

# 亚热带森林系统4种附生蓝藻地衣的分布对生境变化的响应

李 苏<sup>1</sup> 刘文耀<sup>1\*</sup> 石贤萌<sup>1,2</sup> 柳 帅<sup>1,2</sup> 胡 涛<sup>1,2</sup> 黄俊彪<sup>1,2</sup> 陈 曦<sup>1,2</sup>  
宋 亮<sup>1</sup> 武传胜<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup>中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 昆明 650223; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049; <sup>3</sup>中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站, 云南景东 676209

**摘 要** 蓝藻地衣是附生植物类群的重要组成部分, 在森林生态系统的环境监测和养分循环中发挥着重要作用。该研究在云南哀牢山亚热带森林系统的2种原生和6种次生森林群落中, 以粉缘绵毛衣(*Leioderma sorelium*)、天蓝猫耳衣(*Leptogium azureum*)、网肺衣(*Lobaria retigera*)和双缘牛皮叶(*Sticta duplombata*) 4种常见蓝藻地衣为对象, 共设立120个样地, 调查了它们在3 600株树木0–2 m树干上的分布, 探讨其分布特征及与森林类群、宿主种类以及林龄等生境因子的关系。研究发现4种蓝藻地衣在森林群落间的分布模式明显不同。除双缘牛皮叶的盖度和频度在原生苔藓矮林中最高外, 其他3种蓝藻地衣的最高值均出现于次生林如厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)林和滇山杨(*Populus bonatii*)林中; 而哀牢山地区广布的原生木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)林中, 4种蓝藻地衣极为少见。4种地衣都能生长于10多个树种上, 但明显表现出对厚皮香、滇山杨和硬壳柯(*Lithocarpus hancei*)等树种的偏好性, 以及对小花山茶(*Camellia forrestii*)等的排斥性。森林群落的林龄、胸径、最大胸径、林冠开阔度、基面积、树木密度和树种多样性等因子的变化均对4种附生蓝藻地衣的分布产生重要影响, 但在景观尺度上影响程度相对较小, 在不同森林群落内部却有各自的重要作用。其中, 林龄、林冠开阔度和宿主胸径是影响蓝藻地衣分布的最重要的生境因子。

**关键词** 附生地衣, 生境因子, 森林类型, 宿主种类, 山地森林, 盖度, 云南

**引用格式:** 李苏, 刘文耀, 石贤萌, 柳帅, 胡涛, 黄俊彪, 陈曦, 宋亮, 武传胜 (2015). 亚热带森林系统4种附生蓝藻地衣的分布对生境变化的响应. 植物生态学报, 39, 217–228. doi: 10.17521/cjpe.2015.0021

## Responses of the distribution of four epiphytic cyanolichens to habitat changes in subtropical forests

LI Su<sup>1</sup>, LIU Wen-Yao<sup>1\*</sup>, SHI Xian-Meng<sup>1,2</sup>, LIU Shuai<sup>1,2</sup>, HU Tao<sup>1,2</sup>, HUANG Jun-Biao<sup>1,2</sup>, CHEN Xi<sup>1,2</sup>, SONG Liang<sup>1</sup>, and WU Chuan-Sheng<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and <sup>3</sup>Ailao Mountain Station for Subtropical Forest Ecosystem Studies, Chinese Academy of Sciences, Jingdong, Yunnan 676209, China

### Abstract

**Aims** Epiphytic cyanolichens are an important component of epiphytes and play a vital role in environmental monitoring and nutrient cycling in various forest ecosystems. The objectives of this study were to (1) quantify the coverage and frequency of epiphytic cyanolichens across forest types, (2) assess the importance of forest type and tree species on the distribution of cyanolichens, and (3) determine the influence of habitat variables on epiphytic cyanolichens at the scale of a forest landscape as well as within communities.

**Methods** We investigated the coverage and frequency of four common cyanolichen species: *Leioderma sorelium*, *Leptogium azureum*, *Lobaria retigera*, and *Sticta duplombata*, on 0–2.0 m trunk in 120 plots of two primary and six secondary forest types in the subtropical Ailao Mountains of Yunnan Province, Southwest China. Thirty trees in each plot and a total of 3 600 trees were selected for lichen sampling in the eight forests.

**Important findings** Coverage and frequency of the four epiphytic cyanolichens differed significantly among forest types. While the highest values of *S. duplombata* occurred in the primary dwarf mossy forest, those of

other three species occurred in the secondary *Ternstroemia gymnanthera* and *Populus bonatii* forests. However, they were relatively rare in the primary *Lithocarpus* forest. All the target cyanolichen species were found on more than ten host tree species, and showed clear preferences for some tree species such as *T. gymnanthera*, *P. bonatii* and *Lithocarpus hancei* while excluded from other tree species such as *Camellia forrestii*. The results also highlighted the importance of habitat variables such as stand age, tree diameter, maximum diameter, canopy openness, basal area, host stem density and tree species diversity on the distribution of epiphytic cyanolichens. The correlation coefficients between cyanolichens and habitat variables were generally very small at the forest landscape scale, whereas some of the correlations were strong within forest types. Of the habitat variables, stand age, canopy openness and tree diameter were the major factors determining the distribution of cyanolichens.

**Key words** epiphytic lichen, habitat variable, forest type, host species, montane forest, coverage, Yunnan

**Citation:** Li S, Liu WY, Shi XM, Liu S, Hu T, Huang JB, Chen X, Song L, Wu CS (2015). Responses of the distribution of four epiphytic cyanolichens to habitat changes in subtropical forests. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 217–228. doi: 10.17521/cjpe.2015.0021

地衣是一类由真菌和藻类共生形成的特殊生物类群。其中, 光合生物体(photobiont)为绿藻和包含蓝藻的物种类群, 分别称为绿藻地衣(chlorolichen)和蓝藻地衣(cyanolichen)。在森林生态系统中, 生长于植物活体或残体表面的附生地衣(epiphytic lichen)是附生植物类群的重要组成部分, 和附生的种子植物、蕨类、苔藓、藻类、真菌和动物等共同构成了丰富的林冠亚系统, 物种多样性极高, 在森林生态系统物种多样性和完整性的维持、水分和营养循环等方面发挥着重要的作用(Barkman, 1958; Wolf, 1993)。

附生地衣的分布一般受湿度、温度和光照等环境因子的影响, 并和宿主特征密切相关(Rhoades, 1995)。而且, 附生地衣因其菌藻共生、无表皮层分化等生理和结构特性, 能够直接吸收其生长基物表面或空气中的营养物质, 但缺少水分保持能力(Esseen & Renhorn, 1998; Nash, 2008)。再加上林冠位于大气与森林的界面层(Nadkarni & Solano, 2002), 导致附生地衣对环境变化高度敏感, 在环境监测方面具有无可比拟的重要作用(Ellis, 2012; Giordani *et al.*, 2012; Li *et al.*, 2013a)。并且, 绿藻地衣和蓝藻地衣分别利用水蒸汽和液态水进行同化作用, 后者对环境变化更为敏感(Sillett & Antoine, 2004; Ellis & Coppins, 2006)。

蓝藻地衣类群还具有突出的固氮功能。在氮缺乏的森林中, 蓝藻地衣类群通过凋落物分解和淋溶可向周围环境输入可观的氮, 达森林系统氮输入总量的30%–90% (Forman, 1975; Pike, 1978)。如新西兰假山毛榉(*Nothofagus* spp.)林中, 牛皮叶属(*Sticta*)和假杯点衣属(*Pseudocyphellaria*)的蓝藻地衣每年每

公顷可提供10 kg氮, 是当地大气氮沉降的5–10倍(Green *et al.*, 1980)。美国花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)老龄林中, 以俄勒冈肺衣(*Lobaria oregana*)为主的蓝藻地衣每年每公顷可提供2–17 kg氮(Antoine, 2004)。因此, 了解森林生态系统中附生蓝藻地衣的分布特征及其生态功能, 对于理解其对环境变化的生态指示作用和系统地位具有重要的意义。

自20世纪50年代以来, 随着地衣生态学研究的兴起及深入, 蓝藻地衣类群逐渐受到不少关注。欧美学者对附生蓝藻地衣的生长分布和生态功能都进行了较为深入的研究, 但仍有诸多科学问题悬而未决(Barkman, 1958; Sillett & Antoine, 2004)。蓝藻地衣被认为是温带和寒带森林系统老龄落叶阔叶林和针叶林的一类特有指示生物, 其分布与林内高湿郁闭的微环境密切相关, 并极易受到生境改变的影响(McCune, 1993; Kuusinen, 1996a; Hedenås & Ericson, 2004)。但也有证据显示一些次生林能促进蓝藻地衣物种和个体数量的增加(Netlich & McCune, 1997; Fedrowitz *et al.*, 2012)。同样, 我国少量研究也表明亚热带森林中部分次生森林和落叶树种能促进蓝藻地衣物种的增加(Li *et al.*, 2013b)。但是, 我国学者对这一与环境变化高度相关的生物类群的关注仍然不足, 有关其生态学的研究亟待加强。

我国西南地区的亚热带森林系统中, 生长着丰富的附生地衣, 其中也不乏蓝藻地衣类群(王立松, 2012; Li *et al.*, 2013b), 但对其物种分布特征以及生态功能的了解还普遍缺乏。本研究拟在云南哀牢山国家级自然保护区的原生和次生森林群落中, 以4种常见蓝藻地衣物种为研究对象, 分析其分布特征

与森林类型、宿主种类和其他生境因子的关系, 以期利用附生蓝藻地衣指示环境变化以及了解其功能地位提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

哀牢山位于云贵高原西南部横断山区的南段, 是全球生物多样性保护热点之一Indo-Burma区域的一部分(Olson & Dinerstein, 1998)。哀牢山国家级自然保护区面积约677 km<sup>2</sup>, 至今分布着我国目前保存最完整、面积最大的山地湿性常绿阔叶林(朱华和闫丽春, 2009)。位于其核心区的徐家坝地区(23.35°–24.44° N, 100.54°–101.30° E), 海拔2 000–2 750 m, 面积约5 100 hm<sup>2</sup>, 年降水量1 947 mm, 年蒸发量1 192 mm, 相对湿度85%, 年平均气温11.3 °C (李苏等, 2007)。

在徐家坝地区, 海拔2 600 m以上的山顶呈岛屿状分布着原生苔藓矮林, 约占该区总面积的6.7%; 海拔2 000–2 600 m内连续分布着以木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)为建群种的山地湿性常绿阔叶林, 约占78%。次生群落是原生常绿阔叶林被人为破坏后逐渐形成的, 主要有栎类次生林、滇山杨(*Populus bonatii*)林、旱冬瓜(*Alnus nepalensis*)林、云南松(*Pinus yunnanensis*)林和厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)林等, 总面积小于16% (游承侠, 1983)。

原生山地湿性常绿阔叶林或木果柯林的乔木层主要由木果柯、变色锥(*Castanopsis wattii*)和硬壳柯(*Lithocarpus hancei*)等组成, 高18–25 m, 林冠郁闭, 林下阴湿, 附生植物繁茂(游承侠, 1983; 邱学忠和谢寿昌, 1998)。原生山顶苔藓矮林乔木层主要由硬叶柯(*Lithocarpus crassifolius*)、露珠杜鹃(*Rhododendron irroratum*)和云南越桔(*Vaccinium duclouxii*)等组成, 高5–7 m, 盖度50%–70%, 附生苔藓密布(游承侠, 1983; Shi & Zhu, 2009)。该地区原生林群落林龄超过300年(王宝荣, 1983; 游承侠, 1983)。

老龄栎类次生林约形成于110年前, 林冠接近郁闭, 高18–25 m, 附生植物密布。中龄栎类次生林多为20世纪50–60年代及80年代森林砍伐后形成, 高8–15 m, 盖度40%–90%, 枝干多有地衣和苔藓生长。这两类次生林的主要树种和原生木果柯林基本

相同, 但群落结构差异明显(Young *et al.*, 1992; 何永涛等, 2003)。

滇山杨林与栎类次生林同期形成, 呈零星片段分布, 树种以滇山杨为主, 伴生有硬壳柯和云南越桔等, 高6–20 m, 盖度40%–70%, 枝干附生地衣密布。野外观察发现, 部分早期的滇山杨林现已演替成栎类次生林(邱学忠和谢寿昌, 1998)。

旱冬瓜林形成于20世纪50–60年代以后, 分布面积较小, 主要树种为旱冬瓜和少量米团花(*Leucosceptrum canum*), 高7–12 m, 盖度30%–40%。云南松林主要树种为云南松, 有厚皮香、旱冬瓜和滇山杨分布, 高8–18 m, 盖度20%–50%。它们也是处于该地区森林群落自发次生演替的最早阶段(游承侠, 1983; 邱学忠和谢寿昌, 1998)。

厚皮香林是在自然保护区建立后形成的, 小斑块状分布于其他森林林缘, 主要由厚皮香和云南越桔等组成, 并有硬壳柯和滇山杨出现, 林龄少于20年, 高3–5 m, 林冠参差不齐, 但异常繁茂, 枝干附生地衣丰富(邱学忠和谢寿昌, 1998)。厚皮香林已逐渐向栎类次生林和滇山杨林转变。

### 1.2 样地设置和调查方法

根据森林群落总面积和片段的大小, 在哀牢山徐家坝地区8个森林群落中共设立120个样地, 包括10个20 m × 20 m的苔藓矮林样地、25个20 m × 20 m的木果柯林样地、10个20 m × 20 m的老龄栎类次生林样地、15个20 m × 20 m的中龄栎类次生林样地、15个从10 m × 10 m到20 m × 20 m面积不等的滇山杨林样地、15个20 m × 20 m或40 m × 10 m的旱冬瓜林样地、15个10 m × 10 m的云南松林样地和15个5 m × 5 m的厚皮香林样地。

调查各样地内所有树高>2 m、胸径(DBH) >3.5 cm的乔木, 其中厚皮香林的树木胸径普遍较低, 从DBH > 2.0 cm起开始调查。记录和计算林龄、林冠开阔度以及树木的种类、胸径、最大胸径、密度、基面积、树种丰富度和辛普森指数。林龄以经验公式和资料推测(游承侠, 1983; 盛才余和谢寿昌, 1991; Young *et al.*, 1992; 邓纯章等, 1993)。林冠开阔度以目测计算, 等级以10%划分(如0–10%、10%–20%、20%–30%……)。

在各样地内, 采用树干定位法, 调查0.0–2.0 m树干上4种常见蓝藻地衣物种粉缘绵毛衣(*Leioderma soledium*)、天蓝猫耳衣(*Leptogium azureum*)、

网肺衣(*Lobaria retigera*)和双缘牛皮叶(*Sticta duplo-limbata*)的分布。根据群落内树木的径级特征,在每个样地内选取20株胸径 $\geq 10$  cm的中大树木和10株 $3.5\text{ cm} \leq DBH < 10\text{ cm}$ 的小径级树木,在0.0–0.5 m、0.5–1.3 m和1.3–2.0 m的高度内,分别在中大树木的南向和北向方位以及小径级树木(不分方位)各设置1个 $20\text{ cm} \times 20\text{ cm}$ 或 $40\text{ cm} \times 10\text{ cm}$ 的铁丝网样方。若样地内某一径级树木数量过少,则以另一径级样木补充,保证样木总数为30株。在厚皮香林中,若上述样木数量均不足,则以 $2.0\text{ cm} \leq DBH < 3.5\text{ cm}$ 的幼树补充,并在其各高度分区内设立1个 $5\text{ cm} \times 40\text{ cm}$ 的样方。样方由 $1.25\text{ cm} \times 1.25\text{ cm}$ 的方格组成。记录样方内的地衣物种及其所占网格数。为减少取样方法差异产生的误差,在每个样地内,地衣盖度以地衣物种出现的网格数占网格总数的百分数表示,频度以地衣物种出现的样方数占样方总数的百分数表示(Li *et al.*, 2013a)。

### 1.3 数据处理和分析

利用R语言统计平台(R Development Core Team, 2014),对相关数据进行统计分析。对调查数据首先进行Shapiro-Wilk正态性检验和Bartlett方差齐性检验。如满足上述要求,则利用方差分析(ANOVA)和Tukey's HSD多重配对比较不同森林群落树干附生地衣分布盖度和频度的变化;反之,则采取非参数Kruskal-Wallis秩和检验和Wilcoxon秩和检验完成相应分析。同时,利用一元线性回归和多项式回归模型,检验景观尺度和群落内部附生蓝藻地衣的盖度、频度分布与生境因子的关系。若某一地衣物种在特定群落内出现样地数小于3(表1),则不进行该群落内部的相关回归分析。其中,调整后的回归系数用 $R^2_{\text{adj}}$ 表示。

## 2 结果

### 2.1 4种附生蓝藻地衣的盖度和频度分布

8类森林群落中,粉缘绵毛衣(Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 60.20$ ,  $p < 0.001$ )、天蓝猫耳衣( $\chi^2 = 76.70$ ,  $p < 0.001$ )、网肺衣( $\chi^2 = 55.87$ ,  $p < 0.001$ )和双缘牛皮叶( $\chi^2 = 69.47$ ,  $p < 0.001$ )的盖度在群落间均存在显著差异。除粉缘绵毛衣仅在木果柯林和老龄栎类次生林中缺失外,它们均出现于所有森林群落(表1)。粉缘绵毛衣的盖度在厚皮香林最高;天蓝猫耳衣、网肺衣和双缘牛皮叶的平均盖度分别在滇山杨林、滇山

杨林和苔藓矮林最高,在云南松林、木果柯林和旱冬瓜林中最低。其频度分布也呈现类似的规律。

群落水平上(表1),4种蓝藻地衣在苔藓矮林、中龄栎类次生林、滇山杨林和厚皮香林中的样地出现频率均高于50%,最高可达100%。在老龄栎类次生林中,天蓝猫耳衣和双缘牛皮叶也均在90%的样地中出现。在旱冬瓜林中,天蓝猫耳衣在超过60%的样地出现。但在木果柯林和云南松林中,4种地衣的出现率均低于30%。

然而,在森林群落内部树木个体水平上,4种地衣的出现率多低于10%(表1)。其中,粉缘绵毛衣仅在厚皮香林中出现于超过20%的树木;天蓝猫耳衣在滇山杨林、旱冬瓜林、中龄栎类次生林和厚皮香林中出现率分别为55.56%、26.22%、20.44%和12.67%的树木;网肺衣在滇山杨林和苔藓矮林中分别出现于27.56%和12.33%的树木;双缘牛皮叶在滇山杨林、中龄栎类次生林和苔藓矮林中出现于22.89%、20.22%和20.00%的树木。

### 2.2 4种附生蓝藻地衣分布与宿主种类的关系

研究显示,4种附生蓝藻地衣的宿主选择偏好性也多有差异(表2)。粉缘绵毛衣可生长于14个树种上,平均盖度在厚皮香上最高(0.24%),能够发现于21.91%的厚皮香和10.87%的麻子壳柯(*Lithocarpus variolosus*)个体上。

天蓝猫耳衣出现于20个树种上,盖度在滇山杨(1.42%)、硬壳柯(0.28%)、旱冬瓜(0.27%)、厚皮香(0.17%)和稀有树种(0.16%)上较高,多出现于滇山杨(68.72%)、旱冬瓜(25.18%)、麻子壳柯(23.91%)、硬壳柯(23.88%)、滇润楠(*Machilus yunnanensis*) (14.58%)、稀有树种(13.89%)、硬叶柯(12.20%)和厚皮香(11.59%)个体上。

网肺衣出现于16个树种上,盖度在滇山杨(1.24%)、硬叶柯(0.58%)、云南桫欏树(*Clethra delavayi*) (0.24%)、厚皮香(0.18%)、麻子壳柯(0.16%)和硬壳柯(0.11%)上较高,多出现于滇山杨(35.20%)、麻子壳柯(23.91%)、云南桫欏树(18.92%)和硬叶柯(17.07%)上。

双缘牛皮叶出现于21个树种上,盖度在云南桫欏树(0.67%)、硬叶柯(0.18%)、滇山杨(0.16%)、硬壳柯(0.16%)、露珠杜鹃(0.16%)和厚皮香(0.11%)上较高,多出现于滇山杨(27.65%)、云南桫欏树(27.03%)、硬壳柯(24.57%)、麻子壳柯(23.91%)、

表1 云南哀牢山原生和次生森林群落4种附生蓝藻地衣的分布(平均值±标准误差)

物种 Species	森林类型 Forest type							
	苔藓矮林 Dwarf mossy forest	木果柯林 <i>Lithocarpus xylocarpus</i> forest	老龄栎类次生林 Old-aged oak secondary forest	中龄栎类次生林 Middle-aged oak secondary forest	滇山杨次生林 Secondary <i>Populus bonatii</i> forest	旱冬瓜次生林 Secondary <i>Alnus nepalensis</i> forest	云南松次生林 Secondary <i>Pinus yunnanensis</i> forest	厚皮香次生林 Secondary <i>Ternstroemia gymnanthera</i> forest
<b>盖度 Coverage (%)</b>								
粉缘绵毛衣 <i>Leioderma solediatum</i>	0.006 ± 0.003 <sup>b</sup>	0 <sup>a</sup>	0.014 ± 0.005 <sup>b</sup>	0.011 ± 0.003 <sup>b</sup>	0.089 ± 0.061 <sup>a</sup>	0.125 ± 0.056 <sup>abc</sup>	<0.001 <sup>a</sup>	0.059 ± 0.017 <sup>c</sup>
天蓝猫耳衣 <i>Leptogium azureum</i>	0.017 ± 0.008 <sup>ab</sup>	0.004 ± 0.002 <sup>d</sup>	0.089 ± 0.030 <sup>c</sup>	0.461 ± 0.096 <sup>c</sup>	10.345 ± 3.773 <sup>ab</sup>	0.001 ± 0.001 <sup>d</sup>	0.001 ± 0.001 <sup>d</sup>	0.046 ± 0.020 <sup>ac</sup>
网肺衣 <i>Lobaria retigera</i>	0.082 ± 0.039 <sup>a</sup>	<0.001 <sup>b</sup>	0.002 ± 0.002 <sup>bc</sup>	0.063 ± 0.031 <sup>a</sup>	0.349 ± 0.080 <sup>f</sup>	0.015 ± 0.010 <sup>cde</sup>	0.002 ± 0.002 <sup>bd</sup>	0.042 ± 0.018 <sup>ac</sup>
双缘牛皮叶 <i>Sticta duplombata</i>	0.084 ± 0.034 <sup>a</sup>	0.003 ± 0.002 <sup>b</sup>	0.008 ± 0.003 <sup>c</sup>	0.044 ± 0.009 <sup>a</sup>	0.052 ± 0.014 <sup>a</sup>	<0.001 <sup>b</sup>	0.002 ± 0.002 <sup>b</sup>	0.025 ± 0.007 <sup>ac</sup>
<b>频度 Frequency (%)</b>								
粉缘绵毛衣 <i>Leioderma solediatum</i>	0.898 ± 0.519 <sup>b</sup>	0 <sup>a</sup>	2.247 ± 0.678 <sup>b</sup>	1.580 ± 0.366 <sup>b</sup>	0.089 ± 0.061 <sup>a</sup>	0.089 ± 0.089 <sup>b</sup>	0.091 ± 0.062 <sup>a</sup>	9.162 ± 2.016 <sup>c</sup>
天蓝猫耳衣 <i>Leptogium azureum</i>	2.221 ± 0.796 <sup>a</sup>	0.533 ± 0.211 <sup>c</sup>	2.000 ± 0.605 <sup>a</sup>	7.941 ± 2.067 <sup>b</sup>	26.998 ± 2.967 <sup>d</sup>	10.345 ± 3.773 <sup>ab</sup>	0.142 ± 0.142 <sup>c</sup>	6.477 ± 1.975 <sup>ab</sup>
网肺衣 <i>Lobaria retigera</i>	3.375 ± 1.292 <sup>a</sup>	0.027 ± 0.027 <sup>b</sup>	0.200 ± 0.200 <sup>bc</sup>	3.027 ± 1.036 <sup>a</sup>	10.352 ± 2.224 <sup>e</sup>	0.327 ± 0.140 <sup>cd</sup>	0.142 ± 0.142 <sup>bd</sup>	2.607 ± 0.878 <sup>a</sup>
双缘牛皮叶 <i>Sticta duplombata</i>	6.949 ± 2.663 <sup>ac</sup>	0.293 ± 0.193 <sup>b</sup>	1.800 ± 0.563 <sup>d</sup>	6.528 ± 0.857 <sup>a</sup>	8.093 ± 1.762 <sup>a</sup>	0.089 ± 0.089 <sup>b</sup>	0.236 ± 0.236 <sup>b</sup>	3.068 ± 0.895 <sup>cd</sup>
<b>样地发生率 Occurrence in plots (%)</b>								
粉缘绵毛衣 <i>Leioderma solediatum</i>	50.000	0.000	0.000	60.000	73.333	13.333	13.333	80.000
天蓝猫耳衣 <i>Leptogium azureum</i>	90.000	28.000	90.000	100.000	100.000	66.667	6.667	86.667
网肺衣 <i>Lobaria retigera</i>	70.000	4.000	10.000	80.000	80.000	33.333	6.667	60.000
双缘牛皮叶 <i>Sticta duplombata</i>	90.000	16.000	90.000	100.000	86.667	6.667	6.667	60.000
<b>宿主占有率 Occurrence on hosts (%)</b>								
粉缘绵毛衣 <i>Leioderma solediatum</i>	4.000	0.000	0.000	7.556	5.778	0.444	0.444	20.889
天蓝猫耳衣 <i>Leptogium azureum</i>	8.333	2.000	7.667	20.444	55.556	26.222	0.444	12.667
网肺衣 <i>Lobaria retigera</i>	12.333	0.133	1.000	9.778	27.556	1.556	0.444	6.889
双缘牛皮叶 <i>Sticta duplombata</i>	20.000	1.200	8.000	20.222	22.889	0.444	0.444	8.222

不同字母表示差异显著( $p < 0.05$ ).  
Values marked with different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ).

表2 云南哀牢山原生和次生森林群落不同宿主上4种附生蓝藻地衣的分布  
Table 2 Distribution of four epiphytic cyanolichen species on different hosts in primary and secondary forests in the Ailao Mountains, Yunnan

树种 Tree species	样本数 No. of trees	粉缘绵毛衣 <i>Leioderma sorediatum</i>			天蓝猫耳衣 <i>Leptogium azureum</i>			网肺衣 <i>Loharia retigera</i>			双缘牛皮叶 <i>Sticta duplombata</i>		
		盖度 (%)	宿主占有率 Occurrence on hosts (%)	盖度 (%)	宿主占有率 Occurrence on hosts (%)	盖度 (%)	宿主占有率 Occurrence on hosts (%)	盖度 (%)	宿主占有率 Occurrence on hosts (%)	盖度 (%)	宿主占有率 Occurrence on hosts (%)	盖度 (%)	宿主占有率 Occurrence on hosts (%)
早冬瓜 <i>Alnus nepalensis</i>	421	<0.01 (0.17)	0.48	0.27 (4.50)	25.18	0.03 (9.50)	1.43	<0.01 (0.17)	0.48	0.03 (9.50)	1.43	<0.01 (0.17)	0.48
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	397	0.24 (13.33)	21.91	0.17 (15.33)	11.59	0.18 (18.00)	7.30	0.11 (5.67)	10.08	0.18 (18.00)	7.30	0.11 (5.67)	10.08
云南松 <i>Pinus yunnanensis</i>	378	<0.01 (0.33)	0.26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
稀有树种 Rare trees	360	0.05 (9.33)	2.78	0.16 (13.17)	13.89	0.08 (8.67)	4.44	0.08 (6.33)	8.06	0.08 (8.67)	4.44	0.08 (6.33)	8.06
滇山杨 <i>Populus bonatii</i>	358	0.03 (2.33)	5.03	1.42 (17.67)	68.72	1.24 (52.00)	35.20	0.16 (3.67)	27.65	1.24 (52.00)	35.20	0.16 (3.67)	27.65
硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	289	0.04 (2.17)	7.27	0.28 (6.50)	23.88	0.11 (9.67)	7.61	0.16 (10.00)	24.57	0.11 (9.67)	7.61	0.16 (10.00)	24.57
云南越桔 <i>Vaccinium dulclouxii</i>	280	0.01 (1.67)	1.07	0	0	0.01 (4.00)	0.36	<0.01 (0.33)	1.07	0.01 (4.00)	0.36	<0.01 (0.33)	1.07
珊瑚冬青 <i>Ilex corallina</i>	106	0.01 (0.67)	3.77	0.06 (2.00)	7.55	0	0	0.03 (0.67)	6.60	0	0	0.03 (0.67)	6.60
珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	96	0.03 (0.67)	8.33	0.06 (1.33)	7.29	<0.01 (0.33)	1.04	0.02 (1.17)	6.25	<0.01 (0.33)	1.04	0.02 (1.17)	6.25
变色锥 <i>Castanopsis wattii</i>	95	0	0	0.01 (0.50)	2.11	0.01 (0.50)	1.05	0.01 (0.67)	1.05	0.01 (0.50)	1.05	0.01 (0.67)	1.05
露珠杜鹃 <i>Rhododendron irroratum</i>	92	0.02 (1.00)	4.35	0.01 (1.00)	1.09	0.08 (2.33)	9.78	0.16 (3.00)	17.39	0.08 (2.33)	9.78	0.16 (3.00)	17.39
硬叶柯 <i>Lithocarpus crassifolius</i>	82	0.02 (1.33)	3.66	0.06 (1.17)	12.20	0.58 (21.00)	17.07	0.18 (2.17)	21.95	0.58 (21.00)	17.07	0.18 (2.17)	21.95
南洋木荷 <i>Schima noronhai</i>	76	0	0	0.02 (0.67)	2.63	0	0	<0.01 (0.33)	1.32	0	0	<0.01 (0.33)	1.32
翅柄紫茎 <i>Stewartia pteropetiolata</i>	75	0	0	0	0	0.02 (1.33)	1.33	<0.01 (0.17)	1.33	0.02 (1.33)	1.33	<0.01 (0.17)	1.33
木果柯 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>	70	0	0	<0.01 (0.67)	1.43	<0.01 (0.33)	1.43	<0.01 (0.33)	1.43	<0.01 (0.33)	1.43	<0.01 (0.33)	1.43
薄叶马银花 <i>Rhododendron leptothrium</i>	69	0	0	0.08 (2.33)	8.70	0.02 (1.00)	2.90	0.07 (3.67)	5.80	0.02 (1.00)	2.90	0.07 (3.67)	5.80
南亚枇杷 <i>Eriobotrya bengalensis</i>	56	0.01 (0.67)	1.79	0.02 (0.67)	3.57	0.04 (2.00)	3.57	0.01 (0.17)	3.57	0.04 (2.00)	3.57	0.01 (0.17)	3.57
滇润楠 <i>Machilus yunnanensis</i>	48	0	0	0.05 (0.83)	14.58	0	0	0.03 (0.67)	8.33	0	0	0.03 (0.67)	8.33
景东冬青 <i>Ilex gantungensis</i>	46	0	0	<0.01 (0.17)	2.17	0	0	0	0	0	0	0	0
麻子壳柯 <i>Lithocarpus variolosus</i>	46	0.02 (0.17)	10.87	0.08 (0.83)	23.91	0.16 (2.17)	23.91	0.09 (0.83)	23.91	0.16 (2.17)	23.91	0.09 (0.83)	23.91
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	45	0	0	0.04 (0.83)	6.67	0	0	0.01 (0.50)	2.22	0	0	0.01 (0.50)	2.22
红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>	42	0	0	<0.01 (0.17)	2.38	0	0	0.01 (0.33)	2.38	0	0	0.01 (0.33)	2.38
云南槲叶树 <i>Clethra delavayi</i>	37	0.04 (0.67)	8.11	0.03 (0.33)	8.11	0.24 (4.67)	18.92	0.67 (6.67)	27.03	0.24 (4.67)	18.92	0.67 (6.67)	27.03
小花山茶 <i>Camellia forrestii</i>	36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

括号内数字是最大地衣盖度。  
The numbers in parentheses are the maximum values of lichen coverage.

硬叶柯(21.95%)、露珠杜鹃(17.39%)和厚皮香(10.08%)上。

总之,厚皮香、滇山杨、硬壳柯、麻子壳柯、硬叶柯以及云南桫欏树等树种最适宜4种蓝藻地衣的生长,云南松、景东冬青(*Ilex gantungensis*)、南洋木荷(*Schima noronhae*)、翅柄紫茎(*Stewartia pteropetiolata*)、滇润楠和红花木莲(*Manglietia insignis*)均不适宜其生长,而小花山茶(*Camellia forrestii*)上则完全没有蓝藻地衣分布。

### 2.3 4种附生蓝藻地衣的分布与生境特征因子的关系

回归分析显示,在景观尺度上4种附生蓝藻地衣的分布模型和影响因子均存在明显差异,但相关系数普遍较小(表3)。粉缘绵毛衣的分布受森林群落的林龄、林冠开阔度、胸径、最大胸径以及树木密度的影响,但与森林群落的林龄、林冠开阔度、胸径多呈多项式相关,与最大胸径及树木密度呈直线相关,且受树木胸径与密度的影响最大。天蓝猫耳衣和网肺衣的分布均受林龄、林冠开阔度、基面积、胸径和最大胸径的影响,但相关系数极小。双缘牛皮叶的分布受林冠开阔度、胸径、最大胸径、树木密度和树种多样性的影响,其中林冠开阔度是最重要的影响因子。

在森林群落内部,不同生境因子对4种蓝藻地衣分布的影响各自不同。在苔藓矮林中,网肺衣的盖度分布与树木基面积( $R^2_{\text{adj.}} = 0.46, p = 0.048$ )多项式相关,频度分布与林冠开阔度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.36, p = 0.039$ )正相关;双缘牛皮叶的盖度分布与林冠开阔度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.34, p = 0.044$ )正相关。在木果柯林中,4种蓝藻地衣的分布均与生境因子无显著相关。

在老龄栎类次生林中,双缘牛皮叶的盖度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.67, p = 0.009$ )和频度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.52, p = 0.031$ )分布均与树木基面积多项式相关。在中龄栎类次生林中,粉缘绵毛衣的盖度与林龄( $R^2_{\text{adj.}} = 0.76, p < 0.001$ )多项式相关、与胸径( $R^2_{\text{adj.}} = 0.39, p = 0.008$ )负相关,频度与林龄( $R^2_{\text{adj.}} = 0.50, p = 0.002$ )和胸径( $R^2_{\text{adj.}} = 0.45, p = 0.004$ )负相关、与树木密度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.24, p = 0.037$ )正相关;天蓝猫耳衣仅有频度与林龄( $R^2_{\text{adj.}} = 0.22, p = 0.045$ )负相关;网肺衣的盖度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.22, p = 0.043$ )、频度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.31, p = 0.017$ )以及双缘牛皮叶的频度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.27, p = 0.028$ )均与林龄负相关。

在滇山杨林中,粉缘绵毛衣的盖度和频度分布

均与林龄( $R^2_{\text{adj.}} = 0.21, p = 0.047$ 和 $R^2_{\text{adj.}} = 0.28, p = 0.024$ )负相关、与胸径( $R^2_{\text{adj.}} = 0.32, p = 0.038$ 和 $R^2_{\text{adj.}} = 0.35, p = 0.030$ )多项式相关;天蓝猫耳衣的盖度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.22, p = 0.046$ )和频度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.28, p = 0.024$ )均与树木密度正相关,但频度还与林冠开阔度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.33, p = 0.015$ )负相关;双缘牛皮叶的盖度和频度均与林冠开阔度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.57, p = 0.003$ 和 $R^2_{\text{adj.}} = 0.61, p = 0.002$ )和树种辛普森指数( $R^2_{\text{adj.}} = 0.37, p = 0.024$ 和 $R^2_{\text{adj.}} = 0.44, p = 0.012$ )多项式相关。

在旱冬瓜林中,天蓝猫耳衣的盖度和频度分布分别与林龄( $R^2_{\text{adj.}} = 0.38, p = 0.009$ 和 $R^2_{\text{adj.}} = 0.58, p < 0.001$ )、胸径( $R^2_{\text{adj.}} = 0.31, p = 0.018$ 和 $R^2_{\text{adj.}} = 0.52, p = 0.002$ )、最大胸径( $R^2_{\text{adj.}} = 0.43, p = 0.005$ 和 $R^2_{\text{adj.}} = 0.54, p = 0.001$ )和树种辛普森指数( $R^2_{\text{adj.}} = 0.65, p < 0.001$ 和 $R^2_{\text{adj.}} = 0.46, p = 0.003$ )正相关,与林冠开阔度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.29, p = 0.023$ 和 $R^2_{\text{adj.}} = 0.47, p = 0.003$ )负相关,与树种丰富度( $R^2_{\text{adj.}} = 0.53, p = 0.004$ 和 $R^2_{\text{adj.}} = 0.30, p = 0.047$ )多项式相关,其频度还与基面积( $R^2_{\text{adj.}} = 0.36, p = 0.011$ )正相关;网肺衣仅频度与树种辛普森指数( $R^2_{\text{adj.}} = 0.25, p = 0.032$ )正相关。在厚皮香林中,仅双缘牛皮叶的频度与最大胸径( $R^2_{\text{adj.}} = 0.44, p = 0.013$ )多项式相关。

在树木个体水平上,4种附生蓝藻地衣的分布与生境因子间也具有类似规律,但 $R^2_{\text{adj.}}$ 均小于0.1。

## 3 讨论

### 3.1 森林群落类型对蓝藻地衣分布的影响

附生蓝藻地衣对森林生态系统特征尤其是森林群落类型的变化非常敏感。欧美地区的研究证明,尽管部分次生林中附生蓝藻地衣的物种和个体也较为丰富(Nettlich & McCune, 1997; Fedrowitz *et al.*, 2012),但本类群被视为是老龄落叶阔叶林和针叶林的特有指示生物,其分布与老龄林内高湿郁闭的环境密切相关,并极易受到森林生境破碎、退化以及丧失的危害(McCune, 1993; Kuusinen, 1996a)。如Hedenås和Ericson (2004)发现,与农林系统相比,瑞典的蓝藻地衣更多分布于森林系统。

然而,我们在哀牢山地区的研究发现,附生蓝藻地衣在部分次生林中的物种丰富度和生物量更高(Li *et al.*, 2011, 2013b)。本研究也显示,除双缘牛皮叶的盖度和频度在原生苔藓矮林中最高外,其他3种蓝藻地衣的盖度和频度最高值均出现于次生林

表3 云南哀牢山原生和次生森林群落4种附生蓝藻地衣的分布与生境因子的回归分析( $R^2_{\text{adj}}$ )  
Table 3 Regression analysis ( $R^2_{\text{adj}}$ ) between four epiphytic cyanolichen species and habitat variables in primary and secondary forests in the Ailao Mountains, Yunnan

地衣物种 Lichen species	参数 Variable	林龄 Stand age	林冠开阔度 Canopy openness	基面积 Basal area	胸径 DBH	最大胸径 Max DBH	树木密度 Tree density	树种丰富度 Tree richness	树种辛普森指数 Tree Simpson index
线性回归分析 Single linear regression									
粉缘绵毛衣 <i>Leioderma solediatum</i>	盖度 Coverage	0.05**		0.03*	0.16***	0.09***	0.28***		
	频度 Frequency	0.07**		0.03*	0.20***	0.11***	0.44***		
天蓝猫耳衣 <i>Leptogium azureum</i>	盖度 Coverage	0.07**	0.03*	0.06**		0.05*			
	频度 Frequency	0.12***	0.05**	0.09***	0.03*	0.07**			
网肺衣 <i>Lobaria retigera</i>	盖度 Coverage	0.03*	0.07**	0.07**	0.06**	0.05**			
	频度 Frequency	0.04*	0.03*	0.04*	0.08***	0.07**			
双缘牛皮叶 <i>Sticta duplolibata</i>	盖度 Coverage				0.08**	0.04*		0.03*	0.03*
	频度 Frequency				0.10***	0.06**		0.03*	0.06**
多项式回归分析 Polynomial regression									
粉缘绵毛衣 <i>Leioderma solediatum</i>	盖度 Coverage	0.12***	0.13***		0.31***	0.14***	0.30***		0.04*
	频度 Frequency	0.16***	0.18***		0.40***	0.18***	0.43***		0.08**
天蓝猫耳衣 <i>Leptogium azureum</i>	盖度 Coverage	0.07**	0.05*	0.07**		0.04*			
	频度 Frequency	0.12***	0.13***	0.09**		0.07**			
网肺衣 <i>Lobaria retigera</i>	盖度 Coverage	0.04*	0.07**	0.08**	0.05*	0.05*			
	频度 Frequency	0.04*	0.12***	0.03*	0.07**	0.08**	0.05*		0.04*
双缘牛皮叶 <i>Sticta duplolibata</i>	盖度 Coverage		0.20***		0.08**	0.04*	0.12***	0.04*	0.04*
	频度 Frequency		0.25***		0.09**	0.05*	0.14***	0.05**	0.07**

DBH, diameter at breast height. \*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ .

中;而分布面积最广的原生木果柯林中,4种蓝藻地衣却极为少见。并且,它们在次生的云南松林和旱冬瓜林中也非常稀少。

光照和空气湿度是影响地衣分布的最重要的生态因子。蓝藻地衣的个体分布常被光照强度和伴随发生的干旱胁迫的综合作用,即生长累积和死亡风险的权衡所控制(Gauslaa *et al.*, 2006, 2007)。森林系统的水分梯度与光照的联合作用,进一步控制着蓝藻地衣的个体分布模式(Gauslaa *et al.*, 2006)。而蓝藻地衣利用液态水进行同化作用的生理特性,决定了其倾向分布于光照相对温和且空气湿度较高的生境(Sillett & Antoine, 2004)。因此,在气候非常湿润的哀牢山地区,林冠极端郁闭的木果柯林以及林冠开阔度很高的云南松林和旱冬瓜林内,光照分别过低和过高都不利于蓝藻地衣的生长,而林冠盖度适中的其他森林内部环境则比较有利于其生存(李苏

等, 2007; Li *et al.*, 2013b)。

3.2 宿主种类对蓝藻地衣分布的影响

宿主种类能够显著地影响附生蓝藻地衣的物种和个体分布特征(李苏等, 2007)。如瑞典的短孢胶衣(*Collema curtisporum*)和粉屑胶衣(*Collema furfuraceum*)的频度在欧洲山杨(*Populus tremula*)个体丰富的森林中比欧洲山杨稀少的森林分别高5倍和6倍(Hedenås & Ericson, 2008)。芬兰的老龄林中,肺衣(*Lobaria pulmonaria*)和肾盘衣(*Nephroma* spp.)等蓝藻地衣的个体仅在柳属(*Salix*)和山杨属树木上出现(Kuusinen, 1996b)。然而,蓝藻地衣对宿主的选择,更多地体现于其对宿主种类的偏好性(host preference)而非特异性(host specificity),即其更倾向于生长在少数树种而非某一特定树种上(ter Steege & Cornelissen, 1989)。如肺衣在气候和生境适宜的情况下,可以生长于众多树种,而在生境条件较差时,仅



分布于少量最适宜其生长的树种上(Carlsson & Nilsson, 2009; Jüriado *et al.*, 2012)。我们在哀牢山的研究发现了类似的规律。尽管支持4种常见蓝藻地衣生长的树种都不少于14个, 但只有厚皮香、滇山杨、硬壳柯、麻子壳柯、硬叶柯以及云南桤叶树等最适宜其生长; 而且它们还对部分树种如小花山茶、云南松、景东冬青、南洋木荷、翅柄紫茎、滇润楠和红花木莲等表现出明显的排斥性。同时, 不同蓝藻地衣宿主选择偏好性的差异, 导致了它们在景观尺度上分布模式的种间差异。如粉缘绵毛衣偏好生长于厚皮香, 天蓝猫耳衣和网肺衣偏好生长于滇山杨, 双缘牛皮叶偏好生长于云南桤叶树和硬叶柯的现象, 正好与其最高平均盖度出现于各森林群落的结果相对应。这一结果强调了宿主种类在决定附生蓝藻地衣生长分布中的重要作用。

而且, 附生地衣的宿主选择偏好性, 常和宿主树皮特征(如粗糙度、pH值、持水能力以及元素含量等)有关(Kuusinen, 1996b; Jüriado *et al.*, 2012)。现有研究证明, 树皮的pH值可能是决定蓝藻地衣类群宿主选择的最为重要的因子, 甚至树皮pH值的较小变化也能显著影响蓝藻地衣的分布(Wolseley & James, 2000)。在欧美地区, 树皮pH > 4.5的落叶树种, 可以支持更多蓝藻地衣物种和个体的生长(Goward & Arsenault, 2000; Rolstad *et al.*, 2001; Jüriado *et al.*, 2003)。Kuusinen (1996b)也发现支持更多蓝藻地衣生长的柳树和山杨的树皮pH > 5.0。其中, 肺衣就倾向生长于树皮pH 5.0–6.0的落叶树种上(Gauslaa, 1985; Jüriado *et al.*, 2012)。相反, 树皮酸度较高的松树(*Pinus* spp.)通常不适宜蓝藻地衣的生长(Kuusinen, 1996b; Goward & Arsenault, 2000)。而在针阔混合林中, 树皮pH值较高的落叶树种, 还可以通过树冠的“滴水作用”(dripzone effect), 降低周围针叶树种的树皮酸度, 从而促进蓝藻地衣在针叶树种上更多地出现(Goward & Arsenault, 2000)。这些研究部分解释了哀牢山滇山杨和云南桤叶树等落叶树种适宜蓝藻地衣生长而云南松却与其相反的现象。

### 3.3 生境因子对蓝藻地衣分布的影响

除群落类型和宿主种类等定性因子外, 附生地衣的生长还会受到诸多连续可变的生境因子的影响(Jüriado *et al.*, 2003; Sillett & Antoine, 2004; McMullin *et al.*, 2010)。本研究中, 森林群落的林龄、

胸径、最大胸径、林冠开阔度、基面积、树木密度和树种多样性等因子都能对4种附生蓝藻地衣的分布产生显著影响, 并且在森林景观和群落尺度上具有不同的影响模式和程度。

林冠开阔度及其所代表的光照强度是影响哀牢山附生地衣物种分布的最重要因子(Li *et al.*, 2011, 2013a, 2013b)。林冠开阔度常用于综合衡量森林群落光照、湿度和温度的变化, 但在地衣生态学研究更多用于替代说明森林群落的光照梯度(Peterson & McCune, 2003; Sillett & Antoine, 2004; Boudreault *et al.*, 2009)。在本地区, 由于多数森林群落中空气湿度相对较高(Liu *et al.*, 2002; Ma *et al.*, 2009), 林冠过于郁闭和开放都会导致其内部的附生地衣物种多样性下降(Li *et al.*, 2011, 2013a, 2013b)。并且, 光照梯度还明显影响地衣生长对树皮的利用效率(李苏等, 2007; Li *et al.*, 2011)。本研究中, 蓝藻地衣的分布和林冠开阔度在苔藓矮林呈正相关, 在旱冬瓜林内负相关, 在滇山杨林内呈负相关和多项式相关, 证实只有适度开放的林冠才有利于蓝藻地衣个体的生长。

林龄也是影响附生蓝藻地衣分布的重要因子, 林龄增加通常会促进蓝藻地衣的物种数和个体数量的增加。如美国针叶林中俄勒冈肺衣(*Lobaria oregana*)更多地分布于老龄林(Peterson & McCune, 2001)。瑞典欧洲山杨林中附生蓝藻地衣的物种数和频度均随林龄增加而增加(Hedenäs & Ericson, 2004)。但在哀牢山地区, 蓝藻地衣个体的盖度、频度多与林龄负相关, 仅在旱冬瓜林中呈正相关。这或许是因为林龄增加会导致旱冬瓜林中原有过高光照的降低和较低湿度的增加, 从而使得其逐渐有利于蓝藻地衣的生长; 而在其他群落内, 林龄增加却导致光照过低, 从而限制了蓝藻地衣个体的生长(Sillett & Antoine, 2004)。

森林群落内树木的胸径与最大胸径虽然与其林龄多呈正相关, 但对附生地衣的影响并不完全一致。如芬兰森林中肺衣的个体发生率在欧洲山杨上随宿主胸径增加呈现增加或先增后减的趋势, 在黄花柳(*Salix caprea*)上则随胸径增加而增加(Gu *et al.*, 2001)。哀牢山地区蓝藻地衣的分布, 在中龄栎类次生林中与树木胸径呈负相关, 在旱冬瓜林中与树木胸径呈正相关, 在滇山杨林中呈多项式相关, 反映出附生地衣分布对生境因子响应模式的复杂性(Li

*et al.*, 2013a)。这也和我们以前研究发现的哀牢山地区附生地衣物种多样性随宿主胸径增加呈现先增后减的现象是类似的(李苏等, 2007)。

在附生地衣生态学研究, 树木最大胸径用于间接地描述大树或老树的存在与否和树龄的大小, 并进一步暗示附生地衣种源的有无和丰度。大树和老树能够促进次生林中和幼树上地衣物种和个体的发生和定居(Peck & McCune, 1997; Sillett & Goslin, 1999)。芬兰的北方森林中, 普通树木和老树分别支持1–2种和多于5种的蓝藻地衣生长(Kuusinen, 1996a)。老树在哀牢山地区对附生地衣的重要性远低于欧美地区, 其重要性已被森林群落镶嵌分布格局所削弱; 但在旱冬瓜林中, 大树仍能促进附生地衣物种的增加(Li *et al.*, 2013b)。本研究还发现, 旱冬瓜林中大树的存在也同样有利于附生蓝藻地衣个体的增加。厚皮香林中双缘牛皮叶的频度分布与树木最大胸径呈多项式相关, 可能暗示了其他生境特征变化对地衣个体分布的影响。

与林龄相关的树木基面积和密度也能够一定程度上影响哀牢山地区附生蓝藻地衣的分布。树木基面积的增加, 可以为地衣生长提供更多的生长基物; 树木密度的增加, 可以导致更多潮湿、荫蔽的小生境, 从而有利于某些地衣物种的发生和生长; 特别是在林冠开阔的森林中, 其作用更是难以忽视的(Rogers & Ryel, 2008; McMullin *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2013a)。本研究中, 蓝藻地衣分布与树木基面积和密度的关系, 如旱冬瓜林中天蓝猫耳衣的频度与树木基面积正相关、中龄栎类次生林中粉缘绵毛衣以及滇山杨林中天蓝猫耳衣的分布均与树木密度正相关等研究结果, 均支持了上述观点。

类似地, 宿主多样性的增加能够提高树皮结构多样性, 为附生蓝藻地衣生长提供丰富多样的微生境(Kuusinen, 1996b; Sillett & Antoine, 2004; Ellis, 2012)。落叶树种对某些地衣物种来说尤其重要(Li *et al.*, 2013b)。哀牢山地区次生滇山杨林和旱冬瓜林中宿主多样性的增加, 都能在一定范围内促进部分蓝藻地衣的个体增加。这也和4种蓝藻地衣均能分布于10多种树木的结果是相呼应的。

综上所述, 本研究通过对哀牢山亚热带原生和次生森林群落中4种附生蓝藻地衣个体分布的分析, 证明了森林群落、宿主种类以及林冠开阔度、林龄等生境因子对附生蓝藻地衣个体分布的重要影响以

及附生蓝藻地衣对生境因子响应模式的复杂性, 这些研究结果对维持亚热带森林附生地衣的物种多样性具有重要的启示作用。而且由于附生蓝藻地衣卓越的固氮能力, 对通常氮或磷缺乏的林冠生境中附生植物的分布具有重要的促进作用(Fonte & Schowalter, 2004; Cardelús *et al.*, 2009), 本研究还有助于进一步深入探讨蓝藻地衣在森林系统营养循环中的功能和地位。

**基金项目** 国家青年科学基金(31400384)、NSFC-云南省联合基金重点项目(U1133605)和中国科学院“西部之光”西部博士基金。

**致谢** 感谢哀牢山生态站以及鲁明春、李达文、李应斌、纪金华、陈林等先生在野外工作中给予的帮助。

## 参考文献

- Antoine ME (2004). An ecophysiological approach to quantifying nitrogen fixation by *Lobaria oregana*. *The Bryologist*, 107, 82–87.
- Barkman JJ (1958). *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Van Gorcum & Company. N. V., Assen, Netherlands.
- Boudreault C, Bergeron Y, Coxson D (2009). Factors controlling epiphytic lichen biomass during postfire succession in black spruce boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 2168–2179.
- Cardelús CL, Mack MC, Woods C, DeMarco J, Treseder KK (2009). The influence of tree species on canopy soil nutrient status in a tropical lowland wet forest in Costa Rica. *Plant and Soil*, 318, 47–61.
- Carlsson R, Nilsson K (2009). Status of the red-listed lichen *Lobaria pulmonaria* on the Åland Islands, SW Finland. *Annales Botanici Fennici*, 46, 549–554.
- Deng CZ, Hou JP, Li SC, Zhao HK, Fu Y (1993). Researches on litterfall distributed in seven forests at varied altitudes, on Ailao Mountain, Yunnan. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 17, 364–370. (in Chinese with English abstract) [邓纯章, 侯建萍, 李寿昌, 赵恒康, 付昀 (1993). 哀牢山北段主要森林类型凋落物的研究. 植物生态学与地植物学学报, 17, 364–370.]
- Ellis CJ (2012). Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 131–152.
- Ellis CJ, Coppins BJ (2006). Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal of Biogeography*, 33, 1643–1656.
- Esseen PA, Renhorn KE (1998). Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology*, 12,

- 1307–1317.
- Fedrowitz K, Kuusinen M, Snäll T (2012). Metapopulation dynamics and future persistence of epiphytic cyanolichens in a European boreal forest ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 49, 493–502.
- Fonte SJ, Schowalter TD (2004). Decomposition in forest canopies. In: Lowman MD, Rinker HB eds. *Forest Canopies*. 2nd edn. Academic Press, San Diego, USA. 413–422.
- Forman RTT (1975). Canopy lichens with blue-green algae: A nitrogen source in a Colombian rain forest. *Ecology*, 56, 1176–1184.
- Gauslaa Y (1985). The ecology of *Lobarion pulmonariae* and *Parmelion caperatae* in *Quercus* dominated forests in south-west Norway. *The Lichenologist*, 17, 117–140.
- Gauslaa Y, Lie M, Solhaug KA, Ohlson M (2006). Growth and ecophysiological acclimation of the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* in forests with contrasting light climates. *Oecologia*, 147, 406–416.
- Gauslaa Y, Palmqvist K, Solhaug KA, Holien H, Hilmo O, Nybakken L, Myhre LC, Ohlson M (2007). Growth of epiphytic old forest lichens across climatic and successional gradients. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 1832–1845.
- Giordani P, Brunialti G, Bacaro G, Nascimbene J (2012). Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators*, 18, 413–420.
- Goward T, Arsenault A (2000). Cyanolichen distribution in young unmanaged forests: A dripzone effect? *The Bryologist*, 103, 28–37.
- Green TGA, Horstmann T, Bonnett H, Wilkins A, Silvester WB (1980). Nitrogen fixation by members of the Stictaceae (Lichenes) of New Zealand. *New Phytologist*, 84, 339–348.
- Gu WD, Kuusinen M, Kontinen T, Hanski I (2001). Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forests. *Ecography*, 24, 139–150.
- He YT, Li GC, Cao M, Tang Y (2003). Tree species diversity of a secondary broadleaved forest on Ailao Mountain in Yunnan. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 11, 104–108. (in Chinese with English abstract) [何永涛, 李贵才, 曹敏, 唐勇 (2003). 云南哀牢山栎类次生林树种多样性特征研究. 热带亚热带植物学报, 11, 104–108.]
- Hedenäs H, Ericson L (2004). Aspen lichens in agricultural and forest landscapes: The importance of habitat quality. *Ecography*, 27, 521–531.
- Hedenäs H, Ericson L (2008). Species occurrences at stand level cannot be understood without considering the landscape context: Cyanolichens on aspen in boreal Sweden. *Biological Conservation*, 141, 710–718.
- Jüriado I, Karu L, Liira J (2012). Habitat conditions and host tree properties affect the occurrence, abundance and fertility of the endangered lichen *Lobaria pulmonaria* in wooded meadows of Estonia. *The Lichenologist*, 44, 263–276.
- Jüriado I, Paal J, Liira J (2003). Epiphytic and epixylic lichen species diversity in Estonian natural forests. *Biodiversity and Conservation*, 12, 1587–1607.
- Kuusinen M (1996a). Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity in Finland. *Biological Conservation*, 75, 43–49.
- Kuusinen M (1996b). Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland. *The Lichenologist*, 28, 443–463.
- Li S, Liu WY, Li DW (2013a). Bole epiphytic lichens as potential indicators of environmental change in subtropical forest ecosystems in southwest China. *Ecological Indicators*, 29, 93–104.
- Li S, Liu WY, Li DW (2013b). Epiphytic lichens in subtropical forest ecosystems in southwest China: Species diversity and implications for conservation. *Biological Conservation*, 159, 88–95.
- Li S, Liu WY, Wang LS, Ma WZ, Song L (2011). Biomass, diversity and composition of epiphytic macrolichens in primary and secondary forests in the subtropical Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology and Management*, 261, 1760–1770.
- Li S, Liu WY, Wang LS, Yang GP, Li DW (2007). Species diversity and distribution of epiphytic lichens in the primary and secondary forests in Ailao Mountain, Yunnan. *Biodiversity Science*, 15, 445–455. (in Chinese with English abstract) [李苏, 刘文耀, 王立松, 杨国平, 李达文 (2007). 云南哀牢山原生林及次生林群落附生地衣物种多样性与分布. 生物多样性, 15, 445–455.]
- Liu WY, Fox JED, Xu ZF (2002). Nutrient fluxes in bulk precipitation, throughfall and stemflow in montane subtropical moist forest on Ailao Mountains in Yunnan, south-west China. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 527–548.
- Ma WZ, Liu WY, Li XJ (2009). Species composition and life forms of epiphytic bryophytes in old-growth and secondary forests in Mt. Ailao, SW China. *Cryptogamie Bryologie*, 30, 477–500.
- McCune B (1993). Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in western Oregon and Washington. *The Bryologist*, 96, 405–411.
- McMullin RT, Duinker PN, Richardson DHS, Cameron RP, Hamilton DC, Newmaster SG (2010). Relationships between the structural complexity and lichen community in coniferous forests of southwestern Nova Scotia. *Forest Ecology and Management*, 260, 744–749.
- Nadkarni NM, Solano R (2002). Potential effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: An experimental approach. *Oecologia*, 131, 580–586.
- Nash TH (2008). *Lichen Biology*. 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Neitlich PN, McCune B (1997). Hotspots of epiphytic lichen diversity in two young managed forests. *Conservation Biology*, 11, 172–182.
- Olson DM, Dinerstein E (1998). The global 200: A representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology*, 12, 502–515.
- Peck JLE, McCune B (1997). Remnant trees and canopy lichen communities in western Oregon: A retrospective approach. *Ecological Applications*, 7, 1181–1187.
- Peterson EB, McCune B (2001). Diversity and succession of epiphytic macrolichen communities in low-elevation managed conifer forests in Western Oregon. *Journal of Vegetation Science*, 12, 511–524.
- Peterson EB, McCune B (2003). The importance of hotspots for lichen diversity in forests of western Oregon. *The Bryologist*, 106, 246–256.
- Pike LH (1978). The importance of epiphytic lichens in mineral cycling. *The Bryologist*, 81, 247–257.
- Qiu XZ, Xie SC (1998). *Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountain Yunnan, China*. Yunnan Sciences and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [邱学忠, 谢寿昌 (1998). 哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- R Development Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>. Cited: 2014-12-01.
- Rhoades FM (1995). Nonvascular epiphytes in forest canopies: worldwide distribution, abundance, and ecological roles. In: Lowman MD, Nadkarni NM eds. *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, USA. 353–408.
- Rogers PC, Ryel RJ (2008). Lichen community change in response to succession in aspen forests of the southern Rocky Mountains. *Forest Ecology and Management*, 256, 1760–1770.
- Rolstad J, Gjerde I, Storaunet KO, Rolstad E (2001). Epiphytic lichens in Norwegian coastal spruce forest: Historic logging and present forest structure. *Ecological Applications*, 11, 421–436.
- Sheng CY, Xie SC (1991). Studies on the growth regularity and the successional status of *Populus bonatii* in the Ailao Mountains. *Journal of Southwest Forestry College*, 11, 33–40. (in Chinese with English abstract) [盛才余, 谢寿昌 (1991). 哀牢山地区滇山杨生长规律及演替状况的研究. 西南林学院学报, 11, 33–40.]
- Shi JP, Zhu H (2009). Tree species composition and diversity of tropical mountain cloud forest in the Yunnan, southwestern China. *Ecological Research*, 24, 83–92.
- Sillett SC, Antoine ME (2004). Lichens and bryophytes in forest canopies. In: Lowman MD, Rinker HB eds. *Forest Canopies*. 2nd edn. Academic Press, San Diego, USA. 151–174.
- Sillett SC, Goslin MN (1999). Distribution of epiphytic macrolichens in relation to remnant trees in a multiple-age Douglas-fir forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 29, 1204–1215.
- ter Steege H, Cornelissen J (1989). Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica*, 21, 331–339.
- Wang BR (1983). The dynamic analysis of evergreen broad-leaved forest in Xujiaba region, Ailao Mts. In: Wu ZY ed. *Research of Forest Ecosystems on Ailao Mountains, Yunnan*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. 151–182. (in Chinese). [王宝荣 (1983). 哀牢山徐家坝地区常绿阔叶林动态分析. 见: 吴征镒主编. 云南哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明. 151–182.]
- Wang LS (2012). *Lichens of Yunnan in China*. Shanghai Scientific and Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [王立松 (2012). 中国云南地衣. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Wolf JHD (1993). Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 928–960.
- Wolseley P, James P (2000). Factors affecting changes in species of *Lobaria* in sites across Britain 1986–1998. *Forest Snow and Landscape Research*, 75, 319–338.
- You CX (1983). Classification of vegetation in Xujiaba region in Ailao Mts. In: Wu ZY ed. *Research of Forest Ecosystems on Ailao Mountains, Yunnan*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. 74–117. (in Chinese). [游承侠 (1983). 哀牢山徐家坝地区的植被分类. 见: 吴征镒主编. 云南哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明. 74–117.]
- Young SS, Carpenter C, Wang ZJ (1992). A study of the structure and composition of an old growth and secondary broad-leaved forest in the Ailao Mountains of Yunnan, China. *Mountain Research and Development*, 12, 269–284.
- Zhu H, Yan LC (2009). *List of Seed Plants in the Ailao Mts. of Yunnan Province, China*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [朱华, 闫丽春 (2009). 云南哀牢山种子植物. 云南科技出版社, 昆明.]

责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 王 薇