

李苏

博士，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副研究员，硕士生导师，中国科学院青促会会员。从事附生植物的生物多样性保护、全球变化响应、环境指示和生理生态学机制研究，主要涉及到附生地衣类群的物种多样性和生物量分布机制、生态系统功能、生理生态特征及其对环境变化的响应等。发表论文 20 余篇，主持国家自然科学基金项目等 6 项。



亚热带常绿阔叶林附生地衣凋落物的物种多样性和生物量的边缘效应

李苏¹✉ 柳帅^{1,2} 刘文耀¹ 石贤萌^{1,2} 宋亮¹ 武传胜^{1,3}

①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 云南 昆明 650223

②中国科学院大学 北京 100049

③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：地衣是亚热带山地森林系统附生生物类群的重要组成部分之一，对环境变化极其敏感。为了更好地了解附生地衣对森林边缘效应的响应，我们在云南哀牢山地区原生山地常绿阔叶林中，分别在距林缘 5m、25m、50m 和 100m 处设立样地，收集附生大型地衣的凋落物 1 年；分析附生地衣凋落物的物种多样性和生物量、功能群特征和组成结构对林缘深度变化的响应特征。研究结果显示，边缘效应能够显著提高林缘附生地衣群落的物种多样性和生物量；其发生的距离最深不超过 25m。林缘-林内梯度上，不同地衣功能群的响应模式具有各自的特征。排序分析表明仅在 5m 样地与其他样地之间存在显著差异，指示种分析则发现仅 5m 样地具有指示种。哀牢山原生林中边缘效应促进林缘附生地衣生长和分布的现象，可能与当地高湿环境削减了地衣的高光损伤以及以叶状和灌状类群为主的地衣个体受到风力破坏的程度相对较低有关。

关键词：大型地衣，附生植物，凋落物，指示种，群落结构，排序分析

基金项目：云南省自然科学基金（2016FB056）；国家自然科学基金（31400384，31770494，31770496）；中国科学院青年创新促进会专项（2017441）；中国科学院 135 专项（2017XTBG-T01）

Supported by the Yunnan Natural Science Foundation (2016FB056), the National Natural Science Foundation of China (31400384, 31770494, 31770496), Youth Innovation Promotion Association of the Chinese Academy of Sciences (CAS) (2017441), and the CAS135 Program (2017XTBG-T01).

✉ Corresponding author. E-mail: lis@xtbg.ac.cn

Received: 2018-02-27, accepted: 2018-06-05

Edge effects on species diversity and biomass of epiphytic macrolichen litterfall in a subtropical evergreen broad-leaved forest

LI Su¹Ⓔ LIU Shuai^{1,2} LIU Wen-Yao¹ SHI Xian-Meng^{1,2} SONG Liang¹ WU Chuan-Sheng^{1,3}

①CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650223, China

②University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

③National Forest Ecosystem Research Station at Ailao Mountains, Jingdong, Yunnan 676209, China

Abstract: Epiphytic lichens are an important component of epiphytes and show extreme sensitivity to environmental changes in subtropical montane forests. To understand the response of epiphytic lichens to forest edge effects, 16 plots at 5m, 25m, 50m, and 100m from the edge in four edge-interior transects were established in a primary montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains of Yunnan. Within each plot, epiphytic macrolichen litterfall was collected over one year and the differences in biomass, species diversity and community structure were compared. It was indicated that there was a positive effect of edge environments on the species diversity and biomass accumulation of epiphytic macrolichen litterfall in the plots within 25m from the edge. Epiphytic lichen groups also showed various responses to edge effects. Ordination analysis showed that there was a significant difference in species composition between the 5m plots and the other plots while indicator species analysis revealed significant indicators only occurred in 5m plots. The positive effect of forest edge on the epiphytic lichens in the Ailao Mountains may be due to the high-light damage largely weakened by the high humidity and the small thalli of dominant foliose and fruticose macrolichen species being potentially less prone to mechanical damage destroyed by wind-force.

Key words: macrolichen, epiphyte, litterfall, indicator species, community structure, ordination analysis

随着人类对森林资源开发和利用的加剧,森林景观的片断化日益严重。森林砍伐和道路修建,导致林缘区域不断增加,显著地改变了森林景观原有的结构、功能和生态过程(Cadenasso & Pickett 2000; Weathers *et al.* 2000)。在森林边缘区域,物理、化学和生物等因子都发生了明显的变化,从而导致小气候环境发生显著改变。与森林内部相比,林缘往往光照增强、气温升高、湿度降低和风速增加,并呈现出自林缘至林内的梯度变化格局(Chen *et al.* 1995; Renhorn *et al.* 1997; 马友鑫等 1998; 刘文杰等 2001; 张一平等 2003);而生物的种类和多度也多随之发生明显的变化(马文章等 2008; 周婷等 2009)。上述现象常被称为“边缘效应”(Leopold 1933; 廉振民和于广志 2000)。

在干扰较少的亚热带山地常绿林系统中,林冠

和树干还经常密集生长着物种丰富而且对生境变化极其敏感的附生生物群落,地衣是附生生物的重要组成部分之一(Barkman 1958; 徐海清和刘文耀 2005; Hsu & Wolf 2009)。地衣自身对环境高度敏感的生理特性以及附生生物固有的生态特征,决定了其附生类群在进行边缘效应研究方面比高等植物和动物具有更好的优越性和灵敏性,也同样优于陆生地衣类群(Esseen & Renhorn 1998)。

附生地衣的物种分布会受到边缘效应的显著影响。森林林缘的地衣物种丰富度常显著低于林内(Kivistö & Kuusinen 2000; Moen & Jonsson 2003; Hauck *et al.* 2012; Hauck 2014);一些物种甚至仅在林内生长(Belinchón *et al.* 2007)。而且附生地衣边缘效应的强度也不尽相同,在不同森林群落内可从仅发生于距林缘不到 10m 至近 100m 的区域

(Kivistö & Kuusinen 2000; Aragón *et al.* 2015)。但也有研究发现边缘效应仅影响附生地衣的物种组成, 而对其物种丰富度和多样性影响极小 (Sillett 1995; Gignac & Dale 2005; Coote *et al.* 2007)。而且, 不同地衣功能群对林缘变化的响应也不尽相同 (Hilmo & Holien 2002; Hauck *et al.* 2013)。此外, 也有少量研究发现边缘效应能够促进附生地衣物种多样性的增加 (Pearson 1969; Rosabal *et al.* 2012)。在物种和个体水平上, 地衣个体生物量的累积对林缘的响应更加明显, 种间差异也更加显著 (Boudreault *et al.* 2008)。如北方针叶林系统中, 林内远比林缘更加适宜大型悬垂状地衣的生长 (Esseen & Renhorn 1998; Rheault *et al.* 2003; Boudreault *et al.* 2008)。

综合而言, 和其他植物类群相比, 有关附生地衣边缘效应的研究迄今仍限于有限地区和少数物种。考虑到附生地衣生长和分布与环境条件的密切性, 地区、森林群落和物种的差异必然会影响其边缘效应的发生过程、模式和机制。而研究资料的缺乏, 制约了人们关于地衣类群对边缘效应响应机制的理解。

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 (王立松 2012; Li *et al.* 2013), 但对其物种分布特征以及生态功能的了解还有待加强。本研究在云南哀牢山国家级自然保护区的原生森林群落中, 以对环境变化极为敏感的附生地衣类群为研究对象, 采用凋落物收集法 (McCune 1994; Li *et al.* 2011), 利用地衣凋落物分析其物种多样性和生物量随林缘深度变化的分布特征规律, 探讨森林边缘效应对附生地衣的影响机制, 以期合理开发森林资源、监测森林生态系统变化和评估森林管理水平等提供理论依据。

1 材料与方法

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 Indo-Burma 区的一部分 (Olson & Dinerstein 1998)。哀牢山国家级自然

保护区面积约 677km², 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之一 (朱华和闫丽春 2009)。本保护区内的徐家坝地区 (23°35′–24°44′N, 100°54′–101°30′E) 年降雨量 1 947mm, 年蒸发量 1 192mm, 相对湿度 85%, 年均温 11.3℃ (李苏等 2007)。海拔 2 000–2 600m 内连续分布着原生的山地湿性常绿阔叶林, 乔木层主要由木果柯 *Lithocarpus xylocarpus*、变色锥 *Castanopsis wattii* 和硬壳柯 *Lithocarpus hancei* 等组成, 高 18–25m, 林冠郁闭, 林下阴湿, 附生植物繁茂 (徐海清和刘文耀 2005; Li *et al.* 2013)。

1.2 研究样地设置和调查方法

在附生地衣物种多样性和生物量研究中, 树干定位调查法和凋落物收集法是最为常见的 2 种调查方法 (McCune 1994)。本研究根据哀牢山地区原生的山地湿性常绿阔叶林林冠盖度较大、地衣物种主要分布在树干中上部以上以及林冠层的特点 (李苏等 2007; Li *et al.* 2011, 2013), 采用凋落物收集法, 以枝状和叶状地衣为主开展相关研究。

在徐家坝的哀牢山生态站附近, 选择因被水淹没而形成的原生木果柯林林缘, 分别在典型的南向和北向两个方位, 各设立 2 个样带。每个样带以林缘乔木为起点, 分别在距林缘 5m、25m、50m 和 100m 处设立 10m×40m 的样地, 在每个样地内设立 4 个 4m×4m 的小样方, 于每月月末, 在每个样方内收集当月所有地衣体直径>1cm 的凋落物片段以及附着于直径<10cm 的落枝或坠落于距地面 2m 以下其他物体上的地衣, 去除杂物后, 自然晾干, 按照样地分开保存。壳状地衣未用于本研究。收集时间为 2007 年 1 月至 12 月。

将地衣凋落物样品带回实验室, 60℃ 24h 烘干, 分种称重, 精确到 0.001g。同时按照共生藻生长型和繁殖策略特征 (Li *et al.* 2017), 将其划分为不同的功能群 (表 1)。

1.3 数据处理和分析

统计分析主要利用 R 语言统计平台 (R Development Core Team 2017) 完成。

基于 1 年的收集数据, 采用 α 多样性表示每

表 1 附生地衣功能群的划分

Table 1 Classification of functional group of epiphytic lichens

功能群	简称	功能特征
Functional group	Abbr.	Functional trait
生长型和共生藻	Growth form and photobiont	
蓝藻地衣 Cyanolichens	CYL	共生藻为蓝藻或包含蓝藻 With cyanobacteria
枝状地衣 Fruticose lichens	FRL	枝状或灌丛状, 共生藻为绿藻 Fruticose, with green algae
阔叶地衣 Broadly lobed foliose lichens	BFL	大型阔叶状, 共生藻为绿藻 Broadly lobed foliose, with green algae
狭叶地衣 Narrowly lobed foliose lichens	NFL	小型或中型细叶状, 共生藻为绿藻 Narrowly lobed foliose, with green algae
繁殖策略 Reproductive strategy		
裂芽地衣 Isidiate lichens	ISL	裂芽繁殖为主, 偶见有性繁殖结构 Mainly asexual, by isidia, or isidia-like structures
粉芽地衣 Sorediate lichens	SOL	粉芽繁殖为主, 偶见有性繁殖结构 Mainly asexual, by soredia, or soredia-like structures
有性地衣 Sexual lichens	SEL	有性繁殖为主, 偶见无性繁殖结构 Mainly sexual

个样地的物种丰富度; 用 γ 多样性表示每个样地类型的物种总丰富度; 用多样性 $\beta=\gamma/\alpha$ 表示各样地类型内部地衣物种构成的异质性。同时利用 *vegan* 数据包 (Oksanen *et al.* 2016) 的 “*metaMDS*” 命令, 基于地衣存在度 (0/1) 矩阵, 计算附生地衣的 Sørensen 物种相似性系数, 并以此为距离系数, 进行 NMDS 分析, 计算各类型样地以及同类型样地内部附生地衣的物种相似性。

对相关地衣多样性和生物量数据, 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, 利用方差分析 (ANOVA) 和 Tukey's HSD 多重比较在总体和功能群水平上进行分析。否则, 采取 Kruskal-Wallis 秩和检验和 Wilcoxon 秩和检验等非参数检验方法完成比较。

建立 16 样地×41 地衣物种的数据矩阵, 基于凋落物生物量和分布频度, 进行多响应置换过程法 (MRPP) 分析。MRPP 是一种已得到广泛运用的非参数多重分析方法, 多用于 2 组及以上物种之间构成差异的定性和定量分布 (McCune & Grace 2002)。MRPP 分析提供一致统计量 *A* 和显著性 *P* 值。*A* 是描述表示与随机预测值比较、组内同质性程度的一致性统计量。在群落生态学研究, *A* 值通常小于 0.1; *A*>0.3 已相当高, 表明差异程度很高 (McCune & Grace 2002)。利用 *vegan* 数据包

(Oksanen *et al.* 2016) 的 “*mrpp*” 命令, 采取 Sørensen 距离系数, 随机重置排序 5 000 次后完成相关分析。

同时利用 *labdsv* 数据包 (Roberts 2016) 的 “*indval*” 命令, 以凋落物生物量数据为参数, 完成各类型样地的指示种分析 (Dufrêne & Legendre 1997)。程序经随机模拟数据 1 000 次后, 进行蒙特卡罗显著性检验。当指示值 *IV*=0 时, 表示某一物种在某群落内完全不存在, 当 *IV*=1 时, 表示某一物种仅分布于某群落的所有调查样地 (Dufrêne & Legendre 1997; Roberts 2016)。指示种是指某一物种对全部群落中某一群落具有最大的指示值, 并且蒙特卡罗检验达到显著水平。

2 结果与分析

2.1 生物量

附生地衣凋落物生物量在不同样地间差异十分显著 (Kruskal-Wallis $\chi^2=9.86$, $P=0.020$)。5m、25m、50m 和 100m 样地的凋落物生物量 (均值±标准误) 分别为 (43.16±9.02)kg/ha、(8.72±1.27)kg/ha、(7.04±0.74)kg/ha 和 (9.77±1.89)kg/ha (图 1A)。多重比较显示, 仅 5m 样地与其他样地间存在显著性差异, 而 25m、50m 和 100m 样地之间的生物量差异并不显著。

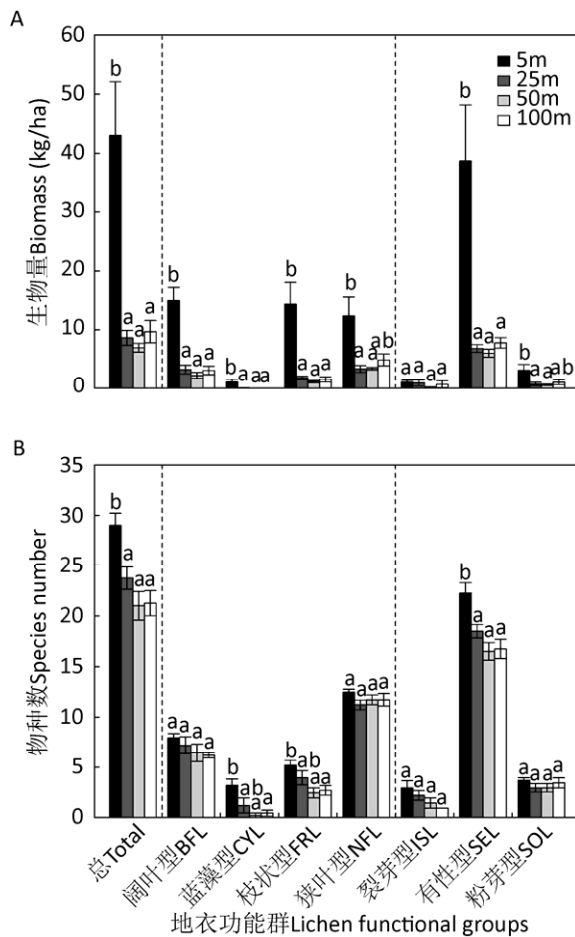


图 1 哀牢山原生林林缘系列样地附生地衣凋落物生物量 (A) 和物种多样性 (B) 的分布变化 不同字母表示差异性达到显著水平 ($P < 0.05$)

Fig. 1 Changes in biomass (A) and species diversity (B) of epiphytic macrolichen litterfall in plots at different distance from the edge of primary forest in the Ailao Mountains. Values marked with different letters represent significant differences ($P < 0.05$).

地衣功能群的生物量变化均显示出类似于总生物量的分布规律 (图 1A)。然而, 不同地衣功能群对总生物量的贡献随林缘深度的变化模式也多有不同。以共生藻和生态型划分, 狭叶型地衣所占生物量的比例随着林缘的深入而持续增加, 由 5m 样地中 34.92% 增至 100m 样地的 50.86%; 阔叶型地衣的变化较小, 仅由 34.92% (5m 样地) 降至 32.48% (100m 样地); 枝状和蓝藻型地衣的变化模式也与狭叶型地衣相反, 分别由 33.43% 降至 16.45%、

由 2.74% 降至 0.21%, 但二者所占生物量的比例相对较低。以繁殖策略划分, 有性繁殖地衣对生物量的贡献最大, 5m 样地最高 (89.94%), 25m 样地最低 (79.21%); 裂芽繁殖地衣的贡献量在 25m 样地最高 (11.50%), 在 5m 样地最低 (2.66%); 粉芽繁殖地衣则是 100m 样地最高 (11.69%), 5m 样地最低 (7.40%)。

就物种水平而言, 不同样地的地衣优势种也多有不同 (表 2)。总体而言, 短根条衣 *Everniastrum nepalense*、多花松萝 *Usnea florida*、丽肾岛衣 *Nephromopsis ornata* 最为丰富, 裂髓树花 *Ramalina conduplicans*、橄榄斑叶 *Cetrelia olivetorum*、皮革肾岛衣 *Nephromopsis pallescens*、大叶梅 *Parmotrema tinctorum*、平滑牛皮叶 *Sticta nylanderiana* 和睫毛大叶梅 *Parmotrema cetratum* 也相对较多。而且, 除大叶梅在 100m 样地最为丰富外, 上述物种均是在 5m 样地最为丰富。此外, 在 5m 样地内, 槽枝衣 *Sulcaria sulcata*、黑腹绵腹衣 *Anzia hypomelaena*、条衣 *Everniastrum cirrhatum*、网肺衣 *Lobaria retigera*、刺小孢发 *Bryoria confusa* 和光肺衣 *Lobaria kurokawae* 也较为丰富。

2.2 物种多样性

在 16 个样地内, 通过凋落物法共收集到 41 种大型附生地衣。5m、25m、50m 和 100m 样地内的地衣物种丰富度 (γ 多样性) 分别为 35、34、29 和 28 种, β 多样性指数为 1.21、1.43、1.38 和 1.32。各样地间的 Sørensen 相似性指数相对较高。如 5m 样地与 25m、50m、100m 样地分别为 0.870、0.844、0.794, 25m 样地与 50m、100m 样地分别为 0.857、0.871, 50m 与 100m 样地为 0.842。

而不同样地间的平均物种数 (α 多样性) 差异非常显著 (ANOVA $F = 8.77$, $P = 0.002$, 图 1B), 呈现出随林缘深入而降低的趋势。但多重比较显示, 这种显著性差异主要体现在 5m 样地与其他样地之间, 而在其他样地之间并不显著。

不同功能群的 γ 多样性随林缘深入的变化模式非常不明显。其中, 有性型地衣物种最为丰富

(22–27 种), 狭叶型 (14–15 种) 和阔叶型 (7–9 种) 次之, 而其他类群较少 (1–7 种)。而且, 阔叶型、狭叶型和粉芽型 (4–5 种) 地衣基本无较大波动, 而蓝藻型 (1–6 种)、枝状 (4–7 种) 地衣

表 2 哀牢山原生林林缘系列样地附生地衣的凋落物生物量 (均值±标准误) 和指示值

Table 2 Litterfall biomass (mean±SE) and indicator values of epiphytic macrolichen species in plots at different distance from the edge of primary forest in the Ailao Mountains

物种 Species	功能群 Functional group	生物量 Biomass (kg/ha)				指示值 Indicator value				P
		5m	25m	50m	100m	5m	25m	50m	100m	
淡绵腹衣 <i>Anzia hypoleucoides</i>	NFL/SEL	0.215	0.000	0.009	0.000	0.480	0.000	0.010	0.000	0.396
黑腹绵腹衣 <i>Anzia hypomelaena</i>	NFL/SEL	0.812	0.017	0.022	0.066	0.886	0.009	0.006	0.054	0.004
棒根绵腹衣 <i>Anzia rhabdorrhiza</i>	NFL/SEL	0.029	0.012	0.022	0.000	0.230	0.047	0.087	0.000	0.648
刺小孢发 <i>Bryoria confusa</i>	FRL/SEL	0.537	0.011	0.002	0.005	0.968	0.010	0.001	0.002	0.005
橄榄斑叶 <i>Cetrelia olivetorum</i>	BFL/SOL	2.528	0.486	0.467	0.659	0.611	0.117	0.085	0.159	0.003
条衣 <i>Everniastrum cirrhatum</i>	NFL/SEL	0.531	0.028	0.072	0.001	0.420	0.011	0.085	0.000	0.427
短根条衣 <i>Everniastrum nepalense</i>	NFL/SEL	8.401	2.553	2.486	3.363	0.500	0.152	0.148	0.200	0.030
灌根条衣 <i>Everniastrum rhizodendroideum</i>	NFL/SEL	0.000	0.046	0.000	0.016	0.000	0.185	0.000	0.065	1.000
卷稍亚铃孢 <i>Heterodermia boryi</i>	NFL/SEL	0.393	0.026	0.050	0.049	0.760	0.049	0.096	0.095	0.002
丛毛亚铃孢 <i>Heterodermia comosa</i>	NFL/SEL	0.116	0.058	0.081	0.093	0.333	0.167	0.233	0.267	0.590
树哑铃孢 <i>Heterodermia dendritica</i>	NFL/SEL	0.283	0.140	0.195	0.286	0.313	0.155	0.216	0.317	0.666
白腹哑铃孢 <i>Heterodermia hypoleuca</i>	NFL/SEL	0.000	0.028	0.042	0.020	0.000	0.233	0.233	0.112	0.851
云南袋衣 <i>Hypogymnia yunnanensis</i>	NFL/SEL	0.474	0.096	0.072	0.182	0.576	0.116	0.088	0.221	0.073
丽双歧根 <i>Hypotrachyna adducta</i>	NFL/SEL	0.047	0.021	0.027	0.037	0.357	0.158	0.204	0.281	0.361
灰条双歧根 <i>Hypotrachyna pseudosinuosa</i>	NFL/SOL	0.156	0.166	0.086	0.303	0.219	0.175	0.121	0.426	0.662
粉缘绵毛衣 <i>Leioderma solediatum</i>	CYL/SOL	0.007	0.000	0.000	0.000	0.250	0.000	0.000	0.000	1.000
猫耳衣 <i>Leptogium menziesii</i>	CYL/SEL	0.027	0.021	0.000	0.009	0.234	0.091	0.000	0.042	0.649
针芽肺衣 <i>Lobaria isidiophora</i>	BFL/ISL	0.233	0.241	0.012	0.000	0.360	0.372	0.006	0.000	0.279
裂芽肺衣 <i>Lobaria isidiosa</i>	CYL/ISL	0.072	0.000	0.000	0.000	0.500	0.000	0.000	0.000	0.191
光肺衣 <i>Lobaria kurokawae</i>	CYL/SEL	0.500	0.024	0.000	0.011	0.934	0.022	0.000	0.005	0.005
网脊肺衣 <i>Lobaria retigera</i>	CYL/ISL	0.515	0.063	0.052	0.000	0.612	0.050	0.021	0.000	0.031
孔叶衣 <i>Menegazzia terebrata</i>	NFL/SOL	0.449	0.145	0.129	0.169	0.504	0.162	0.145	0.190	0.019
黄果黄髓梅 <i>Myelochroa irrugans</i>	NFL/SEL	0.387	0.014	0.151	0.243	0.487	0.013	0.190	0.306	0.135
赖氏肾岛衣 <i>Nephromopsis laii</i>	BFL/SEL	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000	0.250	0.000	0.000	1.000
丽肾岛衣 <i>Nephromopsis ornate</i>	BFL/SEL	7.838	1.182	0.728	1.121	0.721	0.109	0.067	0.103	0.003
皮革肾岛衣 <i>Nephromopsis pallescens</i>	BFL/SEL	2.355	0.310	0.111	0.271	0.773	0.076	0.027	0.089	0.005
宽瓣肾岛衣 <i>Nephromopsis stracheyi</i>	BFL/SEL	0.363	0.000	0.000	0.000	0.500	0.000	0.000	0.000	0.205
成长梅衣 <i>Parmelia adaugescens</i>	NFL/SEL	0.182	0.071	0.022	0.138	0.442	0.129	0.040	0.333	0.334
睫毛大叶梅 <i>Parmotrema cetratum</i>	BFL/SEL	0.610	0.130	0.181	0.293	0.503	0.107	0.149	0.242	0.051
缘毛大叶梅 <i>Parmotrema eciliatum</i>	BFL/SEL	0.184	0.094	0.115	0.056	0.410	0.209	0.255	0.126	0.397
大叶梅 <i>Parmotrema tinctorum</i>	BFL/ISL	0.328	0.698	0.178	0.758	0.167	0.356	0.091	0.386	0.890
裂髓树花 <i>Ramalina conduplicans</i>	FRL/SEL	2.556	0.807	0.393	0.596	0.587	0.185	0.090	0.137	0.004
瘤枝树花 <i>Ramalina peruviana</i>	FRL/SOL	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.250	1.000
柄扇牛皮叶 <i>Sticta gracilis</i>	CYL/SEL	0.063	0.000	0.000	0.000	0.250	0.000	0.000	0.000	1.000
平滑牛皮叶 <i>Sticta nylanderiana</i>	BFL/SEL	0.633	0.171	0.411	0.013	0.387	0.070	0.167	0.003	0.359
宽叶牛皮叶 <i>Sticta platyphylloides</i>	BFL/SEL	0.000	0.000	0.102	0.000	0.000	0.000	0.250	0.000	1.000
槽枝衣 <i>Sulcaria sulcata</i>	FRL/SEL	0.917	0.049	0.000	0.000	0.950	0.025	0.000	0.000	0.006
多果松萝 <i>Usnea florida</i>	FRL/SEL	10.183	0.979	0.820	0.996	0.785	0.075	0.063	0.077	0.005
巢松萝 <i>Usnea nidifica</i>	FRL/SOL	0.052	0.013	0.002	0.009	0.344	0.043	0.007	0.028	0.299
东方松萝 <i>Usnea orientalis</i>	FRL/SEL	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.250	0.000	0.000	1.000
松萝一种 <i>Usnea sp.</i>	FRL/SEL	0.185	0.010	0.000	0.000	0.711	0.026	0.000	0.000	0.022

注: 显著指示种的指示值和显著性值用粗体表示

Note: Indicator values and P values for significant indicator species are shown in bold type.

呈现一定的递减；有性型在 5m 和 25m 样地较高。分析其对各自样地 γ 多样性的贡献，则发现仅阔叶型（25.00%–31.03%）和狭叶型（40.00%–51.72%）递增，而蓝藻型（3.45%–17.14%）递减，且都在 100m 样地有所改变；其他类群的贡献无明显规律。如枝状地衣分别在 25m 样地最高（20.59%）和 50m 样地最低（13.79%）；裂芽型在 5m 样地最高（11.43%），100m 样地最低（3.57%）；有性型在 5m 样地最高（74.29%），25m 样地最低（79.41%）；粉芽型则在 100m 样地最高（17.86%），25m 样地最低（11.77%）。

除狭叶型和粉芽型地衣的 α 多样性在 5m 样地稍高外，其他地衣功能群多呈与总体地衣的 α 多样性类似的规律，但不同样地间阔叶型和裂芽型的 α 多样性差异也不显著（图 1B）。而不同功能群对地衣 α 多样性的贡献随林缘深度的变化模式也多有不同。如阔叶型（27.59%–30.95%）、狭叶型（43.10%–55.95%）、有性型（76.72%–78.82%）和粉芽型（12.63%–16.47%）的贡献均呈递增趋势，而蓝藻型（1.19%–11.21%）、枝状（11.90%–18.10%）和裂芽型（4.71%–10.34%）均呈递减趋势，但个别样地会有较小的波动。

2.3 物种组成结构

NMDS 排序显示附生地衣的物种组成结构仅在 5m 样地和其他样地之间具有明显的差异，而其他 3 种样地之间的差异并不明显（图 2）。比较同类样地内部地衣物种的相似性，100m 样地最高（均值为 0.880，范围为 0.826–0.923，下同），5m 样地内次之（0.867，0.815–0.947），而 50m（0.826，0.783–0.864）和 25m（0.765，0.667–0.851）样地内部最低。不同类型样地之间，5m 样地和其他样地之间的相似性稍低，如 5–25m、5–50m、5–100m 样地间分别为 0.803（0.692–0.906）、0.770（0.696–0.833）和 0.789（0.717–0.857）；而其他样地间略高，如 25–100m、25–50m、50–100m 样地间分别为 0.817（0.681–0.905）、0.799（0.682–0.864）和 0.860（0.806–0.927），而且均低于其总物种丰富度的相似性。

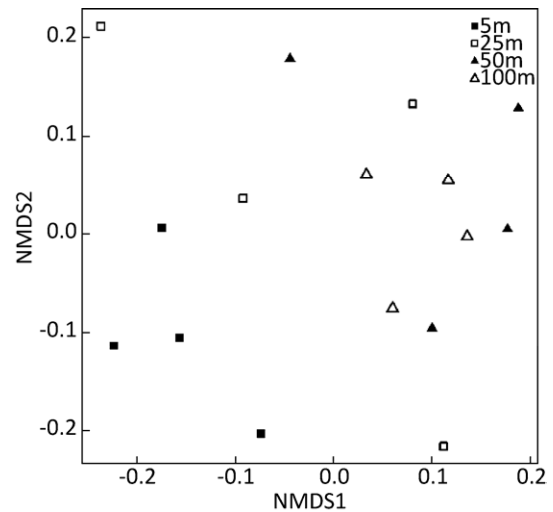


图 2 哀牢山原生林林缘系列样地附生地衣物种分布的 NMDS 分析 Stress=14.6%；非线性拟合系数 $r^2=0.98$ ，线性拟合系数 $r^2=0.87$

Fig. 2 NMDS analysis of epiphytic macrolichen species in plots at different distance from the edge of primary forest in the Ailao Mountains. Stress=14.6%, $r^2=0.98$ for nonlinear fit and $r^2=0.87$ for linear fit of ordination distances with observed dissimilarities.

附生地衣物种分布的总体和配对 MRPP 分析显示了类似的结果。如不同样地间物种分布差异极其显著 ($A=0.235$, $P<0.001$)。多重比较同样显示，这种显著性仅出现于 5m 样地和 25m ($A=0.306$, $P=0.028$)、50m ($A=0.332$, $P=0.027$) 以及 100m ($A=0.267$, $P=0.029$) 样地之间；而其他样地之间的差异性极小（所有 $A<0.028$, $P>0.261$ ）。

而指示种分析则显示（表 2），14 种地衣可作为林缘系列样地的指示种，且全部为 5m 样地的指示种。按照指示值 (IV) 排序，分别为刺小孢发 (0.968)、槽枝衣 (0.950)、光肺衣 (0.934)、黑腹绵腹衣 (0.886)、多花松萝 (0.785)、皮革肾岛衣 (0.773)、卷稍亚铃孢 *Heterodermia boryi* (0.760)、丽肾岛衣 (0.721)、松萝一种 *Usnea* sp. (0.711)、网肺衣 (0.612)、橄榄斑叶 (0.611)、裂髓树花 (0.587)、孔叶衣 *Menegazzia terebrata* (0.504) 和短根条衣 (0.500)。

2.4 凋落物动态

林缘系列 4 类样地附生地衣的凋落物动态存在一定差异（图 3）。各样地的地衣物种丰富度均

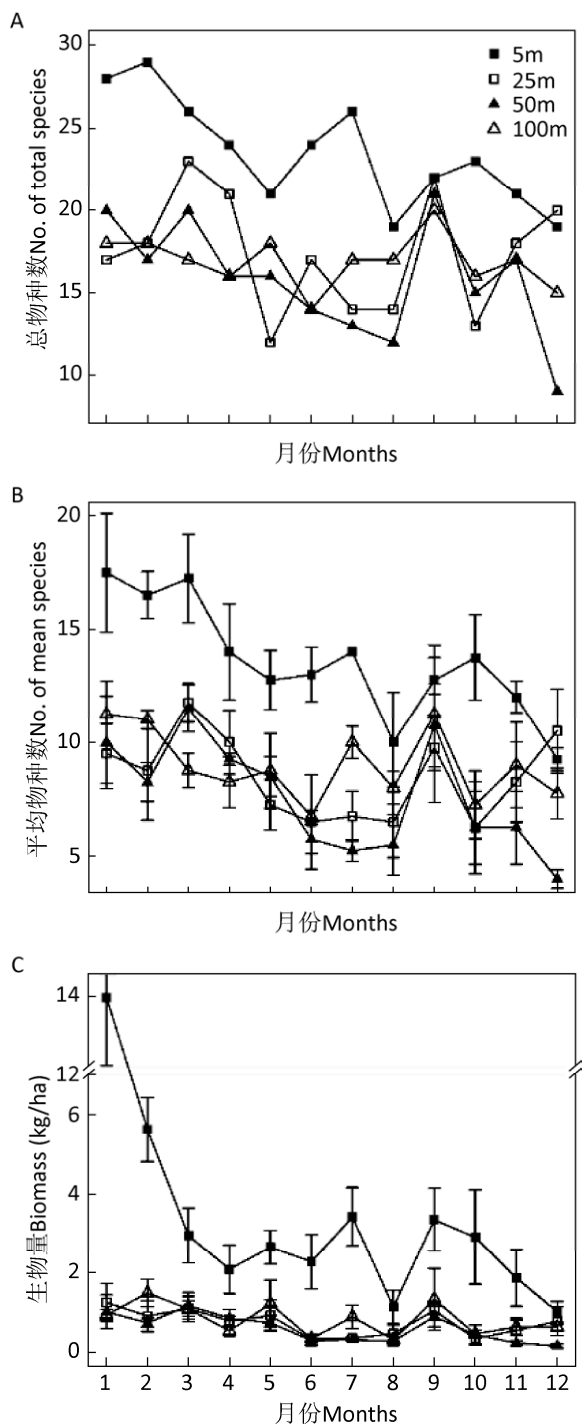


图 3 哀牢山原生林林缘系列样地附生地衣凋落物物种丰富度 (A)、平均物种数 (B) 和生物量 (C) 的变化动态
 Fig. 3 Monthly dynamics of species richness (A), mean species number (B) and biomass (C) of epiphytic macrolichen litterfall in plots at different distance from the edge of primary forest of the Ailao Mountains.

在旱季 1-4 月份较高, 但 5m 样地在 7 月份和 10 月份出现小高峰, 而其他样地均在 9 月份出现小高峰。地衣平均物种数表现出与其类似的规律。地衣凋落物生物量的变化规律也类似于其物种丰富度。但 5m 样地在 1-4 月份会持续下降, 后期的小高峰出现在 7 月份和 9 月份; 而其他样地地衣凋落物在 1-3 月份较高, 仅在 9 月份出现小高峰。

3 讨论

边缘效应显著影响着森林附生地衣的物种数量、种群动态、个体形态、生长和生物量 (Sillett 1995; Renhorn *et al.* 1997; Esseen & Renhorn 1998; Rheault *et al.* 2003; Johansson 2008)。然而, 边缘效应对其物种多样性的影响, 往往千差万别。尽管普遍认为林缘不利于附生地衣的生长和分布, 其地衣物种丰富度显著低于林内 (Kivistö & Kuusinen 2000; Hilmo & Holien 2002; Johansson 2008; Hauck *et al.* 2012), 但也有部分研究表明这种差异并未达到显著水平 (Sillett 1995; Belinchón *et al.* 2007; Coote *et al.* 2007; Hauck *et al.* 2013)。然而, 我们通过分析地衣凋落物发现, 边缘效应对亚热带原始森林系统附生地衣生长和分布的影响非常显著, 且表现于群落、功能群和物种等多个尺度; 边缘效应能够显著促进地衣物种多样性的增加和生物量的积累。这和少量研究发现边缘效应的发生可以提高附生地衣的物种多样性的结果是一致的 (Rosabal *et al.* 2012; Hauck 2014)。

相反地, 边缘效应被公认为是驱动附生地衣物种组成沿林缘-林内梯度变化的重要因子 (Sillett 1995; Belinchón *et al.* 2007; Rosabal *et al.* 2012; Hauck *et al.* 2013; Hauck 2014)。不同地衣物种对边缘效应的响应多具有明显差异。如 Kivistö & Kuusinen (2000) 发现芬兰中部云杉林内, 枝小梅衣 *Parmeliopsis ambigua* 倾向生长于林缘, 而袋衣 *Hypogymnia physodes* 的个体分布则完全不受林缘影响。在功能水平上, 树发类 (Alectorioid) 和蓝藻型地衣通常对林缘响应最敏感, 绿藻型地衣相对较弱 (Johansson 2008)。但 Hilmo & Holien (2002)

也发现挪威针叶林中仅绿藻型地衣对林缘变化响应剧烈,叶状和悬垂状地衣却无明显改变。Rosabal *et al.* (2012) 则发现林缘和林内地衣的繁殖策略有所差异。Coote *et al.* (2007) 发现松类人工林中地衣特有物种的数量在林缘低于林内,但均无明显的指示种。而 Hauck *et al.* (2012, 2013) 在森林草原的一系列研究发现营养偏好和高光耐受能力决定了地衣类群对林缘的响应程度。而本文有关地衣功能群和物种多样性以及生物量的分布比较、物种组成排序分析和指示种分析均表明边缘效应显著影响了附生地衣群落的物种组成,并且各地衣功能群生物量的响应模式明显比物种变化更为规则。

现有研究几乎一致表明,森林内部比林缘更有利于附生地衣生物量的累积 (Esseen & Renhorn 1998; Rheault *et al.* 2003; Esseen 2006; Boudreault *et al.* 2008)。而仅有 Sillett (1995) 在老龄针叶林中发现地衣凋落物生物量无显著差异。这些研究和我们在哀牢山地区发现的林缘有利于附生地衣生物量累积的结果完全不同。这很可能主要归因于不同地区森林附生地衣生物量的组成差异。如现有相关研究主要集中于北方森林系统,且地衣生物量主要以大型悬垂状地衣类群如小孢发 *Bryoria* spp.、扁枝衣 *Evernia* spp.、树发 *Alectoria* spp. 和松萝 *Usnea* spp. 等个体易受风力破坏的物种为主 (Rheault *et al.* 2003; Esseen 2006; Boudreault *et al.* 2008)。研究已表明,个体越小的地衣受到风力的破坏程度和几率越小,林缘风力的增加会导致地衣个体的小型化加剧 (Esseen & Renhorn 1998; Rheault *et al.* 2003; Esseen 2006; Boudreault *et al.* 2008)。而在哀牢山地区,地衣生物量主要以喜光耐旱、且个体相对较小的叶状和灌木状地衣为主 (Rheault *et al.* 2003; Li *et al.* 2013)。本地区原生林林缘光照的增加以及普遍的高湿环境的综合作用,可能不仅促进了此类地衣的个体生长,也增加了其对干旱和高光的耐受能力 (马文章等 2008; Li *et al.* 2013)。此外,与部分研究发现的林缘不利于蓝藻地衣生长的现象不同 (Sillett 1995; Stevenson & Coxson 2008),哀牢山地区原生林林缘

比林内更适宜喜湿喜阴的蓝藻地衣的生长,再次支持了我们的前述推论。

附生地衣边缘效应的发生,和其他植物类群一样,被认为与森林林缘小气候的改变密切相关 (Hauck *et al.* 2013)。由于地衣自身的生理和结构特征,其生长对光照和水分变化尤其敏感 (Nash 2008)。与森林内部相比,林缘通常具有高光、高温和低湿的特征 (Gignac & Dale 2005)。因此,高光和干旱耐受能力较差的物种如蓝藻地衣通常很难在林缘生存 (Esseen 2006; Belinchón *et al.* 2007; Boudreault *et al.* 2008; Hauck *et al.* 2013)。而林缘风力和降雪压力的增加,也会导致大型悬垂状地衣的个体小型化或破碎化 (Esseen & Renhorn 1998; Hilmo & Holien 2002; Rheault *et al.* 2003; Esseen 2006)。若林缘和林内的小气候差异不明显,地衣物种的边缘效应强度往往较小 (Renhorn *et al.* 1997; Kivistö & Kuusinen 2000)。而相同地衣物种在不同地区对林缘响应模式的差异 (Johansson 2008),也可能和当地森林内部和林缘小气候的差异程度有关。但部分地衣物种也可从光照增加或光照-湿度权衡中获利 (Renhorn *et al.* 1997; Hauck *et al.* 2012)。这种光照、水分、温度、风力以及基物等因子的综合权衡,会使得部分地衣物种和类群的最高生物量常发生于最适宜其生长的小区域,如林内或林缘-林内的中间区域 (Boudreault *et al.* 2008)。而在哀牢山地区,普遍的高湿不仅有利于喜光或耐光型地衣的生长,也使得耐阴型或喜湿型地衣能够更多地分布于光照较强的小环境或森林群落中 (马文章等 2008; Li *et al.* 2013)。这种综合作用甚至可以影响边缘效应发生的林缘深度;如我们的研究发现其仅发生于距林缘 25m 之内的区域。而在芬兰老龄云杉林中,边缘效应发生的最大距离不足 10m (Kivistö & Kuusinen 2000); 在挪威针叶林中为 16m (Hilmo & Holien 2002),瑞典老龄针叶林中为 58m (Esseen 2006); 而在西班牙山毛榉林中却可达 100m (Aragón *et al.* 2015)。此外,也有少量研究发现,干旱气候地区森林内附生地衣边缘效应的出现,更多是受土地利用方式改变而非

小气候的变化所致 (Hauck *et al.* 2012, 2013)。

此外,附生地衣的边缘效应和其他附生植物类群也有所不同。如马文章等(2008)发现哀牢山地区附生维管植物和苔藓的物种多样性和生物量从林缘到林内呈增加趋势,而我们发现地衣类群对林缘变化的响应程度更加剧烈,林缘能够显著促进附生地衣物种多样性和生物量的增加。国外也有部分研究发现同一森林内苔藓和地衣对林缘的响应模式明显不同(Gignac & Dale 2005)。这是由地衣类群和其他附生类群的水分和光照需求差异所致(Gignac & Dale 2005; 马文章等 2008)。这也表明,在探讨附生植物对环境变化的响应过程时,必须认识到不同附生植物类群差异的客观存在,并应该将地衣作为一个独立的生物类群来考虑,以避免发生实验结果和结论的偏差。

森林景观的片断化随着人类的经济活动而不断加剧。即使在一些森林保护区内部,如旅游资源开发、道路修建和旅游设施的建设,也不可避免地导致森林片断化不同程度地发生。尽管现有研究已不断探讨其对乔木、灌木和草本的影响,但对环境变化更加敏感的附生植物却较少得到关注。特别是在那些附生植物物种多样性非常丰富的热带亚热带森林、老龄或原始森林系统中,边缘效应后继影响的强度和持续时间可能超乎我们的想像。在保护森林系统完整性并进行旅游资源开发的过程中,对附生物种开展及时和合理的保护和研究是毋庸置疑的。深入和持续开展附生植物及其他对环境变化敏感类群的边缘效应的研究,可以为衡量森林破碎化、进行物种保护和发展经济之间的权衡提供重要的理论依据。

本研究结果表明,林缘环境因子的变化能够显著促进哀牢山地区亚热带常绿阔叶林附生地衣凋落物的物种多样性和生物量的增加。然而,由于地衣凋落物收集法自身的限制性,研究结果尚不足以代表林缘及各样带内所有附生地衣物种多样性及其生物量的变化。未来研究中必须通过多种方法对林缘至林内各样带内的附生地衣的物种和生物量分布进行综合调查和分析,才能更好地阐明附生地

衣物种多样性和生物量对边缘效应的响应过程和机制。

致谢:感谢哀牢山生态站以及李达文、纪金华等同志在野外工作中给予的帮助。

[REFERENCES]

- Aragón G, Abuja L, Belinchón R, Martínez I, 2015. Edge type determines the intensity of forest edge effect on epiphytic communities. *European Journal of Forest Research*, 134: 443-451
- Barkman JJ, 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen, Netherlands. 1-628
- Belinchón R, Martínez I, Escudero A, Aragón G, Valladares F, 2007. Edge effects on epiphytic communities in a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Journal of Vegetation Science*, 18: 81-90
- Boudreault C, Bergeron Y, Drapeau P, López LM, 2008. Edge effects on epiphytic lichens in remnant stands of managed landscapes in the eastern boreal forest of Canada. *Forest Ecology and Management*, 255: 1461-1471
- Cadenasso M, Pickett S, 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, 88: 31-44
- Chen J, Franklin JF, Spies TA, 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 5: 74-86
- Coote L, Smith GF, Kelly DL, O'Donoghue S, Dowding P, Iremonger S, Mitchell FJ, 2007. Epiphytes of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) plantations in Ireland and the effects of open spaces. *Biodiversity and Conservation*, 16: 4009-4024
- Dufrêne M, Legendre P, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366
- Esseen PA, 2006. Edge influence on the old-growth forest indicator lichen *Alectoria sarmentosa* in natural ecotones. *Journal of Vegetation Science*, 17: 185-194
- Esseen PA, Renhorn KE, 1998. Edge effects on an epiphytic

- lichen in fragmented forests. *Conservation Biology*, 12: 1307-1317
- Gignac LD, Dale MR, 2005. Effects of fragment size and habitat heterogeneity on cryptogam diversity in the low-boreal forest of western Canada. *The Bryologist*, 108: 50-66
- Hauck M, 2014. Edge effects on epiphytic lichen diversity in the forest-steppe of the Kazakh Altai. *Plant Ecology & Diversity*, 7: 473-483
- Hauck M, de Bruyn U, Javkhlan S, Lkhagvadorj D, 2013. Forest edge-interior differentiation in the epiphytic lichen diversity of the forest steppe in the Khangai Mountains, Mongolia. *Journal of Plant Ecology*, 7: 287-297
- Hauck M, Javkhlan S, Lkhagvadorj D, Bayartogtokh B, Dulamsuren C, Leuschner C, 2012. Edge and land-use effects on epiphytic lichen diversity in the forest-steppe ecotone of the Mongolian Altai. *Flora*, 207: 450-458
- Hilmo O, Holien H, 2002. Epiphytic lichen response to the edge environment in a boreal *Picea abies* forest in central Norway. *The Bryologist*, 105: 48-56
- Hsu R, Wolf JHD, 2009. Diversity and phytogeography of vascular epiphytes in a tropical-subtropical transition island, Taiwan. *Flora*, 204: 612-627
- Johansson P, 2008. Consequences of disturbance on epiphytic lichens in boreal and near boreal forests. *Biological Conservation*, 141: 1933-1944
- Kivistö L, Kuusinen M, 2000. Edge effects on the epiphytic lichen flora of *Picea abies* in middle boreal Finland. *The Lichenologist*, 32: 387-398
- Leopold A, 1933. Game management 1986 edn. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, USA. 1-481
- Li S, Liu S, Shi XM, Liu WY, Song L, Lu HZ, Chen X, Wu CS, 2017. Forest type and tree characteristics determine the vertical distribution of epiphytic lichen biomass in subtropical forests. *Forests*, 8: 436
- Li S, Liu WY, Li DW, 2013. 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, southwest 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)
- Lian ZM, Yu GZ, 2000. Edge effect and biodiversity. *Biodiversity Science*, 8: 120-125 (in Chinese)
- Liu WJ, Tang JW, Bai KJ, 2001. Microclimate edge effects within and between *Shorea chinensis* forest fragments in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 25: 616-622 (in Chinese)
- Ma WZ, Liu WY, Yang LP, Yang GP, 2008. Edge effects on epiphytes in montane moist evergreen broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 16: 245-254 (in Chinese)
- Ma YX, Liu YH, Zhang KY, 1998. On microclimate edge effects of tropical rainforest fragments in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica*, 22: 250-255 (in Chinese)
- McCune B, 1994. Using epiphyte litter to estimate epiphyte biomass. *The Bryologist*, 97: 396-401
- McCune B, Grace JB, 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA. 1-307
- Moen J, Jonsson BG, 2003. Edge effects on liverworts and lichens in forest patches in a mosaic of boreal forest and wetland. *Conservation Biology*, 17: 380-388
- Nash TH III, 2008. Lichen biology. 2nd Edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1-498
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H, 2016. Vegan: community ecology package. Version 2.4-1. University of Oulu, Oulu, Finland. URL <https://cran.r-project.org>
- 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
- Pearson LC, 1969. Influence of temperature and humidity on distribution of lichens in a Minnesota bog. *Ecology*, 50: 740-746
- R Development Core Team, 2017. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for

- Statistical Computing, Vienna. URL <http://www.R-project.org/>
- Renhorn KE, Esseen PA, Palmqvist K, Sundberg B, 1997. Growth and vitality of epiphytic lichens. I. Responses to microclimate along a forest edge-interior gradient. *Oecologia*, 109: 1-9
- Rheault H, Drapeau P, Bergeron Y, Esseen PA, 2003. Edge effects on epiphytic lichens in managed black spruce forests of eastern North America. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 23-32
- Roberts DW, 2016. Labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology. Version 1.8-0. URL <http://ecology.msu.montana.edu/labdsv/R>
- Rosabal D, Burgaz AR, Altamirano A, Aragón G, 2012. Differences in diversity of corticolous lichens between interior and edge of the Monte Barranca semi-deciduous forest, Santiago de Cuba. *The Bryologist*, 115: 333-340
- Sillett SC, 1995. Branch epiphyte assemblages in the forest interior and on the clearcut edge of a 700-year-old Douglas fir canopy in western Oregon. *The Bryologist*, 98: 301-312
- Stevenson SK, Coxson DS, 2008. Growth responses of *Lobaria retigera* to forest edge and canopy structure in the inland temperate rainforest, British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 256: 618-623
- Wang LS, 2012. Lichens of Yunnan in China. Shanghai Scientific and Technical Publishers, Shanghai. 1-238 (in Chinese)
- Weathers K, Lovett G, Likens G, Lathrop R, 2000. The effect of landscape features on deposition to Hunter Mountain, Catskill Mountains, New York. *Ecological Applications*, 10: 528-540
- Xu HQ, Liu WY, 2005. Species diversity and distribution of epiphytes in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain, Yunnan. *Biodiversity Science*, 13: 137-147 (in Chinese)
- Zhang YP, Ma YX, Liu YH, Guo P, Dou JX, 2003. Thermodynamic characteristics on different thermal active surfaces near edge of ever-green broad-leaved forest of Ailao Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 22: 74-79 (in Chinese)
- Zhou T, Peng SL, Lin ZG, 2009. Edge effect of road in Dinghushan forests. *Chinese Journal of Ecology*, 28: 433-437 (in Chinese)
- Zhu H, Yan LC, 2009. List of seed plants in the Ailao Mts. of Yunnan Province, China. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. 1-731 (in Chinese)

[附中文参考文献]

- 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
- 廉振民, 于广志, 2000. 边缘效应与生物多样性. 生物多样性, 8: 120-125
- 刘文杰, 唐建维, 白坤甲, 2001. 西双版纳片断化望天树林小气候边缘效应比较研究. 植物生态学报, 25: 616-622
- 马文章, 刘文耀, 杨礼攀, 杨国平, 2008. 边缘效应对山地湿性常绿阔叶林附生植物的影响. 生物多样性, 16: 245-254
- 马友鑫, 刘玉洪, 张克映, 1998. 西双版纳热带雨林片断小气候边缘效应的初步研究. 植物生态学报, 22: 250-255
- 王立松, 2012. 中国云南地衣. 上海: 上海科学技术出版社. 238
- 徐海清, 刘文耀, 2005. 云南哀牢山山地湿性常绿阔叶林附生植物的多样性和分布. 生物多样性, 13: 137-147
- 张一平, 马友鑫, 刘玉洪, 郭萍, 窦军霞, 2003. 云南哀牢山常绿阔叶林林缘不同热力作用面热力特征. 生态学杂志, 22: 74-79
- 周婷, 彭少麟, 林真光, 2009. 鼎湖山森林道路边缘效应. 生态学杂志, 28: 433-437
- 朱华, 闫丽春, 2009. 云南哀牢山种子植物. 昆明: 云南科技出版社. 1-731

(本文责编: 王敏)