

DOI: 10.5846/stxb201902220322

赵德先, 王成, 孙振凯, 郝泽周. 树附生苔藓植物多样性及其影响因素. 生态学报, 2020, 40(8): - .

Zhao D X, Wang C, Sun Z K, Hao Z Z. Epiphytic bryophyte diversity and its influencing factors. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(8): - .

树附生苔藓植物多样性及其影响因素

赵德先^{1,2}, 王 成^{1,2,*}, 孙振凯^{1,2}, 郝泽周^{1,2}

1 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业和草原局林木培育重点实验室, 北京 100091

2 国家林业和草原局城市森林研究中心, 北京 100091

摘要: 树附生苔藓植物是一类附生在树木上的苔藓植物, 是森林生态系统的重要组成部分, 在维持生物多样性和生态系统功能等方面发挥着重要的作用。由于树附生苔藓植物结构简单, 对环境变化尤为敏感, 常在大气污染、气候变化、森林干扰等方面作为指示生物。随着全球变化的加剧, 其多样性势必会受到影响。因此, 研究树附生苔藓植物多样性分布及其对不同环境因子的响应, 对于全球变化背景下树附生苔藓植物的保护和利用具有重要的指导性意义。首先对树附生苔藓植物多样性和空间分布现状进行阐述, 然后从附主树木特征、森林群落特征和全球变化等 3 个方面探讨树附生苔藓植物多样性与影响因素之间的关系, 以期从“个体—群落—全球”不同尺度进行分析, 为树附生苔藓植物的保护和利用等研究提供借鉴和参考。

关键词: 附生植物; 生态因子; 附主特征; 森林群落; 全球变化

Epiphytic bryophyte diversity and its influencing factors

ZHAO Dexian^{1,2}, WANG Cheng^{1,2,*}, SUN Zhenkai^{1,2}, HAO Zezhou^{1,2}

1 Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China

2 Research Center of Urban Forest, State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China

Abstract: Epiphytic bryophytes are a type of bryophytes that grow on the bark of trees. They are important components in the forest ecosystem and play vital roles in maintaining biodiversity and ecosystem functions. Epiphytic bryophytes are sensitive to the environmental changes for their simple structure and often used as bioindicators for air pollution, climate change, and forest disturbance. Meanwhile, epiphytic bryophytes diversity is under threat in the face of global change. Therefore, it is important to study the distribution and responses of epiphytic bryophytes to different environmental factors for their protection and utilization under the background of global change. In this paper, we reviewed studies on the biodiversity and spatial distribution of epiphytic bryophytes, and then discussed the relationship between their diversity and influencing factors from three aspects: host characteristics, forest community characteristics and global change. We hope that the comprehensive discussion from the individual-community-global scales can provide useful information for epiphytic bryophytes protection and utilization.

Key Words: epiphytes; ecological factors; host characteristics; forest communities; global change

树附生苔藓植物 (Epiphytic or corticolous bryophytes) 是指生活在活的树木或灌木树皮上的苔藓植物^[1]。树附生苔藓植物分布广泛, 从北半球的北方森林到南半球的温带森林, 包括热带森林都有广泛的分布。树附

基金项目: 国家林业局林木培育重点实验室基金项目 (ZDRIF201716)

收稿日期: 2019-02-22; 网络出版日期: 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wch8361@163.com

生苔藓植物在森林生态系统中具有重要的功能和作用,尤其在热带的雨林、山地云雾林中扮演着重要的角色,如存储雨水和云雾中的水分,在干旱时期保持林冠层面的湿度^[2];通过大气沉降、降雨和固氮生物共生等途径,在森林生态系统养分循环中发挥着重要作用^[3-4];增加森林结构的复杂性,为其它动植物提供必要的栖息地,有助于增加生物多样性^[5];由于其特殊的生理结构,对环境因子反应灵敏,还被广泛用作环境监测的指示生物^[6]。

有关树附生苔藓植物的研究已有一个多世纪,从上世纪对树附生苔藓植物的物种调查^[7]、生物量^[8]、与附主树木之间的关系^[9]、监测环境应用^[10]等研究,到现在开始关注其在森林生态系统中发挥的功能和作用^[3]、多样性保护^[11]、对森林生境干扰^[12]及全球变化的响应^[13]等,研究内容在不断的扩展和深入。特别是随着林冠学的发展,林冠学的定义已经拓展为森林中地表以上所有植冠的集合,包括树木主干和树冠上的附生植物^[14],显然树附生苔藓植物也是林冠学的主要研究范畴之一,这将更进一步促进树附生苔藓植物的研究发展。随着社会经济的发展,环境问题日益突出,树附生苔藓植物的生存和发展受到了威胁,因此有必要对其与生态因子之间的关系进行梳理,以期今后能深入开展相关研究,促进生物多样性保护和指导森林生态系统恢复。

1 树附生苔藓植物的物种多样性

全世界苔藓植物种类在 15000 种^[15]—25000 种^[16]之间。而树附生苔藓植物种类,Gradstein 估计全球热带地区大约有 5400 种,占热带地区苔藓种类的 60%左右;在温带则大约有 700 种,占温带地区苔藓种类的 10%左右^[17]。有关树附生苔藓植物的多样性调查研究在遍及除南极洲以外的六大洲均有报道。南美洲是多样性研究报道较多的区域,主要在哥伦比亚^[18]、智利^[19]、厄瓜多尔^[20]、巴西^[21]、秘鲁^[22]等地区,其中亚马逊流域 261 种树附生苔藓植物是目前全球报道中种类最丰富的地区^[23],秘鲁山地雨林单棵附主树木 110 种树附生苔藓植物也是目前研究报道中单棵树木上最丰富的。北美洲的报道地区主要在加拿大^[24]、美国^[25]、墨西哥^[26]、哥斯达黎加^[27]等地区,靠近南美洲的地区由于纬度低、降水丰富,物种多样性较高,如哥斯达黎加蒙特维多云雾森林保护区调查发现 198 种树附生苔藓植物^[28]。欧洲也是苔藓植物多样性研究报道较多的区域,主要有不列颠群岛^[7]、意大利^[29]、葡萄牙^[30]、瑞典^[31]、芬兰^[32]、拉脱维亚^[33]、挪威^[11]、俄罗斯^[34]等地区,其中意大利南部西西里岛屿 133 种树附生苔藓植物是该区域丰富度较高的报道之一。大洋洲和非洲的报道较少,大洋洲仅有澳大利亚^[35]、新西兰^[36]等地区的报道,非洲仅有摩洛哥^[37]、加那利群岛^[38]等地区的报道。亚洲报道的地区有印度尼西亚^[5]、印度^[39]、土耳其^[40]、中国^[41]、泰国^[42]等,其中印度尼西亚树附生苔藓植物多样性较高,仅在热带山地雨林中 8 棵树木冠层和林下层调查就发现 146 种。我国目前报道最丰富的地区是云南,在 3 个山地森林中共调查发现 226 种。总体来看,树附生苔藓植物在降水非常丰富的地区,尤其在热带雨林、山地云雾林,物种多样性往往较高。

2 树附生苔藓植物的空间分布

由于苔藓植物独特的生理结构,使其对光照、温度、湿度等环境因子变化非常敏感,所以无论从树木个体上还是在全球尺度上的分布,大都通过水热条件的变化对树附生苔藓进行影响的。一般来说,从纬度上看,低纬度的高温多雨气候更适宜森林的生长,也更适宜树附生苔藓植物的生存。热带雨林地区树附生苔藓植物通常较为丰富,如亚马逊流域地区仅通过 72 棵树木的调查,就发现 29 科 97 属 261 种树附生苔藓植物^[23]。凉爽和高湿环境的北方和温带森林也有树附生苔藓植物的分布,但是物种丰富度要比热带雨林地区低,如新西兰温带雨林仅发现 66 种树附生苔藓植物^[36]。

经度地带性主要表现在沿海地区比内陆地区的树附生苔藓植物种类更丰富。可能是由于沿海地区受海洋性气候影响,比内陆地区更容易形成降水,而水分条件是影响树附生苔藓植物分布的重要条件。如在葡萄牙沿大西洋的马德兰岛调查了 19 种共 160 棵树木,记录到 110 种树附生苔藓植物^[30],即使是在葡萄牙大陆

中北部对 13 个地点的 3 种栎属树木进行调查仍有 61 种^[43]。而在相似纬度的内陆半干旱地中海气候的土耳其阿马西亚地区通过 32 个抽样样方的调查只发现 22 种^[40]。

不少研究表明,树附生苔藓植物丰富度随着海拔的升高呈现先升高再降低的分布曲线,其峰值一般在中部偏高海拔处达到最大值。在哥伦比亚科迪勒拉中部沿着海拔 1000—4130 m 研究表明,海拔 2550—3190 m 范围内苔类的物种丰富度达到最大^[44]。中国云南 3 个森林保护区(海拔 800—3800 m)研究也表明,附生苔藓植物物种丰富度在 2600 m 处达到峰值^[41]。当然也有研究发现树附生苔藓植物丰富度不呈峰形分布,这可能与研究的山体海拔和样地设置数量等因素有关。如泰国 Khao Nan 国家公园(海拔 400—1300 m)研究表明树附生苔藓植物物种丰富度在 1200—1300 m 达到高峰,样地仅设置 6 个^[42]。

从附主树木个体尺度来看,影响树附生苔藓植物水平方向分布的因素很多且十分复杂。树龄、树木胸径、树干朝向、树木倾斜、树皮的理化特性(如树皮纹理特征、含水量、化学成分等)等都会通过改变树附生苔藓植物栖息环境的稳定性、局部温湿度差异等对其分布造成影响。在垂直方向上,一般微环境稳定性随着地面上方距离的增加而降低,树干基部相比树干中上部和树冠拥有更适宜、更稳定的温湿度环境,因此更适宜树附生苔藓植物的生长。此外,树冠对树附生苔藓植物多样性的重要程度要视在不同地区而定。如在热带雨林地区研究发现,31%的树附生苔藓物种只出现在树冠上^[22];而温带地区的研究发现,不调查树冠仅调查样地所有的树干与全面调查相比较,仅会造成 4%的苔藓植物种类被忽略^[45]。

3 树附生苔藓植物与附主树木特征之间的关系

树木为树附生苔藓植物提供栖息场所,因此苔藓与附主树木之间的关系常受到关注。有研究认为某些树附生苔藓植物的分布与一些特定的树木种类有着显著的相关性^[46],也有研究认为不呈绝对的专一性偏好^[47],目前还没有统一定论。苔藓植物表现出对一定的树种选择偏好,可能是由于对树木具体特征的喜好,再加上微环境条件适宜所造成的。

3.1 树木年龄

树龄可以反映树附生苔藓植物丰富度与物种组成在时间尺度上的变化,往往对树附生苔藓植物的丰富度和盖度起到积极作用。有学者在马德拉岛月桂林中通过线性混合效应模型检验了树附生苔藓植物物种丰富度是否随时间变化,结果显示树龄始终包含在所有最佳拟合模型中,反映了随时间推移物种丰富度逐渐增加的现象^[48]。树附生苔藓植物对树龄所表现出的显著相关关系,可能是因为年龄大的树木通常其树皮纹理更加丰富,表面积也会增大,从而为树附生苔藓植物提供更加适宜的栖息地。而且有实验证明随着树龄的增长,树木变化的一些特征,如较为常见的受损树木上的腐洞等也可能影响附生植物的多样性、物种组成和演替^[49]。因此,在森林的经营管理中培育和保护好大树、古树,有助于保护树附生苔藓植物的多样性,特别是一些针对生境有特殊要求的苔藓种类。

3.2 树高

树高决定了树木冠顶到地面整个垂直梯度的小气候变化,而这种变化可以使树附生苔藓植物找到适应自身生存的不同微生境区域,使得物种多样化,大多研究发现树木高度与树附生苔藓植物丰富度呈正相关关系^[21]。在较早的调查研究中,由于技术原因难以进入树冠层面,一般只调查树干苔藓情况。树干基部苔藓植物种类、盖度往往要比树干中部、上部丰富^[50],可能是由于树干基部湿度大、温度较低,其微生境更适宜苔藓的生长和繁殖。后来随着进入林冠技术的发展,更多研究开始关注树冠附生苔藓植物的多样性和分布。在秘鲁山地雨林中,有研究发现树冠中部拥有最高的附生苔藓物种丰富度,并认为热带雨林树冠中部光辐射虽然比树干高,但是树冠仍具有较高的相对湿度能为苔藓植物提供水分保障,而在温带地区则不能^[22]。另外,树木高度对苔藓植物的生活型也有显著的影响,如在印度尼西亚山地雨林中对树附生苔藓植物垂直分布研究发现,簇状苔藓植物在树冠中最为丰富,而枝状和扇形主要分布在冠下^[5]。

3.3 树木胸径

很多研究都证明树木胸径的增长对树附生苔藓植物物种丰富度、盖度等方面有积极影响,一般树木胸径

越大,说明附着表面积越大、纹理丰富,越利于苔藓的生存发展。如有研究表明在巴拿马低地雨林中附生苔藓植物的盖度与树木胸径之间呈显著正相关关系^[51]。德国山毛榉(*Fagus sylvatica*)森林中,应用回归和除趋势对应分析也揭示了胸径是影响树附生苔藓植物多样性和物种组成的最重要因素^[52]。加拿大新不伦瑞克省北部阔叶林中树木胸径是影响平藓(*Neckera pennata*)生存的重要因素,平藓对胸径大于 40cm 糖槭(*Acer saccharum*)占有率是胸径 15—19 cm 糖槭的 4—16 倍^[53]。研究认为附主树木的胸径越大,树皮越厚,越有利于树皮含水量的增加;另外,胸径越大的树木可能存在的时间更长,并提供的附着空间更大,利于苔藓植物的定殖和扩散。

3.4 树皮特征

树皮是树附生苔藓植物的栖息场所,直接关系到树附生苔藓植物的生存和发展。树皮特征主要是指树皮的物理化学性质,如树皮粗糙度、厚度、pH 值、水分含量、养分含量等。纹理丰富的树皮易被苔藓植物繁殖体附着,不易被降雨冲刷掉,另外较厚且有裂缝的树皮具有更高的截留水分能力,从而为树附生苔藓提供更多阴凉、防风和潮湿的庇护场所^[54]。树皮 pH 值越低可能越不适宜苔藓的生长,在拉脱维亚森林中研究发现在相对碱性树皮上的树附生苔藓植物丰富度较高,在相对酸性树皮上丰富度较低^[33]。此外,树皮内一些化合物和阳离子浓度等也可能会影响树附生苔藓植物的生存发展,如罗马尼亚的一项研究报道,云杉属(*Picea*)、冷杉属(*Abies*)、栎属(*Fraxinus*)和苹果属(*Malus*)不太适合树附生苔藓植物生存可能是由于其树皮含有较多的单宁和树脂^[55]。总之,不同树木的树皮纹理结构、水分含量、树皮化学成分等差异都可能会影响树附生苔藓植物的生长。

3.5 树干朝向

由于苔藓植物缺乏输送水的维管组织,直接从周围环境吸收水分,因此,它们缺乏保水角质层,比维管植物更容易受到干燥影响^[56]。一般来说,树干背光侧水分蒸发较弱,不易使苔藓植物由于失水而变的干燥,这种微生境更有利于苔藓植物的生长。当然也有少部分研究发现树干背光侧苔藓丰富度和盖度不一定达到最大,这需要结合具体的微生境进行分析。如在加拿大温哥华对 4 种树木树干 4 个方向的调查发现,3 种针叶树上苔藓盖度在北向达到最高,但是阔叶树种大叶槭(*Acer macrophyllum*)上苔藓植物盖度与树干朝向之间没有相关性,分析认为可能由于大叶槭树皮微环境非常适宜苔藓植物的生长,加之树干南北两侧微气候差异微小,所以苔藓能在任何一边生存,导致树干朝向对苔藓盖度的影响差异不显著^[57]。另外,树干倾斜也会影响树附生苔藓植物的分布,有研究发现近地面(背光面)一侧苔藓植物的盖度相较另一侧会减少^[58],与光照条件、截雨量、可附着有关。

4 树附生苔藓植物与森林群落特征之间的关系

树木为附生苔藓植物的附着提供了理想的栖息场所,森林则提供了稳定的林内微生境,并通过树种组成、森林面积、林龄、树木密度等不同群落特征创造不同的小气候条件,为树附生苔藓植物的生存和发展提供条件。

4.1 树种组成

一般认为树种组成丰富对苔藓植物多样性有利,森林中树木种类越多、丰富度越高,越能支持更多种类树附生苔藓植物的生长发育。这是因为苔藓植物对不同树木特征的偏好不同,森林中树种越丰富,可为不同偏好的苔藓植物提供更多的生境选择,如不同纹理特征、化学性质的树皮等,从而提高整个森林树附生苔藓植物的多样性^[59]。阔叶林中的树附生苔藓植物通常比针叶林更丰富^[25],在针叶林为主的森林中树种多样性更是决定附生苔藓植物丰富度的关键因素。有学者对针叶林树附生苔藓植物组成、物种丰富度和盖度进行研究认为,保持森林树种多样性是对附生苔藓植物群落保护的重要措施之一^[46]。

4.2 森林面积

森林为林内树附生苔藓植物提供了稳定的栖息环境,面积越大,对林外环境因子的抗干扰能力也就越强。

在欧洲塞莫斯河流域森林生态系统树附生苔藓植物多样性的调查发现,约有 25% 的物种出现的可能性随着森林覆盖面积的增加而提高,由于森林覆盖面积的增加,为一部分对干燥环境敏感的苔藓物种提供了适当的缓冲环境^[60]。随着森林覆盖率的减少,也就是越来越开放的栖息空间,如森林边缘、小斑块、甚至是孤立的树木等破碎化生境对附生苔藓植物会产生一定的负面影响。破碎化生境意味着相比大面积森林内部更容易存在风的扰动、光照强度增加、温度升高以及湿度降低等一系列对树附生苔藓植物不利的生境因子。但是即使如此,也有学者认为这会增加少量偏向于这种生境的苔藓物种,这也解释了在景观尺度上,全球附生植物多样性并没有随森林覆盖的减少而减少的原因^[61]。

4.3 森林年龄

森林年龄一般决定着林中树木的径级,林龄越大意味着会有更多胸径大的树木,可为树附生苔藓植物提供更好的栖息场所,此外林龄大的森林受到的干扰可能更小,群落更为稳定,更适宜苔藓的生长和繁殖。加拿大魁北克省 4 个林龄的白杨林研究表明,树附生苔藓植物多样性和盖度与林龄显著正相关,在林龄大的森林中发现更多的苔藓物种种类,甚至有些物种只存在于林龄大的森林中^[24]。拉脱维亚东南部的研究也证明了这一点^[62]。林龄大的森林在生物多样性保护方面发挥着重要作用,特别是对于要求生境要求严苛的、濒临灭绝的物种有重要的意义。此外,林龄差异还可能影响不同森林中树附生苔藓植物类型,如美国纽约阿迪朗达克北部一项研究表明,成熟林中附生苔藓植物以旱生为主,而在老熟林中以中生、钙生植物为主^[63]。

4.4 树木密度

树木密度一方面通过林内光照条件变化对树附生苔藓的分布产生影响,另一方面通过树干之间的距离对树附生苔藓植物的孢子传播产生影响。瑞典和芬兰的研究都证实,一些树附生苔藓植物的盖度和周围树木密度呈正相关关系^[32,64]。但这两项研究都属北方森林,其森林结构由于商业间伐相对开阔,林分密度不高,因此提高林分密度对苔藓植物生长有积极作用。如果林内密度过高,势必会影响林内光照,而光照的过度减少对苔藓植物的生长可能是消极的。另外,灌木层密度对树附生苔藓植物的影响也是双面的。灌木层可减弱光照条件对树附生苔藓植物产生消极影响,但也可以通过影响局部遮荫条件、保护苔藓免受风的扰动、减轻树皮干燥程度等方式对树附生苔藓植物的生存发展产生积极作用^[65]。

5 树附生苔藓植物对全球变化的响应

树木和森林为树附生苔藓植物提供了丰富的栖息环境,但是随着人类活动的影响,全球问题日益增多,而树附生苔藓植物对环境变化又特别敏感,因此有必要从全球尺度分析人为干扰、环境变化等对树附生苔藓的影响。Sala 认为全球生物多样性变化有五大主要驱动因素:土地利用变化、气候变化、大气二氧化碳水平上升、氮沉降和酸雨以及生物交换(入侵物种)^[66]。由于苔藓植物具有较低的入侵能力^[17],生物交换影响较小,所以本文从土地利用变化、气候变化、大气组成变化等主要驱动因素简述全球变化对树附生苔藓植物的影响。

5.1 土地利用变化

人类通过森林采伐破坏树附生苔藓植物的栖息环境,改变土地的利用方式,对自然生态系统产生严重的干扰。森林采伐会引起林分结构变化,造成森林内湿度、温度和光照等条件的改变,使原物种的微环境遭受破坏。原生林相比于受采伐干扰的森林,一般树附生苔藓植物物种更加丰富,可能是由于林冠结构多样性、大直径树木的存在和湿润的小气候决定的^[67]。厄瓜多尔南部有研究表明原生林和次生林的树附生苔藓植物物种组成不同,原生林中拥有更多的特有物种^[68]。在哥斯达黎加一项研究发现原生林和次生林中隐花附生植物(附生苔藓和地衣)的物种丰富度几乎相同,但群落组成差异显著,原生林中有 1/3 的物种没有在次生林中恢复,表明森林受到干扰后需要很长时间才能重新建立起适宜苔藓生长的微生境^[27]。而且有研究认为,一旦森林遭受砍伐,其恢复苔藓植物多样性是一个非常缓慢的过程,可能至少需要 100 年的时间^[67]。

5.2 气候变化

全球变暖对树附生苔藓植物的生存可能是不利的,并可能会导致地区物种组成的变化。有学者根据对历

史植物标本记录的分析,在二十世纪,34种亚热带树附生苔藓植物物种已经向东和东北方向延伸了数百公里到中欧,并认为这些范围扩展与地区冬季平均温度上升大约 3.5°C 相关^[69]。玻利维亚的一项模拟气候变化实验,将树附生苔藓植物从海拔较高的地方移植到海拔较低的地方,2年后发现群落中物种发生明显变化,表明温度的升高对苔藓植物群落结构和组成有显著的影响^[70]。还有学者认为热带低地森林中苔藓植物可能已经接近它们生理能力的边缘,因此即使温度稍有升高,也会使苔藓植物生存受到严重影响^[17]。全球变暖一方面会诱导更高的呼吸作用,意味着更高的碳损失;另一方面,较高的温度通常会导致较高的饱和水汽压,从而可能导致光合休眠,降低碳增益^[71]。

树附生苔藓植物不仅会受到未来气候变暖的威胁,还会受到降水变化的影响。由于苔藓植物结构简单,没有维管束组织,对水分变化十分敏感,当相对湿度降低时,苔藓植物就会失去水分,导致光合能力下降^[72]。有研究表明,附生苔藓植物对水分和温度的变化高度敏感,即使是气候的微小变化,也会显著降低植物的生长速度^[13]。由于全球变暖,降水量在高纬度地带和热带地区有增加的趋势,在原本比较干旱的亚热带地区则呈现减少的趋势^[73],这必然对亚热带地区树附生苔藓植物产生不利影响。此外,气候变化还会引起云雾频率降低和云雾发生高度的升高,苔藓植物偏爱的凉爽和高湿度栖息地将受到破坏,可能会导致许多云雾林树附生苔藓植物物种受到影响。

5.3 大气组成变化

由于化石燃料燃烧和森林破坏等人类活动的影响,大气中 CO_2 浓度显著增加, CO_2 浓度升高可能短期内对光合作用显现出积极作用,但从长期角度看,这种有利影响呈下降的趋势^[74]。有学者通过将非维管附生植物(3种苔藓植物和6种地衣)移植到生长室内监测其生长和健康状况,发现 CO_2 浓度的升高对非维管附生植物没有显著影响,但是温度的升高会对部分物种的生长造成负面影响^[71]。 CO_2 作为温室气体被认为会导致全球变暖,一般更温暖、湿润和富二氧化碳的未来环境可能会促进苔藓植物的生长,但是延长生长期对苔藓植物碳动态的净影响是不确定的,因为分解和碳吸收都将增加。

随着全球污染和土地利用变化的加剧,大气氮沉降有增加的趋势,氮沉降的提高会对树附生苔藓物种丰富度和盖度产生负面影响。亚热带山地云雾林一项研究认为树附生苔藓植物对氮沉积的增加非常敏感,日益增加的氮污染可能导致苔藓多样性的丧失^[75]。苔藓植物组织内氮浓度会随大气氮沉积量的增加而增加,而生长速度会呈下降趋势。当大气氮沉降量减少后,苔藓植物从过量氮沉积中恢复的时间尺度比氮影响的时间尺度还要长^[76]。有实验明确了附生苔藓植物对氮沉积的临界负荷,当氮添加量为 7.4 kg/hm^2 时,苔藓盖度显著降低,而且氮添加对苔藓植物的碳代谢过程和化学稳定性有强烈影响^[6]。

大气 SO_2 污染对树附生苔藓植物的影响主要是表现在对植物体内叶绿素的降解和质壁分离对细胞结构和功能的破坏,且 SO_2 浓度越高,湿度越大,分解越严重,对苔藓植物的伤害就越大^[77]。 SO_2 还是形成酸雨的主要成分,酸度的增加会增加苔藓对重金属离子的吸收,大气重金属离子会影响植物细胞活动和干扰孢子的发育和生长^[78]。正因为对大气污染的敏感性,树附生苔藓植物非常适合于监测大气污染,常被用作城市环境污染的监测指示生物^[79]。

6 展望

树附生苔藓植物是森林生态系统的重要组成部分,但常被忽视。随着人类对苔藓的逐步认识,树附生苔藓植物的研究内容已经由单一的分类学研究逐渐扩展到分子生物学、生理学、生态学、保护生物学等多领域研究,为深入了解树附生苔藓植物的形成、发展、多样性维持机制及其在森林生态系统物质循环和能量流动中的作用等提供了理论基础。但是树附生苔藓植物研究数量尚少且较分散,很多研究问题还未得到关注、实证和统一认知。笔者认为未来研究应注重以下几个方面:

6.1 加强生理生态学研究

利用分子生物学、生理学、生态学等领域理论和技术手段研究水、热、光、化学元素、大气污染等环境因子

对树附生苔藓植物形态结构和生理生化指标变化的影响,有助于了解在全球变化下苔藓植物性状的分化和适应性的进化方向。同时,开展多因子交互实验,通过研究树附生苔藓植物生长发育与各种因子间的交互作用,揭示其对环境因子综合作用下所产生的生态响应。

6.2 与生物交互作用研究

由于树附生苔藓植物的附着特性,其与附主树木之间的关系一直是关注的热点,但其附着过程及适应策略等生理生态机理还有待进一步明确。此外,树附生苔藓植物与附主树木上其他生物的关系也值得深入研究,如树附生苔藓植物与附生藻类和地衣之间竞争或共生关系,与原动物、节肢动物等无脊椎动物之间的相互关系等。

6.3 群落动态长期监测研究

大多树附生苔藓植物调查研究均为短期内的调查研究,很难反映苔藓植物群落的季节变化和年际变化。通过对树附生苔藓植物群落动态长期监测研究,掌握其生长、物候期等生态过程和动态变化,有利于反映气候变化、土地利用变化、大气组成成分变化等因素对陆地生态系统的影响。尤其是在城市生态系统中,热岛效应、环境污染、人为干扰、森林破碎化等因素更为复杂,通过长期监测和分析,明确城市环境下树附生苔藓植物群落的动态演变过程和机制十分重要。

6.4 构建与恢复技术研究

在大规模国土绿化背景下,构建和恢复健康稳定的、生物多样性丰富的森林群落是研究人员和管理人员的共识。树附生苔藓植物作为森林群落的重要组成部分,具有重要的生态功能,应结合其生理生态特性以及与群落交互作用相关研究的理论和技术成果,利用树种选择和森林群落构建技术,促进树附生苔藓植物物种恢复和群落重建,维持森林生态系统结构的多样性和稳定性。

参考文献 (References):

- [1] Smith A J E. Epiphytes and epiliths//Smith A J E, ed. Bryophyte Ecology. London: Chapman & Hall, 1982: 191-227.
- [2] Pypker T G, Unsworth M H, Bond B J. 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, 2006, 36(4): 819-832.
- [3] Lindo Z, Whiteley J A. Old trees contribute bio-available nitrogen through canopy bryophytes. Plant and Soil, 2011, 342(1/2): 141-148.
- [4] Sprent J I, Meeks J C. Cyanobacterial nitrogen fixation in association with feather mosses: moss as boss? New Phytologist, 2013, 200(1): 5-6.
- [5] Sporn S G, Bos M M, Kessler M, Gradstein S R. Vertical distribution of epiphytic bryophytes in an Indonesian rainforest. Biodiversity and Conservation, 2010, 19(3): 745-760.
- [6] Shi X M, Song L, Liu W Y, Lu H Z, Qi J H, Li S, Chen X, Wu J F, Liu S, Wu C S. Epiphytic bryophytes as bio-indicators of atmospheric nitrogen deposition in a subtropical montane cloud forest: response patterns, mechanism, and critical load. Environmental Pollution, 2017, 229: 932-941.
- [7] Coppins B J. Epiphytes of birch. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences, 1984, 85(1/2): 115-128.
- [8] Rhoades F M. Biomass of epiphytic lichens and bryophytes on *Abies lasiocarpa* on a Mt. Baker lava flow, Washington. The Bryologist, 1981, 84(1): 39-47.
- [9] Studlar S M. Host specificity of epiphytic bryophytes near Mountain Lake, Virginia. The Bryologist, 1982, 85(1): 37-50.
- [10] Barkman J J. The influence of air pollution on bryophytes and lichens//Air pollution: Proceedings of the First European Congress on the Influence of Air Pollution on Plants and Animals. Wageningen: Centre of Agricultural Publishing and Documentation, 1969: 197-209.
- [11] Nordén B, Jordal J B, Evju M. Can large unmanaged trees replace ancient pollarded trees as habitats for lichenized fungi, non-lichenized fungi and bryophytes? Biodiversity and Conservation, 2018, 27(5): 1095-1114.
- [12] Alvarenga L D P, Pôrto K C. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. Biological Conservation, 2007, 134(3): 415-427.
- [13] Song L, Liu W Y, Nadkarni N M. Response of non-vascular epiphytes to simulated climate change in a montane moist evergreen broad-leaved forest in southwest China. Biological Conservation, 2012, 152: 127-135.
- [14] 刘文耀, 马文章, 杨礼攀. 林冠附生植物生态学研究进展. 植物生态学报, 2006, 30(3): 522-533.
- [15] Gradstein S R, Churchill S P, Salazar-Allen N. Guide to the Bryophytes of Tropical America. New York: New York Botanical Garden Press, 2001:

1-577.

- [16] Crum H. Structural Diversity of Bryophytes[D]. Ann Arbor: University of Michigan Herbarium, 2001.
- [17] Zotz G, Bader M Y. Epiphytic plants in a changing world-global: change effects on vascular and non-vascular epiphytes//Lüttge U, Beyschlag W, Büdel B, Francis D, eds. Progress in Botany. Berlin, Heidelberg: Springer, 2009: 147-170.
- [18] Campos L V, Ter Steege H, Uribe J. The epiphytic bryophyte flora of the Colombian Amazon. *Caldasia*, 2015, 37(1): 47-59.
- [19] Mellado-Mansilla D, León C A, Ortega-Solís G, Godoy-Guinao J, Moreno R, Díaz I A. Vertical patterns of epiphytic bryophyte diversity in a montane *Nothofagus* forest in the Chilean Andes. *New Zealand Journal of Botany*, 2017, 55(4): 514-529.
- [20] Andersson M S, Gradstein S R. Impact of management intensity on non-vascular epiphyte diversity in cacao plantations in western Ecuador. *Biodiversity & Conservation*, 2005, 14(5): 1101-1120.
- [21] Oliveira J R P M, Pôrto K C, Silva M P P. Richness preservation in a fragmented landscape: a study of epiphytic bryophytes in an Atlantic forest remnant in Northeast Brazil. *Journal of Bryology*, 2011, 33(4): 279-290.
- [22] Romanski J. Epiphytic Bryophytes and Habitat Microclimate Variation in Lower Montane Rainforest, Peru [D]. Hobart: University of Tasmania, 2013.
- [23] De Oliveira S M, Ter Steege H. Floristic overview of the epiphytic bryophytes of *terra firme* forests across the Amazon basin. *Acta Botanica Brasilica*, 2013, 27(2): 347-363.
- [24] Boudreault C, Gauthier S, Bergeron Y. Epiphytic lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Québec, Canada. *The Bryologist*, 2000, 103(4): 725-738.
- [25] Cleavitt N L, Dibble A C, Werier D A. Influence of tree composition upon epiphytic macrolichens and bryophytes in old forests of Acadia National Park, Maine. *The Bryologist*, 2009, 112(3): 467-487.
- [26] Herrera-Paniagua P, Martínez M, Hernández-Sandoval L, García-Franco J. Epiphytic mosses in the humid mountain forests of the Sierra Madre Oriental, Mexico-species richness, rarity and composition. *Cryptogamie Bryologie*, 2017, 38(2): 171-190.
- [27] Holz I, Gradstein S R. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica-species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology*, 2005, 178(1): 89-109.
- [28] Merwin M C, Gradstein S R, Nadkarni N M. Epiphytic bryophytes of Monteverde, Costa Rica. *Tropical Bryology*, 2001, 20(1): 63-70.
- [29] Campisi P, Dia M G, Provenzano F. Analysis of the epiphytic bryophyte diversity of Sicily. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 2009, 143(S1): S104-S112.
- [30] Sim-Sim M, Bergamini A, Luís L, Fontinha S, Martins S, Lobo C, Stech M. Epiphytic bryophyte diversity on Madeira Island: effects of tree species on bryophyte species richness and composition. *The Bryologist*, 2011, 114(1): 142-154.
- [31] Fritz Ö. Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodiversity and Conservation*, 2009, 18(2): 289-304.
- [32] Ojala E, Mönkkönen M, Inkeröinen J. Epiphytic bryophytes on European aspen *Populus tremula* in old-growth forests in northeastern Finland and in adjacent sites in Russia. *Canadian Journal of Botany*, 2000, 78(4): 529-536.
- [33] Mežaka A, Znotiņa V. Epiphytic bryophytes in old growth forests of slopes, screes and ravines in north-west Latvia. *Acta Universitatis Latviensis*, 2006, 710: 103-116.
- [34] Tarasova V N, Obabko R P, Himelbrant D E, Boychuk M A, Stepanchikova I S, Borovichev E A. Diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on aspen (*Populus tremula*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia). *Folia Cryptogamica Estonica*, 2017, 54: 125-141.
- [35] Floyd A, Gibson M. Epiphytic bryophytes of *Dicksonia antarctica* Labill. from selected pockets of cool temperate rainforest, Central Highlands, Victoria. *Victorian Naturalist*, 2006, 123(4): 229-235.
- [36] Hofstede R G M, Dickinson K J M, Mark A F. Distribution, abundance and biomass of epiphyte-lianoid communities in a New Zealand lowland *Nothofagus*-podocarp temperate rain forest: tropical comparisons. *Journal of Biogeography*, 2001, 28(8): 1033-1049.
- [37] Draper I, Mazimpaka V, Albertos B, Garilleti R, Lara F. A survey of the epiphytic bryophyte flora of the Rif and Tazzeka Mountains (northern Morocco). *Journal of Bryology*, 2005, 27(1): 23-34.
- [38] González-Mancebo J M, Romaguera F, Losada-Lima A, Suárez A. Epiphytic bryophytes growing on *Laurus azorica* (Seub.) Franco in three laurel forest areas in Tenerife (Canary Islands). *Acta Oecologica*, 2004, 25(3): 159-167.
- [39] Singh V P, Kaul A. Biodiversity and Vegetation of Pachmarhi Hills. Jodhpur: Scientific Publishers, 2002.
- [40] Alataş M, Batan N, Ezer T, Uyar G. The epiphytic bryophyte flora and vegetation of Boraboy and Destek forests (Amasya, Turkey). *Pakistan Journal of Botany*, 2017, 49(5): 1779-1786.
- [41] Song L, Ma W Z, Yao Y L, Liu W Y, Li S, Chen K, Lu H Z, Cao M, Sun Z H, Tan Z H, Nakamura A. Bole bryophyte diversity and distribution

- patterns along three altitudinal gradients in Yunnan, China. *Journal of Vegetation Science*, 2015, 26(3): 576-587.
- [42] Chantanaorrapint S. Ecological Studies of Epiphytic Bryophytes Along Altitudinal Gradients in Southern Thailand [D]. Bonn: Fakultät der Rheinischen-Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, 2010.
- [43] Garcia C, Sérgio C, Sim-Sim M. Epiphytic bryophyte diversity in oak woodlands of centre and northern Portugal. First analyses from a national survey. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 2005, 97: 161-181.
- [44] Wolf J H D. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1993, 80(4): 928-960.
- [45] Boch S, Müller J, Prati D, Blaser S, Fischer M. Up in the tree-the overlooked richness of bryophytes and lichens in tree crowns. *PLoS One*, 2013, 8(12): e84913.
- [46] Király I, Ódor P. The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous-coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation*, 2010, 143(9): 2063-2069.
- [47] 官飞荣, 茹雅璐, 胡忠健, 陈尊委, 吴玉环. 杭州市树附生苔藓植物的附生专一性. *生态学杂志*, 2017, 36(1): 61-66.
- [48] Patiño J, Gómez - Rodríguez C, Pupo - Correia A, Sequeira M, Vanderpoorten A. Trees as habitat islands; temporal variation in alpha and beta diversity in epiphytic laurel forest bryophyte communities. *Journal of Biogeography*, 2018, 45(8): 1727-1738.
- [49] Fritz Ö, Heilmann-Clausen J. Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). *Biological Conservation*, 2010, 143(4): 1008-1016.
- [50] Yavarynik S R, Akbarinia M, Zare H. Richness and epiphytic mosses cover variation on ironwood trees (*Parrotia persica* Pojark) trunks. *Taxonomy and Biosystematics Journal*, 2016, 8(27): 57-70.
- [51] Zotz G, Vollrath B. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza*-correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology*, 2003, 19(1): 81-90.
- [52] Friedel A, Oheimb G V, Dengler J, Härdtle W. Species diversity and species composition of epiphytic bryophytes and lichens-a comparison of managed and unmanaged beech forests in NE Germany. *Feddes Repertorium*, 2006, 117(1/2): 172-185.
- [53] Edman M, Eriksson A M, Villard M A. The importance of large-tree retention for the persistence of old-growth epiphytic bryophyte *Neckera pennata* in selection harvest systems. *Forest Ecology and Management*, 2016, 372: 143-148.
- [54] Sales K, Kerr L, Gardner J. Factors influencing epiphytic moss and lichen distribution within Killarney National Park. *Bioscience Horizons: The International Journal of Student Research*, 2016, 9: hzw008.
- [55] Goia I, Schumacker R, Zdeněk S. Multivariate analysis-a tool for bryosociological studies. Case study for the bryophyte epiphytic communities from the upper Arie River basin (Romania). *Contributii Botanice*, 2015, 50: 143-150.
- [56] 吴玉环, 黄国宏, 高谦, 曹同. 苔藓植物对环境变化的响应及适应性研究进展. *应用生态学报*, 2001, 12(6): 943-946.
- [57] Beckett K, Mikkelsen E. Distribution and abundance of epiphytic Bryophytes in Pacific Spirit Park. (2015-04-30) [2019-02-19]. <https://open.library.ubc.ca/collections/undergraduateresearch/51869/items/1.0107244>.
- [58] 郭水良, 曹同. 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. *生态学报*, 2000, 20(6): 922-931.
- [59] Király I, Nascimbene J, Tinya F, Ódor P. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation*, 2013, 22(1): 209-223.
- [60] Zartman C E. Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. *Ecology*, 2003, 84(4): 948-954.
- [61] Vanderpoorten A, Engels P, Sotiaux A. Trends in diversity and abundance of obligate epiphytic bryophytes in a highly managed landscape. *Ecography*, 2004, 27(5): 567-576.
- [62] Mežaka A, Brūmelis G, Piterūns A. Epiphytic bryophyte and lichen communities in relation to tree and forest stand variables in *Populus tremula* forests of South-East Latvia. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, 2010, 2: 1-8.
- [63] McGee G G, Kimmerer R W. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, 32(9): 1562-1576.
- [64] Hazell P, Kellner O, Rydin H, Gustafsson L. Presence and abundance of four epiphytic bryophytes in relation to density of aspen (*Populus tremula*) and other stand characteristics. *Forest Ecology and Management*, 1998, 107(1/3): 147-158.
- [65] 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.
- [66] Sala O E, Chapin III F S, Armesto J J, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke L F, Jackson R B, Kinzig A, Leemans R, Lodge D M, Mooney H A, Oesterheld M, Poff N L, Sykes M T, Walker B H, Walker M, Wall D H. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 2000, 287(5459): 1770-1774.
- [67] Song L, Liu W Y, Ma W Z, Tan Z H. Bole epiphytic bryophytes on *Lithocarpus xylocarpus* (Kurz) Markgr. in the Ailao Mountains, SW China.

- Ecological Research, 2011, 26(2): 351-363.
- [68] Benítez Á, Prieto M, Aragón G. Large trees and dense canopies: key factors for maintaining high epiphytic diversity on trunk bases (bryophytes and lichens) in tropical montane forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 2015, 88(5): 521-527.
- [69] Frahm J P, Klaus D. Bryophytes as indicators of recent climate fluctuations in Central Europe. *Lindbergia*, 2001, 26(2): 97-104.
- [70] Jácome J, Gradstein S R, Kessler M. Responses of epiphytic bryophyte communities to simulated climate change in the tropics//Tuba Z, Slack N G, Stark L R, eds. *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2011: 191-207.
- [71] Song L, Liu W Y, Zhang Y J, Tan Z H, Li S, Qi J H, Yao Y L. Assessing the potential impacts of elevated temperature and CO₂ on growth and health of nine non-vascular epiphytes: a manipulation experiment. *American Journal of Plant Sciences*, 2014, 5(11): 1587-1598.
- [72] Sillett S C, Antoine M E. Lichens and bryophytes in forest canopies//Lowman M D, Rinker H B, eds. *Forest Canopies*. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2004: 151-174.
- [73] Liu J, Wang B, Cane M A, Yim S Y, Lee J Y. Divergent global precipitation changes induced by natural versus anthropogenic forcing. *Nature*, 2013, 493(7434): 656-659.
- [74] Tuba Z, Ötvös E, Jöcsák I. Effects of elevated air CO₂ concentration on bryophytes: a review//Tuba Z, Slack N G, Stark L R, eds. *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2011: 55-70.
- [75] Song L, Liu W Y, Ma W Z, Qi J H. Response of epiphytic bryophytes to simulated N deposition in a subtropical montane cloud forest in southwestern China. *Oecologia*, 2012, 170(3): 847-856.
- [76] Mitchell R J, Sutton M A, Truscott A M, Leith I D, Cape J N, Pitcairn C E R, Van Dijk N. Growth and tissue nitrogen of epiphytic Atlantic bryophytes: effects of increased and decreased atmospheric N deposition. *Functional Ecology*, 2004, 18(3): 322-329.
- [77] Syrratt W J, Wanstall P J. The effect of sulphur dioxide on epiphytic bryophytes//Air pollution: Proceedings of the First European Congress on the Influence of Air Pollution on Plants and Animals. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1969: 79-85.
- [78] Bates J W. Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution//Shaw A J, Goffinet B, eds. *Bryophyte Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000: 248-311.
- [79] Jiang Y B, Fan M, Hu R G, Zhao J S, Wu Y P. Mosses are better than leaves of vascular plants in monitoring atmospheric heavy metal pollution in urban areas. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2018, 15(6): 1105.