青藏高原东缘亚高山针叶林和采伐迹地中藓类 生长速率及其影响因子

王 乾 吴 宁* 罗 鹏 易绍良 包维楷 石福孙

(中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘 要 利用红油漆标记法,对青藏高原东缘地区壤塘林业局二林场亚高山采伐迹地和云杉(*Picea*)原始林中的 6 种藓类近一个生长季的生长速率进行了研究。结合原地同时进行的微气候观测,分析了气候因子和藓类生长速率之间的相关度。这 6 种藓类中,有 5 种在原始林和采伐迹地都出现,只有绢藓(*Entodon connexus*)仅在采伐迹地出现。不同物种和不同生境条件下藓类的生长速率都不相同。塔藓(*Hylocomium splendens*)的茎生长速率最大,而阿萨姆曲尾藓(*Dicranum assamicum*)生长速率最小。生境对塔藓、阿萨姆曲尾藓和细叶羽藓(*Thuidium lepidodiaceum*)的生长速率影响很大,它们在林内比在采伐迹地生长快。锦丝藓(*Actinothuidium hookeri*)和垂枝藓(*Rhytidiadelphus triquetrus*)的生长速率中等并且对生境不敏感。据此可以将藓类分成生境敏感型和不敏感型。微气候 5~7 月分析显示林内比采伐迹地的辐射通量低,并且更为干燥。但是早上林内的蒸汽压亏缺(Vapor pressure deficit, VPD)一直比采伐迹地低。林内较低的蒸汽压亏缺和较低的辐射通量使其成为更有利于藓类的生长场所。对于那些生境类型不敏感的藓类,微地形的效应也许抵消了这种大生境的效应。藓类的生理生态特征如变水(Poikilohydry)特征等对其在严酷气候条件下的生存和生长起着重要的作用。如同积温一样,藓类的生长速率同样可以指示生境的适宜度,因为其生长和蒸汽压亏缺紧密相关,是温度和湿度的函数,而这两个因素对于川西亚高山地区森林人工更新时幼苗的建植极为关键。因此藓类的生长状况可以作为指示适宜植树生境的指标。

关键词 藓类生长速率 蒸汽压亏缺 辐射 采伐迹地 云杉原始林

MOSS GROWTH RATE AND ITS ENVIRONMENTAL DETERMINANTS IN SUB-ALPINE CONIFEROUS FOREST AND CLEAR-CUT LAND IN EASTERN TIBETAN PLATEAU, CHINA

WANG Qian, WU Ning*, LUO Peng, YI Shao-Liang, BAO Wei-Kai, and SHI Fu-Sun
Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Abstract Aims Mosses constitute major ground cover of the subalpine forests in the eastern Tibetan Plateau. Moss leaves have one layer of cells and are highly sensitive to environment changes. This attribute of mosses can be used to monitor environment conditions and guide restoration. However, moss growth and especially variables affecting moss growth in subalpine forest ecosystems are poorly known. Even worldwide, the growth rate of mosses has been rarely studied because of time-consuming, inaccurate measuring methods.

Methods Two plots, one in old-growth spruce forest and the other in nearby clear-cut land in subalpine western Sichuan, were selected. We labeled and measured mosses on May 7, 2001 and remeasured on August 7, 2001 and simultaneously recorded microclimate measurements.

Important findings The growth rate of mosses varied among species and habitats. *Hylocomium splendens* had the highest growth rate, while *Dicranum assamicum* had the lowest. The growth of *H. splendens*, *D. assamicum*, and *Thuidium lepidodiaceum* was faster in forest than in clear-cut land, where it was inversely correlated with distance to forest. *Actinothuidium hookeri* and *Rhytidiadelphus triquetrus* had moderate growth rates nearly independent of habitat. From May to July, the forest almost always had lower radiation level and vapor pressure deficit (VPD) favorable for moss growth. For habitat-insensitive species, microtopographic factors might have offset the effect of habitat. Moss growth rate and habitat VPD were strongly negatively correlated. Moss growth rate can be used to suggest favorable habitat.

Key words moss growth rate , vapor pressure deficit (VPD) , clear-cut , spruce forest

青藏高原东缘是青藏高原与四川盆地交接的过渡地区,属于高山峡谷与高丘区组合地貌,海拔高差大、地形分异复杂,受东南季风、西南季风和西风环流影响,降水丰富,热量充沛,分布着以亚热带常绿阔叶林为基带的植被带。在亚高山地带有大面积的原始云冷杉林,林内地面上通常分布有一层厚度达几十厘米的羽毛状藓类(Feathermoss)地被物,羽毛状藓类主要由塔藓(*Hylocomium splendens*)、赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)、锦丝藓(*Actinotuidium hookeri*)、垂枝藓(*Rhytidiadelphus triquetrus*)等组成。作为我国五大林区之一,在 20 世纪 50 年代至 90 年代末之间,大规模的木材采伐致使当地植被格局发生很大的变化,出现了大面积的采伐迹地。我们的调查发现,在川西亚高山地区森林的变迁使生境中的藓类随之发生变化,原先林内显著的地毯式分布的藓类被斑块状分布的藓类代替,采伐迹地中的侧蒴藓类(*Pleurocarpus moss*)消退,而顶蒴藓类(*Acrocarpus moss*)占据优势。

藓类随生境的变迁而发生物种组成和结构上的变化的特性可以用来指示生境状况。在川西亚高山地区,森林采伐后的更新是一个难点,由于微气候的差异,川西西北部山原区人工更新的云杉(*Picea asperata*)苗木成活率不足 40%,温度和水分状况是影响苗木成活的主要因素。藓类作为小型隐花植物,藓类的水分吸收主要是通过湿润空气或降水截留进行的,叶片除中肋外是由单层细胞组成,因此藓类对外界环境变化非常敏感。由于藓类的生长是适度的光照与适宜的温湿度相互配合的结果,两者缺一不可,在干热的气候条件下,藓类能通过休眠度过不利时期,在环境好转后又迅速恢复活力(Vitt *et al.* , 1988 ; Vitt , 1990),在休眠期物质消耗降到最低,形态上基本不发生变化,因而藓类的生长长度可以表述为有利条件的时间长短的函数,同一物种在不同生境条件下的生长速率差异可以解释为生境条件的优劣,这类似于使用积温代表生长期的长短。

由于藓类形体通常很小,文献中关于藓类生长的研究较少,生长标记难度很大,已有的一些藓类标记方法包括扎线法、塑料卡子固定、内生网眼筛法、立柱法以及形态学方法等(Vitt *et al.* , 1988 ; Økland , 1995 ; Gower *et al.* , 1997 ; Vogel & Gower , 1998 ; Rydgren *et al.* , 2001)。但这些方法多半费工费时而且定位标记难度大,测量准确度不高。事实

上,藓类的生长是单个顶细胞的尖端生长,尖端生长与藓类的下面部分无关,顶细胞周围由幼叶包围。基于这些情况,我们采用了一种新的藓类标记方法,用油漆标记藓类顶端,由于油漆实际上是涂在藓类枝顶的生长点上包围的幼叶上,未影响到顶细胞,顶细胞分裂产生新的叶片,同时自身不断向上生长,原先的幼叶成为成熟叶,并且在枝条上的位置不再变动,成熟叶片上的油漆标记成为计算生长速率的起始位置。在一定时期内测量藓类顶端到有油漆标记的成熟叶的长度便是藓类的实际生长长度。

本文使用油漆标记法测量不同生境条件下藓类的生长速率,并结合林内和采伐迹地中的地面温湿度测量结果,探讨藓类生长速度差异的原因,为该地区林业部门开展生境监测提供参考方法。

1 材料和方法

1.1 研究区域

研究区域位于川西西北部大渡河上游杜柯河育柯沟十支沟的川西云杉(*Picea balfouriana*)原始林和下方的 1986 年采伐迹地,属于壤塘林业局二林场 201 工段作业区。地理位置位于 32.35° N、100.73° E,海拔范围为 3 670 ~ 3 750 m。坡向 350° N,坡度 30° ~ 40°,属山原阴坡地形。距壤塘县城(32.26° N, 100.98° E)直线距离约 26 km。该地区生长季是从 4 月底到 9 月底。林内 20 cm 以下的土壤在 6 月中旬以后才解冻。2001 年监测的研究区采伐迹地生长季距地面 50 cm 高的平均气温为 11.3 °C,地表平均温度为 13.6 °C,平均相对湿度是 70%。

采伐迹地在 1988 年进行过云杉苗的人工更新,现有植被主要是灌木和草本。灌木层茶子(*Ribes*)、蔷薇(*Rosa*)、绣线菊(*Spiraea*)、忍冬(*Lonicera*)等属的植物较多,草本层主要是披碱草(*Elymus*)、委陵菜(*Potentilla*)以及红景天(*Rhodiola*)等属植物。川西云杉林主要由川西云杉和少量鳞皮冷杉(*Abies squamata*)组成,下木层非常稀疏。

两个样地的藓类差异很大,形体较大的侧蒴藓类在林内广泛分布,并在林下地面形成地毯式地被物,而顶蒴藓类通常形体较小,丛聚性地分布在采伐迹地中的岩石后面、树木根拔的地方、伐桩以及裸地上。

1.2 样方选择和藓类标记

在两个样地内选择具有不同生境类型的样方,

包括岩石、伐桩、裸地、灌木下、林地北缘以及林内地被层。取样藓类包括塔藓、锦丝藓、绢藓(*Entodon connexus*)、细叶羽藓(*Thuidium lepidoziaeum*)、阿萨姆曲尾藓(*Dicranum assamicum*)和垂枝藓。样方中的藓类用毛笔把红色油漆点在藓类的枝条顶端,作为藓类生长的起始位置。一定时间后收集做了标记的藓类,放入密实袋中,带回测量生长长度,标记时间为2001年5月7日,取样时间为当年8月7日。

1.3 微气候数据收集

采伐迹地的微气候数据由一套 NZY-2 型农林微气候自动观测系统(长春气象研究所)收集,另有两台 ZJ1-2A/B 纸带式自动温湿度记录仪(上海气象仪器厂)分别安放在采伐迹地和云杉林内离地面 10 cm 高的位置上。这些系统和仪器记录每天的温湿度、总辐射、光合有效辐射、降水、地温、近地表温度等变化情况。

1.4 数据处理

1.4.1 蒸气压亏缺的计算

蒸气压亏缺(Vapor pressure deficit , *VPD*)公式由 Jensen 等(1990)改编而成,

$$VPD = (1 - \frac{RH}{100}) e^{\frac{16.78 T_{db} - 116.9}{T_{db} + 273.3}}$$

(1)

其中, T_{db} 为干球温度, RH 是相对湿度。

1.4.2 方差分析

使用 ORIGIN6.0 软件进行组内组间变量的单因素方差分析(One-Way ANOVA)。

2 结 果

2.1 采伐迹地和林内微气候特征

2.1.1 温度和相对湿度

采伐迹地和林内微气候的差异较为明显,在5月,林内气温明显低于采伐迹地的气温,而相对湿度差异不大;到了7月,两者的气温相差很小,但相对湿度差异却较为显著,林内的相对湿度明显低于采伐迹地(表 1)。

2.1.2 *VPD*

从 *VPD* 上看,5月采伐迹地 *VPD* 高于林内,在7月则低于林内,采伐迹地的 *VPD* 在5和7月变化不大,而林内的 *VPD* 则变化很大。上午 6:00 ~ 11:00采伐迹地的 *VPD* 在5和7月均高于其平均值,林内的 *VPD* 却低于其平均值,两者进行比较发现上午林内的 *VPD* 都比采伐迹地要低(图 1, 表 1)。

2.2 不同生境中的藓类平均生长速率

所测定的藓类在所有样地中都或多或少有一定的生长,显示这种油漆标记方法对标记藓类的生长初始位置是有效的,但油漆标记在多大程度上影响藓类的生长活力还需做进一步的研究。

藓类的平均生长速率以林内的塔藓最高,达 $0.14 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$,采伐迹地中的曲尾藓最低, $< 0.01 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$ 。对塔藓、曲尾藓和细叶羽藓来说,生长速率在林内和采伐迹地有显著的差异,林内藓类的生长速率都高于采伐迹地,而锦丝藓和垂枝藓在不同样地之间无明显的差异,绢藓只采得采伐迹地的样本,其生长速率约为 $0.03 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$ (图 2, 表 2)。根据生境对生长速率的影响,可以将上述藓类分为两类:生境敏感类和不敏感类。塔藓、曲尾藓和细叶羽藓属于敏感类,而锦丝藓和垂枝藓属于不敏感类。

藓类在不同的生境类型中表现出不同的速率(表 2)。塔藓在林内的生长好于采伐迹地,林内的平均生长长度为 13 mm,约为塔藓一层的长度,采伐

表 1 5 和 7 月气象资料单因素方差分析
Table 1 One-way ANOVA analysis of May and July data

变量 Variable	5 月平均值 Mean in May	7 月平均值 Mean in July	5 月标准方差 SD in May	7 月标准方差 SD in July	5 月 May	7 月 July
					<i>p</i>	
采伐迹地气温 CAT(°C)	6.18	9.05	4.54	5.09	< 0.001	0.009
林地气温 FAT(°C)	2.15	8.49	3.74	4.32		
采伐迹地相对湿度 CRH(%)	71.44	74.49	23.9	23.5	0.026	< 0.001
林内相对湿度 FRH(%)	69.51	59.36	24.5	23.8		
采伐迹地 <i>VPD</i> <i>VPD</i> _C (KPa)	0.344	0.371	0.369	0.389	< 0.001	< 0.001
林内 <i>VPD</i> <i>VPD</i> _F (KPa)	0.276	0.513	0.302	0.417		
采伐迹地 <i>VPD</i> <i>VPD</i> _C (6:00 ~ 11:00)(KPa)	0.431	0.417	0.266	0.295	< 0.001	< 0.001
林内 <i>VPD</i> <i>VPD</i> _F (6:00 ~ 11:00)(KPa)	0.241	0.331	0.232	0.228		

CAT : Air temperature on clear-cut land FAT : Air temperature in forest interior CRH : Relative humidity on clear-cut land FRH : Relative humidity in forest interior *VPD*_C : *VPD* on clear-cut land *VPD*_F : *VPD* in forest interior *VPD* : 蒸气压亏缺 Vapor pressure deficit

图1 计算的5月(A)和7月(B)林内与采伐迹地连续多日蒸气压亏缺(VPD)差异日动态

Fig.1 Calculated daily course of vapor pressure deficit (VPD) difference from consecutive days between forest interior and clear-cut in May (A) and July (B)

图2 采伐迹地和林内的藓类在生长季期间平均生长速率(平均生长速率+标准偏差)

Fig.2 The bar graph of mosses mean growth rate at clear-cut land and forest interior in growing season (mean growth rate + SD)

1. 锦丝藓 *Actinotuidium hookeri* 2. 垂枝藓 *Rhytidiadelphus triquetrus* 3. 绢藓 *Entodon concinns* 4. 塔藓 *Hylocomium splendens* 5. 阿萨姆曲尾藓 *Dicranum assamicum* 6. 细叶羽藓 *Thuidium lepidiozeaceum*

迹地中的生长长度仅为林内的 1/7。这种生长类型显示塔藓的生长主要是在生长季期间进行的。有些个体甚至在生长季期间能够发出 2 层枝叶。锦丝藓在采伐迹地中的生长速率稍低于林内,但显著度检验并不显著,其平均生长长度约为 6 mm。垂枝藓的平均生长长度约为 3 mm,其中长在岩石上的生长速率最低,裸地上的最高。对于林缘北侧样方中的藓类,其生长速率随着靠近森林而增加。细叶羽藓平均生长长度在采伐迹地和林内分别是 4.9 和 6.6 mm,从林缘到林内其生长速率逐渐增加。阿萨姆曲

尾藓林内的平均生长长度为 2 mm,而在灌木下的生长长度仅为林内的 1/5。绢藓长在土壤中的生长快于长在岩石上的,其平均生长长度分别是 5 和 2 mm。

2.3 藓类生长模式分析

从藓类生长长度分布以及峰度和偏度分析可以看出(表 2)除锦丝藓外,其它藓种都有一定比例的不生长样本,不生长样本的比例在林内要远远低于采伐迹地。生长样本的速率分布图除绢藓为负指数分布外,一般成偏态或正态分布。所有测定的藓类生长速率偏度都大于 0。适生生境中藓类的生长速率的峰度和偏度都大于非适生生境中的藓类。除阿萨姆曲尾藓外,其它藓类在森林中的生长速率均大于采伐迹地。

3 讨 论

3.1 藓类种间生长速率差异

不同藓种之间生长速率差异很大,林内的塔藓具有最大的平均生长速率,而最低的生长速率出现在本次研究中的唯一顶蒴藓类——曲尾藓上。塔藓每年春季发出一层(A stair of segment increment),由于塔藓是合轴分枝,其空间扩展能力很强。锦丝藓和垂枝藓在林内和采伐迹地生长都很好,比之于其它藓类,它们具有更为粗壮的枝条,其对抗不利环境的能力可能较强。但是由于我们的研究时间较短,不能完全反映藓类的全年生长情况,是本文的不完善之处,有待于以后补充完善。

3.2 生境对生长速率的影响

藓类的生长速率受生境的影响也非常明显,在林缘随着离森林距离的减小,藓类的生长速率逐渐增加。林内与采伐迹地生境在哪些方面的差异导致藓类生长速率上的差异?以下分项对生境因子进行分析。

3.2.1 植被类型和微地形

采伐迹地的生境多样性比原始云杉林要丰富,繁盛的草本和灌木以及起伏的地形为许多藓类提供了适宜的定居环境。而在原始云杉林内生境则较为单调,厚厚的藓类地被物使林内的地形变化减小,草本和灌木也较为稀疏。林冠层的存在使林内微气候的变化变得缓慢起来。采伐迹地的生境大致可分成 3 类:岩石、土壤和灌丛。由于岩石比热较小、植被盖度小,岩石上的微气候变化最为剧烈,太阳辐射、温度、湿度和降水的变化速率很高,土壤生境在夏季草本繁盛以后与灌丛下生境一样,微气候的变化比

岩石缓慢。林缘北侧是采伐迹地和林内的过渡性生境。但是微地形的差异使藓类在遮阴的地方生长要快于直接受到辐射的地方,这也许是不敏感藓类生长速率在不同生境中差异不大的原因之一。

表 2 藓类在不同生境中的平均生长速率单因素方差分析
Table 2 One-way ANOVA of the mean growth rate of mosses in habitats

物种 Species	生境 Habitat	平均值 Mean	均方差 SD	数量 Number	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	F	p
锦丝藓 <i>Actinothuidium hookeri</i>	C	0.058	0.023	23	0.103	2.20	3.90	0.052
	F	0.070	0.024	50	0.802	4.47		
垂枝藓 <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	C	0.032	0.025	94	0.535	2.61	1.19	0.28
	F	0.035	0.024	215	0.961	6.20		
绢藓 <i>Entodon concinns</i>	C	0.029	0.033	166	1.646	6.33	-	-
	F	-	-	-	-	-		
塔藓 <i>Hylocomium splendens</i>	C	0.020	0.020	25	0.048	1.42	21.02	<0.001
	F	0.142	0.059	215	0.398	3.78		
阿萨姆曲尾藓 <i>Dicranum assamicum</i>	C	0.004	0.014	141	3.366	13.57	49.52	<0.001
	F	0.023	0.021	55	0.125	1.64		
细叶羽藓 <i>Thuidium lepidoziaecum</i>	C	0.053	0.032	82	0.367	3.20	14.94	<0.001
	F	0.072	0.035	100	1.109	4.79		

C:采伐迹地 Clear-cut F:林内 Forest interior

3.2.2 光照

藓类的生长与光合直接相关,光合作用依赖于光合光子通量密度(Photosynthetic photon flux density, PPFD)、温度和湿度。羽毛状藓类通常出现在有直接光照和潜在蒸发较弱的地方(Busby *et al.*, 1978; Vogel & Gower, 1998; Bisbee *et al.*, 2001)。羽毛状藓类的光合速率在 PPFD 增加到 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时达到最大(Busby & Whitfield, 1978),此后单纯增加光照不能提高光合速率,反而会增加藓类的叶片温度和干燥速率(Rydgren *et al.*, 2001),促进藓类的休眠,终止藓类的生长。因此日照强烈的时段藓类的生长反而会减弱。

3.2.3 温度

采伐迹地的温度变化在 5 和 7 月都大于林地,这种差异主要是由于太阳辐射强度变化造成的,采伐迹地无林冠层,太阳辐射可直达地面,致使采伐迹地升温迅速。而林下,通常只有当中午时分,太阳近于垂直照射时,阳光才能通过树冠之间的空隙直接照射到地面。采伐迹地和林下的藓类在感受温度升高的时间上提前若干小时,采伐迹地比林下的地面受到照射的时间更长,强度更大。因此除了选择合适的生境适应外,藓类在生理上也要有相应的适应对策。羽毛状藓类利用休眠能够忍受极端的温度和水分匮乏,在环境适合时迅速恢复活力(Vitt *et al.*, 1988),例如赤茎藓在 -30 $^{\circ}\text{C}$ 条件下冰冻 10~15 h 后能在 1 h 内恢复活力,其光合活性温度可降至

-10 $^{\circ}\text{C}$ (Kallio & Karenlampi, 1975)。因此在生长季期间藓类的生长制约因素是高温脱水导致的休眠而不是低温。

3.2.4 相对湿度

藓类通常喜欢凉湿的环境,羽毛状藓类表面部分的脱水和复水主要是由周围空气中的水分控制的(Busby & Whitefield, 1978; Skre *et al.*, 1983)。藓类对生理干旱的忍耐称为“变水”(Poikilohydry),使藓类在干旱时期变干和休眠,当藓类回湿时重新恢复活力(Vitt *et al.*, 1988)。很厚的藓类层提供了很好的湿度梯度结构,塔藓的垂直分层结构有助于中部个体有合适的湿度条件供其生长(Økland, 1995),可以抵抗大气中的湿度胁迫,顶蒴藓类能从土壤中转运水分,在一定程度上避免了侧蒴藓类单纯依赖大气获得水分时存在的湿度胁迫;采伐迹地中的侧蒴藓类由于密度较低,不能形成较厚的藓类层,而是铺展在地面基质上,也可以部分避免大气湿度胁迫的影响。森林的防风和消光作用也有助于减少藓类的水分丧失(Granström & Schimmel, 1998)。

3.2.5 VPD

VPD 是整合温度和相对湿度的一个变量,反映大气中的水分蒸气压亏缺状况,由于林内的蒸发状况与光照强度并无直接的联系(Baldocchi & Meyers, 1991; Schaap & Bouten, 1997),而与林内 VPD 状况紧密相关,因此从 VPD 之间的差异可以反映生境的胁迫状况。林内 VPD 在上午一直低于采伐迹地,在

有合适的光照状况下,林内生境下的藓类生长时间自然多于采伐迹地,而在中午和下午由于日照强烈、温度升高,林内和采伐迹地的藓类生长多受到抑制。由于藓类仅在有利条件下生长,在不利条件下停止生长,其在一定时间内的生长长度,反映了这一时段内的温度和水分条件的适合度,因而可以综合的反映生境的状况。而 VPD 在早春和晚秋相对于其它时段较低,可能会更有利于藓类的生长。

3.3 藓类对生境的指示作用在生态恢复中的意义

高海拔地带植物的生长通常受限于强烈的日照、低温、大风以及土壤分层解冻对植物造成的生理干旱,藓类对光照、温度以及水分的敏感性可以用来指示采伐迹地的环境状况。在藓类生长良好的地段,指示环境因素较好。藓类的生长速率则定量指示了环境条件的适宜程度。采伐迹地是川西亚高山地区主要的人工造林地带,但是在高海拔地带,环境条件恶劣,原始林砍伐后,人工更新很困难,苗木死亡率很高,其中主要的原因就是温度和水分状况的不协调。如果利用藓类的指示作用,在环境条件相对较好的地方植树,则可以有效提高苗木的成活率。藓类的这种对温度和水分状况的指示性,比之单纯的积温方法更能反映高海拔地带环境条件的适宜性,因此可以为当地林业部门的生态监测工作提供一个参考指标。

参 考 文 献

Baldocchi DD, Meyers TP (1991). Trace gas exchange at the floor of a deciduous forest. I. Evaporation and CO₂ efflux. *Journal of Geophysical Research*, 96, 7271 – 7285.

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.

Busby JR, Whitfield DWA (1978). Water potential, water content, and net assimilation of some boreal forest mosses. *Canadian Journal of Botany*, 56, 1551 – 1558.

Busby JR, Bliss LC, Hamilton CD (1978). Microclimate control of growth rates and habitats of the boreal forest mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens*. *Ecological Monographs*, 48, 95 – 110.

Gower ST, Vogel J, Stow TK, Norman JM, Kucharik CJ, Steele SJ (1997). Carbon distribution and above-ground net primary production of upland and lowland boreal forests in Saskatchewan and Manitoba. *Journal of Geophysical Research*, 102, 29029 – 29041.

Granström A, Schimmel J (1998). *Assessment of the Canadian Forest Fire Danger Rating System for Swedish Fuel Conditions*. Swedish Rescue Services Agency, Karlstad, Sweden, 21 – 244.

Jensen ME, Burman RD, Allen RG (1990). *Evapotranspiration and Irrigation Water Requirements*. ASCE Manuals and Reports on Engineering Practice No. 70. American Society of Civil Engineers, New York.

Kallio P, Karenlampi L (1975). *Photosynthesis in Mosses and Lichens*. Cambridge University Press, New York, 393 – 423.

Økland RH (1995). Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. I. Demography. *Journal of Ecology*, 83, 697 – 712.

Rydgren K, de Kroon H, Økland RH, van Groenendaal JM (2001). Effects on fine-scale disturbances on the demography and population dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Journal of Ecology*, 89, 395 – 405.

Schaap MG, Bouten W (1997). Forest floor evaporation in a dense Douglas fir stand. *Journal of Hydrology*, 193, 97 – 113.

Skre O, Oechel WC, Miller PM (1983). Moss leaf water content and solar radiation at the moss surface in a mature black spruce forest in central Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 13, 860 – 868.

Vitt DH (1990). Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 104, 35 – 59.

Vitt D, Marsh J, Bovey R (1988). *Mosses, Lichens and Ferns of Northwest North America*. Lone Pine Publishing, Edmonton, Canada, 296.

Vogel JG, Gower ST (1998). Carbon and nitrogen dynamics of boreal jack pine stands with and without a green alder understory. *Ecosystems*, 1, 386 – 400.

责任编辑：马克平 责任编辑：张丽赫