

亚高山次生桦木林地表苔藓组成与多样性

闫晓丽 包维楷*

(中国科学院成都生物研究所生态恢复重点实验室, 成都 610041)

摘要: 桦木林(*Betula* spp.)是我国原始冷杉林(*Abies* spp.)皆伐后自然恢复形成的主要次生林之一, 为揭示其发育过程中地表苔藓组成与多样性差异, 评估其自然恢复状况, 我们选择了四川省金川县507林场地形条件基本一致的3个桦木林地以及1个原始岷江冷杉(*Abies faxoniana*)林地, 调查了地表苔藓层结构和物种组成。结果显示: (1)桦木林的地表苔藓植物盖度低于原始林, 不同年龄的桦木林之间其盖度没有差异($P>0.05$), 但优势种的组成差异及物种替代明显; (2)桦木林地表苔藓物种丰富度较原始林高, 不同年龄相比, 9年生和22年生较42年生桦木林地表苔藓种类丰富; (3)未郁闭桦木林(9年生)与郁闭林(22年生和42年生)间的地表苔藓物种组成相似程度(相似性系数为0.24–0.29)低于它与原始林间的相似程度(0.51); 22年生和42年生桦木林间地表苔藓物种组成相似程度(相似性系数为0.50)高于它们与原始林间的相似性程度(0.13–0.24), 在自然恢复过程中, 桦木林与原始林下地表苔藓共有种数量逐渐减少, 相似程度降低。原始林下35种地表苔藓植物中只有25种存在于迹地桦木林地。上述分析表明: 迹地上自然恢复9–42年的桦木林下地表苔藓多样性虽然较云杉人工林高, 但仅保存约71%的原始林下种类, 而约有29%的敏感苔藓种类无法通过次生林自然恢复过程得以保育或恢复。

关键词: 桦木林, 采伐迹地, 自然恢复, 苔藓多样性, 亚高山森林

Ground bryophyte diversity in secondary birch forests in western Sichuan, China

Xiaoli Yan, Weikai Bao*

Key Laboratory of Ecological Restoration, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041

Abstract: Secondary birch (*Betula* spp.) forest is an important vegetation type in western Sichuan, China. These forests have naturally regenerated from primary fir (*Abies* spp.) forests after clear-cutting. However, little is known about ground bryophyte species composition and community structure during this succession sequence. In our study, we sampled three plots in 9-, 22-, and 42-year old secondary forests, and a primary fir forest, respectively, in Jinchuan County. We found that bryophyte coverage in different aged secondary forests was similar, but communities in the individual forests differed in dominant species composition. Compared with the primary forest, the secondary forests had lower coverage but higher species richness. As for the secondary forests, 9- and 22-year old forests had higher species richness than the 42-year old forest. Similarity coefficients among secondary forests ranged between 0.24–0.50. In contrast, 22- and 42-year old secondary forests exhibited lower similarity coefficients when compared with the primary forest. There were 25 bryophyte species shared by the primary forest and secondary forests, accounting for 71% of the species occurring in the primary fir forest. Our results indicated that naturally regenerated birch forests can harbor more bryophyte species than the spruce plantation. However, there was about 29% bryophyte species failed to recover in the natural recovery process.

Key words: birch forests, cutovers, naturally regenerated, bryophyte diversity, subalpine forests

川西林区是我国长江上游重要的生态屏障,是我国水源涵养、水土保持以及生物多样性保护的关键地区(四川植被协作组,1980;四川森林编辑委员会,1992)。但自20世纪50年代以来,随着川西亚高山森林的大规模开发利用,以冷杉(*Abies* spp.)为主要优势树种的原始暗针叶林被大面积采伐,取而代之的是处于不同发育阶段的大面积次生林与云杉人工林(四川森林编辑委员会,1992;包维楷等,2002;张远东等,2005),次生林正成为该区域森林的主体。因此,研究次生林地物种多样性对于了解该区生物多样性状况、评估亚高山区域自然恢复效果具有重要的意义。

苔藓植物是原始冷杉林的重要组分,常形成优势层片,覆盖90–100%的地表,厚度一般在10 cm以上(四川植被协作组,1980;四川森林编辑委员会,1992;刘俊华等,2005)。苔藓植物对维持森林生物多样性结构、稳定能量流动以及物质循环方面起着重要的作用(Bisbee *et al.*, 2001; Newmaster & Bell, 2002)。由于苔藓植物生长发育与基质(substrate)关系紧密,对环境变化敏感性高于大多数维管束植物(Vitt & Belland, 1997),因此苔藓植物发育程度能够有效地指示森林的健康状态,是评估森林生态功能恢复效果的重要指标之一(包维楷等,2009)。近年来自然恢复过程中物种组成和多样性变化研究主要聚焦维管植物群,如乔木、灌木和草本(吴彦等,2001;包维楷等,2002;赵常明等,2002),而对次生林发育过程中的苔藓多样性组成与变化关注不够(闫晓丽和包维楷,2008b)。

桦木(*Betula* spp.)林是川西亚高山林区典型的森林类型之一,是冷杉林采伐后自然形成的(刘庆,2002),大面积分布于四川西部亚高山林区,以岷江上游和大渡河上游及其支流分布为多。目前的桦木林林龄大多小于50年,以红桦(*Betula albo-sinensis*)为乔木建群种,散生有少量阔叶或针叶树(四川植被协作组,1980)。本文选择大渡河上游金川县507林场在1965–1998年间块状皆伐迹地上自然恢复形成的桦木林和附近的原始冷杉林地,开展了地表苔藓植物群落组成和发育情况调查,目的在于充分认识块状皆伐迹地上自然恢复的桦木林下地表苔藓植物组成特点,评估皆伐后地表苔藓组成与发育的自然保育及恢复状况。具体回答以下问题:(1)不同

发育阶段桦木林下地表苔藓物种组成有什么差异?(2)与原始林相比,地表苔藓物种组成和层片发育程度有什么差异?

1 研究区概况

研究地点位于四川省阿坝藏族羌族自治州金川县观音桥林业局507林场(31°28′22.4″N, 101°50′47.9″E),地处青藏高原东部大金川支流,林区海拔2,800–4,000 m,属典型的高山峡谷区地貌类型,山高坡陡。气候具温带特征,年均气温6–7℃,年平均降水量750–889 mm,大于10℃的年活动积温1,500–1,600℃,年日照时数2,130 h左右,年均无霜期184 d(包维楷等,2002)。峡谷阴坡地带性森林为岷江冷杉(*Abies faxoniana*)为主的原始冷杉林;阳坡往往被高山栎(*Quercus* spp.)林占据,伴生树种包括川西云杉(*Picea balfouriana*)、紫果云杉(*P. purpurea*)、鳞皮冷杉(*A. aquamata*)、四川红杉(*Larix mastersiana*)、糙皮桦(*Betula utilis*)、红桦、山杨(*Populus davidiana*)、花楸(*Sorbus* spp.)等;半阴半阳坡主要分布有桦木林,主要树种为糙皮桦、白桦和山杨,伴生树种有川西云杉、岷江冷杉、红杉等(四川植被协作组,1980)。

本文所选择的次生桦木林地恢复时间分别为9年、22年和42年。9年生的桦木林地树种主要是红桦幼树,也有少量岷江冷杉幼树,但高度均在3 m以下,乔木层尚未形成;其他灌木盖度约为45%,主要物种为绣线菊(*Spiraea* spp.)、冰川茶藨(*Ribes glaciale*)和悬钩子(*Robus* spp.)等。22年生和42年生桦木林地乔木盖度在40–50%,主要为红桦、陕甘花楸(*Sorbus koehneana*)和柳树,混生有少量青窄槭(*Acer davidii*)和西南樱桃(*Prunus pitosiuscula*);灌木盖度在25–40%,主要有栒子(*Cotoneaster* spp.)、忍冬(*Lonicera* spp.)、绣线菊等;草本层盖度为30–45%,主要物种为沿阶草(*Ophiopogon japonicus*)、苔草(*Carex* spp.)、长盖铁线蕨(*Adiantum smithianum*)、金星蕨(*Parathelypteris glanduligera*)等;苔藓优势物种为大羽藓(*Thuidium cymbifolium*)。样地基本情况如表1所示。3个次生林样地的地形条件基本一致(海拔、坡向和坡度),土壤类型相同,群落优势物种相同,样地面积平均为3 ha,空间相距不足1 km。

2 研究方法

2.1 样地调查

2007年8月在每个样地随机设置3个20 m×20 m的样方进行冠层基本信息调查。对每个样方中的乔木进行每木检尺,逐一记录树种名并测定胸高和直径,估计盖度并计算乔木密度(株/100 m²)。9年生桦木林地虽然乔木层尚未形成,调查时仍将<3 m的乔木树种作为乔木层进行每木调查。在每个样方的中心和四角共设5个2 m×2 m的小样方,调查灌木总盖度、种类、分种盖度及株数(无性系植株每一克隆株为1个个体);每个灌木样方中再设置1个1 m×1 m的草本样方,记录草本总盖度、种类、每种盖度和株数。本文中只将林分结构参数作为背景数据发表,维管植物多样性结果另文发表。

在每个样方(20 m×20 m)中,采用机械布点法设置20个50 cm×50 cm小样方,进行维管植物群落发育程度和苔藓植物调查。先记录小样方内乔木、灌木、草本和凋落物总盖度和草本丰富度,然后逐一记录样方内苔藓层盖度、物种名及每个种的盖度,同时采集标本,带回实验室鉴定到种。

2.2 数据分析

以样方为单元计算乔木密度(单位面积上的乔木株数),乔木、灌木和草本盖度,并统计每一样地中地表苔藓物种丰富度(物种数)、出现的频度(%)和盖度(%)。样地内每种苔藓植物的重要值(IV)计算公式为: $IV = (Rc + Rf) / 2$, 其中Rc为相对盖度, Rf为相对频率。本文中我们将重要值居前五位的物种作为优势物种。采用Shannon-Wiener指数和Sørensen群落相似性系数来度量地表苔藓植物多样性和物种组成的相似性,计算公式为: $H = -\sum P_i \ln P_i$, $S_m = 2A / (B + C)$ 。其中P_i为盖度值, A是两样地共有种的数量, B、C分别为两个样地的物种数。对每个林分间的丰

富度、Shannon-Wiener指数和盖度进行单因素方差分析和LSD差异性检验。

小样方(50 cm×50 cm)反映的是微生境尺度的状况,为分析地表苔藓发育与维管植物发育的关系,将每个样地中所有样方作为总体(n = 60),进行苔藓层结构参数与乔木、灌木、草本、凋落物相关参数的Spearman相关性分析,确定影响苔藓发育的显著因素。

3 结果

3.1 维管束植物群落发育程度

在迹地自然恢复过程中,桦木林地的植物层片结构呈明显变化(表2),乔木密度逐渐减小,乔木层盖度逐渐增加,灌木层盖度在冠层未郁闭时(9年生)最高,为47.5±5.3%,随着林龄的增长,灌木生长发育被抑制,盖度降低,但无显著差异(P>0.05);受乔木和灌木的影响,草本层盖度在林分郁闭后随着林龄的增长,略有下降,凋落物盖度逐渐增加。总体来看,随着植被的自然恢复,乔木层盖度增加,乔木的出现与林分郁闭抑制了灌木与草本层的生长发育,但凋落物盖度逐渐增加。

3.2 林下地表苔藓盖度和多样性指数

次生林地表苔藓层盖度在20.67±4.83%至34.25±2.90%之间,不同年龄的次生林之间没有显著差异(P>0.05);原始林苔藓盖度为86.64±7.96%,显著高于次生植被(P<0.05)(表2)。

从图1看出,次生林物种丰富度在24.33±0.88至28.00±2.65之间,不同年龄之间没有差异(P>0.05);与原始林也没有显著差异。次生林Shannon-Wiener指数在1.81±0.11至2.08±0.13之间,不同年龄之间没有显著差异(P>0.05),原始林为1.95±0.15,次生林和原始林之间也没有显著差异。

表1 样地基本信息

Table 1 Fundamental information of investigated stands in Jinchuan County, Sichuan Province

调查项目 Item	次生桦木林地 Secondary birch forests			岷江冷杉原始林 Primary fir forest
	9-year	22-year	42-year	300-year
森林采伐时间 Felling time	1998	1985	1965	-
海拔 Elevation (m)	3,765	3,405	2,769	3,740
坡向 Aspect	NW25°	NW20°	NW10°	NW
坡度 Slope degree (°)	28°	36°	30°	17°
土壤类型 Soil type	山地棕壤 Mountain brown soil			

3.3 林下地表苔藓物种组成及差异

4个样地共记录到110种苔藓植物(附录I), 包括苔类14种, 藓类96种。其中桦木林内有101种, 包括苔类8种, 藓类93种, 种类丰富; 不同年龄的桦木林物种数变化不大, 在44–48种之间。原始林中有35种, 包括苔类10种, 藓类25种。

不同恢复时间的样地内地表苔藓优势种组成差异明显(附录I)。其中9年生桦木林地以塔藓(*Hylocomium splendens*)、三洋藓(*Sanionia uncinata*)、锦丝藓(*Actinotuidium hookeri*)、大羽藓、双齿曲尾藓(*Dicranum diplospiniferum*)、泛生丝瓜藓(*Pohlia cruda*)和山羽藓(*Abietinella abietina*)为优势种; 22年生桦木林以大羽藓、厚角绢藓(*Entodon concinnus*)、细小叶苔(*Jungermannia pumila*)、树形疣灯藓(*Trachycystis ussuriensis*)和毛尖青藓

(*Brachythecium piligerum*)为优势种; 42年生次生林以大羽藓、尖叶匐灯藓(*Plagiomnium acutum*)、厚角绢藓、密叶美喙藓(*Eurhynchium savatieri*)和具喙匐灯藓(*P. rhynchophorum*)为优势种。不同年龄的次生林中共同优势种仅有大羽藓, 优势种组成替代明显。原始林地表以塔藓、湿地灰藓(*Hypnum sa-kurarii*)、双齿曲尾藓、锦丝藓和赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)为优势种。原始林与9年生桦木林地的共优种仅有塔藓、锦丝藓和双齿曲尾藓, 与22年生和42年生林地没有共优种。

从桦木林与原始林组成种类来看, 有75个物种仅出现于桦木林地, 包括毛叉苔(*Apometzgeria pubescens*)、双齿裂萼苔(*Chiloscyphus latifolius*)、狭尖叉苔(*Metzgeria consanguinea*)、中华羽苔(*Plagiochila chinensis*)、银藓(*Anomobryum filiforme*)、尖叶

表2 川西亚高山次生林样地和原始林样地群落结构特征(平均值±标准误, $n = 3$)

Table 2 Characteristics of community structure in secondary birch forests and a primary fir forest in western Sichuan (mean ± SE, $n = 3$)

调查项目 Item	次生桦木林 Secondary birch forests			岷江冷杉原始林 Primary fir forest
	9-year	22-year	42-year	300-year
乔木密度 Arbor density (ind./100 m ²)	46.7±4.3 ^c	19.3±6.4 ^b	16.3±1.6 ^{ab}	6.0±1.0 ^a
乔木盖度 Arbor coverage (%)	24.2±3.6 ^a	40.6±3.8 ^{ab}	49.4±11.0 ^b	45.0±7.6 ^{ab}
灌木盖度 Shrub coverage (%)	47.5±5.3 ^a	26.0±11.2 ^a	28.8±10.1 ^a	46.3±8.1 ^a
草本盖度 Herb coverage (%)	19.6±4.5 ^{ab}	38.9±2.8 ^c	36.6±8.4 ^{bc}	13.7±6.3 ^a
凋落物盖度 Litter coverage (%)	31.1±8.3 ^a	59.0±9.3 ^b	61.6±9.9 ^b	16.2±1.5 ^a
苔藓植物盖度 Bryophyte coverage (%)	34.25±2.90 ^a	20.67±4.83 ^a	22.64±7.30 ^a	86.64±7.96 ^b

同一行小些字母不同表示差异显著 Different letters in the same row indicate significant difference at 0.05 level.

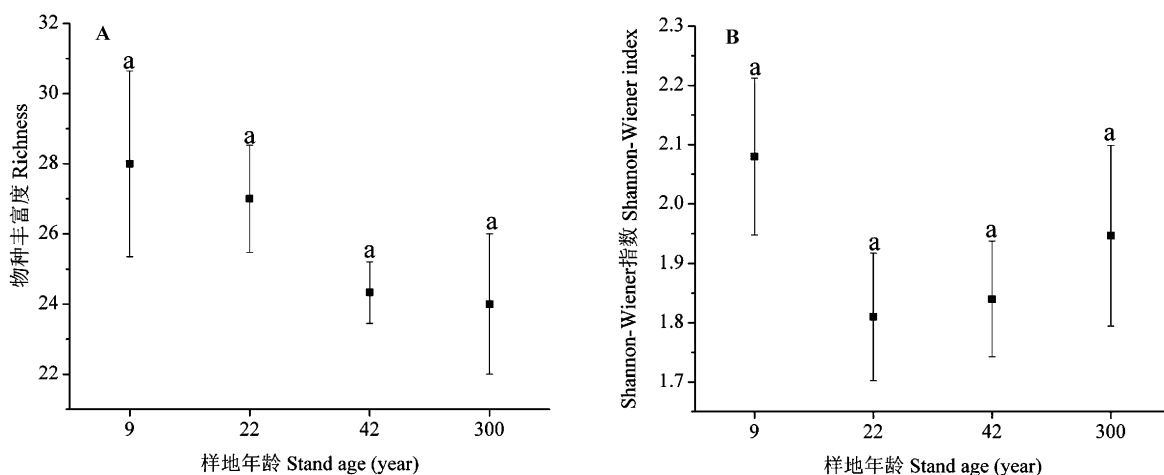


图1 川西亚高山不同年龄的400 m²次生林和原始林样地中苔藓植物丰富度(A)和Shannon-Wiener多样性指数(B)($n=3$)

Fig. 1 Diversity indices of bryophyte community in different aged secondary forests and a primary fir forest in western Sichuan

扭口藓 (*Barbula constricta*)、绿珠藓 (*Bartramia subulata*)和真藓 (*Bryum argenteum*)等。其中仅出现于9年生、22年生和42年生桦木林地的种类分别为17种、16种和18种,共51种;同时出现于22年生和42年生次生林下的有14种;同时出现于3个阶段次生林下的仅4种。有10种只出现于原始林中,包括挺叶苔 (*Anastrophyllum donianum*)、剪叶苔 (*Herbertus aduncus*)、指叶苔 (*Lepidozia reptans*)、小叶羽苔 (*Plagiochila devexa*)、林地合叶苔 (*Scapania nemorea*)、纤细小广萼苔 (*Tetralophozia filiformis*)、刀叶树平藓 (*Homaliodendron scalpellifolium*)等。次生林与原始林的共有种有25种,包括卷叶苔 (*Anastrepta orchadensis*)、细小叶苔 (*Jungermannia pumila*)、圆叶羽苔 (*Plagiochila duthiana*)、珠藓 (*Bartramia halleriana*)、锯齿红叶藓 (*Bryoerythrophyllum dentatum*)等。

地表苔藓植物组成相似性分析发现(表3),不同年龄桦木林间的相似程度较高,其中22年生与42年生林分之间共有种数达23种, Sørensen相似性系数为0.50;而42年生桦木林与原始林之间相似性系数仅为0.13,共有种只有5种。

综上所述,9年生桦木林地与22年生和42年生桦木林地表苔藓种类总体上差别较大,22年生和42年生次生林差别不大,但次生林与原始林下苔藓种类差别较大。

3.4 林下苔藓层与维管植物发育的关系

Spearman非参数相关分析(表4)表明,在桦木林

发育的不同阶段苔藓层盖度和丰富度与维管植物的相互关系不同(表4)。从盖度来看,9年生桦木林苔藓层盖度与灌木层盖度、草本层盖度和草本层丰富度均呈正相关,但与凋落物盖度呈负相关;而在22年生林下苔藓层盖度与乔木层盖度、草本层盖度和丰富度呈正相关,与灌木层盖度和凋落物盖度呈负相关;42年生林下苔藓层盖度除与灌木层盖度呈正相关外,与其他参数均呈成负相关。从苔藓层丰富度来看,9年生桦木林苔藓层丰富度与草本层盖度、草本层丰富度和凋落物盖度呈正相关,与灌木层盖度呈负相关;而在22年生林下苔藓层丰富度除与草本层丰富度呈显著正相关外($P < 0.05$),与其他参数皆呈负相关,42年生林下苔藓层丰富度除与灌木层盖度呈正相关外,与其他参数也都呈负相关。总体看来,在次生林自然发育的9–42年中,生物因素中凋落物盖度对苔藓层盖度和丰富度的抑制作用占主导地位($P < 0.05$),且随着自然恢复进程这种限制

表3 川西亚高山不同年龄次生林和原始林样地地表苔藓共有种数(左下角)及相似性系数(右上角)

Table 3 Common bryophyte species (below diagonal) and similarity coefficient (above diagonal) in different aged secondary birch forests and a primary fir forest in western Sichuan

	300-year	9-year	22-year	42-year
300-year		0.51	0.24	0.13
9-year	21		0.29	0.24
22-year	10	14		0.50
42-year	5	11	23	

表4 川西亚高山次生桦木林和原始冷杉林下地表苔藓层盖度和丰富度与维管植物发育程度的非参数Spearman相关系数 ($n=60$)

Table 4 Nonparametric Spearman correlation coefficient between ground bryophyte and vascular plants in secondary birch forests and the nearby primary fir forest ($n = 60$)

		9-year	22-year	42-year	300-year
苔藓层盖度 Bryophyte coverage	乔木层盖度 Arbor coverage (%)		0.19	-0.62	0.11
	灌木层盖度 Shrub coverage (%)	0.07	-0.08	0.19	0.03
	草本层盖度 Herb coverage (%)	0.11	0.03	-0.20	0.03
	草本层丰富度 Herb richness (No./Plot)	0.25	0.41*	-0.12	0.11
	凋落物盖度 Litter coverage (%)	-0.02	-0.64**	-0.67**	-0.06
苔藓层丰富度 Bryophyte richness	乔木层盖度 Arbor coverage (%)		-0.14	-0.03	-0.26*
	灌木层盖度 Shrub coverage (%)	-0.07	-0.07	0.09	0.02
	草本层盖度 Herb coverage (%)	0.14	-0.09	-0.18	0.20
	草本层丰富度 Herb richness (No./Plot)	0.32*	0.29*	-0.13	0.14
	凋落物盖度 Litter coverage (%)	0.21	-0.45**	-0.39**	-0.41**

*和**分别表示显著相关($P < 0.05$)和极显著相关($P < 0.01$) * and ** represent significance at 0.05 level 2-tail and 0.01 level 2-tail, respectively.

作用逐渐增强。

4 讨论

4.1 地表苔藓盖度自然恢复程度

维管植物的发育程度是皆伐迹地微生境质量的综合度量,能综合反映苔藓生长的环境条件(包维楷等, 2002; 王乾等, 2007)。在桦木林不同发育阶段,乔木、灌木和凋落物盖度在林冠郁闭后呈现增加的趋势(表2),体现出了明显的森林自然恢复进程。乔木层形成过程中生境质量发生了显著变化,是对环境变化较敏感的苔藓植物生长与繁殖的重要驱动力(表4),深刻影响了地表苔藓组成与发育程度(Newmaster & Bell, 2002; Ross-Davis & Frego, 2002)。

在桦木林的不同发育阶段,地表苔藓层盖度随着林分的发育略有增加,但无显著差异(表2),显著低于原始林,这主要是因为桦木林较原始林具有较高的草本和凋落物盖度(表2),抑制了苔藓植物生长和发育(雷波等, 2004; 闫晓丽和包维楷, 2008a, b),也表明迹地自然恢复没有促进林下苔藓植物层片结构优化与发育。在冠层未郁闭时(9年生桦木林地),地表苔藓层盖度较高,为 $34.25 \pm 2.90\%$,这与9年生林地中灌木的保育有关,然而冠层郁闭后(22年生和42年生),苔藓植物盖度显著减小,说明光照变化也是重要的制约因素。

4.2 地表苔藓物种多样性恢复程度

次生林发育过程中苔藓植物组成发生显著替代性变化。3个桦木林样地记录到的101种苔藓植物中共有种类仅占5.9%。9年生桦木林地以耐阴喜湿种类塔藓和锦丝藓为优势种,而22年和42年林地中则是喜光耐旱的大羽藓和厚角绢藓占优势。此外,一些个体较小、易产生孢子、喜阳的物种侵入并占据优势,如黄丝瓜藓(*Pohlia nutans*)出现在9年生桦木林地,而发育时间较长的桦木林中次优势种为尖叶匍灯藓、树形疣灯藓、具缘提灯藓(*Mnium marginatum*)、长叶提灯藓(*M. lycopodioides*)和阔边匍灯藓(*Plagiomnium ellipticum*),这与作者在高海拔区皆伐迹地早期植被自然恢复过程中地表苔藓物种更替研究(闫晓丽和包维楷, 2008b)以及相似迹地上营造云杉人工林下的研究结果(包维楷等, 2009)均相似。物种更替是迹地植被自然恢复演替过程中的一个重要特点。物种通过改变竞争能力适应环境条

件的变化,但并不意味着能够适应所有的演替阶段和环境条件(Huston & Smith, 1987),因此不同演替阶段物种可能不同(Hunter, 1990)。迹地自然恢复过程中物种替代应该是乔木生长与冠层发育过程中林分环境演变所驱动的(包维楷等, 2002; Hartley, 2002),同时也与苔藓物种特性与适应对策有关(Ross-Davis & Frego, 2002; 闫晓丽和包维楷, 2008a, b)。

皆伐迹地由于易被风媒传粉种侵入,故比邻近的成熟林先锋种类更丰富,有更高的植物物种多样性(Jalonen & Vanha-Majamaa, 2001; Økland *et al.*, 2003),本文研究结果进一步证明了这一点。冠层未郁闭的9年生桦木林地地表苔藓物种丰富度比22年、42年和原始林高(图1A),因为迹地上9年生桦木林地上因为灌木作用保留了一些演替顶极阶段物种(附录I),如卷叶苔、圆叶羽苔、塔藓、扁平棉藓(*Plagiothecium neckeroideum*)和拟垂枝藓(*Rhytidadelphus triquetrus*)等,而后随着次生林发展郁闭度增加而消失。无论是本文报道的桦木林下,还是包维楷等(2009)研究的云杉人工林下,与原始林组成相异的都主要是顶蒴藓类中的土生藓种,如银藓、尖叶扭口藓、真藓(*Bryum argenteum*)、卵蒴真藓(*B. blindii*)、刺叶提灯藓(*Mnium spinosum*)和拟白发藓(*Paraleucobryum enerve*)等,它们不仅能产生大量的孢子,也能够快速地通过孢子传播而迅速定居于裸露的土壤,是较典型的先锋性的非局地土种类(non-local native species)(Hartley, 2002),采伐数年后易于成功定居次生林地(闫晓丽和包维楷, 2008b; 包维楷等, 2009)。

次生林下地表苔藓丰富度和Shannon指数与原始林没有明显差异(图1A, B),但物种组成差异性十分明显(附录I)。虽然桦木林地苔藓物种丰富度比原始林高,但只有25种与原始林内相同,更多(75种)的非原始林下种类成功定居迹地次生生境(附录I),导致次生林与原始林地地表苔藓物种组成的相似性系数较低,表明皆伐后形成的次生林为这些苔藓植物自然侵入创造了条件。同时,原始林生境中的10种(6种苔类、4种藓类)未能在次生桦木林地得到保育或恢复,不同发育阶段桦木林地与原始林下地面苔藓共有种数也逐渐减少, Sørensen相似性系数降低,表明桦木林发育进程的目前阶段(9–42年)地表苔藓组成还无法恢复到原始林的状态。但是,桦木

林下地表苔藓丰富度(44–48种), 远比迹地上营造的云杉人工林下的(18–34种)高(包维楷等, 2009), 表明迹地自然恢复比人工造林能更好地促进地表苔藓植物多样性的保育与恢复。但仍然只能保育和恢复原始林下约71%的苔藓物种, 有约29%对环境变化敏感的种类无法得到有效保育。在西南林区由于原始暗针叶林已被大面积采伐, 代之形成了大量天然次生林与人工林, 因此桦木林显然是区域苔藓多样性保育的关键生境, 应该在生物多样性保育行动与森林经营管理实践中予以特别重视。

致谢: 感谢金川观音桥林业局507林场谢君林、孟红英和课题组李芳兰、尤秋华、龙海和易明波等在野外调查中的支持和帮助。

参考文献

- Bao WK (包维楷), Lei B (雷波), Pang XY (庞学勇), Yan XL (闫晓丽), Jia Y (贾渝) (2009) Species composition and synusia structure of ground bryophyte communities under different aged spruce plantations and primary forest in the upper reaches of the Dadu River, Sichuan. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 201–209. (in Chinese with English abstract)
- Bao WK (包维楷), Zhang YL (张懿锂), Wang Q (王乾), Bai WQ (摆万奇), Zheng D (郑度) (2002) Plant diversity along a time sequence (1–30 years) of artificial forest rehabilitation on subalpine cut land in the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **26**, 330–338. (in Chinese with English abstract)
- Bisbee KE, Gower ST, Norman JM, Nordheim EV (2001) Environmental controls on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest. *Oecologia*, **129**, 261–270.
- Collaboration Group of Sichuan Vegetation (四川植被协作组) (1980) *Sichuan Vegetation* (四川植被). Sichuan People's Publishing House, Chengdu. (in Chinese)
- Editorial Board of Forests in Sichuan (四川森林编辑委员会) (1992) *Forests in Sichuan* (四川森林). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Hartley MJ (2002) Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, **155**, 81–95.
- Hunter ML Jr (1990) *Wildlife, Forests, and Forestry: Principles of Managing Forests for Biological Diversity*. Prentice Hall, New Jersey.
- Huston M, Smith T (1987) Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist*, **130**, 168–198.
- Jalonen J, Vanha-Majamaa I (2001) Immediate effects of four different felling methods on mature boreal spruce forest understorey vegetation in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, **146**, 25–34.
- Lei B (雷波), Bao WK (包维楷), Jia Y (贾渝) (2004) Ground bryophyte composition and synusia structure under six types of young coniferous forest plantations in the upper Minjiang River. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **28**, 594–600. (in Chinese with English abstract)
- Liu JH (刘俊华), Bao WK (包维楷), Li FL (李芳兰) (2005) Major bryophyte patch structures and their relationships with environmental factors under a coniferous forest of eastern Tibetan Plateau. *Ecology and Environment* (生态环境), **14**, 735–741. (in Chinese with English abstract)
- Liu Q (刘庆) (2002) *Ecological Research on Subalpine Coniferous Forests in China* (亚高山针叶林生态学研究). Sichuan University Press, Chengdu. (in Chinese)
- Newmaster SG, Bell FW (2002) The effects of silvicultural disturbances on cryptogam diversity in the boreal-mixed wood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 38–51.
- Økland T, Rydgren K, Økland RH, Storaunet KO, Rolstad J (2003) Variation in environmental conditions, understorey species number, abundance and composition among natural and managed *Picea abies* forest stands. *Forest Ecology and Management*, **177**, 17–37.
- Ross-Davis AL, Frego KA (2002) Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian Forest: forest floor bryophyte community and habitat features. *Canadian Journal of Botany*, **80**, 21–33.
- Vitt DH, Belland RJ (1997) Attributes of rarity among Alberta mosses: patterns and prediction of species diversity. *Bryologists*, **100**, 1–12.
- Wang Q (王乾), Wu N (吴宁), Luo P (罗鹏), Yi SL (易绍良), Bao WK (包维楷), Shi FS (石福孙) (2007) Moss growth rate and its environmental determinants in subalpine coniferous forest and clear cut land in eastern Tibetan Plateau, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **31**, 464–469. (in Chinese with English abstract)
- Wu Y (吴彦), Liu Q (刘庆), Chen QH (陈庆恒), Zhao CM (赵常明), Qiao YK (乔永康) (2001) Quantitative analysis of species diversity and soil factors in 30a subalpine coniferous plantations at different altitudes. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **7**, 408–415. (in Chinese with English abstract)
- Yan XL (闫晓丽), Bao WK (包维楷) (2008a) Structure and species composition of ground bryophyte community of high-altitude young silvicultural cutovers in Rangtang County, China: evaluation on effects of clear-cutting and silvicultural management. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **32**, 815–824. (in Chinese with English abstract)
- Yan XL (闫晓丽), Bao WK (包维楷) (2008b) Evaluation of species composition and development of bryophyte community during early natural recovery progress of high-altitude

- spruce cutovers. *Biodiversity Science* (生物多样性), **16**, 110–117. (in Chinese with English abstract)
- Zhang YD (张远东), Zhao CM (赵常明), Liu SR (刘世荣) (2005) The influence factors of sub-alpine forest restoration in Miyaluo, West Sichuan. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **41**, 189–193. (in Chinese with English abstract)
- Zhao CM (赵常明), Chen QH (陈庆恒), Qiao YK (乔永康), Pan KW (潘开文) (2002) Dynamics of species diversity in the restoration process of artificial spruce conifer forest in the eastern edge of Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **26**(Suppl.), 20–29. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 朱瑞良 责任编辑: 周玉荣)

附录I 川西亚高山不同年龄的次生林和原始林中地表苔藓植物的重要值

Appendix I Species composition and their importance values of ground bryophytes in secondary birch forests and a primary fir forest in western Sichuan

(<http://www.biodiversity-science.net/CN/article/downloadArticleFile.do?attachType=PDF&id=9511>)

附录I 川西亚高山不同年龄的次生林和原始林中地表苔藓植物的重要值

Appendix I Species composition and their importance values of ground bryophytes in secondary birch forests and a primary fir forest in western Sichuan

物种组成 Species composition	次生桦木林 Secondary birch forests			岷江冷杉原始林 Primary fir forest
	9-year	22-year	42-year	300-year
苔类 Hepatic				
卷叶苔 <i>Anastrepta orcadensis</i>	0.05	—	—	0.10
挺叶苔 <i>Anastrophyllum donianum</i>	—	—	—	0.01
毛叉苔 <i>Apometzgeria pubescens</i>	—	0.01	0.03	—
双齿裂萼苔 <i>Chiloscyphus latifolius</i>	—	0.02	—	—
剪叶苔 <i>Herbertus aduncus</i>	—	—	—	0.01
细小叶苔 <i>Jungermannia pumila</i>	—	0.12	—	0.01
指叶苔 <i>Lepidozia reptans</i>	—	—	—	0.02
<i>Lophozia fauriana</i>	0.01	—	—	0.01
狭尖叉苔 <i>Metzgeria consanguinea</i>	—	0.01	—	—
中华羽苔 <i>Plagiochila chinensis</i>	—	—	0.03	—
圆叶羽苔 <i>P. duthiana</i>	0.01	—	—	0.01
小叶羽苔 <i>P. devexa</i>	—	—	—	0.01
林地合叶苔 <i>Scapania nemorea</i>	—	—	—	0.01
纤细小广萼苔 <i>Tetralophozia filiformis</i>	—	—	—	0.01
顶蒴藓类 Acrocarpous moss				
银藓 <i>Anomobryum filiforme</i>	0.01	—	—	—
尖叶扭口藓 <i>Barbula constricta</i>	0.02	—	—	—
珠藓 <i>Bartramia halleriana</i>	0.01	—	—	0.01
绿珠藓 <i>B. subulata</i>	—	0.01	—	—
锯齿红叶藓 <i>Bryoerythrophyllum dentatum</i>	0.01	—	—	0.02
真藓 <i>Bryum argenteum</i>	0.02	0.01	—	—
卵蒴真藓 <i>B. blindii</i>	0.03	—	—	—
柔叶真藓 <i>B. cellulare</i>	0.01	—	—	—
直叶曲柄藓 <i>Campylopus durelli</i>	0.01	0.01	0.01	—
青毛藓 <i>Dicranodontium denudatum</i>	0.01	—	—	0.01
云南青毛藓 <i>D. tenii</i>	0.01	—	—	0.02
错那曲尾藓 <i>Dicranum conanenum</i>	0.03	—	—	0.06
双齿曲尾藓 <i>D. diplospiniferum</i>	0.08	—	—	0.15
马氏曲尾藓 <i>D. mayrii</i>	—	—	0.01	—
细叶曲尾藓 <i>D. muehlenbeckii</i>	—	0.02	—	—
粗对齿藓 <i>Didymodon eroso-denticulatus</i>	0.01	—	0.01	—
硬叶对齿藓 <i>D. rigidulus</i>	—	0.05	—	—
剑叶对齿藓 <i>D. rufidulus</i>	0.02	—	—	—
黄牛毛藓 <i>Ditrichum pallidum</i>	—	—	0.003	—
厚壁薄齿藓 <i>Leptodontium flexifolium</i>	0.02	—	—	—
长叶提灯藓 <i>Mnium lycopodioides</i>	—	0.05	0.05	—
具缘提灯藓 <i>M. marginatum</i>	—	—	0.06	—
刺叶提灯藓 <i>M. spinosum</i>	0.04	0.01	—	0.07
高山大丛藓 <i>Molendoa sendtneriana</i>	—	0.01	—	0.01
大曲背藓 <i>Oncophorus virens</i>	0.06	—	0.01	0.01
直毛藓 <i>Orthodicranum montanum</i>	—	—	0.01	—
拟白发藓 <i>Paraleucobryum nerve</i>	0.04	—	—	0.09
尖叶匐灯藓 <i>Plagiomnium acutum</i>	0.01	0.09	0.34	—
匐灯藓 <i>P. cuspidatum</i>	—	—	0.08	—
阔边匐灯藓 <i>P. ellipticum</i>	—	0.04	0.01	—

多蒴灯藓 <i>P. medium</i>	–	0.01	–	–
具喙灯藓 <i>P. rhynchophorum</i>	0.01	–	0.12	–
泛生丝瓜藓 <i>Pohlia cruda</i>	0.08	0.02	–	0.01
明齿丝瓜藓 <i>P. hyaloperistoma</i>	0.01	–	–	–
黄丝瓜藓 <i>P. nutans</i>	0.04	–	–	–
细拟合睫藓 <i>Pseudosymblepharis duriuscula</i>	0.01	0.04	0.01	–
大叶毛灯藓 <i>Rhizomnium magnifolium</i>	0.04	–	–	0.02
狭边大叶藓 <i>Rhodobryum ontariense</i>	–	0.01	0.03	–
圆蒴连轴藓 <i>Schistidium apocarpum</i>	–	0.01	–	–
合睫藓 <i>Symblepharis vaginata</i>	0.02	–	–	–
折叶纽藓 <i>Tortella fragilis</i>	0.01	–	–	–
纽藓 <i>T. humilis</i>	–	0.01	–	–
长叶纽藓 <i>T. tortuosa</i>	0.01	0.01	–	–
云南墙藓 <i>Tortula yuennanensis</i>	–	0.01	0.01	–
树形疣灯藓 <i>Trachycystis ussuriensis</i>	–	0.12	0.07	–
波边毛口藓 <i>Trichostomum tenuirostre</i>	0.01	0.02	–	–
侧蒴藓类 Pleurocarpous moss				
山羽藓 <i>Abietinella abietina</i>	0.08	0.01	–	–
锦丝藓 <i>Actinothuidium hookeri</i>	0.20	0.01	0.01	0.14
尖叶青藓 <i>Brachythecium coreanum</i>	0.04	–	–	–
毛尖青藓 <i>B. piligerum</i>	0.01	0.11	0.04	0.01
脆枝青藓 <i>B. thraustum</i>	–	0.02	–	–
赤茎小锦藓 <i>Brotherella erythrocaulis</i>	–	–	0.01	–
密枝燕尾藓 <i>Bryhnia serricuspis</i>	–	0.07	0.02	–
匙叶毛尖藓 <i>Cirriphyllum cirrosom</i>	–	0.01	–	–
多胞绢藓 <i>Entodon caliginosus</i>	–	0.02	–	–
厚角绢藓 <i>E. concinnus</i>	0.01	0.19	0.15	–
狭叶美喙藓 <i>Eurhynchium coarctum</i>	–	0.01	0.10	–
羽枝美喙藓 <i>E. longirameum</i>	–	–	0.05	–
密叶美喙藓 <i>E. savatieri</i>	–	0.01	0.12	–
硬叶残齿藓 <i>Forsstroemia producta</i>	–	0.01	–	–
粗枝藓 <i>Gollania clarescens</i>	–	–	0.01	–
大粗枝藓 <i>G. robusta</i>	–	0.06	–	–
密枝粗枝藓 <i>G. turgens</i>	0.01	–	–	–
狭叶小羽藓 <i>Haplocladium angustifolium</i>	–	0.05	0.03	–
刀叶树平藓 <i>Homaliodendron scalpellifolium</i>	–	–	–	0.01
无疣同蒴藓 <i>Homalothecium laevisetum</i>	–	0.02	0.02	–
塔藓 <i>Hylocomium splendens</i>	0.37	–	–	0.52
钙生灰藓 <i>Hypnum calcicola</i>	0.04	–	–	–
长喙灰藓 <i>H. fujiyamae</i>	0.01	–	–	–
弯叶灰藓 <i>H. hamulosum</i>	–	0.01	–	–
大灰藓 <i>H. plumaeforme</i>	0.01	–	–	–
湿地灰藓 <i>H. sakurarii</i>	–	–	–	0.24
暗绿灰藓 <i>H. tristo-viride</i>	–	0.02	0.03	–
南亚孔雀藓 <i>Hypopterygium tenellum</i>	–	–	0.01	–
南亚同叶藓 <i>Isopterygium bancanum</i>	–	–	0.01	–
陕西白齿藓 <i>Leucodon exaltatus</i>	–	–	0.02	–
偏叶白齿藓 <i>L. seucndus</i>	–	–	0.01	–
中华白齿藓 <i>L. sinensis</i>	–	0.01	0.01	–
中华细枝藓 <i>Lindbergia sinensis</i>	–	0.01	–	–
毛尖粗枝蔓藓 <i>Meteorium subpolytrichum</i>	–	–	0.01	–
平藓 <i>Neckera pennata</i>	–	–	0.01	–

光叶拟平藓 <i>Neckeropsis nitidula</i>	-	-	0.01	-
疣悬藓 <i>Neodictyella pendula</i>	-	0.01	-	-
中国木灵藓 <i>Orthotrichum hookeri</i>	-	0.01	0.01	-
褶叶藓 <i>Palamocladium nilgheriense</i>	0.01	-	-	-
扁平棉藓 <i>Plagiothecium neckeroideum</i>	0.01	-	-	0.01
赤茎藓 <i>Pleurozium schreberi</i>	-	-	-	0.13
半栉小金发藓 <i>Pogonatum subfuscatum</i>	-	-	0.01	-
厚栉拟金发藓 <i>Polytrichastrum emodi</i>	0.02	0.01	0.01	0.02
弯叶金灰藓 <i>Pylaisiella falcata</i>	-	0.01	-	0.10
长肋异齿藓 <i>Regmatodon longinervis</i>	-	-	0.01	-
拟垂枝藓 <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0.06	-	-	0.04
垂枝藓 <i>Rhytidium rugosum</i>	-	0.02	-	0.09
三洋藓 <i>Sanionia uncinata</i>	0.34	-	-	-
大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i>	0.14	0.70	0.56	0.05
卷叶藓一种 <i>Ulota</i> sp.	-	-	-	0.01
总物种数 Total richness	48	48	44	35

-为不存在 Species absent