长白山主要生态系统苔藓植物的 多样性研究^{*}

曹 同

(中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110015)

郭水良^{**}

(浙江师范大学生命与环境科学学院, 金华 321004)

摘 要 长白山地区共有苔藓植物 65 科 179 属 437 种, 32 个变种和亚种。其中, 石生和岩面薄土生种类(saxicolous bryophyte) 最丰富, 其次为腐木生种类(saprophytic bryophyte) 和树生种类(epiphytic bryophyte), 再次为土生种类(soil and humus bryophyte)。沼泽地、水体等生境中的种类(peat, marsh and water bryophyte) 相对较少。地面生苔藓植物的物种丰富度以暗针叶林(dark conifer forest) 最高, 而多样性以落叶松 - 沼泽地(*Larix olgensis* - bogs) 和暗针叶林为最高; 腐木生苔藓植物的物种丰富度和多样性均以暗针叶林为最高, 树附生苔藓植物的物种丰富度和多样性以暗针叶林以及红松阔叶混交林(*Pinus koraiensis* broad-leaved mixed forest) 与暗针叶林间的过渡林为最高。定性分析表明, 海拔高度、林冠层郁闭度和林内湿度、土壤酸度、含水量、林下倒木的丰富程度等可能是影响本地区苔藓植物多样性的重要环境因子。

关键词 苔藓植物, 生物多样性, 长白山

A study on bryophytes diversity in the main ecosystems in Changbai Mountain/ CAO Tong¹⁾, GUO Shui - Liang²⁾

Abstract There are 469 species of bryophytes (including 32 taxa under species) belonging to 179 genera and 65 families in Mt. Changbai. The species richness ranged from the highest to the lowest as saxicolous bryophytes, saprophytic bryophytes, epiphytic bryophytes, soil and humus bryophytes and peat, marsh and water bryophytes. For soil and humus bryophytes, the species richness is highest in dark conifer forest, Shannon index is highest in *Larix olgensis*-bogs and dark conifer forest. The species richness and Shannon index for saprophytic bryophytes are highest in the dark conifer forest, and those for epiphytic bryophytes are highest in both the dark conifer forest and the transitive forest between *Pinus koraiensis* broad-leaved mixed forest and dark conifer forest. Qualitative analyses showed that altitude, canopy density, soil acidity, soil water content and richness of rotten wood in the forest could be the important environmental factors influencing the diversity of bryophytes. Among them, the humidity and canopy density rank the first.

Key words bryophyte, diversity, Changbai Mountain

Author's address 1) Institute of Applied Ecology, the Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110015
2) College of Life and Environmental Science, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004

1 前言

长白山是我国东北第一高山, 地处我国吉林省与朝鲜相邻接地区, 41°41'49" ~ 42°25'18" N, 127°42'55" ~ 128°16'48" E, 海拔 2691 m, 面积 196,456 hm²。1960 年在长白山北坡设立了

* 中国科学院资源与环境重点研究项目(KZ952-J1-022), 国家自然科学基金项目(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

** 通讯联系人

收稿日期: 1999 - 01 - 04; 修改稿收到日期: 2000 - 01 - 11

自然保护区,是我国第一批加入国际生物圈自然保护网的自然保护区,也是我国面积最大、自然环境和生态系统保持比较完整的自然保护区。长白山海拔高,森林植被带垂直分化明显,自山脚(550 m)到山顶(2691 m)分布有红松阔叶混交林、暗针叶林、亚高山岳桦林和高山苔原4种主要的植被类型(张凤山等,1980;曹同等,1995a,b;Yang & Wu,1998)。红松阔叶混交林受破坏形成的次生性的白桦林在长白山也有较广的分布,东坡的落叶松-沼泽地是本地区重要的一类生态系统(朗惠卿,1981),长白松林是本地区颇有特色的森林类型。不同类型的森林内,生长有丰富的苔藓植物。80年代以来,已有不少学者先后对长白山地区的苔藓植物进行了区系学和生态学研究(高谦,张光初,1981;高谦,曹同,1983;钱宏,1992;曹同等,1995a,b;郭水良,曹同,1999a;郭水良,曹同,1999b;郭水良等,1999c;郭水良等,1999d;Koponen et al.,1983;Vitt et al.,1990),积累了长白山地区苔藓植物区系与生态学的丰富资料。但是还没有关于该地区苔藓植物多样性特点、分布格局等方面的研究报道。长白山是我国温带地区苔藓植物的代表性区域,对该地区苔藓植物的多样性研究,对保护我国丰富的苔藓植物物种资源

具有重要学术价值。长白山地区自然概况见有关文献(张凤山等,1995;Koponen et al.,1983;Yang & Wu,1998)。

2 研究方法

2.1 野外调查

于1998年7月26日至9月10日,在长白山不同海拔高度的生态系统中随机设立20 m × 20 m的样点59个(见图1),样点环境数据见表1。在样点的地面、树干和腐木等不同生境上调查苔藓植物的盖度。

2.1.1 地面苔藓植物调查

在样点内按间隔2 m拉平行样线,每条样线上每隔2 m设立50 cm × 50 cm的样方。用一面积为50 cm × 50 cm的铁筛置于样方上,铁筛用细线进一步分成400个2.5 cm × 2.5 cm的小格,以此辅助来计测每种苔藓植物在样方中的盖度,以苔藓植物在样方中的平均盖度作为样点的盖度,共调查51个样点。

图1 59个样点在长白山的分布示意图

Fig. 1 Distribution of 59 sites in Changbai Mountain

表 1 59 个样点的环境因子及种子植物群落类型

Table 1 Environmental factors and seed plant communities in 59 sites

样点 Site	调查 项目 Items invest- igated	土壤含 水量(%) Soil water (%)	土壤 pH Soil pH	海拔(m) Altitude (m)	乔木层 郁闭度 Canopy dens- ity	灌木层 盖度 Shrub cover %	森林植被类型(胸径大于 15cm 的树种及株 数) Seed plant communities (number of individual with DBH > 15cm)
1	F,E,S	60.67	5.14	740	0.80	15	红松(7) + 色木槭(1) + 水曲柳(1) + 紫椴 (1)
2	E,S	-	-	740	0.80	10	红松(6) + 蒙古栎(4) + 水曲柳(2) + 紫椴 (1)
3	E,S	-	-	740	0.80	15	红松(8) + 色木槭(2) + 水曲柳(1) + 紫椴 (1)
4	E,S	-	-	740	0.80	15	红松(5) + 色木槭(6) + 水曲柳(1) + 紫椴 (1)
5	E,S	-	-	740	0.80	15	红松(6) + 色木槭(5) + 水曲柳(3) + 紫椴 (2) + 蒙古栎(1)
6	F,E,S	39.08	5.50	740	0.65	35	白桦(3) + 大青杨(4)
7	E,	-	-	740	0.60	40	白桦(9)
8	F,E,S	65.10	5.00	1100	0.80	20	红松(12) + 臭冷杉(7) + 鱼鳞云杉(4) + 紫 椴(1)
9	F,E,S	65.10	5.00	1100	0.80	20	臭冷杉(5) + 红松(3) + 鱼鳞云杉(2) + 落叶 松(2)
10	F,E,S	70.57	5.53	900	0.80	20	红松(5) + 臭冷杉(3) + 大青杨(3) + 蒙古栎 (2) + 紫椴(1) + 色木槭(1)
11	F,E,S	70.57	5.41	900	0.85	20	红松(6) + 臭冷杉(5) + 落叶松(2) + 大青杨 (3) + 鱼鳞云杉(1)
12	F,E,S	65.19	5.09	1000	0.85	20	臭冷杉(12) + 红松(2) + 水曲柳(1) + 紫椴 (1) + 色木槭(1)
13	F,E,S	38.88	5.09	1000	0.85	20	红松(4) + 臭冷杉(7) + 色木槭(4) + 紫椴 (1)
14	F,E,	48.33	4.73	1210	0.25	65	落叶松(7)
15	F,	63.30	4.53	1210	0.25	10	落叶松林 东坡沼泽地
16	F,	81.65	4.78	1250	0	87	园池
17	F,	80.40	4.83	1100	0	70	越桔园
18	F,E,S	60.80	4.35	1100	0.70	30	臭冷杉(10) + 落叶松(2) + 枫桦(2) + 红松 (2)
19	F,	40.33	5.43	690	0.70	25	美人松林(小面积林)
20	F,E,	43.15	4.43	1100	0.80	10	鱼鳞云杉(7) + 臭冷杉(4) + 落叶松(4) + 红 皮云杉(4) + 红松(3) + 枫桦(1)
21	S	-	-	1200	0.80	10	鱼鳞云杉(6) + 臭冷杉(5) + 落叶松(4) + 红 皮云杉(2) + 红松(2) + 枫桦(1)
22	E,	-	-	1000	0.85	10	臭冷杉(5) + 红松(4) + 鱼鳞云杉(1) + 紫椴 (2)
23	F,E,	42.72	5.33	690	0.70	35	美人松(42)
24	F,	27.29	4.95	2630	0	0	天池下苔原带
25	F,	30.98	5.47	2370	0	5	苔原

表 1(续) Table 1 (continued)

样点 Site	调查 项目 Items invest- igated	土壤含 水量(%) Soil water (%)	土壤 pH Soil pH	海拔(m) Altitude (m)	乔木层 郁闭度 Canopy dens- ity	灌木层 盖度 Shrub cover %	森林植被类型(胸径大于 15cm 的树种及株 数) Seed plant communities (number of individual with DBH > 15cm)
26	F,	32.35	5.32	2374	0	90	苔原
27	F,	64.28	5.14	2285	0	95	苔原
28	F,	57.98	5.48	2190	0	97	苔原
29	F,E,	43.02	4.98	1830	0.40	15	岳桦(7) + 落叶松(4)
30	F,E,	61.84	4.35	1905	0.50	90	岳桦(6) + 落叶松(5)
31	F,	57.59	5.20	1985	0	98	岳桦(8)
32	F,	60.5	5.76	2110	0	75	苔原
33	F,	63.22	5.12	2070	0	85	苔原
34	F,E,	52.45	4.62	1970	0.50	95	岳桦(8)
35	F,	32.98	5.03	2530	0	70	苔原
36	F,	55.45	4.97	2330	0	95	苔原
37	F,	65.09	5.19	2300	0	95	苔原
38	F,	68.65	5.10	1870	0.35	15	岳桦与苔原交叉处,面积小的岳桦林
39	F,	64.63	5.08	1930	0	81	苔原带
40	F,E,	54.99	4.48	1895	0.52	70	岳桦 + 牛皮杜鹃林
41	F,E,S	61.66	5.18	1680	0.85	25	臭冷杉(10) + 鱼鳞云杉(7) + 花楸(3) + 岳桦(1)
42	F,E,S	68.38	4.30	1678	0.66	10	臭冷杉(3) + 鱼鳞云杉(1) + 岳桦(1) + 花楸(1)
43	F,E,S	61.38	4.36	1580	0.80	5	鱼鳞云杉(6) + 落叶松(2) + 臭冷杉(1) + 岳桦(1)
44	F,E,S	63.21	5.39	1440	0.87	10	臭冷杉(8) + 鱼鳞云杉(3) 落叶松(2) 大青杨(2) 岳桦(1)
45	F,E,S	58.88	4.55	1500	0.80	10	鱼鳞云杉(6) + 臭冷杉(5) + 落叶松(4)
46	F,E,	62.01	5.01	1525	0.87	10	臭冷杉(5) + 落叶松(4) + 鱼鳞云杉(3)
47	F,	22.85	5.98	1610	0.10	30	路边
48	F,E,	74.63	4.83	1740	0.50	5	落叶松(6) + 岳桦(4)
49	F,E,	66.66	4.74	1700	0.80	12	臭冷杉(7) + 岳桦(4) + 落叶松(3)
50	F,E,S	56.10	4.58	1520	0.80	5	臭冷杉(3) + 鱼鳞云杉(3) + 落叶松(3) + 岳桦(2) + 花楸(1) + 大青杨(1)
51	S	-	-	1570	0.90	25	臭冷杉(4) + 鱼鳞云杉(4) + 落叶松(3) + 岳桦(2)
52	F,E,	56.75	5.05	1945	0.60	5	落叶松(18)
53	F,E,	68.66	4.86	1960	0.50	75	岳桦(8)
54	F,E,	47.98	4.39	1210	0.15	35	落叶松(6)
55	F,	85.20	4.75	1200	0.35	10	落叶松林
56	F,E,	53.51	4.23	1200	0.45	80	落叶松(8)
57	F,E,	72.46	4.24	1120	0.50	85	落叶松(11)
58	F,	49.80	4.27	960	0.70	15	落叶松林
59	F,	77.72	3.86	1200	0	90	少量落叶松

F: 调查地面苔藓样点, E: 调查树附生苔藓样点, S: 调查腐木生苔藓样点。F: floor bryophytes investigated, E: epiphytic bryophytes investigated, S: saprophytic bryophytes investigated.

种子植物的学名分别为:红松 *Pinus koraiensis* 水曲柳 *Fraxinus mandshurica*, 紫椴 *Tilia amurensis*, 蒙古栎 *Quercus mongolica*, 白桦 *Betula platyphylla*, 大青杨 *Populus ussuriensis*, 臭冷杉 *Abies nephrolepis*, 红皮云杉 *Picea koraiensis*, 落叶松 *Larix olgensis*, 色木槭 *Acer mono*, 青槭槭 *Acer tegmentosum*, 杜香 *Ledum palustre*, 笃斯越桔 *Vaccinium uliginosum*, 仙女木 *Dryas octopetala* var. *asiatica*, 长白棘豆 *Oxytropis anertii*, 毛山菊 *Chrysanthemum zawadskii* f. *alpinum*, 高山笃斯 *Vaccinium uliginosum* var. *alpinum*, 岳桦 *Betula costata*, 鱼鳞云杉 *Picea jezoensis* var. *komarovii* 长白松 *Pinus densiflora* var. *sylvestriflora*, 牛皮杜鹃 *Rhododendron chrysanthum*, 毛毡杜鹃 *Rhododendron confertissimum*, 松毛翠 *Phyllodoce caerulea*。

2.1.2 树生苔藓植物调查

在样点中选择胸径大于 15 cm 的每一棵树为调查对象。在距离地面 30、110、150 cm 处为中心线,按苔藓分布较多的一面设立三个面积为 20 cm ×20 cm 的样方,铁筛进一步用细线分成 81 个小格,以此辅助来估测每种树附生植物在样方中的盖度,从而得出样点内每种苔藓植物在不同树种树干三个高度上的平均盖度。共调查 36 个样点 506 棵树。

2.1.3 腐木生苔藓植物调查

在样点中直径大于 15 cm 的每一根腐木的正上面,每隔 2 m 设立 20 cm ×20 cm 的样方。样方内苔藓植物盖度调查与树附生苔藓植物的调查方法相同。共调查 21 个样点。

野外调查时,采集样点内所有苔藓植物种类,回实验室鉴定到种(辽宁省林业土壤研究所,1977;高谦,张光初,1981;高谦,1994,1996;Pippo, 1990; Redfearn et al., 1996;Cao et al., 1998)。

2.2 数据分析

根据野外调查结果,结合前人资料,首先从整体上分析长白山地区苔藓植物区系特点,不同生境中的苔藓植物丰富度情况。为定量比较不同生态系统苔藓植物的多样性和物种丰富度,又对地面生、腐木生和树附生苔藓植物的多样性指标进行计测。多样性测度以 Patrick 指数作为样点中苔藓植物的物种丰富度指数,以 Shannon 指数作为多样性测定指数(张金屯,1995)。通过样点地面生、腐木生、树附生苔藓植物多样性指数的计算,得出它们在不同生态系统中的平均值,比较长白山地区不同生态系统和生境中苔藓植物多样性的特点。

3 结果与分析

3.1 长白山地区苔藓植物多样性概况

根据野外调查,结合前人有关资料,长白山地区共有苔藓植物 65 科 179 属 437 种 32 个种下单位,其中藓类植物 39 科、137 属 339 种 6 亚种 21 变种 1 变型,苔类植物 26 科 42 属 100 种 3 变种(辽宁林业土壤研究所,1977;高谦,张光初,1981;高谦,曹同,1983;Kopponen et al. 1983;Vitt et al., 1990)(名录存查)。

不同的生境中,苔藓植物的种类差异明显。根据野外调查结果,结合前人资料,长白山不同生境类型中的苔藓植物种数的统计结果见表 2(辽宁林业土壤研究所,1977;高谦,张光初,1981;高谦,曹同,1983;Kopponen et al., 1983;Vitt et al., 1990)。表 2 表明,长白山地区的苔藓植物,以石生种类最为丰富,其次为腐木生和树附生种类,再次为土生、地面腐殖质生,而沼水生相对较少,这显然与生境类型的异质性程度有关。Frankline 等提出,在进行森林采伐时,保留一些成熟的或老的树木以提高森林的苔藓植物多样性,美国的一些国有公地管理中规定要采用这些措施(Rambo et al., 1998)。Rambo 等(1998)研究也表明,林下倒木、石块为苔藓植物提供生长繁衍的栖息地,丰富了森林生态系统苔藓植物的多样性。

3.2 地面苔藓植物的多样性

51 个样点中,共有鉴定到苔藓植物 95 种,其中苔类植物 7 科 7 属 9 种,藓类植物 18 科 41 属 86 种。根据 51 个样点地面苔藓植物的种数和多样性指数,得出不同生态系统地面苔藓植物多样性和物种丰富度的平均值(见表 3)。

表 2 长白山地区 5 种主要生境类型中苔藓植物种数统计
Table 2 Number of bryophyte species in five types of habitats in Changbai Mountain

生境类型 Habitat type	苔类植物 Hepaticae	藓类植物 Musci	总数 Total
湿生、水生、沼泽生 On peat , water , bog	16	69	85
土生、地面腐殖质生 On soil , humus	27	118	145
大石砾、散石、砂土、石面薄土生 On boulder , gravel , lamellar soil on boulder	57	166	223
树基、树干和树枝生 On base , trunk , branch of tree	30	157	187
树桩、倒木生 On rotten stump , fallen rotten log	43	158	201
长白山地区苔藓植物总数 Total number of species of bryophytes in Changbai Mountain	103	366	469

表 3 长白山 8 种生态系统中地面苔藓植物的多样性
Table 3 Diversity of floor bryophytes in eight ecosystems in Changbai Mountain

生态系统 Ecosystem	Patrick 指数 Patrick Index	Shannon 指数 Shannon Index
白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest	2.00	0.68
红松阔叶混交林 <i>Pinus koraiensis</i> broad-leaved mixed forest	2.00	0.62
长白松林 <i>Pinus sylvestriformis</i> forest	3.00	0.62
落叶松 - 沼泽地 <i>Larix olgensis</i> - bog forest	9.92	1.33
暗针叶林 <i>Dark conifer</i> forest	13.00	1.17
岳桦林 <i>Betula ermanii</i> forest	11.29	0.89
高山苔原 Alpine tundra	9.07	1.13
过渡林 Transitive forest between <i>Pinus koraiensis</i> broad-leaved mixed forest and dark conifer forest	8.86	1.03

长白山地区 7 种重要的生态系统中,地面苔藓植物在单位面积中的物种丰富程度以暗针叶林为最高,其次为岳桦林,再次为落叶松 - 沼泽地、高山苔原和红松阔叶混交林与暗针叶林间的过渡林(以下简称为过渡林),在低海拔的红松阔叶混交林、白桦林和长白松林林下,地面生苔藓植物种类极少。样点内的物种多样性以落叶 - 松沼泽地为最高,其次为暗针叶林、高山苔原、过渡林,再次为岳桦林,而白桦林、红松阔叶混交林、长白松林林下的均很低。地面苔藓植物的多样性程度与地面环境条件,特别是林下草本层有很大的关系。在低海拔的红松阔叶混交林、白桦林以及长白松林,林下草本层发达,因此苔藓植物很难繁衍生长。相反,在东坡的落叶松沼泽地,由于土壤酸度大,含水量高而使喜酸湿的苔藓植物例如泥炭藓(*Sphagnum* spp.)、毛青藓(*Tomenthypnum nitens*)、沼泽皱缩藓(*Aulacomnium palustre*)、波叶曲尾藓(*Dicranum polysetum*)、皱叶曲尾藓(*D. undulatum*)、直叶金发藓(*Polytrichum juniperinum* ssp. *strictum*)、大金发藓(*Polytrichum commune*)等发生量大,种类也丰富,因而地面苔藓植物的多样性程度也较高。暗针叶林林内,由于林冠层郁闭度高,使草本层生长受抑,苔藓植物得到了发展的机会,不少样点地面上苔藓植物分布成背景化,盖度高的在 90 % 以上。单位样点中,暗针叶林地面苔藓植物的丰富度最高,但多样性并非最高,这与苔藓植物分布的不均匀

性有关。在暗针叶林林下,塔藓 (*Hyloclmium splendens*)、拟垂枝藓 (*Rhytidiadelphus triquetrus*) 等少数种类往往占绝对优势,而大多数苔藓植物在样点中的盖度很小,以盖度为指标的计算公式减小了它们对多样性值的影响。

3.3 树附生苔藓植物的多样性

36 个样点共有树附生苔藓植物 114 种,其中苔类植物 16 种,藓类植物 98 种。它们在 15 种主要树上的物种丰富度和多样性见表 4,不同森林类型内的多样性见表 5。15 种主要树种上,树附生苔藓植物的物种丰富度以落叶松、鱼鳞云杉和红松树干上的为最高,这三种树的树干附生苔藓植物种数也比较接近,分别为 42、40 和 39 种,其次为臭冷杉、岳桦、大青杨,分别为 36、33 和 30 种,再次为花楸、紫椴、色木槭,而长白松、白桦树干上附生苔藓种数最少。

表 4 长白山 15 种主要树种附生苔藓多样性

Table 4 Diversity of epiphytic bryophytes of the 15 main phorophytes in Changbai Mountain

附生树种 Phorophytes	附生苔藓总种数 Total number of epiphyte species				Shannon 指数 Shannon Index			
	Average	Base	Middle	Upper	Average	Base	Middle	Upper
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	39	36	7	6	1.69	1.71	1.07	0.99
臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	36	35	13	8	1.58	1.70	0.82	0.83
落叶松 <i>Larix olgensis</i>	42	42	5	4	2.25	2.76	1.00	0.82
岳桦 <i>Betula ermanii</i>	33	31	8	7	2.12	2.47	1.36	1.40
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	21	17	9	7	1.90	1.84	1.68	1.32
大青杨 <i>Populus ussuriensis</i>	30	29	12	8	2.48	2.64	1.41	1.28
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	15	13	4	6	1.83	1.44	1.24	1.16
色木槭 <i>Acer mono</i>	20	14	9	8	1.24	1.50	0.70	0.72
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	15	15	3	1	1.27	2.01	0.46	0.00
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	12	12	1	1	1.25	1.40	0.00	0.00
枫桦 <i>Betula castata</i>	14	10	7	1	2.19	1.88	1.47	0.00
花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	23	17	7	5	2.18	1.83	1.37	0.62
长白松 <i>Pinus sylvestriformis</i>	10	6	5	3	0.25	0.25	0.17	0.20
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	12	10	5	4	1.71	1.98	0.73	0.81
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i> var. <i>komarovii</i>	40	39	9	7	1.90	2.33	0.80	0.91

树干三个高度位置上的附生苔藓植物的物种丰富度差异明显,基部的最为丰富,中部的其次,上部位置的附生苔藓植物丰富度最低。而多样性指数由基部向上也表现为由高向低的变化趋势,但少数树种的树干中部位置附生苔藓植物多样性低于上部位置的多样性,象臭冷杉、鱼鳞云杉等,这是由于白齿藓 (*Leucodon sciuroides*)、直毛藓 (*Dicranum montanum*) 及羽平藓 (*Neckera pennata*) 在这些树种树干中部、上部位置的数量分布差异引起的。野外调查发现,白齿藓、直毛藓和羽平藓一般均能在这些树的上部位置分布,而中部位置却以羽平藓为主,白齿藓明显地要少些。

不同树种的附生苔藓植物丰富度及多样性的差异除与它们树皮特点、树冠形状有关外,还与它们在长白山地区的分布范围有关。在调查的 36 个样地中,落叶松的生境类型最为丰富,出现在过渡林、暗针叶林、岳桦林和东坡的落叶松 - 沼泽地中,因此,在落叶松树上出现的附生苔藓植物总的种数也最多。而长白松、白桦的生境单调,林冠层郁闭度也低,林内湿度少,因

此,树干上的附生苔藓植物种类也少。

表 5 长白山地区不同森林生态系统中树附生苔藓植物的多样性

生态系统 Ecosystem	Patrick 指数				Shannon 指数			
	Average	Base	Middle	Upper	Average	Base	Middle	Upper
红松阔叶混交林 <i>Pinus koraiensis</i> broad-leaved mixed forest	10.8	10.80	4.20	3.60	1.33	1.48	0.73	0.39
白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest	12.00	11.50	1.50	2.00	1.73	1.66	0.10	0.31
落叶松 - 沼泽 <i>Larix olgensis</i> - bog	5.50	5.50	0.17	0.17	1.16	1.17	0.00	0.00
暗针叶林 Dark conifer forest	22.50	19.3	6.20	4.80	1.83	1.97	0.94	0.90
岳桦林 <i>Betula ermanii</i> forest	6.40	5.20	2.60	1.80	0.90	0.67	0.57	0.39
长白松林 <i>Pinus sylvestrisformis</i> forest	5.50	2.00	4.50	2.00	0.21	0.19	0.25	0.18
过渡林 Transitive forest between <i>Pinus oraiensis</i> broad-leaved mixed forest and dark conifer forest	22.57	20.00	9.00	7.71	2.07	1.93	1.42	1.23

7 种主要的森林生态系统中,树附生苔藓植物物种丰富度以暗针叶林和过渡林林内的为最高,其次为红松阔叶混交林和白桦林,长白松林与东坡的落叶松林地的最小。人们一般认为白桦林林内郁闭度少,树附生苔藓植物种类不会很多。由于调查的两个样点内有大青杨、山杨等,这些树种的树干基部附生有众多的苔藓植物,因此,以样点为单位,物种的丰富度也较高。由于白桦林林内比较干燥,在树干的中上部,苔藓植物种类和多样性明显地要小。

不同森林类型的树附生苔藓植物多样性,特别是树干中部、上部两位置上的多样性与林冠层郁闭度有明显关系。暗针叶林、过渡林林内郁闭度大、湿度高,因此,树附生苔藓植物也最丰富,而东坡的落叶松 - 沼泽地,林冠郁闭度小,林内通风透光好,故树干中上部位置几乎没有什么苔藓植物附生。

3.4 腐木生苔藓植物的多样性

21 个样点的腐木上共鉴定到苔藓植物 126 种,其中苔类 18 种,藓类 108 种。不同森林下的腐木生苔藓植物多样性指标见表 6。从表 6 可以看出,白桦林、暗针叶林、红松阔叶混交林以及过渡林中,以暗针叶林内的腐木生苔藓植物的物种丰富度最高,但与过渡林内的差异并不明显,红松阔叶混交林内的腐木生苔藓植物物种丰富度比前两者低,但明显高于白桦林。腐木

表 6 长白山地区四种森林生态系统中腐木生苔藓植物的多样性

生态系统 Ecosystem	Patrick 指数 Patrick Index	Shannon 指数 Shannon Index
白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest	9	1.52
红松阔叶混交林 <i>Pinus koraiensis</i> broad-leaved mixed forest	16.2	2.10
暗针叶林 dark conifer forest	22.63	2.20
过渡林 transitive forest between <i>pinus koraiensis</i> broad-leaved mixed forest and dark conifer forest	21.71	2.10

生苔藓植物的多样性在暗针叶林、红松阔叶混交林及两者间过渡林内非常一致,三者均明显地高于白桦林。与地面苔藓植物的多样性相比,这4种类型的森林林下腐木生苔藓植物种类丰富,多样性程度也明显地要高。

在长白山地区,林下倒木的多少直接影响到腐木苔藓植物的多样性程度。野外调查发现,暗针叶林、红松阔叶混交林、过渡林林下倒木最丰富,在长白山公路两侧的一些白桦林下,也常有不少倒木。高山苔原自然没有什么倒木,在亚高山岳桦林下以及东坡的落叶松林下,倒木也特别少。在东坡,由于落叶松林林内干燥,即使有倒木,但其生长的苔藓植物也很少,因此没有对它们的腐木生苔藓植物进行定量调查。显然,高山苔原、岳桦林和落叶松沼泽这3类生态系统腐木生苔藓植物种类丰富度和多样性值是最低的。

4 讨论

国内关于苔藓植物多样性的定量研究尚未见有报道,国外这方面的工作较多。Costa 报道了巴西南部原始与次生热带雨林附生苔藓植物的多样性特点,发现在成熟林内树附生苔藓的物种丰富度要明显地高于非成熟林,以细鳞苔科(Lejeuneaceae)和锦藓科(Sematophyllaceae)的种类为主,森林破坏对阴生苔藓种类的影响明显地大于阳生苔藓种类。Peck 等研究了加拿大查尔顿王子群岛热泉岛云杉(*Picea sitchensis*)、铁杉(*Tsuga heterophylla*)和崖柏属(*Thuja plicata*)这三种树上的树生苔藓植物,发现藓类植物的盖度大于苔类植物,但是藓类的多样性指数较低,树生苔藓植物的丰富度由高到低分别为铁杉、云杉和崖柏,通过排序研究表明树附生苔藓植物组成在树干上的高度变化与空气中的湿度差异相关。Rambo 和 Muir(1998)的研究发现,地面基质及林冠层结构对林下苔藓植物分布有影响,在郁闭度大的森林林下,苔藓植物丰富度低,林隙越大,阔叶树比例越高,散射光越强,林下小生境越丰富,则苔藓植物的多样性越高。Vitt 等(1995)以环境因子为变量对苔藓植物种数进行回归分析的方法,探讨了加拿大西部地区影响苔藓植物多样性的环境因素,结果表明样点水平上苔藓植物种的多样性与样点生境的异质性有明显的相关性,与 pH 值以及温度也有较明显的相关性,而气候因素影响不大。对国内部分山地的苔藓植物区系资料比较表明,长白山地区苔藓植物丰富度明显地高于浙江古田山、山东泰山、辽宁白石砬子和浙江西天目山等(赵遵田,1989;王幼芳,陶银周,1992;曹同等,1994;田春元,1997)。这与长白山海拔高,森林植被类型多且保护得好有关。

不同地区开展的生物多样性定量研究,由于取样面积、样方数的差异而难以进行有效的比较,但在同一项研究工作中,由于采用同样的数据采集和统计方法,使结果有可比性。通过本项研究,提示了长白山地区不同生态系统中树生、腐木生和地面生苔藓植物的多样性特点。现将研究结果总结如下:

1) 长白山地区苔藓植物种类丰富,共有 65 科 179 属 437 种 32 个种下分类单位。以石砾、砂石、石面薄土生种类的丰富度最高,其次为腐木和树干生种类,再次为土生和地面腐殖质生;而湿生、水生、沼泽生种类最少。

2) 长白山地区主要生态系统中,苔藓植物的多样性情况因生态系统类型不同而有明显差异。从地面、树干以及林下腐木三种生境来分析,暗针叶林的苔藓植物多样性是最高的,过渡林其次,亚高山岳桦林、高山苔原以及东坡的落叶松-沼泽地,因树附生和腐木生苔藓植物多样性极低,这三类生态系统的苔藓植物多样性处于同一层次。尽管低海拔的红松阔叶混交林地面苔藓植物多样性很低,但树附生和腐木生苔藓植物多样性较高,因此,苔藓植物的多样性也较高。白桦林比前几类生态系统的苔藓植物多样性要低,但比长白松林内的要高,后者的苔

藓植物多样性是最低的。

(3) 海拔高度、林冠层郁闭度、土壤水分和酸度、林下倒木等是影响本地区苔藓植物多样性的重要环境因子。在进行森林资源管理时,可以通过增加林下倒木数量及调节林冠层的郁闭度等来提高森林内的苔藓植物的物种丰富度和多样性。

致谢 中科院沈阳应用生态研究所高谦研究员帮助鉴定了部分标本,在此表示感谢。

参 考 文 献

- 曹同,高谦,傅星,1995. 长白山森林生态系统苔藓植物蓄水量及其在水分循环中的作用. 森林生态系统研究, 6: 73~79
- 曹同,高谦,傅星,贾学乙,1995. 长白山森林生态系统苔藓植物的生物量. 生态学报, 15(增刊B): 68~74
- 曹同,贾学乙,袁永孝,1994. 白石砬子苔藓植物名录. 见:袁永孝,宁朝枢(编),白石砬子自然保护区科学考试集,中国林业出版社,115~125
- 高谦,1994. 中国苔藓志(第一卷). 北京:科学出版社
- 高谦,1996. 中国苔藓志(第二卷). 北京:科学出版社
- 高谦,曹同,1983. 长白山苔藓植物的初步研究. 森林生态系统研究, 3: 82~118
- 高谦,张光初,1981. 东北苔类植物志. 北京:科学出版社
- 郭水良,曹同,1999a. 长白山生态系统地面藓类植物分布格局研究. 应用生态学报, 10(3): 270~274
- 郭水良,曹同,1999b. 长白山森林生态系统腐木生苔藓植物生态分布的DCA研究. 应用生态学报, 10(4): 399~404
- 郭水良,曹同,丁克强,1999c. 长白山地区曲尾藓属植物生态分化的排序研究. 生态学杂志, 18(4): 14~18
- 郭水良,韩士杰,曹同,1999d. 苔藓植物对生态界面的指示意义研究. 应用生态学报, 10(1): 1~5
- 朗惠卿,1981. 兴安岭和长白山地森林沼泽类型及其演替. 植物学报, 23(6): 470~477
- 辽宁省林业土壤研究所, 1977. 东北藓类植物志. 北京:科学出版社
- 钱宏,1992. 长白山高山冻原植被. 森林生态系统研究, 6: 72~95
- 田春元,1997. 浙江开化古田山自然保护区苔藓植物区系研究. *Chenia*, 3~4: 101~104
- 王幼芳,陶银周,1992. 西天目山苔藓植物名录. 见:天目山自然保护区管理局(编),天目山自然保护区自然资源综合考察报告. 杭州:浙江科学技术出版社, 72~80
- 张凤山,迟振文,李晓晏,1980. 长白山地区气候分析及其初步评价. 森林生态系统研究, 1: 193~204
- 张金屯,1995. 植被数量生态学方法. 北京:中国科学技术出版社, 44~78
- 赵遵田,1989. 泰山苔藓植物的初步考察. 山东师范大学学报(自然科学版), 4(2): 80~95
- Cao T, Gao C, Wu Y H, 1998. A synopsis of Chinese Racomitrium (Bryopsida Grimmiaceae). *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, 84: 11~19
- Costa D P, 1999. Epiphytic bryophyte diversity in primary and secondary lowland rainforests in Southeastern Brazil. *The Bryologist*, 102(2): 320~326
- Koponen T, Gao C, Lou J S, Järvinen I, 1983. Bryophytes from Mt. Changbai, Jilin Province, Northeast China. *Annual Botanical Fennici*, 20: 215~232
- Pippo S, 1990. Annotated catalogue of Chinese hepaticae and anthocerotae. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, 68: 1~192
- Rambo T R, Muir P S, 1998. Forest floor bryophytes of *Pseudotsuga menziesii*-*Tsuga heterophylla* stands in Oregon: influences of substrate and overstory. *The Bryologist*, 101(1): 116~130
- Redfearn P L, Tan Jr B C, He S, 1996. A new updated and annotated checklist of Chinese mosses. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, 79: 163~357
- Vitt D H, Cao T, Campenot M K, Gao C, 1990. The genus *Tomenthyllum* in Northeast China. *Journal of Bryology*, 16: 79~87
- Vitt D H, Li Y H, Belland R J, 1995. Pattern of bryophyte diversity in peatlands of continental Western Canada. *The Bryologist*, 98(2): 218~227
- Yang X, Wu G, 1998. The strategy for conservation and sustainable utilization of biodiversity in Changbaishan Biosphere Reserve. *Journal of Forest Research* (Northeast Forestry University, China), (9) 3: 217~222

(本文责任编辑:孙大川)