和 CWD 产生对木生苔藓生长具有显著影响。

关键词: 林窗; 粗木质残体; 木生苔藓; 生物量; 多样性指数

Effects of forest gap and coarse woody debris on biomass and diversity of epixyloous moss in an alpine forest

WANG qin¹, Yang wanqin^{3,*}, WU fuzhong^{1,2}, CHANG chenhui¹, CAO rui¹, WANG zhuang¹, TANG guoqing¹, JIANG yurui¹

1 Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

2 Collaborative Innovation Center of Ecological Security in Upper Yangtze River, Chengdu 611130, China

3 School of Life Sciences, Taizhou University, Taizhou 31800, China

Abstract: Both epixyloous moss plant and coarse woody debris (CWD) are two essential components in most primary forest ecosystems, and their interaction exerts critical roles in carbon and nutrient cycles, soil and water conservation, and maintain biodiversity. Meanwhile, epixyloous moss growing on the woody substrate is very sensitive to substrate quality change and microclimate as affected by canopy and CWD properties. However, the effects of gap position and CWD on

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 31570445); 国家重点研发计划项目(No. 2017YFC0503906)

收稿日期: 2018-07-17; 网络出版日期: 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: scyangwq@163.com

epixyloous moss plant communities in the forest ecosystem remains unknown. The study aimed to understand the effects of gaps and CWD type and decay class on epixyloous moss communities. The biomass, Shannon, Simpson, and Pielou diversity indices for epixyloous moss communities on fallen logs, large dead branches, snags, and stumps in the gap center, gap edge, and closed canopy were investigated in an alpine Minjiang fir (*Abies faxoniana* Rehd.) forest ecosystem in the upper reaches of the Yangtze River. The results showed that the biomass stock of epixyloous moss on CWD totaled 141.14 kg/hm² in the studied alpine forest, and varied greatly with CWD type, decay class and gap position. The largest and smallest biomass stocks of epixyloous moss were respectively observed on fallen logs (78.80 kg/hm²) and snags (3.11 kg/hm²). Meanwhile, higher stocks of epixyloous moss were found on CWD with decay classes of III and IV, and lower stock on CWD with decay class I. In addition, the highest epixyloous moss biomass per unit area on fallen logs, large dead branches, and snags were observed in the gap edge. The biomass accumulation of epixyloous moss on CWD varied greatly with gap position and CWD type. The diversity of epixyloous moss communities was also affected by forest gap position and CWD type. First, the Simpson index of epixyloous moss communities grown on fallen logs, large dead branches, and stumps decreased from the gap center to closed canopy. Second, the highest and lowest Shannon and Pielou diversity indices for epixyloous moss on fallen logs were observed in the closed canopy and gap edge, respectively. Third, the Shannon, Simpson, and Pielou diversity indices of epixyloous moss communities on large dead branches in the gap center were higher than those on fallen logs. In addition, the diversity indices of epixyloous moss on snags and stumps varied with gap position, and *Dicranum* and *Neckera* dominated the epixylic moss communities. The "edge effect" well explained the higher epixyloous moss biomass in the gap edge but gave no good interpretation of the epixyloous moss community diversity. In conclusion, forest regeneration can have strong effects on the growth and species diversity of epixyloous moss communities by affecting CWD type, CWD decay process, and microclimate.

Key Words: forest gap; coarse woody debris; epixyloous moss; biomass; diversity index

苔藓植物在森林生态系统中广泛存在,在涵养水分、养分循环、积累生物量及促进生物多样性方面具有重要作用^[1-3]。长期以来,苔藓植物的生物量和多样性的变化用于监测环境变化和森林管理,并暗示了森林生态系统的干扰特征^[3-5]。前期研究表明,海拔梯度的变化会显著影响苔藓植物的生物量变化^[6]。环境变化导致苔藓植物群落的变化,进而导致不同环境中苔藓生物量存在差异^[7]。此外,生长基质、草本植物生长及坡向均会影响苔藓植物的生物量^[8-9]。苔藓植物多样性受海拔和森林类型影响差异显著^[10]。在高海拔地区,苔藓植物多样性变化特征可能对光照、水分和温度等环境因子更加敏感^[11]。苔藓多样性也与其生长基质密切相关,树干的物理特征和倾斜状况均会影响附生植物多样性^[12-13]。因此,了解高山木生苔藓生物量和多样性特征对我们认识高山森林生态系统在维持生物多样性,以及研究森林干扰对木生植物的影响具有重要意义。

林窗在川西高山森林生态系统中广泛存在^[14],并显著影响森林的空气温度、水分以及诸多环境因子,有利于森林小气候的形成^[15]。已有研究表明,青藏高原东部原始林下地表苔藓斑块特征受环境因子变化的显著影响,林窗导致的小气候特征可能会影响地表苔藓植物的生物量和多样性特征^[11]。此外,苔藓植物生长对边缘效应较为敏感,边缘效应可能会增加苔藓植物生物多样性^[16]。但针叶林中的苔藓植物的生物量特征从林窗到林下可能会表现为增加趋势^[17]。而高山森林粗木质残体木生苔藓的生长特征可能会受林窗调节下气候特征及多种环境因子的影响。

粗木质残体(CWD)是木生植物重要的生长基质,在促进木生植物生长和维持生物多样性等方面具有重要作用^[18]。前期研究表明,粗木质残体作为微环境调节器有利于木生苔藓植物生长,但苔藓植物的生长状况也受林窗等其他多种环境因子的影响^[19]。随着腐解过程的进行,粗木质残体苔藓植物群落类型发生演替,木生苔藓种类和多样性发生变化^[20],表现出先增加后降低的趋势^[20]。通常认为低腐解等级的粗木质残体有利于苔藓和地衣生长,高腐解等级有利于草本和其他维管植物的生长^[21]。但关于高海拔地区粗木质残体类型

对木生苔藓植物生长的影响缺乏必要研究。

川西高海拔地区的独特气候特征可能导致粗木质残体木生苔藓生长特征与其他研究区域存在差异^[17,22-23]。受低温和频繁自然灾害(大风和强降水)的影响,川西高山森林林窗分布广泛^[14,24]。苔藓植物适应能力较强,受环境变化影响较为敏感,并具有多种生态功能^[1]。川西高山暗针叶林的环境也有利于苔藓植物的生长。前期研究也表明,高山森林木生苔藓植物氮、磷、重金属含量及持水能力特征都会受林窗和生长基质的显著影响^[2,25-27]。也有研究调查了川西高山森林粗木质残体储量及林下地被物生物量特征^[24,28]。但关于木生苔藓生物量和多样性缺乏研究。因此,我们结合前期对粗木质残体(倒木、大枯枝、枯立木和根桩)及林窗特征的调查结果,以川西高山岷江冷杉(*Abies faxoniana*)森林为研究对象,研究森林林窗和不同粗木质残体类型对木生苔藓植物生物量和多样性的影响,进一步认识苔藓植物在高山森林生态系统中的重要作用。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝州理县毕棚沟四川农业大学高山森林生态系统定位研究站(31°14'—31°19' N, 102°53'—102°57' E,海拔 2458—4619 m),地处青藏高原东缘到四川盆地过渡地带,四姑娘山北麓,区域总面积 180 km²。区域气候属丹巴—松潘半湿润气候,随着海拔上升,植被类型呈现出常绿阔叶林、针阔叶混交林、暗针叶林、高山草甸的垂直分布规律。年均温度 2—4 ℃,最高气温 23.7℃,最低温度 -18.1℃。年均降水量 850mm,降雨主要分布在生长季节,受季风影响。区域内干湿季节差异显著:干季日照强,降水少,气候寒冷,空气干燥;湿季日照弱,降雨多,气候温暖,多云雾。主要森林植被有岷江冷杉、红桦(*Betula albo-sinensis*)、四川红杉(*Larix mastersiana*)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)等,林下灌木主要有康定柳(*Salix paraplesia*)、高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、三颗针(*Berberis sargentiana*)、花楸(*Sorbus rufopilosa*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、扁刺蔷薇(*Rosa weginzowii*)等,草本主要有蟹甲草(*Cacalia* spp.)、冷蕨(*Cystopteris ontana*)、苔草科和莎草科等。

1.2 样品采集和测量

2016 年 10 月,结合前期野外调查以岷江冷杉原始林为调查对象,选取地势、坡度、坡向、林分组成等相似的 3 个 100×100m 的样地,每个大样地从林窗中心至郁闭林下依次选取林窗、林缘和林下 3 个 20×20m 小样地,共计 9 个林窗位置样地^[27]。结合 Harmon^[18]的分类标准和我国普遍采用的划分方法^[29]将直径≥10cm 的木质残体作为粗木质残体。对林窗、林缘和林下样地进行粗木质残体进行调查(表 1)。根据粗木质残体在高山森林生态系统中的状态,进一步分为倒木(Fallen log)、枯立木(Snag)、根桩(Stump)和大枯枝(Branch)。根据已有的森林生态系统粗木质残体的分级系统对调查的粗木质残体进行腐解等级划分:Ⅰ级:新鲜,树木死亡不足一年;Ⅱ级:开始腐解,小刀仅可刺进几毫米;Ⅲ级:小刀可刺进 2 cm;Ⅳ级:小刀可刺进 2—5 cm;Ⅴ级:小刀可任意刺穿木质体。每个样方中逐一记录粗木质残体的长度(或高度)、大小端直径,枯立木记录胸径、腐烂等级等。

表 1 本次调查中不同林窗位置下粗木质残体样本总数(个)

Table 1 The total number of samples of coarse woody debris at the different gap position in this survey

	倒木 Log	大枯枝 Branch	枯立木 Snag	根桩 Stump
林窗中心 Gap center	18	16	6	8
林窗边缘 Gap edge	22	13	4	1
郁闭林下 Closed canopy	18	13	5	3
样本总数 Total	58	42	15	12

根据野外调查情况,对于体积较小或木生苔藓较少的粗木质残体采集所有木生苔藓。对于体积较大或木生苔藓附生面积较大的粗木质残体,从倒木和大枯枝前段到末端分别选取 3 个或多个 20cm×20cm 的小样方进

行木生苔藓的采集,对于枯立木采集 1.5m 以下所有附生植物,采集根桩所有木生苔藓。同时记录木生苔藓在每个粗木质残体上的盖度,厚度及附着位置,并对不同种类的苔藓植物进行标记并带回实验室进行辨别(表 2)。

表 2 川西岷江原始林苔藓植物统计
Table 2 Statistics of numbers of epixyloous in alpine Minjiang fir forest

属名 Genus	种数 Species	属名 Genus	种数 Species
耳叶苔属(<i>Frullani</i>)	1	提灯藓属(<i>Minum</i>)	2
合叶苔属(<i>Scapania</i>)	1	棉藓属(<i>Plagiothecium</i>)	2
绢藓属(<i>Entodon</i>)	2	平藓属(<i>Neckera</i>)	1
塔藓属(<i>Hylocomium</i>)	1	白齿藓属(<i>Leucodon</i>)	1
匍灯藓属(<i>Plagiomnium</i>)	1	悬藓属(<i>Barbella</i>)	1
曲尾藓属(<i>Dicranum</i>)	2	毛灯藓(<i>Rhizomnium</i>)	1
灰藓属(<i>Hypnum</i>)	1	曲背藓属(<i>Oncophorus</i>)	1

将苔藓植物样品带回实验室,按照不同林窗位置、不同粗木质残体类型和不同腐解等级对木生苔藓进行分类,于 65℃ 烘箱中烘至恒重。木生苔藓的生物量计算如下:

$$E_{\text{biomass}} = Q_{\text{biomass}} \times S \times C \quad (1)$$

式中, E_{biomass} 为某一类型的某一腐解等级单个粗木质残体木生苔藓生物量(g); Q_{biomass} 为 20cm×20cm 小样方生物量(g); S 为该粗木质残体表面积(m^2); C 为木生植物在该粗木质残体上的盖度。

$$M_{\text{biomass}} = \sum_{i=1}^n E_{\text{biomass}} / \sum_{i=1}^n S \quad (2)$$

式中, M_{biomass} 为某一林窗位置下某一类型粗木质残体某一腐解等级木生苔藓生物量积累量(g/m^2)。

$$G_{\text{biomass}} = \sum_{i=1}^n E_{\text{biomass}} / 20 \times 20 \quad (3)$$

式中, G_{biomass} 为某一林窗 20×20m 样方中某一类型粗木质残体木生苔藓单位面积生物量(g/m^2)。

$$S_{\text{biomass}} = \sum_{i=1}^n E_{\text{biomass}} \times 10 / (20 \times 20) \quad (4)$$

式中, S_{biomass} 为木生植物生物量总量(kg/hm^2);10 为换算系数将 g/m^2 换算为 kg/hm^2 ;20×20 为林窗样方面积 20×20m。

木生苔藓多样性计算如下

物种丰富度(S): S =调查样方内出现的物种数;

物种重要值: $P = (\text{相对频度} + \text{相对盖度} + \text{相对生物量}) / 3$

Shannon-wiener 多样性指数(H'): $H' = -\sum P_i \ln P_i$;

Simpson 优势度指数(D): $D = 1 - \sum P_i^2$;

物种均匀度指数 Pielou 指数: $J_{sw} = H' / \ln S$

上述两个物种多样性公式中, P_i 为种 i 的相对重要值, P =种 i 的重要值/样方内所有种的重要值之和

1.3 数据处理

采用 SPSS20.0 软件对数据进行统计分析,采用 SigmaPlot12.5 软件作图。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验同种粗木质残体基质不同林窗位置下木生苔藓单位面积生物量的差异性;采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验同一林窗位置下同种类型粗木质残体不同腐解等级木生苔藓生物量积累量之间的差异;采用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验同一林窗位置下粗木质残体和腐解等级对木生苔藓生物量积累量的影响。

2 结果与分析

2.1 川西高山森林粗木质残体木生苔藓生物量储量特征

川西高山木生苔藓储量为 141.14 kg/hm^2 (表 3)。不同类型粗木质残体木生苔藓储量差异显著,其储量特

征表现为倒木>大枯枝>根桩>枯立木。倒木木生苔藓储量为 78.80kg/hm², 枯立木木生苔藓储量为 3.11kg/hm²。木生苔藓储量随粗木质残体的腐解等级表现出不同特征。其中, 倒木和大枯枝木生苔藓储量在 III 腐解等级最高, 在 I 腐解等级最低。枯立木和根桩木生苔藓储量在 V 腐解等级最高。

表 3 川西亚高山森林粗木质残体木生苔藓植物生物量储量/(kg/hm²)

Table 3 The stock characteristic of epixyloous moss on CWD in alpine forest

腐解等级 Decay class	倒木 Log	大枯枝 Branch	枯立木 Snag	根桩 Stump	总计 Total
I	0.93	9.01	0.11		10.05
II	12.27	5.76	0.81		18.84
III	33.26	19.04	0.42	0.01	52.73
IV	25.29	14.79	0.61		40.69
V	7.05	7.08	1.16	3.54	18.83
总计 Total	78.80	55.68	3.11	3.55	141.14

2.2 林窗位置对粗木质残体木生苔藓单位面积生物量的影响

林窗位置对粗木质残体木生苔藓单位面积生物量具有显著影响, 且木生苔藓单位面积生物量在林缘最高(图 1)。倒木木生苔藓单位面积生物量在林缘最高, 大枯枝木生苔藓植物单位面积生物量在林下最高, 但不

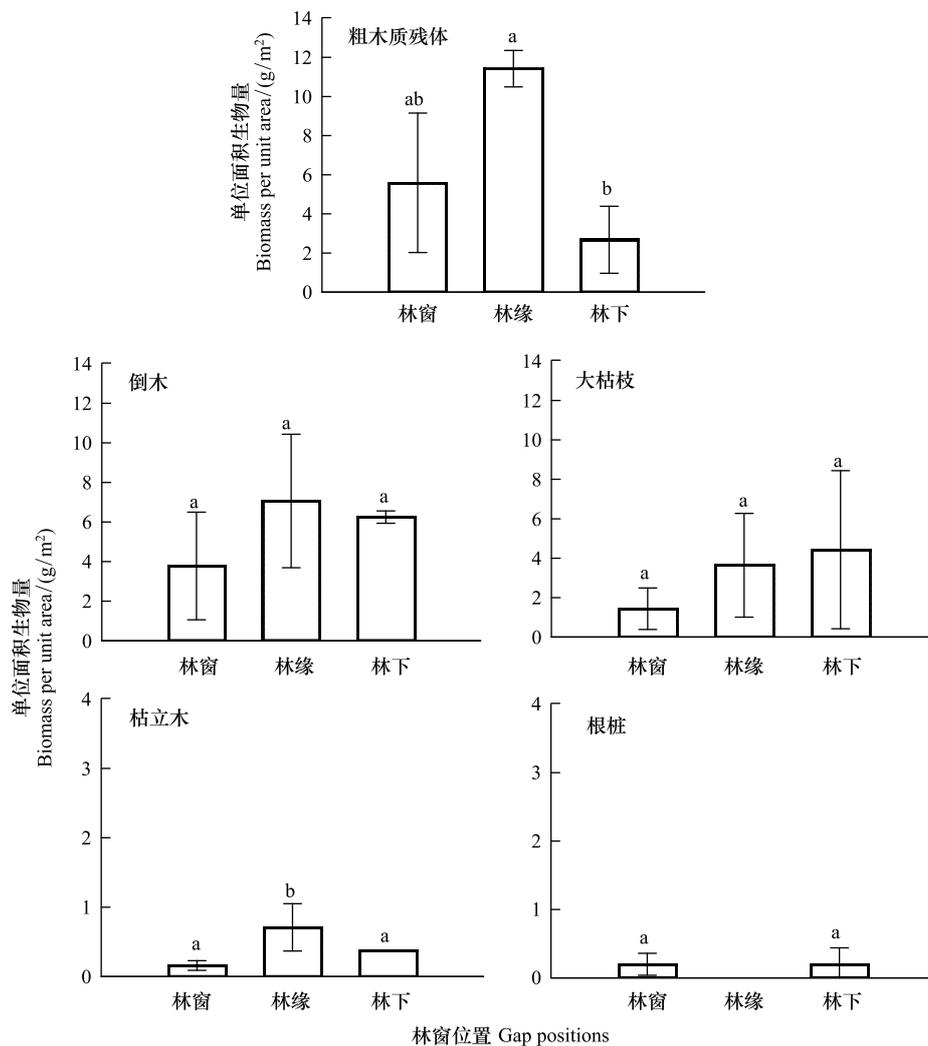


图 1 不同林窗位置粗木质残体木生苔藓单位面积生物量特征 (g/m²)

Fig.1 The biomass per unit area (g/m²) of epixyloous moss on CWD in different gap positions

GC: 林窗 Gap center; GE: 林缘 Gap edge; CC: 林下 Closed canopy; 不同小写字母表示相同生长基质不同林窗位置间差异显著 ($P < 0.05$)

同林窗位置下差异不显著。并且木生苔藓单位面积生物量整体表现为倒木>大枯枝>枯立木>根桩。双因素方差分析结果表明,不同林窗位置下粗木质残体对木生苔藓生物量的影响存在差异,林窗和林缘下粗木质残体类型对木生苔藓生物量具有显著影响(表4)。同时,腐解等级及粗木质残体类型和腐解等级的交互作用对木生苔藓生物量无显著影响。总体来看,林窗和林下倒木木生苔藓生物量随腐解等级的增加呈上升趋势(表5)。林窗和林缘大枯枝木生苔藓生物量在 III 腐解等级时含量最高,分别为 281.69g/m²和 325.97g/m²。林下大枯枝在腐解后期木生植物生物量较高。枯立木和根桩木生苔藓生物量均较低。同时,研究发现,单位面积上大枯枝木生植物生物量高于倒木(表5)。

表4 不同类型粗木质残体和不同腐解等级对木生植物生物量积累量的 F 值双因素方差分析

Table 4 F value of two-way AVOVA results for the effect of decay classes and types of coarse woody debris on biomass accumulation of epixyloous moss

	df	林窗 Gap center	林缘 Gap edge	林下 Closed canopy
类型 Types	2	4.723 *	14.981 **	1.485
腐解等级 Decay classes	4	1.705	0.458	1.313
类型×腐解等级 Types×Decay classes	5	2.371	2.231	0.848

* , $P<0.01$; ** , $P<0.01$; $n=42$

表5 川西高山不同林窗位置粗木质残体木生苔藓生物量积累量特征/(g/m²)

Table 5 The biomass accumulation of epixyloous moss on CWD in the gap positions at alpine forests (g/m²) (mean±SD, $n=3$)

腐解等级 Decay classes	I	II	III	IV	V
倒木 Log					
GC		182.63±107.73a	130.82±127.98a	125.05±108.55a	114.08±0.00a
GE	45.03±45.50a	114.79±89.57a	174.90±94.65a	94.33±60.03a	197.83±25.23a
CC		8.54±0.00a	144.99±141.10a	119.23±66.50a	145.03±101.51a
大枯枝 Branch					
GC		29.04±17.88a	281.69±260.06b	16.52±16.16a	33.50±48.31a
GE	439.55±410.33a	251.18±185.36a	325.97±177.84a	263.40±68.45a	168.45±74.74a
CC		82.20±109.44a	13.00±0.00b	241.15±208.42c	244.40±324.30c
枯立木 Snag					
GC	6.18±0.00a	4.60±0.00a	23.19±5.96b	4.02±0.00a	
GE		20.63±6.20a	12.18±0.00b	101.18±0.00c	
CC			7.64±0.00a	23.63±1.59b	
根桩 Stump					
GC					43.30±30.75
GE					
CC					61.11±43.93

同行小写字母表示不同腐解等级间差异显著($P<0.05$)

2.3 木生苔藓多样性随林窗和粗木质残体变化特征

林窗和粗木质残体类型对木生苔藓生物多样性有显著影响(表6)。倒木木生苔藓多样性和均匀度均在林缘最低,林下最高。倒木木生苔藓优势度从林窗到林下呈下降趋势;大枯枝木生苔藓多样性、优势度和均匀度从林窗到林下均呈现下降趋势;枯立木木生苔藓多样性、优势度和均匀度均在林缘最高,在林窗最低;根桩木生苔藓多样性和均匀度均在林缘最高,林窗最低。优势度从林窗到林下为下降趋势。

3 讨论

研究结果表明粗木质残体类型对木生苔藓生物量储量有显著影响,但粗木质残体木生苔藓生物量总储量

显著低于地表苔藓生物储量^[30]。粗木质残体木生苔藓生物量储量最高的为倒木木生植物,并在 III 腐解等级达到最大。这主要是由倒木在川西高山森林中的储量决定的^[24]。同时,大枯枝木生苔藓生物量储量也较高,这可能是由于大枯枝相对于倒木具有较高的比表面积,使大枯枝在腐解前期进行较快的分解和养分释放^[31]。枯立木和根桩在高山森林中较低的储量决定了较低的木生植物生物量储量。

表 6 川西高山不同林窗位置粗木质残体木生苔藓多样性特征

Table 6 The diversity of epixylous moss on CWD in the gap positions at alpine forests

腐解等级 Decay classes	Shannon 多样性指数 Shannon-diversity	Simpson 优势度指数 Simpson-index	Pielou 均匀度指数 Pielou-index
倒木 Log			
GC	1.6756	0.7706	0.8058
GE	1.5958	0.7216	0.6931
CC	5.0560	0.7057	2.1085
大枯枝 Branch			
GC	1.9150	0.8151	0.8317
GE	1.5009	0.7443	0.8377
CC	1.4869	0.6945	0.5984
枯立木 Snag			
GC	1.1085	0.5524	0.6887
GE	4.5304	0.8683	2.1786
CC	1.1678	0.6848	0.7256
根桩 Stump			
GC	0.7817	0.9031	0.5639
GE	1.6460	0.7730	0.8459
CC	1.0965	0.5989	0.7909

川西高山森林木生苔藓植物生物量随林窗位置的变化存在显著差异,各粗木质残体木生苔藓生物量均在林缘达到最大。同时我们研究发现曲尾藓 (*Dicranum*) 和平藓 (*Neckera*) 是川西高山森林木生苔藓植物常见种类,在苔藓总生物量中所占比重较大(图 2)。马文章等^[16]对热带、亚热带木生苔藓研究发现,边缘效应对苔藓植物的生长具有制约效应,从林内到林缘木生植物的生物量为降低趋势,这与我们的研究结果不同。这表明在高寒地区林窗边缘适度的干扰有利于苔藓植物的附着生长。这可能是由于耐干旱和喜温的苔藓植物在

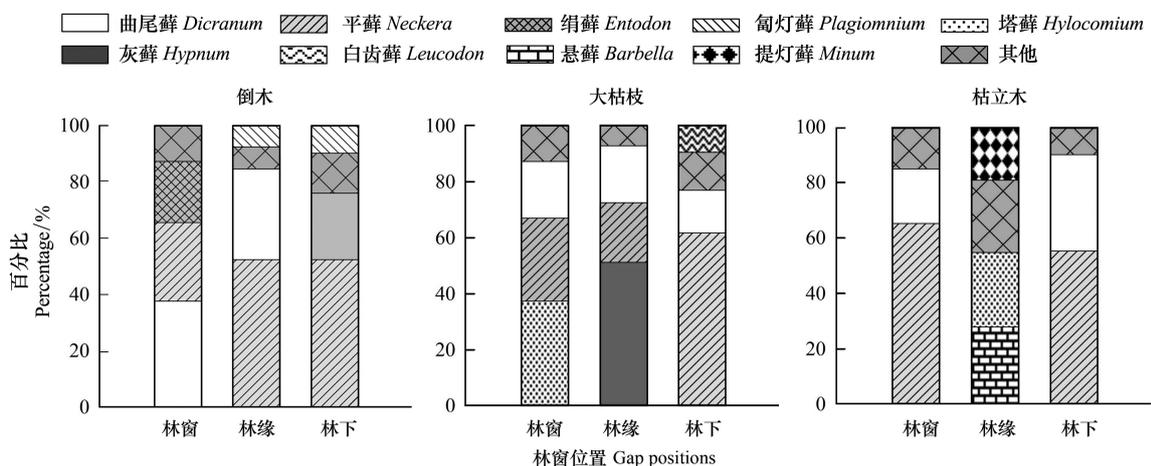


图 2 不同林窗位置和倒木类型不同苔藓生物量所占百分比

Fig.2 The percentage of biomass of each epixylous moss on CWD in different gap position

高山森林苔藓植物中广泛存在,多种苔藓个体密度与光照和空气温度呈正相关关系^[7,11]。此外,林缘环境避免了太阳直射导致的干旱,也为部分耐阴的苔藓植物提供了合适的生长环境。林缘避免了过度阴冷,也促进了耐旱苔藓植物的生长。

不同林窗位置下木生植物生物量受粗木质残体类型和腐解等级显著影响。整体来看,林缘内大枯枝木生苔藓生物量显著高于倒木。前期对 CWD 的长期研究发现,随着 CWD 直径的增加,其分解速率不断降低^[31]。大枯枝较高的分解速率可能导致分解者和木生苔藓在短时间内进行附着生长^[18],较小的体积也使地表的木生苔藓群落可以较快的覆盖。林窗和林缘的环境干扰也有利于大枯枝的大量产生,促进了木生苔藓的生长^[24]。相反,倒木体积较大,养分释放缓慢,较低的比表面积可能是导致木生苔藓生物量小于大枯枝的主要原因^[18,32]。林窗内倒木木生苔藓生物量整体大于大枯枝,且随着腐解等级的增加,林窗倒木木生苔藓生物量为降低趋势。除 III 腐解等级外,大枯枝木生苔藓生物量在林窗中显著较低。前期研究表明,在高山森林林窗中心,草本和灌木生物量较高^[28],并随着分解的进行,维管植物对倒木的附生能力增强,苔藓植物的附生能力减弱^[21]。林窗中心大枯枝可能受太阳直射影响含水量较低,不利于苔藓植物的大量生长。林下环境中 IV-V 腐解等级的木质残体的储量较大^[24],有利于为倒木和大枯枝苔藓提供稳定的生长环境,而大枯枝靠近地表则可以形成较厚的苔藓层。枯立木木生植物生物量较低可能是由于其特征不利于水分保持,且枯立木较快的腐殖化过程可能也不利于木生苔藓的大量生长^[33]。根桩较高的腐解程度为草本、蕨类等其他植物提供了营养物质^[34],减少了苔藓植物在根桩的生长空间,因此,根桩木生苔藓植物生物量较低。

研究结果表明,林窗位置和粗木质残体类型对苔藓植物群落特征具有显著影响。倒木、大枯枝和根桩木生苔藓的优势度指数从林窗到林下为降低趋势。这可能是由于在林窗环境下耐干旱的苔藓在生境中具有优势地位^[7],但随着水分的增加,林缘和林下环境可以容纳更多苔藓种类的生长。倒木木生苔藓植物多样性指数和均匀度指数在林下达到最大,这可以归因于两个方面。一方面,林下湿度较大,生境中良好的水分环境有利于提高木生植物的物种丰富度^[35]。另一方面,林下倒木腐解等级较高,有利于保持水分,并为木生苔藓植物提供了稳定的附生环境^[20,36]。大枯枝有利于木生苔藓的快速生长^[36],优势种在腐解前期的快速生长可能是导致林窗和林缘环境下大枯枝优势度较高的主要原因。但大枯枝较快的腐解过程可能导致苔藓多样性较低。枯立木和根桩木生苔藓植物多样性指数和均匀度指数均在林缘最高,表明木生苔藓植物的生长受多种因素的影响。

目前,关于高山森林木生苔藓植物养分和元素循环已有诸多研究,但关于高山森林木生苔藓植物的生物量和多样性研究较少。以往的研究集中在人为干扰的森林经营和城市生态系统中苔藓植物的多样性研究。本研究表明,林窗和粗木质残体类型对木生苔藓植物生物量和多样性具有显著影响,边缘效应对木生苔藓生物量具有促进作用,但对木生苔藓植物多样性随粗木质残体类型变化存在差异。高山森林生态系统中倒木作为木生苔藓植物的主要生境,而大枯枝具有更高的单位面积生物量。这反映出高山森林生态系统木生苔藓植物的生长特征更为复杂,林窗和粗木质残体在高山木生苔藓植物的生长过程中具有重要作用。

参考文献 (References):

- [1] 叶吉, 郝占庆, 于德永, 闫海冰, 封德全. 苔藓植物生态功能的研究进展. 应用生态学报, 2004, 15(10): 1939-1942.
- [2] Wang B, Wu F Z, Xiao S, Yang W Q, Justine M F, He J Y, Tan B. Effect of succession gaps on the understory water-holding capacity in an over-mature alpine forest at the upper reaches of the Yangtze River. Hydrological Processes, 2016, 30(5): 692-703.
- [3] 杨琳璐, 王中生, 周灵燕, 马元岫, 王志科, 营婷, 宋圆圆, 徐卫祥. 苔藓和地衣对环境变化的响应和指示作用. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2012, 36(3): 137-143.
- [4] Thomas S C, Liguori D A, Halpern C B. Corticolous bryophytes in managed Douglas-fir forests: habitat differentiation and responses to thinning and fertilization. Canadian Journal of Botany, 2001, 79(8): 886-896.
- [5] Zechmeister H G, Hohenwallner D, Riss A, Hanus-Iltnar A. Variations in heavy metal concentrations in the moss species *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch. according to sampling time, within site variability and increase in biomass. Science of the Total Environment, 2003, 301(1/3): 55-65.

- [6] 叶吉, 郝占庆, 戴冠华. 长白山暗针叶林苔藓植物生物量的研究. 应用生态学报, 2004, 15(5): 737-740.
- [7] 刘俊华, 包维楷. 冷杉天然林下地表主要苔藓斑块生物量及其影响因素. 植物学通报, 2006, 23(6): 684-690.
- [8] 潘刚, 任毅华, 边巴多吉, 赵佩艳. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉林枯枝落叶及苔藓层的生物量与持水性能. 水土保持研究, 2008, 15(5): 81-83, 87-87.
- [9] 王智慧, 张朝晖. 贵州云台山喀斯特森林生态系统苔藓植物群落生物量研究. 贵州师范大学学报: 自然科学版, 2010, 28(4): 88-91.
- [10] 李粉霞, 王幼芳, 刘丽, 杨淑贞. 浙江西天目山苔藓植物物种多样性的研究. 应用生态学报, 2006, 17(2): 192-196.
- [11] 刘俊华, 包维楷, 李芳兰. 青藏高原东部原始林下地表主要苔藓斑块特征及其影响因素. 生态环境, 2005, 14(5): 735-741.
- [12] 曹同, 郭水良. 长白山主要生态系统苔藓植物的多样性研究. 生物多样性, 2000, 8(1): 50-59.
- [13] 田晔林, 李俊清, 石爱平, 于建军, 王文和. 北京百花山自然保护区树附生苔藓植物物种多样性. 生态学杂志, 2013, 32(4): 838-844.
- [14] 吴庆贵, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 杨玉莲, 倪祥银, 何洁. 川西高山森林林隙特征及干扰状况. 应用与环境生物学报, 2013, 19(6): 922-928.
- [15] 刘文杰, 李庆军, 张光明, 施济普, 白坤甲, 王昌命. 西双版纳望天树林干热季不同林窗间的小气候差异. 生态学报, 2000, 20(6): 932-937.
- [16] 马文章, 刘文耀, 杨礼攀, 杨国平. 边缘效应对山地湿性常绿阔叶林附生植物的影响. 生物多样性, 2008, 16(3): 245-254.
- [17] 凌雷, 魏强, 柴春山, 戚建莉, 王多锋, 陶继新. 甘肃兴隆山主要森林类型苔藓生物量及其影响因子. 中国水土保持, 2016, (10): 60-64.
- [18] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, Sollins P, Gregory S V, Lattin J D, Anderson N H, Cline S P, Aumen N G, Sedell J R, Lienkaemper G W, Cromack Jr K, Cummins K W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15: 133-302.
- [19] Haughian S R, Frego K A. Log moisture capacity does not predict epixylic bryophyte growth under thinned and unthinned forest canopies. *Functional Ecology*, 2017, 31(8): 1540-1549.
- [20] Botting R S, DeLong C. Macrolichen and bryophyte responses to coarse woody debris characteristics in sub-boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(S1): S85-S94.
- [21] 侯平, 潘存德. 森林生态系统中的粗死木质残体及其功能. 应用生态学报, 2001, 12(2): 309-314.
- [22] 裴凤娟, 宋亮, 刘文耀, 黄俊彪, 石贤萌, 姚元林, 陈克. 云南树干附生苔藓生物量沿纬度及海拔梯度的变化特征. 亚热带植物科学, 2017, 46(1): 30-37.
- [23] 高杰, 张星, 张鹏, 刘艳红. 中国苔藓植物特有种的地理分布格局. 生态学杂志, 2016, 35(7): 1691-1696.
- [24] 肖洒, 吴福忠, 杨万勤, 常晨晖, 李俊, 王滨, 曹艺. 高山峡谷区暗针叶林木质残体储量及其分布特征. 生态学报, 2016, 36(5): 1352-1359.
- [25] 汤国庆, 吴福忠, 杨万勤, 王壮, 汪沁, 梁子逸, 常晨晖, 李俊. 高山森林林窗和生长基质对苔藓植物氮和磷含量的影响. 应用生态学报, 2018, 29(4): 1133-1139.
- [26] Wang Z, Wu F Z, Yang W Q, Tan B, Chang C H, Wang Q, Cao R, Tang G Q. Effect of gap position on the heavy metal contents of epiphytic mosses and lichens on the fallen logs and standing trees in an alpine forest. *Forests*, 2018, 9(7): 383.
- [27] 王壮, 杨万勤, 吴福忠, 常晨晖, 李俊, 汤国庆, 汪沁. 高山森林粗木质残体附生苔藓植物的重金属吸存特征. 生态学报, 2017, 37(9): 3028-3035.
- [28] 肖洒, 吴福忠, 杨万勤, 常晨晖, 李俊, 王滨, 曹艺. 川西高山森林生态系统林下生物量及其随林窗的变化特征. 生态环境学报, 2014, 23(9): 1515-1519.
- [29] 闫恩荣, 王希华, 黄建军. 森林粗死木质残体的概念及其分类. 生态学报, 2005, 25(1): 158-167.
- [30] 张远东, 赵常明, 刘世荣. 川西亚高山人工云杉林和自然恢复演替系列的林地水文效应. 自然资源学报, 2004, 19(6): 761-768.
- [31] Stone J N, MacKinnon A, Parminter J V, Lertzman K P. Coarse woody debris decomposition documented over 65 years on southern Vancouver Island. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, 28(5): 788-793.
- [32] 常晨晖, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 肖洒, 李俊, 苟小林. 高寒森林倒木在不同分解阶段的质量变化. 植物生态学报, 2015, 39(1): 14-22.
- [33] 刘辉, 杨万勤, 倪祥银, 肖洒, 吴福忠. 高山森林不同类型粗木质残体腐殖化特征. 生态环境学报, 2015, 24(7): 1143-1149.
- [34] Walker J K M, Ward V, Paterson C, Jones M D. Coarse woody debris retention in subalpine clearcuts affects ectomycorrhizal root tip community structure within fifteen years of harvest. *Applied Soil Ecology*, 2012, 60: 5-15.
- [35] Cardós J L H, Martínez I, Calvo V, Aragón G. Epiphyte communities in Mediterranean fragmented forests: importance of the fragment size and the surrounding matrix. *Landscape Ecology*, 2016, 31(9): 1975-1995.
- [36] Andersson L I, Hytteborn H. Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Ecography*, 1991, 14(2): 121-130.