

森林生態系中苔蘚植物的重要性

文、圖 ■ 劉美娟 ■ 國立東華大學自然資源管理研究所研究助理

王巧萍 ■ 林業試驗所福山研究中心副研究員（通訊作者）

張世杰 ■ 國立東華大學自然資源管理研究所副教授

一、前言

森林地被層包含地被植群與枯落物，地被植群除了木本、草本、蕨類等維管束植物外，還包括如苔蘚、地衣等無維管束植物。對於森林生態系來說，森林地被層累積的生物量直接影響其養分循環外，其對水文平衡亦極為重要。苔蘚植物分佈極廣，在熱帶雨林、霧林、及溫帶落葉林中均有著豐富的生物量與種類。台灣地處亞熱帶，豐沛的雨量與多樣的植被帶使得本島的苔蘚植物種類非常豐富，唯目前台灣地區對苔蘚植物的研究多致力於分類學上，而對於其與生態系養分循環的關係卻研究甚少。以下就苔蘚植物與森林生態系水文平衡、養分循環及生物多樣性之關係作一介紹，以瞭解這不起眼的小植物對森林生態系的重要性。

二、苔蘚植物與森林水文

水是控制苔蘚植物分佈與生長極重要的環境因子。苔蘚植物大多個體矮小，缺乏維管束組織，沒有真正的根系系統，所以無法直接從土壤獲取水分，因此多喜匍匐生長，以增加植物體與基質和大氣的接觸面積，從



▲ *Pyrrhobrum latifolium* (檜苔科)。

而提高水分的吸收。因為對水的依賴程度較高，所以大多數的苔蘚植物會選擇在潮濕的環境中生長。而有些苔蘚植物為了適應乾旱更特化出特殊的外觀形態與生理特徵，以避免過多的水分流失，導致體內一些重要的酵素失去活性或是蛋白質合成能力喪失等致死的種種情況。

就外觀型態上而言，在長期進化下，很多苔蘚植物可以透過葉片的捲曲、折疊、或改變葉片的方向、甚至藉由毛狀葉尖來反射入射的光照，以減少水分的蒸發。雖然有部分苔蘚（如金髮苔科）演化成內導水型植物，除了葉部具有角質層可減少水分散失



外，更特化出良好的內部輸水系統，以幫助體內水分的輸導；但大部分的苔蘚多屬於外導水型植物，是透過葉與葉或植物體與植物體間的毛細作用來增加吸收水分及養分的機會，因此常以墊狀、毯狀、叢狀群聚的型態叢生，藉此還可以減少空氣在葉表面的流動以減少蒸發。例如Price等人（1997）為期1年的研究結果指出，呈墊狀群聚的地被苔蘚植物，平均可截留23%的穿落水；若以單次降水之結果分析，則有21%的穿落水可為地被層苔蘚植物所截留後蒸發逸失。而就筆者等人在鴛鴦湖長期生態研究區之雲霧森林所做的研究發現，每克乾重的附生性苔蘚植物每個小時可截留0.63克的雲霧沈降，就全林份來說相當於每小時0.17公釐（Chang等人，2002），而地被墊狀苔蘚依不同種類可截留41 - 64%之穿落水量，以生物量推估至所有地表苔蘚植物大約可截留31%的穿落水量（劉美娟，2004）。由此可知，不管是地被或是附生性苔蘚植物，其對於生態系的截留蒸發皆有相當之貢獻。

在生理適應上，苔蘚植物多採取變濕性策略，即在乾旱時期減緩或停止其代謝活動而進入休眠狀態，藉以維持胞器的完整及功能，而在回濕時迅速啟動生理代謝作用，所以可視為耐旱植物。例如一般苔蘚在乾燥的休眠時期會分解細胞體內的葉綠素，回濕的時候再迅速合成以進行光合作用，表現出耐旱植物的重要特徵。大部分的苔蘚植物具有此特殊能力，唯其耐旱能力則依種類而異。Proctor and Tuba（2002）整理文獻後指



▲絨蘚。

出，耐旱苔蘚植物可存活在水勢範圍很大的環境當中（-400到0 MPa），但-100到-300MPa是最利其生長的水勢範圍。Oliver and Bewley（1984，1997）比較苔蘚與維管束植物的乾燥反應後說明，相較於維管束植物的保護措施，一般苔蘚植物對於乾燥逆壓所採取的則是修復機制。即使如此，太過長期的乾旱仍會導致苔蘚植物生理代謝回復能力的喪失而死亡（Proctor，2001）。

正因為苔蘚植物與水分之間的關係非常密切，兩者之間的交互作用又影響著苔蘚植物對光與養分的利用，所以地被苔蘚植物對於森林生態系來說，不僅調控水文平衡的某些環節，也影響生態系中的養分循環與能量的流動。

三、苔蘚對森林養分循環的影響

（一）增加生態系養分輸入量

苔蘚植物缺乏如維管束植物之根系輸導組織，無法直接從土壤獲取所需資源，所以

非常倚賴大氣沈降之水分與養分 (Bates, 1993), 但也正因為苔蘚植物可從大氣沈降中將養分固定下來, 故而可為森林生態系增加養分的總貯存量。以氮素為例, 大部分苔蘚植物可藉由降水取得氮素, 而有些苔蘚植物如塔苔 (*Hylocomium splendens*) 則可以直接利用大氣中的氮 (Eckstein, 2000)。此外, 苔蘚植物亦可藉由生物性固氮作用將大氣中的氮素固定下來, 如泥炭苔會藉由與藍綠藻共生來固氮 (Aldous, 2002), 而許多蘚類植物則可與菌根菌共生以獲取氮素 (吳鵬程, 1998)。

(二) 增加生態系養分貯存量

除了可增加生態系的養分輸入外, 地被層苔蘚植物與附生性苔蘚植物所累積的生物量更是一個重要的養分匯積處 (Zackrisson *et al.*, 1997)。在一些潮濕的森林生態系中, 墊狀的苔蘚植物群落常佔據林地表層, 其覆蓋度甚至可達森林地被層的62% (Delucia *et al.*, 2003)。Rieley等人 (1979) 在英國北威爾斯橡樹森林所做的研究結果顯示, 苔蘚植物的生物量佔當地森林地被層的85 - 91%, 養分含量則佔85 - 95%。而在鴛鴦湖長期生態研究區的地被苔蘚佔30 cm以下地表總生物量高達83% ($695 \pm 38 \text{ kg ha}^{-1}$), 養分含量則佔73 - 90% (劉美娟, 2004)。Hofstede (1993) 於哥倫比亞山地霧林帶的研究則指出, 附生性苔蘚植物的養分含量佔附生植物的18 - 28%; 此外, Nadkarni (1984) 於哥斯大黎加雲霧森林之調查也有類似Hofstede的研究結果發表。在臺灣,

Hsu等人 (2002) 調查福山試驗林著生植物之成果發現, 附生性苔蘚植物佔附生植物總生物量的50%以上。在鴛鴦湖長期生態研究區的附生性苔蘚植物生物量 (230 kg ha^{-1}) 佔附生植物總生物量的92% (鄧振華, 2006)。

不僅是生物量的累積, 地被層苔蘚植物亦可攔截大量枯落物, 以增加森林地被層的養分聚積 (Wilson and Coxson, 1999)。Bowden (1991) 在美國Hubbard Brook實驗林估算氮量輸出與輸入之研究發現, 移除群聚性金髮苔屬 (*Polytrichum*) 的苔蘚植物會導致氮輸出量的增加, 而待苔蘚群落逐漸回復, 氮輸入量亦隨之增加。

不過苔蘚植物生物量的重要性在不同氣候帶會有所差異。在北方溫帶森林中, 由於苔蘚植物熱傳導性不佳, 使得土壤溫度無法提升, 限制微生物的活力與分解速率, 因而可累積大量苔蘚地墊 (Berg, 1984)。不過相對的在熱帶雨林高溫的環境下, 則有助於苔蘚枯落物分解速率的提高, 使其生物量在森林生態系養分庫之重要性上相對降低 (Swift *et al.*, 1979)。此外, 不同種類的苔蘚植物其分解速率也有所差異, 而導致養分聚積量的差異 (Rocheffort and Vitt, 1990)。

歸納上述研究結果可知, 森林生態系中苔蘚植物群落的建立, 除了本身生物量的累積外, 亦有助於土壤有機物的增加, 進而促進森林地被層養分的聚積。而苔蘚植物群落的拓殖, 使得更多的養分從大氣沈降中被固定下來, 此兩個正向的回饋機制均有助於生態系養分的聚積。



(三) 改變穿落水的化學組成

當雨水穿過苔蘚植物，因為苔蘚的吸收及兩者之間的離子交換與淋洗作用將導致其化學組成改變。外導水型的苔蘚植物，如泥炭苔屬（*Sphagnum*）、塔苔等，其細胞表面的陽離子交換能力（cation exchange capacity, CEC）非常高，可改變穿落水的化學組成（吳鵬程，1998）。由於苔蘚植物對礦質養分的選擇性吸收及各個離子吸附於苔蘚細胞部位的不同，則可能導致離子淋出量的差異，而使得苔蘚滲流水化學組成有所不同。Rieley *et al.* (1979) 的研究指出，當雨水穿過苔蘚層，其中的 K^+ 、 N 及 Ca^{2+} 會被吸收， Mg^{2+} 則被淋出，對於 NH_4^+ 、 NO_3^- 的吸收則依苔蘚種類有所不同。一般來說，苔蘚對 K^+ 是主動性的吸收，因而在體內維持穩定的含量。而據Li and Glime (1990) 的研究，雖然泥沼地所含 Ca^{2+} 量甚高，但生長在此生育地中的泥炭苔其 Ca^{2+} 含量卻較少，顯示泥炭苔對 Ca^{2+} 的選擇性吸收。

苔蘚對降水化學組成的變化亦降雨強度、頻度，及乾燥時間的長短有關。Wilson and Coxson (1999) 的研究結果顯示，當環境由乾燥回濕的時候，原本處於休眠狀態的苔蘚植物生理代謝作用重新啟動，使得流過苔蘚的滲流水中總有機碳（total organic carbon, TOC）及 K^+ 含量變多；而由不同時期降雨量與TOC及 K^+ 釋放量的關係可知，TOC及 K^+ 的釋放量與降雨量明顯呈現正相關，所以苔蘚植物改變雨水化學組成的程度與氣候狀況有著密切的關係。



▲ *Sphagnum palustre* (泥炭苔科)。

苔蘚植物對水分、養分的截留（Rincon and Grime, 1989）及利用（Virtanen *et al.*, 2000；Tyler *et al.*, 1995）與其形態及生理生態的特徵有密切的關係，所以具有不同種類的苔蘚植物對於生態系的生物地理化學循環自有不同的影響。據筆者於鴛鴦湖長期生態研究區針對東亞指葉蘚、絨蘚、卵葉羽蘚、檜苔、泥炭苔此5種苔蘚進行滲流水之試驗發現，此5種苔蘚植物均可截留 Na^+ 、 K^+ 及 Mn^{2+} ，但不同種類苔蘚對 $NO_3^- - N$ 及 $NH_4^+ - N$ 的截留能力不同，如東亞指葉蘚截留 $NO_3^- - N$ 的能力最高，而檜苔對 $NH_4^+ - N$ 的截留則較佳，另外， H^+ 、 Ca^{2+} 及 tN 有自部分苔蘚層釋出之現象。此結果顯示地表苔蘚植物分布的不均會造成土壤離子輸入量的空間異質性。

四、環境污染之生物性指標

由於苔蘚植物特殊的型態構造與生物學特性使其對空氣污染物（如二氧化硫、氟化氫、一氧化氮等）的反應相當敏感，所以苔蘚植物常常被當作空氣污染的生物性指標



▲ *Sphagnum palustre* (泥炭苔科)。

(bioindicator)，因而空氣污染與苔蘚植物之相關研究亦有許多報告可供參考 (Bates, 1993; Bharali and Bates, 2002)。

當大氣中過多的氮、硫隨著雨水以酸沈降的形式進入生態系，將使得苔蘚植物的生長受到抑制 (Salemaa *et al.*, 2004)，而苔蘚植物體養分含量 (K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+}) 亦會降低 (Farmer *et al.*, 1991)。據Pearce等人 (2003) 及Wynn and Woodin (2001) 的研究指出，每年每公頃10 kg的氮輸入為苔蘚植物的臨界負荷量 (critical load)，超過此門檻值將不利於苔蘚的生長。但此臨界負荷量並非絕對值，除需視各個生態系之特質而有所調整外，其他離子 (如磷) 的含量亦會左右生態系對過量氮沉降之承受度，一般來說，當磷的可利用率提高時，氮的負荷量將會降低 (Makipaa, 1998)。而植物體中氮磷濃度的比例 (N/P) 會影響其分解速率，植物體的氮磷比愈高，其分解速率越快，所以過多的氮輸入可能會使得原本累積碳素功能甚強的森林生態系轉變為碳素釋放的來源，導致溫室效應加劇。



▲ 苔蘚地墊下的滲流水收集器。

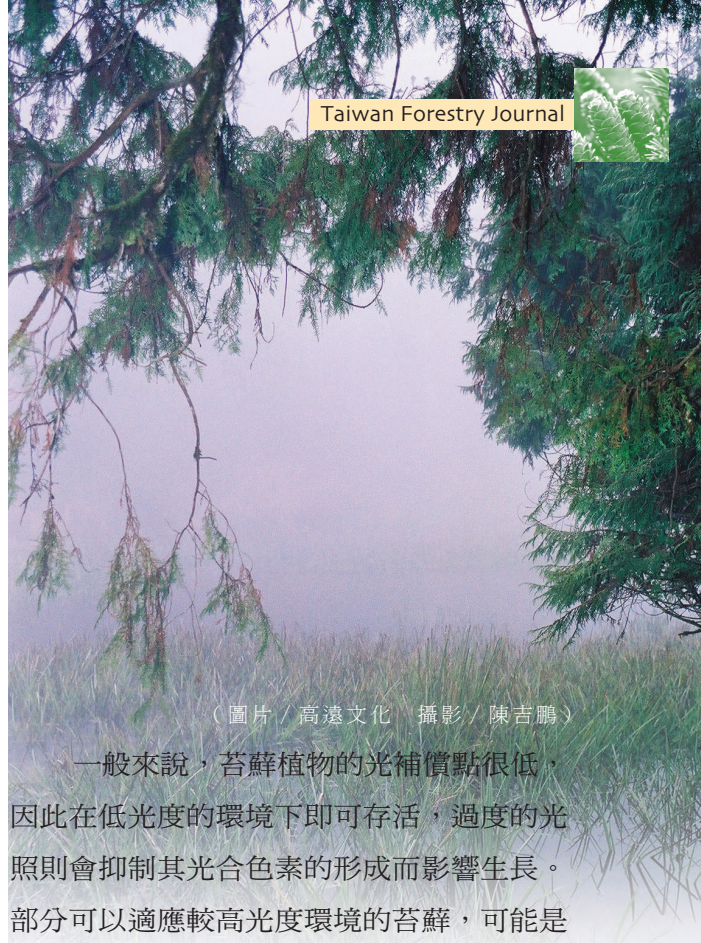
Stephenson *et al.* (1995) 研究溪流酸鹼度對水生苔蘚植物群落的影響發現，苔蘚物種數的減少與溪水pH值的降低有顯著正相關，當溪水pH降至3.15時，已經沒有苔蘚植物可生長於此溪流中。不同於一般苔蘚植物，生長在泥炭地 (peat) 中的泥炭苔向來表現出喜酸的特性，其分佈狀況往往可反應微環境基質的酸鹼梯度 (Bragazza and Gerdol, 2002)。不過，雖然泥炭苔喜歡生長在較酸的環境，但是過度的酸化仍會抑制其生長 (Rochefort and Vitt, 1990)。

重金屬污染的環境壓力亦不利於苔蘚植物的生長。當重金屬離子進入苔蘚植物體內後，通常會累積在細胞內部、細胞外部及細胞間隙中 (Brown, 1982)，因而影響其他養分離子的分佈，也因此暴露在重金屬污染環境中的苔蘚植物往往生長狀況不良

(Samecka-Cymerman and Kempers, 1998; Fernandez *et al.*, 2002; Couto *et al.*, 2004)。同樣處於污染環境中，苔蘚植物體內的重金屬（鐵、鋅、錳、銅、鎳、錫、鉛）含量較其他維管束植物為高，銅的含量甚至高達8-10倍，顯示苔蘚植物對於重金屬離子的吸附作用甚強 (Salemaa *et al.*, 2004)。據Vázquez等人 (1999) 的研究，當重金屬離子進入苔蘚體內，會改變細胞膜的通透性而使得原本存在於細胞內部的 K^+ 釋出，且重金屬離子取代細胞外 Mg^{2+} 的鍵結位置而導致苔蘚植物流失 Mg^{2+} 。但並不是所有苔蘚植物的反應皆如此，因為重金屬離子對不同種類苔蘚的親和能力並不一致。此外，藉由乾沉降進入苔蘚層之中的重金屬離子不一定與細胞鍵結，有時候僅沾附於植物體的表面，可能會隨著降水的淋洗而離開植物體表面 (Zechmeister *et al.*, 2003)。

五、苔蘚與森林生物多樣性

臺灣的苔蘚植物種類非常豐富，目前記錄到的蘚類 (liverwort) 植物有487種，而苔類 (moss) 植物高達900種以上 (林善雄, 2000)。影響苔蘚植物分佈與生長的环境因子很多，包括非生物因子與生物因子兩大部分。非生物因子除了水分與養分外，光線、溫度與基質的影響亦不可忽視；而生物因子中則包括苔蘚植物與維管束植物的交互作用 (如競爭、互利)、苔蘚植物本身對於族群密度的調整方式、還有其生長策略的差異等等，皆為重要之影響因子。



(圖片 / 高遠文化 攝影 / 陳吉鵬)

一般來說，苔蘚植物的光補償點很低，因此在低光度的環境下即可存活，過度的光照則會抑制其光合色素的形成而影響生長。部分可以適應較高光度環境的苔蘚，可能是由於本身的耐旱能力較強，也可能是因為微環境因子的調節 (如維管束植物的遮蔭、較高的濕度等) 緩和了強光的直接傷害所致 (Busby *et al.*, 1978)。苔蘚植物的溫度界限主要是指其光合作用的溫度範圍，一般說來最適溫度介於5-20°C，但其範圍則依苔蘚種類及其含水量而有所變動。

影響苔蘚分佈與生長的环境因子可從不同的尺度來討論。大尺度以氣候條件及歷史因素的影響最為重要。縮小尺度來說，地理環境的差異 (Berg *et al.*, 2002)、土地利用的強度 (Zechmeister *et al.*, 2003)、森林的年齡及結構 (Lesica *et al.*, 1990; Humphrey *et al.*, 2002) 等因子則更為突顯。而若以微環境的尺度來看，生長基質的多樣與否 (Mcalister, 1995)、光線及濕度的變化 (Berg *et al.*, 2002) 則成為極關鍵之影響的因子。

苔蘚植物可生長於岩石、土壤、朽倒木等種種基質之上。據Guo and Berry (1998) 研究苔蘚物種豐富度與其生物量之間的關係已知，在均質的微環境中，物種豐富度與生物量可能呈現正相關、負相關或沒有關係，但當環境的異質性增加，將會使得物種豐富度與生物量之間的關係呈現單一波峰 (unimodal or hump-shaped) 的曲線關係。也因此，增加森林中生長基質的多樣性，如朽木、老樹殘株、倒木折枝、木質殘塊等等，可增加地被型苔蘚的物種豐富度 (Kennedy and Washington, 2001; Kimmerer and Young, 1996; Jonsson and Esseen, 1990)；而複雜的林冠結構與樹幹胸高直徑的增加，則均有利於附生性苔蘚植物物種豐富度及生物量 (Acebey *et al.*, 2003; Kantvilas and Jarman, 2004)。

苔蘚群落常常是許多不同種類及生活型的鑲嵌體，所以一般來說苔蘚植物間的競爭關係並不明顯；甚至因為群聚混生的生長方式更有利於水分與養分的截留，反而使生長於其中的苔蘚植物皆可受惠 (McAlister, 1995)。但Zamfir and Goldberg (2000) 有不同的看法，他們認為苔蘚植物群落正如同人類社會的人口壓力，亦有密度過高的問題；而面對密度過高的生長壓力，苔蘚植物自有其控制群落密度的方式。例如就Okland and Okland (1996) 的觀查發現，塔苔可藉由減少分枝的方式來減緩高密度的生長壓力。而據Rincon and Grime (1989) 的研究可知，不同種類的苔蘚植物對於生長策略

(增加個體數、增加生物量、增加莖的長度) 的選擇亦有所不同。而若以森林生態系中各植物種類的關係來說，維管束植物與苔蘚植物對水與養分的競爭，可能不利於苔蘚植物的生長 (Virtanen *et al.*, 2000)，不過Sedia and Ehrenfeld (2003) 則指出其兩者間的競爭關係並非絕對；更甚者，苔蘚植物的地墊可提供維管束植物種子良好的生長環境，而有利於林分的更新 (Parker *et al.*, 1997)。據筆者的觀察，地被苔蘚地墊的確可為種子著床生長的生育地，但兩者間是否存在競爭或共生之關係仍有待進一步的研究。🌿

參考文獻 (請逕洽作者)



(圖片 / 高遠文化 攝影 / 陳吉鵬)