云南哀牢山国家级自然保护区附生蕨类植物的多样性与附载植物的关系*

徐成东[1] 李雪玲[1] 冯建孟[2**]

([1]楚雄师范学院化学与生命科学系, 云南楚雄 675000; [2]大理学院农业与生命科学学院, 云南大理 671003)

摘 要 为了探讨附生蕨类植物多样性与附载植物的关系,调查了附载植物胸径、树高、枝下高及附载植物种类对附生蕨类植物多样性的影响。按照径级分别对不同径级下的附载植物的附生蕨类植物的多样性进行偏相关分析,并采用方差分析判断附载植物种类对附生蕨类植物多样性的影响。结果表明,附载植物树高和胸径与附生蕨类植物多样性之间存在明显正相关,附载植物的枝下高与附生蕨类植物多样性之间存在着明显的负相关,表明较低的枝下高有利于附生蕨类植物多样性的增加。附载植物种类对附生蕨类植物多样性具有重要的影响。

关键词 哀牢山; 附生蕨类植物; 多样性; 附载植物

中图分类号 S948.15 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)9-1858-05

Relationships between epiphyte ferns species diversity and their phorophytes in Mt. Ailao National Nature Reserve. XU Cheng-dong[1], LI Xue-ling[1], FENG Jian-meng[2**] ([1]*Department of Chemistry and Life Science, Chuxiong Normal University, Chuxiong* 675000, *Yunnan, China*; [2]*College of Agriculture and Life Science, Dali University, Dali* 671003, *Yunnan, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(9): 1858-1862.

Abstract: This paper investigated the effects of phorophytes diameter at breast height, plant height, height below twigs, and species diversity on the epiphyte ferns species diversity in Mt. Ailao National Nature Reserve. Partial correlation analysis was conducted on the epiphyte ferns species diversity in terms of a series of the intervals of phorophytes diameter at breast height, and variance analysis was made to evaluate the effects of phorophytes species composition on the species diversity of epiphyte ferns. The results showed that the epiphyte ferns species diversity had significant positive correlations with phorophytes diameter at breast height and plant height, but had negative correlation with the height below twigs of phorophytes, which suggested that a lower height below the twigs of phorophytes benefited the species diversity of epiphyte ferns. Phorophytes species composition had strong effects on the species diversity of epiphyte ferns.

Key words: Mt. Ailao; epiphyte ferns; species diversity; phorophyte.

附生植物的生态学研究是目前国内外比较受关注的研究领域之一,山地常绿阔叶林附生蕨类植物对生态系统中物质、能量的平衡以及生物多样性的维系等方面发挥着重要的作用,相关研究已经成为目前国际生态学研究领域的热点问题(Nadkarni *et al.*,2001; Lowman,2001)。以各种附生植物及其枯落物为主体的附生物质,是热带、亚热带和温带山地森林重要的组成部分。附生物质的存在,不仅使山地森林生态系统具有很高的生物多样性和生物量,而且维系着生态系统的养分与水分平衡、生物地球化学循环以及较高的生产力(Lowman,2001)。过去的研究在附生植物的区系、生态学特征及其生态功能等方面取得了令人瞩目的成就(Roberts *et al.*, 2005; Pypker *et al.*,2006a,2006b)。

在中国,过去对附生植物的研究主要集中在附生苔藓、蕨类、地衣和种子植物的物种鉴定和有关附生植物区系地理分布方面,这些开拓性的研究工作,为进一步探索和揭示附生植物的生态特征及其生态效应奠定了坚实的基础。近年来,附生植物在森林

* 国家自然科学基金项目(30760040)和云南省基础研究计划项目(2008CD218 和 2010CD077)资助。

** 通讯作者 E-mail: fjm@pku.org.cn

收稿日期: 2011-03-15 接受日期: 2011-06-10

生态系统中的重要作用已开始逐渐引起有关学者注意,并开展了有关附生植物多样性、生物量、养分和水分含量的研究,将其生态学意义提高到生态系统层面上(刘文耀,2000)。同时,对附生植物的生物量、多样性及其分布规律也进行了一定的研究(曹同和郭水良,2000; 郭水良和曹同,2000a,2000b)。Liu 等(2000,2002)对山地湿性常绿阔叶林中的附生苔藓植物的分解速率、生态功能进行了研究。有关云南哀牢山山地湿性常绿阔叶林附生植物群落的物种多样性与空间分布特性也有相关的报道(徐海清和刘文耀,2005)。

滇中南哀牢山地区是古热带植物区系成分和东亚植物区系成分交错分布地带,不仅是云南,而且是全国蕨类植物多样性最为丰富的地区之一,加之其在植物区系上存在着较强的过渡性和复杂性,是区系分化的关键地区之一(徐成东,2007)。据笔者近 3 年的调查表明,仅哀牢山国家级自然保护区就有蕨类植物 48 科,118 属,446 种。其中附生蕨类植物 114 种,而常绿阔叶林内就有近 100 种(徐成东和陆树刚,2007)。因此,滇中南地区是研究山地常绿阔叶林附生蕨类植物的生态特征,物种多样性及其生态效应的理想地点。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

哀牢山国家级自然保护区位于云南省中部偏西,属于哀牢山脉中北段上部,总面积为 677 km^2。在气候上,研究区域东西坡分别受来自孟加拉湾西南季风和来自北部湾东南季风的双重影响,气候温凉湿润。哀牢山生态定位站的长期观测研究表明,哀牢山谷地年降水仅 1000 ~ 1150 mm,而在海拔达 2700 m 的地带,年降水则达到 1860 mm,水分十分充沛。在热量上,哀牢山国家级自然保护区年平均气温 11.3 ℃,最冷月平均气温(1 月)5.6 ℃,最热月平均气温(7 月)15.7 ℃,无霜期约 180 d,总体上气候相对温凉。在地质历史上,哀牢山山体是一个完整的构造实体,为断块上升的高中山,岩石是经过长期构造变动形成的变质岩系统。山顶部是残存的高原面,这里有南北向的山峰线,西侧为分水线(吴征镒,1983)。与气候、地形相一致,研究区域内的植被主要由哀牢山分别有热带北缘季雨林、南亚热带季风常绿阔叶林、中亚热带常绿阔叶林、中山湿性常绿阔叶林、针阔混交林、亚高山草甸和干热河谷稀树灌木草丛等地带性植被,此外,还有思茅松林和云南松林等次生植被(游承侠,1983)。其中常绿阔叶林是目前世界上面积最大、保存最完好的林区。

1.2 数据来源

根据植被类型、气候特点,同时考虑到空间分布的均匀性和连续性,选择群落类型具典型性,植被保护较好的山地作为样本采集点,也注意不同干扰程度下不同群落类型的样地调查,采集样点为哀牢山国家级自然保护区,采集时间为 2009 年 8 月 2—15 日。选择相对均一的坡面,调查相对原始的群落和不同干扰情况下的群落。在研究区域内进行每木调查,以一株附载乔木为一个样本进行调查取样,调查项目包括不同树种、不同胸径和不同树高的树木上附生蕨类植物种类、树高、枝下高与多度。其中,附生蕨类植物种类由本研究组中的蕨类植物专家鉴定获得,树高和枝下高则通过便携式测高器获得,多度则以每木为单位,通过清点每种附生蕨类植物的个体数获得。为了保证统计学意义,在采样过程中,保证在把每种附载乔木,不同径级(10 cm 为 1 径级)、树高(2 m 为 1 分级单位)和枝下高(2 m 为 1 分级单位)的样本数控制在 7 个以上。原始数据经汇总,获得如下信息:以附载乔木为样本,共获得样本 301 个样本,其中枯立木样本 6 个。样本海拔在 2100 ~ 2450 m,共记录 29 种附生蕨类植物,分属于 9 科 18 属。其中,树高的最高值、最低值和均值分别为 30、3 和 15.5 m。胸径的最高值、最低值和均值分别为 2、150 和 29.7 cm。枝下高的最高值、最低值和均值分别为 1.5、30 和 12.3 m。整株附生蕨类植物种类的最高值、最低值和均值分别为 0、17 和 2.9 种。

根据植物群落中收集到的附生蕨类植物的物种组成信息,用每株乔木上采集到的物种数,即丰富度指数表示附生蕨类植物的物种多样性;附生蕨类植物的频度指的是各附生蕨类植物在采样过程中出现的次数,具体是通过统计各附生蕨类植物在各被采集乔木上出现的次数之和获得。本研究探讨附载植物胸径、树高、枝下高及附载植物种类对附生蕨类植物多样性的影响,并对未有分枝的乔木,假设其树高即为枝下高。

1.3 数据处理

排除胸径对分析结果的影响,按照径级分别对不同径级下的附载植物的附生蕨类植物的多样性进行分析,采用了方差分析方法判断附载植物种类对

附生蕨类植物多样性的影响。考虑到树高、胸径和枝下高之间可能存在一定的共线性,采用偏相关分析探讨上述因子对附生蕨类植物多样性的影响。

统计分析和作图主要通过 SPSS 统计软件包和 MS Excel 电子表格软件包实现。

2 结果与分析

2.1 附生蕨类植物的物种组成

通过对源数据的整理和统计,共记录 29 种附生蕨类植物,分属于 9 科 18 属。其中,出现频度最高的物种为小果蕗蕨(*Mecodium microsorum*),其次为鳞轴小膜盖蕨(*Araiostegia perdurans*)、书带蕨(*Vittaria flexuosa*)、柔毛水龙骨(*Polypodiodes amoena*)、蒙自拟水龙骨(*Polypodiastrum mengtzeense*)、二色瓦韦(*Lepisorus bicolor*)、狭带瓦韦(*L. stenistus*)、棕鳞瓦韦(*L. scolopendriniis*)和带瓦韦(*L. loriformis*),上述附生蕨类植物的出现频度均在 50 次以上。出现频度处于中等水平的主要包括汇生瓦韦(*L. confluens*)、篦齿蕨(*Metapolypodium manmeiense*)、弯弓假瘤蕨(*Phymatopteris malacodon*)、耿马假瘤蕨(*P. connexa*)、粤瓦韦(*L. obsure-venulosus*)、棕柄剑蕨(*Loxogramme duclouxii*)、胎生铁角蕨(*Asplenium indicum*)、节肢蕨(*Arthromeris lehmanni*)和波纹蕗蕨(*Mecodium crispatum*),其出现频度在均 48 ~ 10 次;出现频度较低的附生蕨类植物为大瓦韦(*L. macrosphaerus*)、剑叶铁角蕨(*Asplenium ensiforme*)、栗鳞假瘤蕨(*Phymatopsis albopes*)、中华剑蕨(*Loxogramme chinensis*)、漏斗瓶蕨(*Trichomanes naseanum*)、锡金锯蕨(*Micropolypodium sikkimensis*)、华东膜蕨(*Hymenophyllum barbatum*)和高山条蕨(*Oleandra wallichii*),上述物种的出现频度均在 10 次以下。源数据中,出现频度最低的为单行节肢蕨(*Arthromeris wallichiana*)、雨蕨(*Gymnogrammitis dareiformis*)、三出假瘤蕨(*Phymatopteris trisecta*)和薄叶卷柏(*Selaginella delicatula*),其出现频度均为 2 次。

2.2 附载植物胸径、高度对附生蕨类植物多样性的影响

附载植物胸径、高度与附生蕨类植物物种丰富度之间存在明显的相关性($r = 0.33$, $P < 0.001$; $r = 0.44$, $P < 0.001$),并随着附载植物胸径、高度的增加,附生蕨类植物的物种丰富度呈明显增加趋势。这意味着,附载植物胸径和高度是不可忽视的重要影响因子,附生于较小胸径、较低高度的附载植物上的附生蕨类植物物种多样性较为贫乏,而较大胸径、较高高度附载植物上的附生蕨类植物多样性则较为丰富。

2.3 附载植物枝下高对附生蕨类植物多样性的影响

通过对附载植物枝下高与相应的附生蕨类植物物种丰富度的偏相关分析,发现附载植物枝下高与附生蕨类植物多样性之间存在着密切的联系($r = -0.39$, $P < 0.001$),并随着附载植物枝下高的增加,附生蕨类植物的物种丰富度呈明显的单调递减趋势。也就是说,枝下高较高的附载植物,其附生蕨类植物的多样性相对较为贫乏,反之,附生蕨类植物的多样性则较为丰富。

2.4 附载植物种类对附生蕨类植物多样性的影响

本研究通过每木调查,共记录 29 种附生蕨类植物,分属于 9 科 18 属。通过对不同径级附载植物所拥有的附生蕨类植物多样性的分析,表明,在不同的径级附载植物组分中,附载植物景东石栎(*Lithocarpus chintungensis*)、露珠杜鹃(*Rhododendron irroratum*)、马缨花(*Rhododendron delavayi*)、米饭花(*Lyonia ovalifolia*)、木果石栎(*L. xylocarpus*)、腾冲栲(*Castanopsis wattii*)和圆叶米饭花(*L. doyonensis*)所拥有的附生蕨类植物的多样性均高于其他附载植物(表1)。从附载植物共有的科属种数目来看,壳斗

表 1 不同附载植物径级下附生蕨类植物的多样性

Table 1 Species richness of epiphytic fern at different diameter groups of phorophytes

径级 (cm)	主要附载植物树种及其附生蕨类植物多样性的均值
<5	绿叶润楠 *Machilus viridis* (2), 马缨花 (1.3), 圆叶米饭花 (1), 小花山茶 *Camellia forrestii* (1), 米饭花 *Lyonia ovalifolia* (0.86)
5 ~ 10	景东石栎(4), 马缨花(3.2), 露珠杜鹃(1.2), 圆叶米饭花(1.2), 米饭花(1)
11 ~ 15	景东石栎(4), 马缨花(3.3), 腾冲栲(2.3), 圆叶米饭花(2.5), 露珠杜鹃(2)
16 ~ 20	腾冲栲(5), 景东石栎(4), 露珠杜鹃(2), 马缨花(2), 米饭花(1.6)
21 ~ 30	景东石栎(7), 米饭花(2), 圆叶米饭花(1.5), 细果冬青 *Ilex micrococca*(1), 小花山茶(0.67)
31 ~ 40	木果石栎(6.5), 黄心树 *Machilus bombycina* (2.6), 瑞丽鹅掌柴 *Schefflera shweliensis* (2), 圆叶米饭花(1.5), 大花八角 *Ilicium macranthum* (1)
41 ~ 50	木果石栎(8), 景东石栎(5.8), 瑞丽鹅掌柴(3), 总状山矾 *Symplocos botryantha* (1), 舟柄茶 *Hartia kwangtungensis* (2.5)
51 ~ 60	腾冲栲(8.2), 景东石栎(6), 木果石栎(3), 细果冬青(3), 小花山茶(2.4)
61 ~ 70	木果石栎(7), 黄心树(5), 细果冬青(4), 南亚枇杷 *Eriobotrya bengalensis* (3), 山樱花 *Prunus conradinae*(3)
>70	腾冲栲(9.8), 景东石栎(9.6), 腾冲栲(7.4), 木果石栎(7), 木果石栎(6.6)

表 2 基于附生蕨类植物物种多样性与胸径、附载树种的方差分析

Table 2 ANOVA on species richness of epiphytic fern and diameter, species of phorophytes

	Ⅲ 型平方和	*df*	均方	*F*	Sig.
校正模型	2318.462[a]	190	12.202	4.639	0.000
截距	1070.688	1	1070.688	407.071	0.000
树种	284.656	40	7.116	2.706	0.000
胸径	556.048	39	14.258	5.421	0.000
树种胸径	264.527	109	2.427	0.923	0.663
误差	289.325	110	2.630		
总计	5269.000	301			
校正的总计	2607.787	300			

科石栎属植物(*Lithocarpus*)、栲属植物(*Castanopsis*)、杜鹃花科的杜鹃属植物(*Rhododendron*)和南烛属植物(*Lyonia*)均拥有相对较为丰富的附生蕨类植物多样性。同时,方差分析也表明胸径和树种附生蕨类植物物种多样性均起着明显影响($P < 0.001$)(表 2)。

3 讨 论

通过野外立木采样,结合数据分析,探讨了附生蕨类植物多样性与附载植物的关系,研究表明,附载植物胸径与附生蕨类植物多样性之间存在着十分密切的联系,且随着附载植物胸径的增加,附生蕨类植物的多样性呈递增趋势,这一结果得到了相关研究结果的支持(徐海清等,2005)。表明,附载植物胸径与附生蕨类植物多样性之间存在的正相关关系,一方面意味着附生蕨类植物资源及其多样性主要集中在胸径较大的植物群体中,也就是说,对于附生蕨类植物资源的保护,应该特别关注胸径较大的附载植物,因为没有这些附载植物,也就没有附生蕨类植物的栖息地或附生空间。立木胸径往往意味着树龄的大小,从群落演替进程来看,较小胸径的立木主要出现于次生林,而胸径较大的立木则主要出现于天然原始林或老龄林,因此,对于附生蕨类植物的多样性的保护也同时更关注处于或接近演替顶极阶段的天然原始林或老龄林群落。

研究表明,在不同的附载植物胸径组分中,景东石栎、露珠杜鹃、马缨花、米饭花、木果石栎、腾冲栲和圆叶米饭花所拥有附生蕨类植物的多样性均高于其他附载植物,说明附载植物种类对附生蕨类植物多样性具有重要的影响,这一结果也得到了李苏等(2007)研究结果的支持。这表明,附载植物的表皮均较为粗糙,附生蕨类植物更倾向于附生于表皮粗糙的附载植物,这与附生蕨类植物的生境和生态特性是一致的。粗糙的表皮易于积累附载植物和环境中的枯死物或腐殖质,并成为附生植物赖以生存的能量和养分来源,同时,粗糙的附载植物表皮也易于附载植物发展根系,以获得必需的水分和养分。同时,在不同的径级组分中,随着组分平均胸径的增加,不同附载植物的附生蕨类植物多样性的离散度呈递增趋势,也就是说,随着组分平均胸径的增加,不同附载植物之间的附生蕨类植物多样性趋于一致或接近。这可能是因为,较小的胸径组分中,大多数附载植物处于幼龄阶段,只有一部分附载植物的表皮粗糙,大多数的附载植物表皮相对光滑,表皮粗糙的附载植物一般拥有相对丰富的附生蕨类植物,而表皮光滑的附载植物所拥有的附生蕨类植物多样性则相对贫乏,二者之间差异较大,数据离散度较高;但随着附载植物胸径的增加,大多数的附载植物的表皮均可能出现老化和开裂,在一定程度上,大多数附载植物均为附生蕨类植物营造了相对适宜的生境,因此,附生蕨类植物多样性趋于一致。

研究表明,附载植物的枝下高与附生蕨类植物多样性之间存在着明显的负相关关系,这意味着较低的枝下高有利于附生蕨类植物多样性的增加,如果枝下高较高,甚至无分枝,那么附生蕨类植物的多样性则相对贫乏。这也与附生蕨类植物的生态特性和生境要求是一致的。附生蕨类植物能量和养分来源主要来自于附载植物表体所积累的枯落物或腐殖质,除了表皮以外,树枝的杈口可以积累一部分的枯枝落叶和腐殖质,而且高度较低的树枝杈口有可能积累更多来自林冠的枯落物,成为附生蕨类植物生存的基质和养分来源。

致 谢 感谢中国科学院西双版纳植物园哀牢山生态站和景东县哀牢山无量山国家自然保护区管理局在野外工作中给予的大力支持。

参考文献

曹 同, 郭水良. 2000. 长白山主要生态系统苔藓植物的多样性研究. 生物多样性, **8**(1): 50-59.

郭水良,曹 同. 2000a. 长白山地区森林生态系统树附生苔藓植物群落分布格局研究. 植物生态学报, **24**(4): 442-450.

郭水良,曹 同. 2000b. 长白山森林生态系统树附生苔藓植物分布与环境关系研究. 生态学报, **20**(6): 924-931.

李 苏, 刘文耀, 王立松, 等. 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(5):445-455.
刘文耀. 2000. 林冠附生物在森林生态系统养分循环中的作用. 生态学杂志, **19**(2): 30-35.
吴征镒. 1983. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社.
徐成东, 陆树刚. 2006. 云南哀牢山国家级自然保护区蕨类植物区系地理研究. 西北植物学报, **26**(11): 2351-2359.
徐成东. 2007. 哀牢山蕨类植物. 成都: 西南交通大学出版社.
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**(2): 137-147.
游承侠. 1983. 哀牢山徐家坝地区的植被分类. 昆明: 云南科技出版社.
Liu WY, Fox JED, Xu ZF. 2000. Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan, South-West China. *Ecological Research*, **15**: 435-447.
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, SW China. *Journal of Tropical Ecology*, **18**: 527-548.
Lowman MD. 2001. Plant in the forest canopy: Some reflections on current research and future direction. *Plant Ecology*, **153**:39-50.
Nadkarni NM, Merwin MC, Nieder J. 2001. Forest canopies, plant diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, **3**: 27-40.
Pypker TG, Unsworth MH, Bond BJ. 2006a. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. Ⅰ. Laboratory measurements of water storage. *Canadian Journal of Forest Research*, **36**: 809-818.
Pypker TG, Unsworth MH, Bond BJ. 2006b. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. II. Field measurements at the branch and canopy scale. *Canadian Journal of Forest Research*, **36**: 819-832.
Roberts NR, Dalton PJ, Jordan GJ. 2005. Epiphytic ferns and bryophytes of Tasmanian tree-ferns: A comparison of diversity and composition between two host species. *Austral Ecology*, **30**: 146-154.

作者简介 徐成东,男,1964年生,博士,教授。主要从事植物学与植物生态学研究。E-mail: chtown@cxtc.edu.cn
责任编辑 王 伟