

季风常绿阔叶林不同恢复阶段 附生维管植物多样性及分布

李帅锋¹, 苏建荣^{1*}, 刘万德¹, 张志钧¹, 刘庆云², 李忠文³

(1. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 国家林业局资源昆虫培育与利用重点实验室, 昆明 650224;
2. 云南省普洱市林业科学研究所, 云南 普洱 665000; 3. 云南省普洱市自然保护区管理处, 云南 普洱 665000)

摘要:通过对云南普洱地区不同恢复阶段(恢复15年、30年和原始林群落)季风常绿阔叶林群落内附生维管植物的调查,分析了不同恢复阶段附生维管植物的物种丰富度、多度、分布和相似性关系,并探讨附生维管植物与宿主的关系。结果表明:(1)在0.81 hm²的调查样地中,共发现附生维管植物3 116株(分属9科20属22种);(2)原始林中附生维管植物的物种丰富度(17种)要显著高于恢复30年(7种)和15年(5种)群落;(3)原始林与不同恢复阶段群落中附生维管植物的物种组成有显著不同,恢复15年群落中的附生植物主要由蕨类植物组成,兰科植物是原始林附生植物的主要物种组成,有些物种仅出现在原始林中,可以作为季风常绿阔叶林恢复程度的指示物种;(4)原始林附生维管植物的多度要显著高于恢复阶段;(5)3个群落类型中的附生维管植物在水平方向都为聚集分布,恢复15年群落主要分布在0~5 m,原始林中分布可达到20 m;(6)原始林中附生维管植物物种丰富度和多度与宿主的胸径之间存在显著正相关,而2个恢复阶段森林中不存在相关性。

关键词:多样性;分布;附生维管植物;不同恢复阶段;季风常绿阔叶林

中图分类号:S718.54

文献标识码:A

Diversity and Distribution of Vascular Epiphytes in Different Restoration Stages of Monsoonal Broad-leaved Evergreen Forest Communities

LI Shuai-feng¹, SU Jian-rong¹, LIU Wang-de¹, ZHANG Zhi-jun¹, LIU Qing-yun², LI Zhong-wen³

(1. Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Breeding and Utilization of Resource Insects, State Forestry Administration, Kunming 650224, China;
2. Forestry Research Institute of Pu'er Municipality, Pu'er 665000, Yunnan, China;
3. The Administrative Department of Pu'er Nature Reserve, Pu'er 665000, Yunnan, China)

Abstract: Vascular epiphytes are important components of species richness in monsoonal broad-leaved evergreen forest. Field data collection on vascular epiphytes was based on 0.81 hm² plot (including 9 subplots) in different restoration stages (community of 15 years restoration (15 a), community of 30 years restoration (30 a)) and primary monsoonal broad-leaved evergreen forest distribute in Caiyanghe Nature Reserve, Yixiang Township and Xinfang reservoir, Pu'er city, Yunnan, China. On the basis of analyzing vascular epiphytes species richness, abundance, distribution, similarity coefficient, the relationship between epiphytes and phorophytes was discussed. The results showed that: (1) 3 116 vascular epiphytes, belonging to 22 species in 20 genera and 9 families were recorded in all plots. (2) The diversity of vascular epiphytes was low in restoration stages (15 a, 5 spp. and 30 a, 7 spp.) compared to primary forest (17 spp.). (3) The composition of

收稿日期: 2010-11-06

基金项目: 中国林科院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目(CAFYB2008001、rircif201002M)

作者简介: 李帅锋(1982—),男,河南郑县人,博士生,主要从事南亚热带常绿阔叶林植被恢复研究。

* 通讯作者,研究员,博导,主要从事种群生态学和恢复生态学研究。

epiphytic species in primary forests and the stand in restoration stages differed markedly: 15a harboured no orchid species but more fern species and primary forest hold more orchid species. Probably the families occurring only in primary forest sites which the authors studied may be used as bioindicators to determine the degree of restoration in monsoonal broad-leaved evergreen forest. (4) The epiphyte abundance was also lower in restoration stages. The declines in species number and abundance as well as the differences in species composition were mainly due to the less diversified phorophyte structure and less differentiated microclimate in the disturbed and secondary vegetation compared to the primary forest. Sørensen coefficient between 15 a and primary forest was higher than that between 30a and primary forest. (5) The vascular epiphytes were clumped horizontally in 3 community types. Vertically, vascular epiphytes of 15a were mainly distributed at 0~5 m and that of primary forest was up to 20 m. (6) Both the richness and abundance of vascular epiphytes species were significantly positively correlated with host tree size but no correlation existed for restoration stages.

Key words: biodiversity; distribution; epiphyte; different restoration stages; monsoonal broad-leaved evergreen forest

附生植物通常指生长在其它植物体(宿主)上而不吸取其营养,生活史的全部或者部分时期生长在空气中、不与地面接触的一类自养植物^[1-2]。全球的维管植物中大约有10%的物种属于附生植物^[3-4],主要分布在热带地区^[5],在某些热带雨林中可达到30%^[6]。附生植物是全球生物多样性的的重要组成部分^[7],对森林生态系统的水分和养分循环有重要的作用^[8-10],可以作为人类干扰和健康生态系统的指示植物^[11-12],由于森林生境微气候和宿主结构的差异,次生林和原始林中附生植物的多样性和物种组成显著不同^[6, 13]。附生维管植物的分布一般取决于宿主种类、树龄及微环境状况^[14],过去由于攀爬技术的限制,对附生植物在生态系统结构和功能中的作用未引起足够的重视^[1],随着技术手段的发展,对附生植物的调查现在已较为容易。

季风常绿阔叶林主要分布在我国的热带、亚热带,为重要的地带性植被类型,是热带季雨林、雨林向亚热带常绿阔叶林过渡的一种植被类型。目前,对季风常绿阔叶林内附生维管植物组成和分布的研究还极少,尤其是对不同恢复阶段附生维管植物的全面和深入研究还未见报道。云南省普洱地区是季风常绿阔叶林主要的分布地区之一,随着各种森林保护措施的出台,森林得以不断恢复,形成了不同恢复时期的季风常绿阔叶林群落,因此,该地区是研究季风常绿阔叶林不同恢复阶段中附生维管植物变化的理想场所。本文通过对普洱地区季风常绿阔叶林不同恢复阶段中附生维管植物的物种丰富度、多度、分布及与宿主关系变化的研究,以期对森林生态系统的经营管理和植被恢复提供科学依据。

1 研究地概况

研究区域位于云南省中南部的普洱市所辖依像

镇、翠云区和莱阳河自然保护区,地理位置为22°35'~22°45' N, 100°56'~101°6' E,海拔在1 200~1 600 m之间,处于滇南热带与南亚热带的分界和过渡位置,属亚热带高原季风气候,主要受印度洋西南季风暖湿气流影响,夏秋季多雨,冬春季干旱,干湿季分明,年降水量1 547.6 mm,雨水主要集中在5—10月,占全年降水量的87.3%,年平均蒸发量1 590 mm,相对湿度82%,年平均气温17.7℃,年日照时数2 122.9 h,≥10℃的积温为6 353.5℃。森林土壤为赤红壤。

季风常绿阔叶林是该地区主要的森林植被。由于森林距离城市及农村社区较近,常被砍伐作为薪炭或改造成茶园及农地等,因此当地季风常绿阔叶林形成了不同龄级的森林群落。研究区内季风常绿阔叶林恢复群落主要包括恢复15年、30年及原始林群落。

恢复15年群落主要分布在依像镇的大寨小平坝,海拔范围在1 400~1 500 m之间,坡位中上,坡度在18~25°之间,乔木层盖度在65%~70%之间,优势种为短刺栲(*Castanopsis echidnocarpa* A. DC.)、红木荷(*Schima wallichii* (DC.) Korthals)、杯状栲(*Castanopsis calathiformis* (Skan) Rehd. et Wils.),主要组成物种有小果栲(*Castanopsis fleuryi* Hick. et A. Camus)、母猪果(*Helicia nilagirica* Bedd)、华南石栎(*Lithocarpus fenestratus* (Roxb.) Rehd.)、香面叶(*Lindera communis* (Nees) Hk. f.)等;灌木层盖度在40%~50%之间,主要组成物种以乔木幼树为主,如杯状栲;草本层盖度在15%~25%之间,主要组成物种有毛果珍珠茅(*Scleria levis* Retz.)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica* (L. f.) Sm.)、山菅兰(*Dianella ensifolia* (Lam.) DC.)。

恢复30年群落主要分布在翠云区信房水库,海

拔范围在 1 350 ~ 1 370 m 之间,坡位中上,坡度在 20 ~ 25° 之间,乔木层盖度在 70% ~ 85% 之间,优势种为短刺栲、华南石栎、红木荷,主要组成物种有红花木樨榄 (*Olea rosea* Craib)、粗壮润楠 (*Machilus robusta* W. W. Sm.) 等;灌木层盖度为 65%,绝大多数为乔木树种的幼树、幼苗,以短刺栲等占优势;草本层盖度在 65% ~ 70% 之间,主要组成物种有毛果珍珠茅、狗脊蕨、芒萁 (*Dicranopteris pedata* (Houtt.) Nakaike) 等。

原始林主要位于莱阳河自然保护区,海拔范围在 1 250 ~ 1 600 m 之间,坡位中和中上,坡度在 5 ~ 12° 之间,乔木层盖度在 85% ~ 95% 之间,优势种主要为短刺栲、杯状栲、红木荷,主要组成物种有截头石栎 (*Lithocarpus truncatus* Rehd. et Wils.) 等;灌木层盖度在 60% ~ 65%,主要组成物种以乔木幼树为主;草本层盖度在 30% ~ 45%,主要组成物种是云南复叶耳蕨 (*Arachniodes henryi* (Christ) Ching)、毛果珍珠茅等。

2 研究方法

2.1 野外调查

分别选择季风常绿阔叶林采伐后恢复 15 年、30 年及原始林群落为研究对象。以空间代替时间的方法,在海拔 1 250 ~ 1 600 m 立地条件尽量一致的地段,采用典型取样法设置样地。每个群落类型设置重复样地 3 个(样地面积为 30 m × 30 m),共计样地 9 个,每个样地内设置 9 个 10 m × 10 m 乔木样方,调查内容:乔木样方对乔木进行每木检尺,对样地内 $DBH \geq 1$ cm、高度 ≥ 1.3 m 的所有木本植物,记录其物种名称、胸径、树高、冠幅和物候等;生境因子记录海拔、坡度、坡向、起源、历史及影响因素等立地因子。

附生维管植物调查主要通过双筒望远镜观察,结合取样杆与单绳攀爬技术^[15]。附生维管植物的离地高度主要是根据其附生的位置进行测量,距离地面较近的附生维管植物用测杆进行测量,附生植物的离地高度超过测杆测量范围的,根据其宿主的高度进行估测。部分附生维管植物的株数容易统计,如阳荷 (*Zingiber striolatum* Diels)、螳螂跌打 (*Pothos scandens* L.)、爬树龙 (*Rhaphidophora decursiva* (Roxb.) Schott)、白花线柱兰 (*Zeuxine parviflora* (Ridl.) Seidenf.) 等,而有些兰科 (Orchidaceae) 植物经常成片或成团附生在一起而很难区分株数,如石

斛属 (*Dendrobium* Sw.) 等。针对此类情况,则将相同种的一群与另外一群具有明显的边界区分成不同的株;不同种杂生在一起的,则分别统计。本文中附生维管植物的一株指的是附生维管植物的一个无性系克隆^[16]。本文按照 Benzing 的分类法将附生植物分为 4 种类型:1) 专性附生植物,即完全不与地面接触而在树木上度过整个生活周期;2) 半附生植物,即生活史的某个阶段与地面有联系^[5];3) 兼性附生植物,即在不同生境中偏向在树木上附生或在岩石等具有浅薄土壤的地生环境中生长;4) 偶发附生植物,即主要生长在地面上,仅偶然附生在活体基质上^[7, 16-17]。

2.2 数据处理及分析

2.2.1 物种组成 根据野外调查数据,统计不同恢复阶段附生维管植物科、属、种丰富度和多度及宿主的多度的基本情况。附生维管植物的物种丰富度以其物种数表示,多度以其株数表示。

2.2.2 分布 附生维管植物的水平分布分别以两种统计单位进行统计分析:一种是以每个 10 m × 10 m 小样方为统计单位,以附生维管植物在每个小样方中的株数为数据样本进行统计分析;另一种是以每株调查木为统计单位,以附生维管植物在每株调查木上的株数为数据样本进行统计分析^[16]。附生维管植物水平分布格局的判定为:1) 分布类型的理论拟合,用 Kolmogorov-Smirnov 分布类型统计检验方法分别与随机分布、均匀分布进行拟合;2) 方差均值比(扩散指数法, $C = s^2/x$) 判断, $C = 1$, 判定为随机分布; $C < 1$ 为均匀分布; $C > 1$ 为聚集分布;然后采用 t 检验进行显著性判断。

附生维管植物的垂直分布,参考 Zotz 和 Schultz^[18] 和刘广福等^[16] 的方法从树木基部向上每隔 5 m 分段,区分不同的高度层次,统计每个高度层次出现的附生维管植物的物种丰富度及多度。

2.2.3 DCA 分析 以样地为单位统计每种附生维管植物多度,建立样地-物种矩阵,应用除趋势对应分析 (Detrended Correspondence Analysis, DCA) 法排序各群落附生维管植物的相对多度的分布和相关性。

2.2.4 相似性系数 不同恢复阶段与原始林之间附生维管植物的相似性用 Sørensen 指数: $CC = 2C / (S_1 + S_2)$, 式中, CC 为 Sørensen 指数; C 为两个类型中都出现的附生维管植物的物种数; S_1 和 S_2 分别对应于每个类型中出现附生维管植物的物种数。

2.3 数据分析

针对3种群落类型附生维管植物物种丰富度及多度之间差异分析使用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验。对附生维管植物的物种丰富度及多度与宿主进行相关性分析。文中所有数据的统计分析均在SPSS 17.0中进行,显著性水平为 $P < 0.05$ 。

3 结果与分析

3.1 附生维管植物的组成、丰富度及多度

在0.81 hm²的样地内共调查到附生维管植物3116株,分属9科20属22种,其中兰科植物最多,有9种,其次为水龙骨科(Polypodiaceae),4种,天南星科(Araceae)和骨碎补科(Davalliaceae)分别有2个物种。在所有附生维管植物中,石斛属和瓦韦属(*Lepisorus* Ching)分别有2个物种,其它各属物种均为1种。恢复15年、30年及原始林群落中附生维管

植物物种数分别为:5、7、17(表1),恢复15年群落中的附生维管植物全部为蕨类植物,其中瓦韦(*Lepisorus thunbergianus* (Kaulf.) Ching)的相对多度为84.8%;恢复30年群落中附生维管植物主要是由兰科植物组成,主要是大苞兰(*Sunipia scariosa* Lindl.),相对多度为59.14%,而蕨类植物的相对多度仅为0.34%;原始林中附生维管植物的主要组成物种为大苞兰、鼓槌石斛(*Dendrobium chrysotoxum* Lindl.)和疏花石斛(*Dendrobium henryi* Schltr.),相对多度分别为31.42%、30.68%和28.14%,附生蕨类植物有7种,相对多度为8.26%。原始林中附生维管植物的物种丰富度与多度均显著高于恢复15年与30年群落(见表1)。恢复15年与30年群落中的附生维管植物都为专性附生植物,原始林中除专性附生植物外,阳荷为偶发附生植物,金瓜核(*Dischidia esquirolii* (Lévl.) Tsiang)、螳螂跌打和爬树龙为半附生植物。

表1 不同恢复阶段附生维管植物的物种组成及多度

种类	科名	多度			附生类型
		15年	30年	原始林	
附生种子植物					
大苞兰	兰科 Orchidaceae	0	165	852	专性附生
鼓槌石斛	兰科 Orchidaceae	0	0	832	专性附生
疏花石斛	兰科 Orchidaceae	0	47	763	专性附生
鸢尾兰 <i>Oberonia iridifolia</i> Roxb. ex Lindl.	兰科 Orchidaceae	0	0	19	专性附生
大花钗子股 <i>Luisia magniflora</i> Z. H. Tsieng S. C. Chen	兰科 Orchidaceae	0	0	9	专性附生
螳螂跌打	天南星科 Araceae	0	0	5	半附生
阳荷	姜科 Zingiberaceae	0	0	3	偶发附生
麦穗石豆兰 <i>Bulbophyllum orientale</i> Seidenf	兰科 Orchidaceae	0	22	3	专性附生
爬树龙	天南星科 Araceae	0	0	1	半附生
金瓜核	萝藦科 Asclepiadaceae	0	0	1	半附生
白点兰 <i>Thrixspermum centipeda</i> Lour	兰科 Orchidaceae	0	19	0	专性附生
白花线柱兰	兰科 Orchidaceae	0	15	0	专性附生
长柄贝母兰 <i>Coelogyne longipes</i> Lindl.	兰科 Orchidaceae	0	10	0	专性附生
附生蕨类植物					
阴石蕨 <i>Humata repens</i> (L. f.) Diels	骨碎补科 Davalliaceae	0	0	83	专性附生
槲蕨 <i>Drynaria rigidula</i> (Kunze ex Mett.) J. Sm.	槲蕨科 Drynariaceae	0	0	47	专性附生
云南骨碎补 <i>Davallia cylindrica</i> Ching	骨碎补科 Davalliaceae	1	1	29	专性附生
狭叶瓦韦 <i>Lepisorus angustus</i> Ching	水龙骨科 Polypodiaceae	0	0	26	专性附生
半边铁角蕨 <i>Asplenium unilaterale</i> var. <i>unilateale</i>	铁角蕨科 Aspleniaceae	0	0	17	专性附生
膜叶星蕨 <i>Microsorium membranaceum</i> (D. Don) Ching	水龙骨科 Polypodiaceae	7	0	12	专性附生
瓦韦	水龙骨科 Polypodiaceae	106	0	10	专性附生
石韦 <i>Pyrrosia lingua</i> (Thunb.) Farwell	水龙骨科 Polypodiaceae	10	0	0	专性附生
光叶条蕨 <i>Oleandra musaeifolia</i> (Bl.) Presl	条蕨科 Oleandraceae	1	0	0	专性附生
物种丰富度		2.3 ± 0.67a	5.67 ± 0.33a	9.67 ± 1.76b	
多度		42 ± 24.1a	93 ± 6.51a	904 ± 180b	

注:表中同行数据后不同小写字母表示差异显著,相同小写字母表示差异不显著,±后的数值为标准误,单因素方差分析; $P = 0.05$ 。

3.2 附生维管植物相似性

3 种群落类型之间附生维管植物的相似性系数在 0.17~0.33 之间。恢复 15 年与 30 年群落之间相似性系数最小,为 0.17,共有物种为 1 种;恢复 15 年群落与原始林的共有物种为 3 种,相似性系数为 0.27;恢复 30 年群落与原始林的共有物种为 4 种,相似性系数最大,为 0.33。恢复 30 年群落的附生维管植物种类组成更接近于原始林群落。

3.3 附生维管植物与不同恢复阶段 DCA 分析

在 3 种群落类型共 9 个样地附生维管植物 DCA 分析中,根据相对多度数据作出附生维管植物的 DCA 排序图(图 1),两轴累计信息量达到 88.55%。一般情况下,累计信息量在 70% 以上,事物的基本面貌就可以得到反映。从 DCA 排序图可以看出,可以将附生维管植物较为显现的分为 3 组,其中恢复 15 年群落有明显的区分,恢复 30 年群落与原始林有一定程度的重叠。

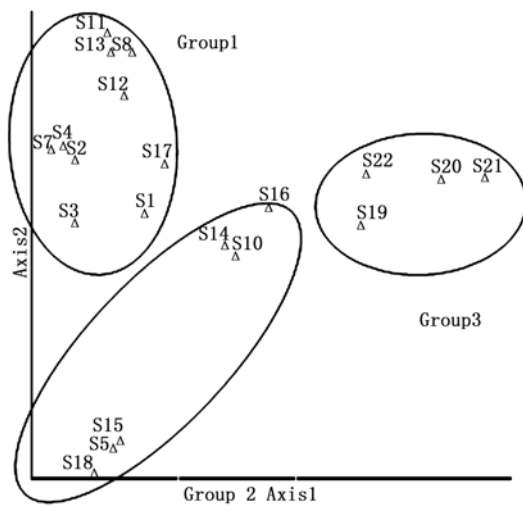


图 1 不同恢复阶段群落附生维管植物 DCA 排序

3.4 附生维管植物的分布

以小样方中的附生维管植物株数为数据样本进

行统计,结果表明:附生维管植物在恢复 15 年、30 年和原始林群落分布格局相同,即 3 种群落类型中的附生维管植物均不属于随机分布,也不属于均匀分布,而是属于聚集分布($C > 1, P < 0.05$)。

以每株宿主调查木的附生维管植物株数为统计单位,与以小样方为统计单位的结果相同,即 3 种群落类型中的附生维管植物均不属于随机分布,也不属于均匀分布,而是属于聚集分布($C > 1, P < 0.05$)。恢复 30 年群落中每个宿主上株数大于 50 的附生维管植物只有大苞兰,而原始林中每个宿主上株数大于 50 的附生维管植物有大苞兰、疏花石斛和鼓槌石斛,这些物种常成片聚集分布在宿主上。3 种森林类型内附生维管植物的分布格局检验结果如表 2。

不同恢复阶段群落中附生维管植物的物种丰富度及多度在垂直分布上有明显不同(图 2),恢复 15 年群落中附生维管植物仅在群落的 0~5 m 分布,恢复 30 年群落附生维管植物分布的高度可达 10 m,而原始林中附生维管植物垂直分布最高,可达乔木树高的 20 m 位置。

3.5 附生维管植物与调查木及宿主关系

恢复 15 年、30 年及原始林群落中,附生维管植物宿主/调查木的比例分别为 0.62%、1.28% 和 1.67%,原始林中宿主/调查木的比例要大于恢复阶段。

恢复 15 年与 30 年群落中附生维管植物的物种丰富度及多度与宿主胸径之间无显著相关,而原始林中附生维管植物物种丰富度及多度与宿主胸径之间存在着显著正相关(图 3)。原始林中附生维管植物物种丰富度与宿主胸径之间的相关性要大于多度与宿主胸径之间的相关性。原始林中宿主的胸径越大,其附生的维管植物物种数和个体数量就越多。

表 2 不同恢复阶段附生维管植物的分布格局检验

恢复阶段	统计单位	与泊松分布相比,		C 值	t 检验结果, P 值
		Kolmogorov-Smimov 检验, P 值	与均匀分布相比, Kolmogorov-Smimov 检验, P 值		
15 年	以 10 m × 10 m 为单位	$P < 0.001$	$P < 0.001$	17.53	0.017
	以宿主为单位	$P < 0.05$	$P < 0.05$	3.01	0.001
30 年	以 10 m × 10 m 为单位	$P < 0.001$	$P < 0.001$	38.39	0.012
	以宿主为单位	$P < 0.001$	$P < 0.001$	20.68	0.001
原始林	以 10 m × 10 m 为单位	$P < 0.001$	$P < 0.001$	327.08	0.008
	以宿主为单位	$P < 0.001$	$P < 0.001$	325.97	0.006

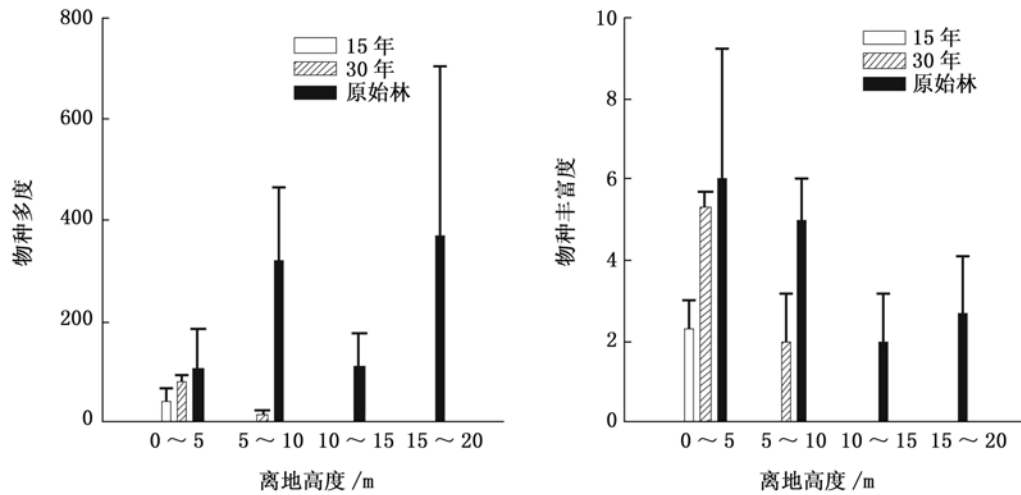


图2 不同恢复阶段附生维管植物在不同高度层次的分布

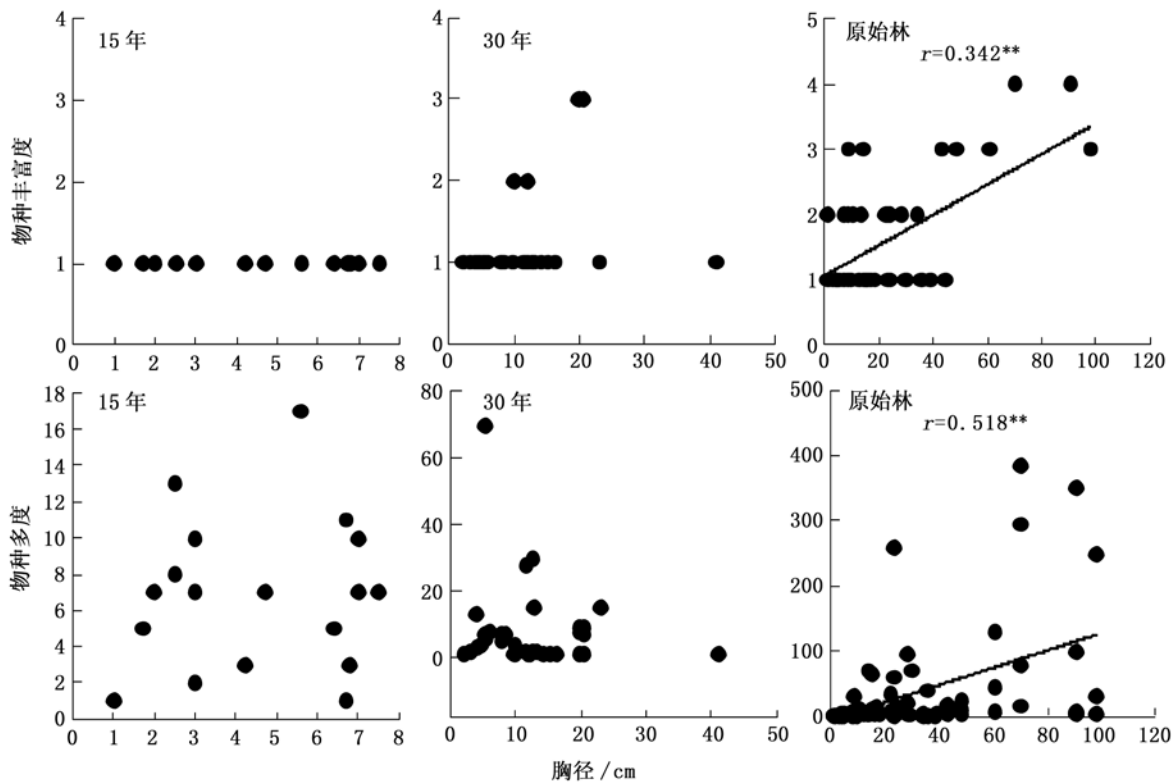


图3 附生维管植物丰富度、多度与宿主胸径的相似性 (** $P < 0.01$)

4 讨论

4.1 附生维管植物物种丰富度及多度的变化

恢复早期的季风常绿阔叶林中附生维管植物的物种组成与原始林中有显著不同:恢复15年群落中附生维管植物仅有蕨类植物;到恢复30年群落中,主要以兰科植物为主;原始林中附生维管植物的

势类群为兰科植物,物种组成与附生方式比恢复阶段更为丰富和多样性。这是因为恢复过程中,森林高度往往比原始林要低,导致林内光照较强,温度较高,群落的微生境不利于附生植物的生存;而原始林则更适宜附生植物的生存^[2]。季风常绿阔叶林的附生维管植物主要以兰科植物为主,这是因为季风常绿阔叶林在生态特征和区系组成上介于热带季雨林

与亚热带常绿阔叶林之间^[19],原始林中保留了许多热带雨林的成分,而热带雨林的附生维管植物一般以兰科植物为主^[2,7,20],因此群落内优势附生植物与热带雨林接近。季风常绿阔叶林内附生维管植物物种丰富度小于热带雨林,如海南霸王岭 0.6 hm² 面积的热带季雨林内出现 15 种附生兰科植物^[7];与印度 Varagalaier 地区的热带常绿林内附生维管植物物种丰富度接近^[14]。亚热带常绿阔叶林的附生维管植物主要是以蕨类植物为主^[8],与恢复 15 年群落物种组成一致。

原始林中附生维管植物物种丰富度和多度都要显著高于恢复阶段,尤其是兰科植物,这是因为在生长环境和种群受破坏后,附生兰科植物难以迅速恢复,因为附生兰科植物对附生环境要求严格,生长缓慢,每个生长轴 1 年中仅产生 1 个芽,需要较长时间才能进入成熟繁育期^[20-21],刘广福等对海南岛不同热带林内附生兰科植物的研究也证实了这一点^[7]。恢复阶段受影响最大的是中生的和耐荫的附生维管植物,而耐旱的种类较少受到影响^[22],恢复 15 年群落中,附生维管植物只有蕨类植物,如瓦韦等,适合恢复初期较为干旱的微环境;群落经过 30 年的恢复,群落环境相对已接近原始林群落,兰科附生植物开始大量出现。附生植物中的阳荷、金瓜核、螳螂跌打、爬树龙、阴石蕨(*Humata repens* (L. f.) Diels) 和 槲蕨(*Drynaria rigidula* (Kunze ex Mett.) J. Sm.) 及一些兰科植物等局限存活在原始林中,这些物种可以作为季风常绿阔叶林恢复状态的指示物种,这些附生维管植物更容易存活在湿润的微环境中^[23]。

4.2 附生维管植物分布变化

恢复 15 年、30 年及原始林群落中附生维管植物的水平分布都为聚集分布,这是因为附生维管植物中的瓦韦、大苞兰、石斛常为丛生型植物,这种生长型特点可能更易于聚集附生,因为容易散布在相邻位置而形成聚集分布^[16]。墨西哥的松栎林(Pine-oak forest)中的附生维管植物也是聚集分布^[6],巴拿马的低地森林中的附生维管植物在棕榈树上呈聚集分布^[24],这说明附生维管植物在不同地区多呈现出聚集分布。在不同恢复阶段中附生维管植物一般在垂直分布方向上呈现出明显的空间分布差异,宿主的底物水分状况、树皮稳定性及树皮的粗糙性能影响到附生植物的定居^[25]。恢复 15 年群落附生维管植物主要分布在离地 0~5 m 的高度,这是因为林内乔木正处于生长期,0~5 m 处的树干树皮附生植

物更容易存活,因为基部的树皮更加粗糙,水分含量更多。原始林中的兰科植物附生位置较高,因为原始林内湿度非常大,从地表至较高的层次水分均可以维持附生植物的生长。

4.3 附生维管植物物种丰富度和多度与宿主胸径关系变化

恢复阶段的附生维管植物的物种丰富度和多度与宿主胸径之间并不存在显著的相关关系,而原始林中则存在着显著的正相关关系,这也说明附生维管植物的恢复过程是一个长期的过程,森林的砍伐移除了附生维管植物的宿主,减少了附生植物的种子供给,阻隔了一部分附生植物的扩散,同时也极大地破坏了群落适应的生境^[6],如兰科的一些物种,种子扩散、萌发及幼苗定居都能限制这些物种的分布^[26]。附生维管植物与群落中乔木的生长紧密联系在一起,只有群落中出现较多的大树,附生维管植物的物种丰富度和多度也会随之增加,因为大树可以提供更多的时间利于附生植物定居,同时提供更大面积的树皮为繁殖体定居提供潜在的空间^[12,24]。本文研究结果也证明了群落内大径级树木的存在有利于附生植物的定居。多数附生植物对特定宿主类群具有一定的偏好^[25],因为附生植物的生长和定居是一个缓慢的过程,生境稳定性是附生植物定居的重要因素^[27],原始林中大树生长时间更长,为附生植物提供了更复杂、充足和稳定的生境,同时大树上原有的附生维管植物可以继续提供种子繁殖,大树树干苔藓植物的累积可以提高附生植物的定居成功^[24],本文也表明长时间的恢复比短时间的恢复更有利于附生植物的定居和繁殖。

参考文献:

- [1] 刘文耀, 马文章, 杨礼攀. 林冠附生植物生态学研究进展[J]. 植物生态学报, 2006, 30(3): 522-533
- [2] Benavides A M, Duque A J, Duivenvoorden J F, et al. A first quantitative census of vascular epiphytes in rain forests of Colombian Amazonia[J]. Biodiversity and Conservation, 2005, 14(3): 739-758
- [3] Ozanne C M P, Anhuif D, Boulter S L, et al. Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies[J]. Science, 2003, 301(5630): 183-186
- [4] Hsu R, Wolf H D. Diversity and phylogeography of vascular epiphytes in a tropical-subtropical transition island, Taiwan[J]. Flora, 2009, 204(8): 612-627
- [5] Nieder J, Prosperí J, Michaloud G. Epiphytes and their contribution to canopy diversity[J]. Plant Ecology, 2001, 153(1/2): 51-63
- [6] Wolf J H D. The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico[J]. Forest

- Ecology and Management, 2005, 212(1/3): 376–393
- [7] 刘广福, 臧润国, 丁 易, 等. 海南霸王岭不同森林类型附生兰科植物的多样性和分布[J]. 植物生态学报, 2010, 34(4): 396–408
- [8] 徐海清, 刘文耀. 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[J]. 生物多样性, 2005, 13(2): 137–147
- [9] Nadkarni N M. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems[J]. American Zoologist, 1994, 34(1): 70–78
- [10] Nadkarni N M, Matelson T J. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a neotropical montane forest, Costa Rica [J]. Biotropica, 1992, 24(1): 24–30
- [11] Nadkarni N M, Solano R. Potential effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach[J]. Oecologia, 2002, 131(4): 580–586
- [12] Barthlott W, Schmit-Neuerburg V, Nieder J, et al. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes[J]. Plant Ecology, 2001, 152(2): 145–156
- [13] Marín A C, Wolf J H D, Oostermeijer J G B, et al. Establishment of epiphytic bromeliads in successional tropical premontane forests in Costa Rica[J]. Biotropica, 2008, 40(4): 441–448
- [14] Annelvam J, Parthasarathy N. Diversity and distribution of herbaceous vascular epiphytes in a tropical evergreen forest at Varagaliar, Western Ghats, India [J]. Biodiversity and Conservation, 2001, 10(3): 317–329
- [15] Wolf J H D, Gradstein S R, Nadkarni N M. A protocol for sampling vascular epiphyte richness and abundance [J]. Journal of Tropical Ecology, 2009, 25(2): 107–121
- [16] 刘广福, 丁 易, 臧润国, 等. 海南岛热带天然针叶林附生维管植物多样性和分布 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(11): 1283–1293
- [17] Benzing D H. Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota[M]. Cambridge UK: Cambridge University Press, 1990, 31–42
- [18] Zotz G, Schultz S. The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama—species composition and spatial structure[J]. Plant Ecology, 2008, 195(1): 131–141
- [19] Zhu H, Shi J P, Zhao C J. Species composition, physiognomy and plant diversity of the tropical montane evergreen broad-leaved forest in southern Yunnan[J]. Biodiversity and Conservation, 2005, 14(12): 2855–2870
- [20] Zotz G. Demography of the epiphyte orchid, *Dimerandra emarginata*[J]. Journal of Tropical Ecology, 1998, 14(6): 725–741
- [21] Schmidt G, Zotz G. Inherently slow growth in two Caribbean epiphytic species: A demographic approach[J]. Journal of Vegetation Science, 2002, 13(4): 527–534
- [22] Werner F A, Gradstein S R. Seedling establishment of vascular epiphytes on isolated and enclosed forest in an Andean landscape, Ecuador[J]. Biodiversity and Conservation, 2008, 17(13): 3195–3207
- [23] Kreft H, Köster N, Küper W, et al. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador [J]. Journal of Biogeography, 2004, 31(9): 1463–1476
- [24] Laube S, Zotz G. Long-term changes of the vascular epiphyte assemblage on the palm *Socratea exorrhiza* in a lowland forest in Panama[J]. Journal of Vegetation Science, 2006, 17(3): 307–314
- [25] Callaway R M, Reinhart K O, Moore G W, et al. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions[J]. Oecologia, 2002, 132(2): 221–230
- [26] Ackerman J D, Sabat A, Zimmerman J K. Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation [J]. Oecologia, 1996, 106(2): 192–198
- [27] Hirata A, Kamijo T, Saito S. Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest[J]. Plant Ecology, 2009, 201(1): 247–254