



• 研究报告 •

附生维管植物多样性及其与宿主特征的相关性：以哀牢山中山湿性常绿阔叶林为例

艾妍雨^{1,2}, 胡海霞^{1,2}, 沈婷^{3,4}, 莫雨轩¹, 杞金华⁵, 宋亮^{1*}

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, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 中国科学院昆明植物研究所山地未来研究中心, 昆明 650201; 4. 中国科学院昆明植物研究所红河山地未来研究中心, 云南红河 654400; 5. 云南哀牢山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 云南景东 676200

摘要: 附生维管植物对维持森林生态系统的生物多样性、碳储量、生态水文和养分通量有重要贡献。评估附生植物的多样性格局可以为其群落构建机制以及全球变化背景下附生植物的保护和资源利用提供依据。本文以哀牢山中山湿性常绿阔叶林 1.44 ha 塔吊样地中的附生维管植物为研究对象, 综合分析了 6 种优势乔木宿主植株上附生维管植物的物种丰富度(S)、系统发育多样性(PD)、系统发育结构及其与宿主胸径、树高和物种的相关性。结果表明: 哀牢山中山湿性常绿阔叶林 311 株优势乔木上共调查到 26 科 44 属 62 种附生维管植物。附生植物物种丰富度和系统发育多样性与宿主胸径和树高均呈极显著正相关($P < 0.001$)。标准化的系统发育多样性(SES.PD)与附生植物物种丰富度无显著相关关系, 随宿主胸径的增加而显著增加($P < 0.05$), 随宿主树高的增加而显著减小($P < 0.05$)。折柄茶(*Stewartia pteropetiolata*)上附生植物的物种丰富度与 PD 极显著低于其他宿主物种($P < 0.001$), 但 6 种宿主物种上附生植物的 SES.PD 无显著差异($P > 0.05$)。变色锥(*Castanopsis wattii*)和多花含笑(*Michelia floribunda*)上的附生植物系统发育结构呈发散状态, 木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)和折柄茶上的附生植物系统发育结构呈聚集状态, 其余宿主上的附生植物系统发育结构不明显。综上所述, 宿主特征包括宿主大小和物种的差异是维持附生维管植物多样性格局的关键, 这一结果可为今后从多维度、多角度解析附生维管植物多样性的格局及其维持机制奠定坚实基础。

关键词: 附生植物; 生物多样性; 系统发育; 宿主大小; 林冠塔吊; 亚热带森林

艾妍雨, 胡海霞, 沈婷, 莫雨轩, 杞金华, 宋亮 (2024) 附生维管植物多样性及其与宿主特征的相关性: 以哀牢山中山湿性常绿阔叶林为例. 生物多样性, 32, 24072. doi: 10.17520/biods.2024072.

Ai YY, Hu HX, Shen T, Mo YX, Qi JH, Song L (2024) Vascular epiphyte diversity and the correlation analysis with host tree characteristics: A case in a mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest, Ailao Mountains. Biodiversity Science, 32, 24072. doi: 10.17520/biods.2024072.

Vascular epiphyte diversity and the correlation analysis with host tree characteristics: A case in a mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest, Ailao Mountains

Yanyu Ai^{1,2}, Haixia Hu^{1,2}, Ting Shen^{3,4}, Yuxuan Mo¹, Jinhua Qi⁵, Liang Song^{1*}

1 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Centre for Mountain Futures, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

4 Honghe Center for Mountain Futures, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Honghe, Yunnan 654400

5 Ailaoshan Station of Subtropical Forest Ecosystem Studies, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Jingdong, Yunnan 676200

ABSTRACT

Aims: Vascular epiphytes have a significant contribution to maintaining biodiversity, carbon storage, ecological

收稿日期: 2024-03-01; 接受日期: 2024-04-26

基金项目: 国家自然科学基金(32171529)、云南省基础研究专项(202101AT070059)、云南省“兴滇英才支持计划”青年人才项目(YNWR-QNBJ-2020-066)和中国科学院西双版纳热带植物园“十四五”科技创新规划(E3ZKFF2B01; E3ZKFF7B01)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: songliang@xtbg.ac.cn

<https://www.biodiversity-science.net>

hydrology and nutrient flux in a forest ecosystem. Assessing the diversity pattern of epiphytes thus can provide a basis for community assembly mechanism, conservation and resource utilization of epiphytes in the context of global change. In this context, we aimed to analyze the species and phylogenetic diversity including the phylogenetic structure of vascular epiphytes, and their correlations with host characteristics in the subtropical evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Southwest China.

Methods: Using a built-in canopy crane, we observed 311 individuals of dominant host trees in the 1.44 ha permanent plot and recorded the occurrence of vascular epiphytes including host tree identity, diameter at breast height (DBH) and tree height. Afterward, species richness (S), phylogenetic diversity (PD) and phylogenetic structure (net nearest taxa index (NTI) and net relatedness index (NRI)) of vascular epiphytes and their correlation with DBH, height and species of host trees were evaluated.

Results: A total of 62 species of vascular epiphytes belonging to 26 families and 44 genera were found. Remarkably, significant positive correlations were found between the epiphyte species richness and PD with the host DBH and height ($P < 0.001$). No significant correlations were detected between standard phylogenetic diversity (SES.PD) and species richness. The species richness and PD of epiphytes in *Stewartia pteropetiolata* were significantly lower than in other host species ($P < 0.001$). However, SES.PD significantly increased with the increase in host DBH ($P < 0.05$) and decreased with the increase in host height ($P < 0.05$). The phylogenetic structures of epiphytes on the *Castanopsis wattii* and *Michelia floribunda* were divergent, while epiphytes on the *Lithocarpus xylocarpus* and *Stewartia pteropetiolata* were clustered. Epiphytes on the other host trees did not show any phylogenetic structural pattern.

Conclusion: Host tree characteristics, including host size and host species differences, are the key factors that maintain the diversity pattern of vascular epiphytes. These results can provide a solid foundation for future analysis of the pattern and maintenance mechanism of epiphyte diversity from multiple dimensions and perspectives.

Key words: epiphytes; biodiversity; phylogeny; host size; canopy crane; subtropical forest

附生维管植物是一种在其他植物上发芽和生根的非寄生植物(Benzing, 1990)。作为林冠附生物的典型代表, 附生维管植物物种约占全球所有维管植物物种的10%, 广泛分布于热带和亚热带森林(Zotz et al, 2021)。林冠附生植物丰富的物种组成、较高的生物量、独特的生理和形态特征, 并可通过提供复杂的结构和小尺度的微气候变化增加森林的异质性, 使得它们在整个生态系统的生物多样性维持、水分和养分循环、能量流动等方面具有不可替代的作用(刘文耀等, 2006; Van Stan II & Pypker, 2015; Ortega-Solis et al, 2017)。

生态系统中生物多样性的空间格局及形成机制是生态学和生物地理学领域的核心问题, 也是区域及全球生物多样性保护的理论基础(Gaston, 2000)。其中, 物种多样性格局是不同时空尺度上生态和进化过程共同作用的结果(Ricklefs, 1987)。环境过滤和种间关系确定了物种的现实生态位, 使多样化的生存环境中能容纳更多物种(Shrestha et al, 2018; Hu Y et al, 2022)。进化历史(包括生态位保守和历史气候)也是影响物种扩散和多样性格局的重要因素(王志恒等, 2009; Wang et al, 2012)。系统发育多样性(phylogenetic diversity, PD)是指一个区域群

落内所有物种的系统发育分支长度之和, 包含了物种间的系统发育关系与进化信息, 能较好地解释和预测区域或局域物种多样性的驱动过程(Faith, 1992; Webb et al, 2002; Gastauer et al, 2020; Yao et al, 2023)。系统发育多样性从进化和生态角度研究物种的组成、起源和演化, 可以指示当前群落中物种多样性形成可能的历史过程(Hardy & Senterre, 2007)。而系统发育结构是系统发育多样性的补充, 群落内共存物种的系统发育结构通常被用来反映特定的群落构建过程(陈博等, 2021)。系统发育聚集表明非生物因素(如环境过滤)可能占主导地位, 相反, 系统发育过度分散表明生物因素(如竞争)可能占主导地位(Gerhold et al, 2015)。此外, 物种多样性与系统发育多样性有明显的相关性, 但这种相关性的强度变化很大。当两个或两个以上的类群之间存在较大的进化距离时, 各类群的物种组成与系统发育多样性之间存在高度的正相关关系; 如果各类群的进化距离较小, 则上述相关性将较低(Pereira et al, 2021)。尽管系统发育多样性在群落多样性研究中的应用越来越普遍, 但基于系统发育的附生植物群落多样性的研究仍十分有限, 其系统发育多样性的决定因素尚不清楚(Pie et al, 2023)。为了全面了解附生

植物多样性, 有必要从物种和系统发育两个维度深入探讨附生植物多样性格局及其驱动因子。

目前对亚热带地区如中国西南地区附生植物的研究仍不充分, 附生植物在森林生物多样性保护和管理中也往往被忽视(Wang et al, 2017)。作为全球生物多样性保护热点区域的一部分, 哀牢山分布着目前我国面积最大、保存最完整的亚热带山地湿性常绿阔叶林(吴征镒, 1983)。同时, 哀牢山地区处于泛北极植物区和古热带植物区交汇区的南北交错过渡区和分界地带, 是研究云南植物区系的关键地区之一(朱华和闫丽春, 2009)。此前对该地区附生植物的研究主要基于地面调查(李苏等, 2007; 马文章等, 2008; Song et al, 2011)或少量宿主个体(徐海清和刘文耀, 2005), 无法对附生植物的多样性及其分布格局进行更精细、全面的审视。长期以来由于缺乏有效的设备或技术进入林冠层, 使得人们对森林冠层的认识还很局限(宋亮和刘文耀, 2013)。近期, 该地区建成的林冠塔吊为研究当地丰富的附生植物多样性提供了良好的硬件条件。附生植物对宿主的依赖是它们生存的基本特征, 如繁殖体通过一些粘附机制(繁殖体形态和大小、宿主树皮结构的适合度以及苔藓地衣菌落的持孢子能力)附着, 幼苗通过根毛附着, 成年植物通过根附着在宿主上(Tay et al, 2023)。附生植物的生长受宿主特征的影响, 其中宿主的大小和种类是最关键的指示性特征。宿主大小的增加使得附生植物定殖机率增加, 而宿主物种决定宿主性状(如树皮特性与冠层结构)的差异(Hirata et al, 2009)。因此, 本研究选取哀牢山地区典型森林塔吊样地中6种优势乔木的所有个体进行附生维管植物群落调查, 旨在探讨宿主物种、胸径和高度对附生维管植物群落的物种多样性、系统发育多样性和系统发育结构的影响, 以此评估宿主特征对附生植物群落构建的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区域

哀牢山位于云南省中部, 为云岭向南的延伸, 是云贵高原和横断山脉的分界线。该地区受到西南季风的影响, 具有干、湿季分明的特点。哀牢山亚热带常绿阔叶林塔吊样地位于哀牢山国家级自然保护区内。根据中国科学院哀牢山森林生态系统国

家野外科学观测研究站(以下简称哀牢山生态站)长期气象观测结果, 该区年均降水量1,947 mm, 年均蒸发量1,192 mm, 雨季(5–10月)、旱季(11月至次年4月)分明, 雨季降水量约占全年降水量的85%; 年均相对湿度85%, 年均气温11.3℃, 月均最高气温为15.8℃, 月均最低气温为4.5℃。哀牢山生态站的普查数据显示, 基于林冠塔吊平台建成的1.44 ha样地内共有乔木树种62种, 主要优势树种有变色锥(*Castanopsis wattii*)、硬壳柯(*Lithocarpus hancei*)、木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)、南洋木荷(*Schima noronhae*)、多花含笑(*Michelia floribunda*)、折柄茶(*Stewartia pteropetiolata*)等。根据前期调查, 该区森林生态系统中附生植物物种丰富, 分布有183种附生地衣、176种附生苔藓植物、117种附生蕨类和113种附生种子植物(Huang et al, 2019)。

1.2 野外调查

本研究中附生维管植物(以下简称附生植物)数据于2022年7–8月在哀牢山亚热带常绿阔叶林塔吊样地(101°01' E, 24° 32' N)内调查收集, 样地内林冠塔吊高55 m, 臂长60 m。根据哀牢山生态站提供的样地内乔木普查数据, 综合考虑样地内各乔木物种的个体数量、所有个体的胸高断面面积之和(附录1)以及所附载的附生植物丰富度, 选取样地内6种优势树种变色锥、南洋木荷、木果柯、硬壳柯、多花含笑和折柄茶的全部个体进行附生维管植物群落调查。乔木的胸径大小和树高由哀牢山生态站提供。借助长梯、双筒望远镜、林冠塔吊记录每棵乔木宿主上附生植物的物种组成(附录2)。野外观察不能确定种类的附生植物, 取少量全株制作成标本带回实验室, 请植物分类专家帮助鉴定。植物名称参照《中国植物志》(<https://www.iplant.cn/frps>)确定。

1.3 数据分析

本研究以附生植物的物种丰富度(S)即群落内物种数目的多少来表示乔木宿主上的附生植物多样性。以宿主个体为标准采样单元, 记录不同宿主上的附生植物丰富度(Mendieta-Leiva & Zotz, 2015), 统计分析附生植物物种丰富度与宿主胸径、树高及宿主物种之间的关系。记录不同宿主物种的胸径分布范围并计算其平均胸径。使用MASS包的glm.nb函数建立负二项广义线性模型(negative binomial generalized linear model), 分析宿主胸径、树高和宿

主物种对附生植物的物种丰富度的影响。使用stats包的anova函数对模型结果进行显著性检验。使用multcomp包的glht函数对不同宿主物种上附生植物物种丰富度的差异进行多重比较。在上述模型中, 胸径和树高均进行标准化(均值为0, 标准差为1)。

采用非度量多维尺度排序(non-metric multidimensional scaling, NMDS)分析群落结构并可视化群落组成, 基于Jaccard距离算法, 仅考虑物种的有无而不考虑物种的丰度, 将数据按照物种矩阵和宿主特征矩阵(胸径、树高和物种)的组合进行分析, 选取第1、2维度展示排序结果。采用应力系数(Stress)来评价NMDS结果的质量, 通常认为Stress < 0.2时有一定的解释意义; Stress < 0.1时可认为是一个好的排序; Stress < 0.05时则具有很好的代表性。使用vegan包中的adonis2函数, 基于Jaccard距离进行置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA), 进一步分析宿主物种、胸径和树高对附生植物物种组成的影响。

使用R软件V. PhyloMaker包来构建系统发育树。使用picante包计算PD, 它反映了每个群落中所有物种在系统发育树上的枝长总和(Faith, 1992)。为了排除附生植物物种丰富度对PD的影响, 我们用标准化的系统发育多样性(SES.PD)量化PD (Qian et al, 2019)。使用净亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和最近亲缘关系指数(nearest taxon index, NTI)量化群落的系统发育结构。计算公式如下:

$$PD = \sum L_b \quad (1)$$

$$SES.PD = PD_{obs} - \text{mean}(PD_{null})/SD(PD_{null}) \quad (2)$$

$$NRI = - (MPD_{obs} - \text{mean}(MPD_{null})/SD(MPD_{null})) \quad (3)$$

$$NTI = - (MNTD_{obs} - \text{mean}(MNTD_{null})/SD(MNTD_{null})) \quad (4)$$

式中, L_b 表示连接系统发育树上物种的分支长度, mean为均值, SD为标准差, MPD和MNTD分别表示样方中所有物种对的平均系统发育距离与平均最近种间系统发育距离。 PD_{obs} 、 MPD_{obs} 和 $MNTD_{obs}$ 为实际观察值, 而 PD_{null} 、 MPD_{null} 和 $MNTD_{null}$ 表示通过软件从物种库中随机抽取999次后获得的相应的值。由于同一种附生植物可能多次出现在不同宿主上, 同时考虑到物种丰富度, 所以我们采用独立置换作为零模型。NRI或者NTI值大于1.96或者小于

-1.96, 分别表示系统发育呈现显著的聚集或发散的结构; 当NRI或NTI小于0, 表示群落系统发育结构呈发散趋势, 群落由亲缘关系较远的物种组成; 当NRI或NTI大于0, 表示群落系统发育结构呈聚集趋势, 群落由亲缘关系较近的物种组成; 而两者都等于0, 则说明物种在系统发育结构上是随机的, 中性理论起主要作用(Webb et al, 2002)。使用stats包的lm函数建立线性模型(linear model), 分析不同宿主物种、胸径和树高对附生植物PD的影响。使用stats包的anova函数对模型结果进行显著性检验。使用multcomp包的glht函数对不同宿主物种上附生植物PD的差异进行多重比较。在上述模型中, 胸径和树高均已标准化(均值为0, 标准差为1)。

最后, 对物种丰富度、PD、SES.PD、NRI和NTI进行Spearman相关性分析, 检验物种多样性、系统发育多样性和系统发育结构间的相关关系。以上所有分析均在R 4.1.1中完成(R Core Team, 2021)。

2 结果

2.1 附生植物物种丰富度和组成

311棵乔木宿主上共调查到26科44属的附生植物62种(附生植物科属种信息见附录3, 所有宿主在样地中的分布情况、胸径和树高等信息见附录4, 附录5)。变色锥的平均胸径最大, 胸径分布范围最广; 折柄茶的平均胸径最小, 分布范围最窄(附录1, 附录6)。负二项广义线性模型分析结果显示, 附生植物物种丰富度随宿主胸径和树高的增加而增加($R^2 = 0.87$; 胸径: 标准化回归系数 = 0.19, $z = 4.45$, $P < 0.001$; 树高: 标准化回归系数 = 0.44, $z = 9.61$, $P < 0.001$) (图1a, b)。折柄茶上的附生植物物种丰富度显著低于其余5个宿主物种($P < 0.001$) (图1c)。NMDS分析呈现了不同宿主物种上附生植物物种组成的差异度, 即不同宿主个体(图中三角形)的位点并未重叠, 说明不同宿主上的附生植物物种组成有差异(图2)。进一步, PERMANOVA结果表明宿主物种、胸径和树高对附生植物物种组成影响显著(表1)。

2.2 附生植物的系统发育多样性

线性模型结果显示, 附生植物PD随宿主胸径和树高的增加而增加($R^2 = 0.61$; 胸径: 标准化回归系数 = 0.40, $t = 6.74$, $P < 0.001$; 树高: 标准化回归

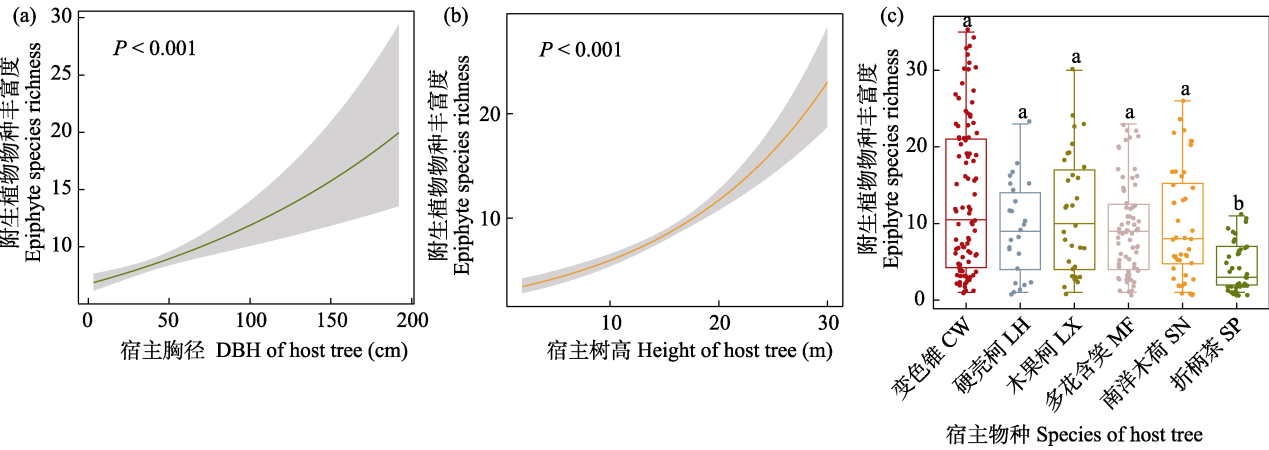


图1 附生植物物种丰富度与宿主特征之间的相关关系。(a)负二项广义线性模型预测的附生植物物种丰富度与宿主胸径之间的相关关系(阴影部分表示95%置信区间);(b)负二项广义线性模型预测的附生植物物种丰富度与宿主树高之间的相关关系(阴影部分表示95%置信区间);(c) 6种宿主物种上附生植物物种丰富度的差异,不同小写字母表示差异显著($P < 0.001$)。Fig. 1 The correlation between epiphytic species richness and host characteristics. (a) The correlation between epiphytic species richness and DBH of host tree predicted by the negative binomial generalized linear model (shaded area represents 95% confidence intervals for the fitted line); (b) The correlation between epiphytic species richness and height of host tree predicted by the negative binomial generalized linear model (shaded area represents 95% confidence intervals for the fitted line); (c) Multiple comparisons of the epiphyte species richness on six host tree species, different lower-case letters indicate significant difference ($P < 0.001$). CW, *Castanopsis wattii*; LH, *Lithocarpus hancei*; LX, *Lithocarpus xylocarpus*; MF, *Michelia floribunda*; SN, *Schima noronhae*; SP, *Stewartia pteropetiolata*.

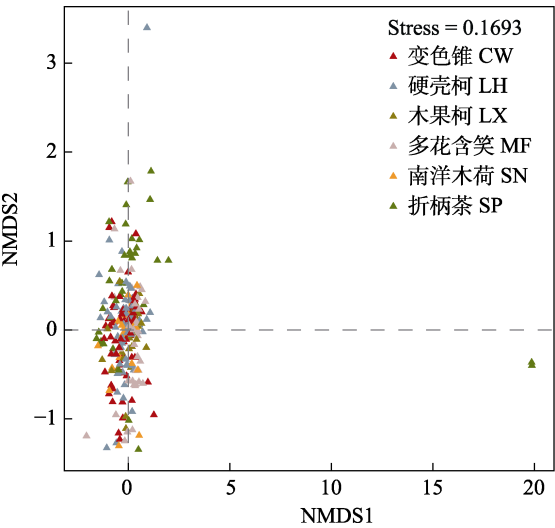


图2 哀牢山林冠吊塔样地附生植物在不同宿主物种上的非度量多维尺度排序(NMDS)图Fig. 2 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of vascular epiphyte communities on host tree species in canopy crane plot of Ailao Mountains. CW, *Castanopsis wattii*; LH, *Lithocarpus hancei*; LX, *Lithocarpus xylocarpus*; MF, *Michelia floribunda*; SN, *Schima noronhae*; SP, *Stewartia pteropetiolata*.

系数= 0.38, $t = 6.57$, $P < 0.001$) (图3a, b)。折柄茶上的附生植物PD显著低于其余5个宿主物种($P < 0.001$) (图3c)。SES.PD与物种丰富度无显著相关关系($R^2 =$

表1 通过置换多元方差分析方法分析宿主胸径、树高以及宿主物种对附生维管植物物种组成的影响Table 1 Effects of host DBH, height and host tree species on vascular epiphyte species composition with permutational multivariate analysis of variance

宿主特征	df	总方差	R^2	F	P
Host characteristics		Sum of squares			
胸径 DBH	1	8.088	0.1036	39.681	0.001
树高 Height	1	2.424	0.0311	11.891	0.001
宿主物种 Host tree species	5	5.797	0.0743	5.688	0.001

0.0949, $P > 0.05$) (表2), 但随宿主胸径的增加而增加($R^2 = 0.04$; 标准化回归系数 = 0.21, $t = 2.23$, $P < 0.05$) (图3d), 随宿主树高的增加而减小($R^2 = 0.04$; 标准化回归系数 = -0.19, $t = -2.06$, $P < 0.05$) (图3e)。各宿主物种之间的SES.PD无显著差异($P > 0.05$) (图3f)。

附生植物群落系统发育结构与宿主胸径、树高的相关性分析结果表明, 附生植物群落的NRI和NTI与宿主胸径和树高无显著相关性(图4a-d), 即宿主胸径与树高对群落整体系统发育结构分布格局没有显著影响。木果柯和折柄茶上的附生植物群落NRI与NTI值均大于0, 表现出系统发育聚集的模式; 变色锥和多花含笑上的附生植物群落的NRI与

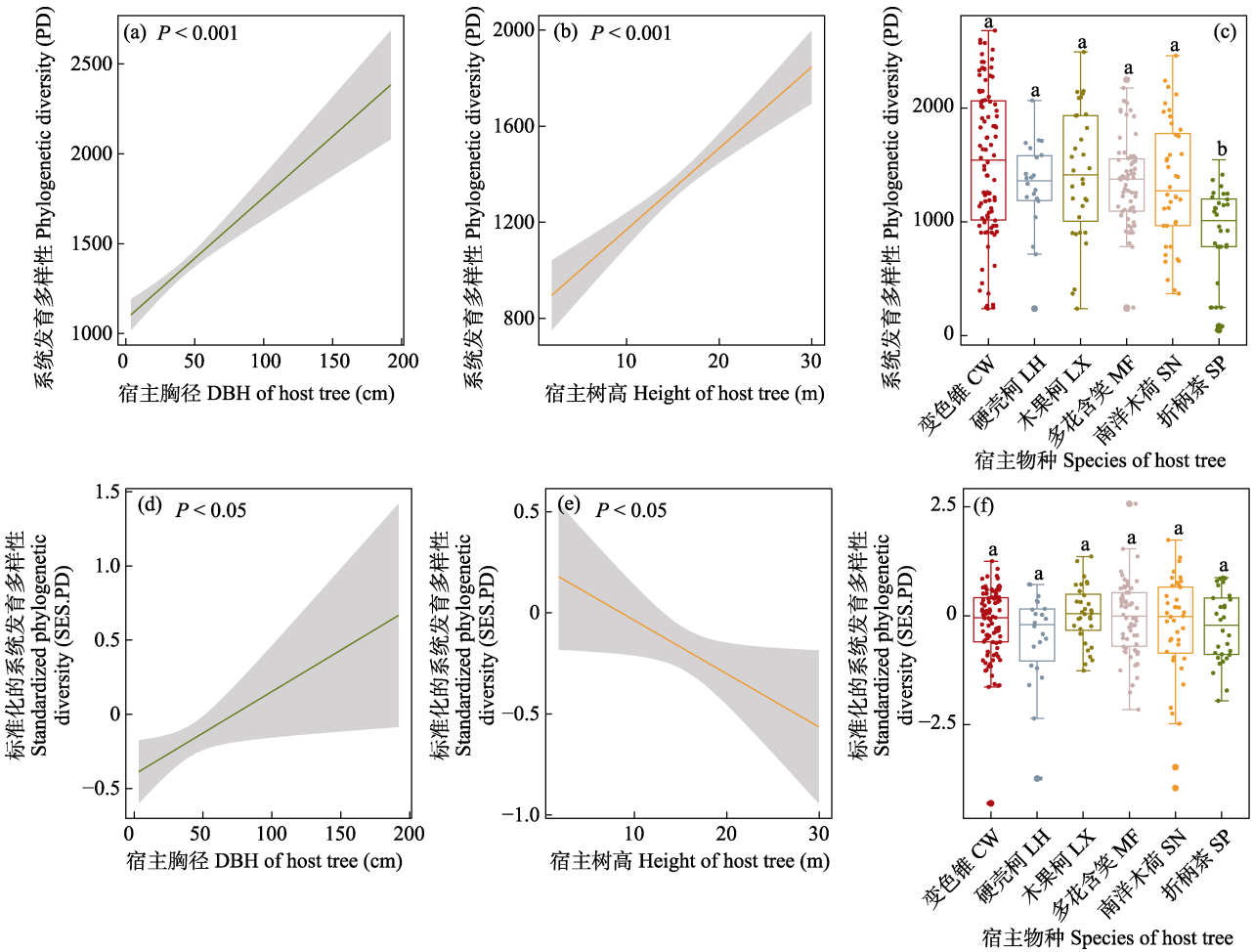


图3 附生维管植物系统发育多样性与宿主特征之间的相关关系。(a)和(d)分别预测了附生植物系统发育多样性(PD)、标准化的系统发育多样性(SES.PD)与宿主胸径之间的相关关系, 阴影部分表示95%置信区间; (b)和(e)分别预测了附生植物PD、SES.PD与宿主树高之间的相关关系, 阴影部分表示95%置信区间; (c)和(f)分别指6种宿主上的附生植物PD与SES.PD的多重比较, 图中不同小写字母表示差异显著($P < 0.001$)。

Fig. 3 The correlation between epiphytic phylogenetic diversity and host characteristics. (a) and (d) Correlations of epiphytic phylogenetic diversity index (PD) and standard phylogenetic diversity index (SES.PD) with host tree DBH, respectively; (b) and (e) Correlations of epiphytic PD and SES.PD with host tree height; (c) and (f) Comparisons of the epiphyte PD and SES.PD on six host species. The shaded area on (a), (b), (d) and (e) represent 95% confidence intervals for the fitted line as predicted by the linear model; different lower-case letters on (c) and (f) indicate significant difference ($P < 0.001$). CW, *Castanopsis wattii*; LH, *Lithocarpus hancei*; LX, *Lithocarpus xylocarpus*; MF, *Michelia floribunda*; SN, *Schima noronhae*; SP, *Stewartia pteropetiolata*.

表2 附生维管植物物种多样性指数与系统发育指数之间Spearman相关性分析

Table 2 Spearman correlation analysis between taxonomic and phylogenetic indices of vascular epiphytes

	S	PD	SES.PD	NRI
PD	0.9275***			
SES.PD	-0.0949	0.2640***		
NRI	-0.0543	-0.2791***	-0.8146***	
NTI	0.0627	-0.1795**	-0.7620***	0.3676***

S: 物种丰富度; PD: 系统发育多样性; SES.PD: 标准化的PD; NRI: 净亲缘关系指数; NTI: 最近亲缘关系指数。S, Species richness; PD, Phylogenetic diversity; SES.PD, Standardized PD; NRI, Net relatedness index; NTI, Nearest taxon index. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

NTI值均小于0, 表现为系统发育发散; 南洋木荷($NRI < 0$, $NTI > 0$)与硬壳柯($NRI < 0$, $NTI > 0$)上的附生植物群落无法判断系统发育结构(图4e)。

2.3 物种多样性与系统发育多样性指数间的相关性

物种多样性与系统发育多样性指数的Spearman相关性分析结果表明(表2), 除了前文分析的PD与物种丰富度呈显著正相关之外, NRI和NTI之间也呈显著正相关。SES.PD、NRI和NTI与物种丰富度之间均无显著相关性。PD、SES.PD与NRI和NTI之间有显著的负相关关系。

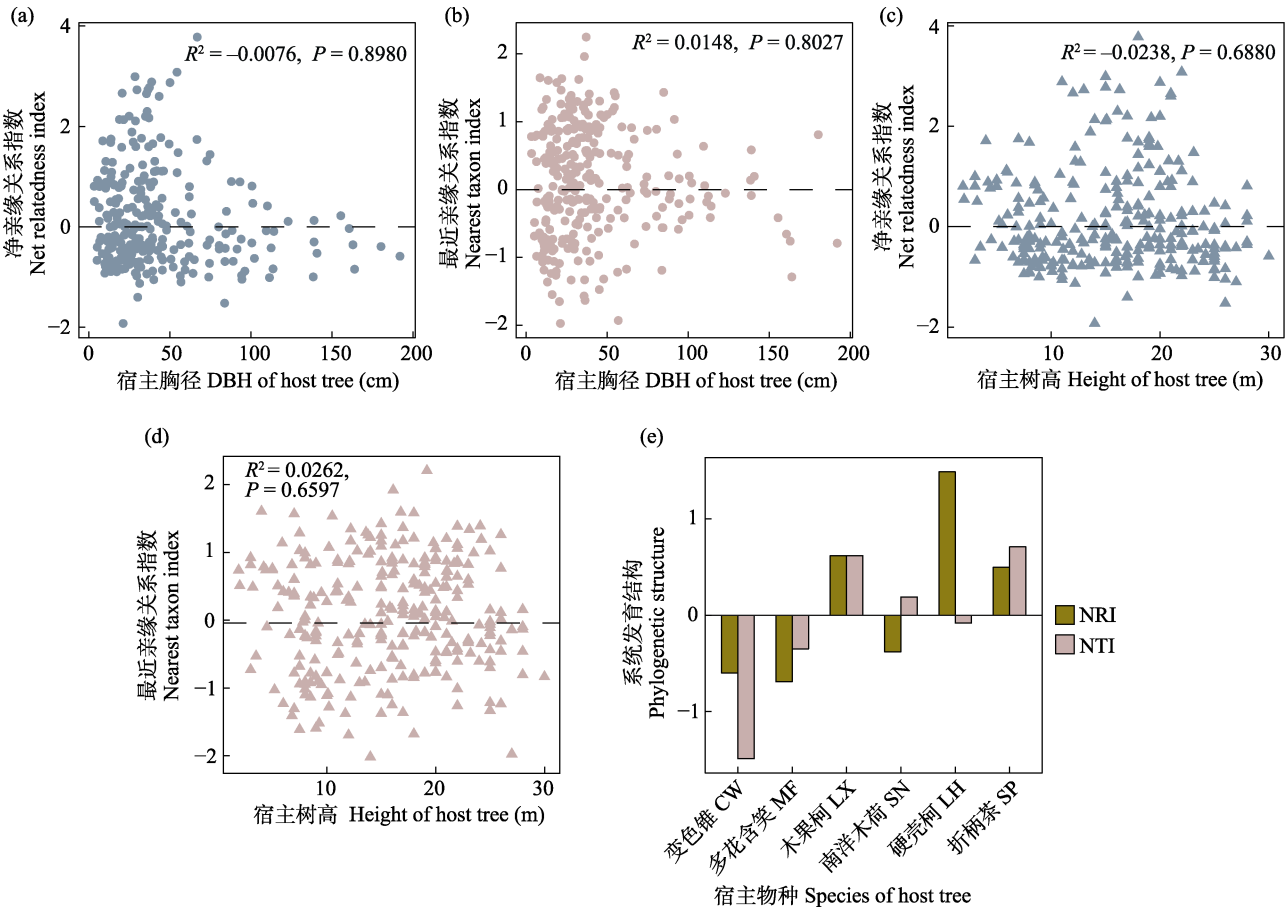


图4 附生植物系统发育结构与宿主特征之间的Spearman相关性分析。(a)附生植物净亲缘关系指数(NRI)与宿主胸径间的Spearman相关性;(b)附生植物最近亲缘关系指数(NTI)与宿主胸径间的Spearman相关性;(c)附生植物NRI与宿主树高间的Spearman相关性;(d)附生植物NTI与宿主树高间的Spearman相关性;(e) 6种宿主物种上附生植物的系统发育结构。

Fig. 4 Spearman correlation analysis between net relatedness index (NRI) of epiphyte and DBH of the host tree; (b) Spearman correlation analysis between nearest taxon index (NTI) of epiphyte and DBH of the host tree; (c) Spearman correlation analysis between NRI of epiphyte and height of the host tree; (d) Spearman correlation analysis between NTI of epiphyte and height of the host tree; (e) Phylogenetic structure of epiphytes on six host tree species. CW, *Castanopsis wattii*; LH, *Lithocarpus hancei*; LX, *Lithocarpus xylocarpus*; MF, *Michelia floribunda*; SN, *Schima noronhae*; SP, *Stewartia pteropetiolata*.

3 讨论

3.1 附生植物物种丰富度及分布模式

本研究发现宿主胸径和树高均与附生植物物种丰富度呈显著正相关, 也显著影响附生植物物种组成, 这与前人在哀牢山国家级自然保护区林区防火便道上开展的研究结果一致(徐海清和刘文耀, 2004)。Zhao等(2015)对云南西双版纳热带山地森林附生维管植物多样性的研究也发现, 宿主大小是决定附生植物多样性和物种组成的最重要的宿主特征。之所以形成这一格局, 一方面是因为宿主个体越大, 通过树干径流获取的水分和养分越多, 且附

生植物可附生的面积就越大, 其丰富度随之增加(李静静等, 2017; Rasmussen & Rasmussen, 2018)。

另一方面, 一些附生植物群落的建立需要特殊的微生境, 附生基质和微生境随着宿主的生长逐渐多样, 能够支撑更丰富的附生植物建群(Wagner et al, 2015; Richards et al, 2020)。

宿主物种对附生植物物种丰富度和物种组成也有一定的影响, 主要体现在折柄茶上。我们发现折柄茶的胸径分布范围最窄(8.2–45.6 cm), 且平均胸径(27.0 cm)最小(附录1, 附录6)。其他宿主物种的胸径高于折柄茶, 但其附生植物物种丰富度没有显著差异。这在一定程度上反映了宿主物种对附生植

物物种丰富度的影响可能是通过宿主胸径大小体现的。此外, 也有研究发现, 附生植物在不同宿主物种上的丰富度差异可能受到微环境如树枝与树干部位不同的湿度、光照、树皮的易脱落程度、冠层腐殖质覆盖百分比等的影响(Callaway et al, 2002; Woods et al, 2015; Zarate-Garcia et al, 2020)。正如Wagner等(2015)对涉及宿主特异性的218篇已发表文献分析所得, 附生维管植物对宿主的偏好性可能是由不同的树木特征引起, 进而影响附生植物的多样性格局。李苏等(2007)和徐成东等(2011)分别对哀牢山附生地衣和附生蕨类的研究也发现宿主物种对附生植物物种多样性具有重要影响, 这是因为附生植物更倾向于附生于树皮粗糙的宿主上, 粗糙的树皮易于积累环境中的凋落物或腐殖质, 并成为附生植物重要的养分来源, 同时, 粗糙的树皮也更有利于附生植物根系的发展, 以获得必需的水分和养分。Mehlreter等(2005)对不同宿主物种树皮特征的分析发现, 水分含量越高、持水能力越强的树皮, 越有利于附生植物的种子萌发和种群建成。此外, 越厚且有裂缝的树皮具有更高的截留水分能力, 从而为附生植物提供更阴凉、防风和潮湿的庇护场所(赵德先等, 2020)。宿主物种对附生植物分布的影响可能来源于宿主树皮理化性质、冠层盖度、树龄等(Adhikari et al, 2012; Richards et al, 2020; Richards, 2021), 很遗憾本研究使用的生态站乔木普查数据并未包含相关信息。为了更好地解释附生植物的多样性格局, 需要对更多的宿主特征包括分枝结构、理化性质等进行更准确细致地测定(Rasmussen & Rasmussen, 2018)。

3.2 附生植物系统发育多样性及分布模式

系统发育多样性指数随着宿主胸径和树高的增大而增大(图3a, b), 并均与物种丰富度呈显著正相关(表2), 大树上的附生植物群落系统发育多样性更高, 我们推测是因为大树提供了更多有利于附生植物生长的生境空间和资源, 更容易吸引不同亲缘关系和系统发育历史的附生植物定殖。对尼加拉瓜北部咖啡农业生态系统的附生维管植物定殖模式研究发现, 附生植物的种子或孢子具有在开放、阳光充足的环境条件下易于扩散、定殖和长期稳定存在的特性(Richards et al, 2020)。在幼树上定居时, 环境过滤和扩散限制共同驱动了附生植物多样性

(Richards et al, 2020)。随着树木高度的增加和树冠的发育, 林内小气候环境得到改善, 促进了更多样的附生植物定殖(Woods et al, 2015)。树冠上环境条件如光照和湿度的垂直分层(Murakami et al, 2022)进一步加大了附生植物对冠层资源的竞争, 使不同亲缘关系的物种得以共存。此外, 与物种多样性在不同宿主之间的分布模式相似, 折柄茶上的附生植物群落系统发育多样性总体上低于其他5个宿主物种(图3c)。Aguirre等(2010)对墨西哥韦拉克鲁斯州 *Sabal mexicana* 森林中不同结构特征的宿主上附生维管植物的系统发育多样性研究发现, 不同类型的宿主结构差异尤其是积累的基质差异是附生植物群落多样性差异最可能的解释。然而, 哀牢山中山湿性常绿阔叶林不同宿主上附生植物系统发育多样性差异的成因仍待进一步的解析。

标准化的系统发育多样性指数排除了附生植物物种丰富度差异造成的影响, 从而更能反映附生植物系统发育的实际变化(Qian et al, 2019)。本研究中, PD与物种丰富度呈极显著正相关并与SES.PD显著正相关, 但SES.PD与物种丰富度并无显著的相关性(表2), 这可能是受该区域附生植物进化历史的影响。相关研究表明, 美国东部被子植物的PD与SES.PD正相关且都随物种丰富度的增大而增加, 这是因为美国东部的被子植物保存了更多的古老谱系(分支较长)(Hu HH et al, 2022)。在一项大尺度(亚洲东部和亚洲东北部)的研究中发现, 较短的进化历史中形成大量新物种(物种的分布反映在较短的分支长度上), 使得SES.PD与物种丰富度呈负相关关系(Lin et al, 2023)。此外, SES.PD与宿主胸径呈显著正相关(图3d), 说明进化历史差异更大的附生植物类群更倾向于在胸径更大的宿主上同时定殖。SES.PD与宿主树高呈显著负相关(图3e), 我们推测可能是由于较高的宿主拥有更好且同质的光资源, 能吸引更多的附生植物, 不同附生植物之间存在资源竞争, 而进化历史差异较小的附生植物可能因为拥有更为相似的环境适应能力, 更多同时定殖, 并对进化历史差异较大的附生植物产生竞争排斥, 从而导致较高的宿主上附生植物的标准化系统发育多样性受到限制。遗憾的是, 由于缺乏关于附生植物SES.PD驱动机制的实证研究, 阻碍了我们更准确地理解SES.PD与宿主大小之间的相关关系。宿主

物种对SES.PD无显著影响(图3f), 说明宿主物种对附生植物进化历史影响不大, 这与Pie等(2023)对新热带地区宿主与附生植物相互作用的系统发育多样性和结构的研究结果一致。

3.3 附生植物系统发育结构

本研究结果显示, 宿主个体上附生植物群落的NRI与NTI集中分布在-1.96与1.96之间, 且两者之间呈显著正相关。然而, 一般认为NRI或NTI值大于1.96或小于-1.96时, 才表明系统发育结构聚集或发散的程是具有显著性的, 而大于或小于0的NRI和NTI更多的是表示系统发育聚集或发散的势(Kembel, 2009; Stegen et al, 2012), 这表明本研究中宿主个体上附生植物群落的系统发育结构并未呈现典型的分布模式。此外, NRI、NTI与宿主胸径和树高的相关性不显著, 说明宿主胸径和树高并不影响附生植物群落整体的系统发育结构。NRI和NTI与PD、SES.PD呈显著负相关, 这也说明随着系统发育多样性的增加, 系统发育结构由聚集到发散, 附生植物群落内物种的亲缘关系由近到远。可能的原因是, 随着群落演替的进行, 对近缘种的竞争排除作用加剧, 会引起相近种的灭绝, 较老的、演替晚期的群落系统发育结构更趋向于发散状态(Purschke et al, 2013)。

对于不同宿主物种而言, 变色锥和多花含笑上的附生植物群落NRI和NTI共同反映出这两种宿主物种上的附生植物群落系统发育结构呈发散状态, 群落由亲缘关系较远的物种组成, 竞争过程可能是导致现有多多样性模式的主要生态过程。也有研究证实, 群落系统发育结构由聚集到发散的转变并不是因为竞争排除作用, 而是因为远缘种的不断定殖(Li et al, 2015)。相反, 木果柯和折柄茶上的附生植物群落之间亲缘关系较近, 反映出的生态过程可能以环境过滤为主, 即宿主特征反映了宿主树周围的环境和基质的表面稳定性, 从而影响附生植物的定殖(Hirata et al, 2009)。南洋木荷和硬壳柯上的附生植物群落聚集和发散趋势同时存在, 从一定程度上也说明了这两种宿主物种上的附生植物群落还在不断地演化与发展中, 受生境过滤与竞争排斥的综合作用, 群落结构还没有达到相对稳定的程度(Mastrogianni et al, 2019)。然而, 附生植物在不同宿主物种之间的系统发育结构差异也可能与附生植

物对分类阶元等级的依赖以及物种在不同阶元等级分布不均有关(Tucker et al, 2017)。蕨类植物在系统发育中具有独立的进化史, 与附生种子植物相比, 附生蕨类植物在进化中更为保守。有研究发现, 附生蕨类植物更常出现在宿主树干基部, 且对低光环境的适应性更强(Chen et al, 2019)。在小树上发现的附生植物主要是蕨类植物, 而大树树冠不同部位的附生植物群落物种组成更为多样(Woods et al, 2015)。因此, 在未来分析附生植物系统发育多样性时, 可分别调查分析附生蕨类植物与附生种子植物的系统发育多样性, 进一步解析宿主特征对附生植物系统发育多样性的影响。

综上, 哀牢山中山湿性常绿阔叶林存在着较为丰富的附生维管植物种类, 宿主特征包括宿主大小和宿主物种的差异是维持附生维管植物多样性格局的关键。本研究仅选择了1.44 ha样地内的6种优势乔木树种, 样本量的限制可能对统计结果产生一定影响。在今后的附生植物群落调查中, 可进一步扩大调查范围, 增加宿主样本量, 使研究结果更具代表性。此外, 微气候因子(如不同宿主树干和冠层微气候)与地形因子(不同宿主所在的坡度、坡向等)的测度较少, 而这些因素已被证明可在不同程度上影响附生维管植物多样性(Adhikari et al, 2012; Shen et al, 2022; Ai et al, 2023)。因此, 对宿主不同垂直高度的附生植物多样性和群落构建机制的探讨可作为解析附生植物群落beta多样性与物种共存研究的重要方向之一(Shen et al, 2022)。此外, 借助新兴的无人机、激光雷达等技术获取乔木宿主的复杂结构特征, 同时将附生植物的系统发育特征和宿主的复杂结构结合起来, 有望从多维度和多角度更全面地解析附生植物多样性的格局及其维持机制。

致谢: 感谢哀牢山森林生态系统研究站对本研究的大力支持。感谢Sujan Balami博士对文中英文的润色。

ORCID

艾妍雨  <https://orcid.org/0000-0003-2166-6584>
胡海霞  <https://orcid.org/0000-0002-5657-9213>
沈婷  <https://orcid.org/0000-0002-3061-624X>
莫雨轩  <https://orcid.org/0000-0002-4091-3029>
宋亮  <https://orcid.org/0000-0002-1452-9939>

参考文献

- Adhikari YP, Fischer A, Fischer HS (2012) Micro-site conditions of epiphytic orchids in a human impact gradient in Kathmandu valley, Nepal. *Journal of Mountain Science*, 9, 331–342.
- Aguirre A, Guevara R, García M, López JC (2010) Fate of epiphytes on phorophytes with different architectural characteristics along the perturbation gradient of *Sabal mexicana* forests in Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 21, 6–15.
- Ai YY, Liu Q, Hu HX, Shen T, Mo YX, Wu XF, Li JL, Dossa GGO, Song L (2023) Terrestrial and epiphytic orchids exhibit different diversity and distribution patterns along an elevation gradient of Mt. Victoria, Myanmar. *Global Ecology and Conservation*, 42, e02408.
- Benzing DH (1990) *Vascular Epiphytes: General Biology and Associated Biota*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Callaway RM, Reinhart KO, Moore GW, Moore DJ, Pennings SC (2002) Epiphyte host preferences and host traits: Mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132, 221–230.
- Chen B, Jiang L, Xie ZY, Li YD, Li JX, Li MJ, Wei CS, Xing C, Liu JF, He ZS (2021) Taxonomic and phylogenetic diversity of plants in a *Castanopsis kawakamii* natural forest. *Biodiversity Science*, 29, 439–448. (in Chinese with English abstract) [陈博, 江蓝, 谢子扬, 李阳娣, 李佳萱, 李梦佳, 魏晨思, 邢聪, 刘金福, 何中声 (2021) 格氏栲天然林林窗植物物种多样性与系统发育多样性. *生物多样性*, 29, 439–448.]
- Chen Q, Lu HZ, Liu WY, Wu Y, Song L, Li S (2019) Obligate to facultative shift of two epiphytic *Lepisorus* species during subtropical forest degradation: Insights from functional traits. *Forest Ecology and Management*, 435, 66–76.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biology Conservation*, 61, 1–10.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Gastauer M, Thiele J, Porembski S, Neri AV (2020) How do altitude and soil properties influence the taxonomic and phylogenetic structure and diversity of Brazilian páramo vegetation? *Journal of Mountain Science*, 17, 1045–1057.
- Gerhold P, Cahill JF, Winter M, Bartish IV, Prinzing A (2015) Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29, 600–614.
- Hardy OJ, Senterre B (2007) Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*, 95, 493–506.
- Hirata A, Kamijo T, Saito S (2009) Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. *Plant Ecology*, 201, 247–254.
- Hu HH, Ye JF, Liu B, Mao LF, Smith SA, Barrett RL, Soltis PS, Soltis DE, Chen ZD, Lu LM (2022) Temporal and spatial comparisons of angiosperm diversity between eastern Asia and North America. *National Science Review*, 9, nwab199.
- Hu Y, Wang HC, Jia HP, Pen MDJ, Liu NA, Wei JJ, Zhou BY (2022) Ecological niche and interspecific association of plant communities in alpine desertification grasslands: A case study of Qinghai Lake Basin. *Plants (Basel)*, 11, 2724.
- Huang JB, Liu WY, Li S, Song L, Lu HZ, Shi XM, Chen X, Hu T, Liu S, Liu T (2019) Ecological stoichiometry of the epiphyte community in a subtropical forest canopy. *Ecology and Evolution*, 9, 14394–14406.
- Kembel SW (2009) Disentangling niche and neutral influences on community assembly: Assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecology Letters*, 12, 949–960.
- Li JJ, Meng QW, Song XQ (2017) Epiphytic characteristics of *Oxystophyllum changjiangense* (Orchidaceae) in Bawangling National Nature Reserve, Hainan, China. *Journal of Tropical Biology*, 8(1), 86–91. (in Chinese with English abstract) [李静静, 孟千万, 宋希强 (2017) 海南霸王岭国家自然保护区拟石斛的附生特性. *热带生物学报*, 8(1), 86–91.]
- 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.]
- Li SP, Cadotte MW, Meiners SJ, Hua ZS, Jiang L, Shu WS, Holyoak M (2015) Species colonisation, not competitive exclusion, drives community overdispersion over long-term succession. *Ecology Letters*, 18, 964–973.
- Lin HY, Sun M, Hao YJ, Li DJ, Gitzendanner MA, Fu CX, Soltis DE, Soltis PS, Zhao YP (2023) Phylogenetic diversity of eastern Asia–eastern North America disjunct plants is mainly associated with divergence time. *Plant Diversity*, 45, 27–35.
- Liu WY, Ma WZ, Yang LP (2006) Advances in ecological studies on epiphytes in forest canopies. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 522–533. (in Chinese with English abstract) [刘文耀, 马文章, 杨礼攀 (2006) 林冠附生植物生态学研究进展. *植物生态学报*, 30, 522–533.]
- 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 with English abstract) [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.]
- Mastrogianni A, Kallimanis AS, Chytrý M, Tsiripidis I (2019) Phylogenetic diversity patterns in forests of a putative refugial area in Greece: A community level analysis. *Forest Ecology and Management*, 446, 226–237.

- Mehlreter K, Flores-Palacios A, García-Franco JG (2005) Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 651–660.
- Mendieta-Leiva G, Zotz G (2015) A conceptual framework for the analysis of vascular epiphyte assemblages. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17, 510–521.
- Murakami M, Nunes Ramos F, Durand M, Ashton R, Batke SP (2022) Quantification and variation of microclimatic variables within tree canopies-considerations for epiphyte research. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 828725.
- Ortega-Solis G, Díaz I, Mellado-Mansilla D, Tello F, Moreno R, Tejo C (2017) Ecosystem engineering by *Fascicularia bicolor* in the canopy of the South-American temperate rainforest. *Forest Ecology and Management*, 400, 417–428.
- Pereira IS, Rezende VL, Meira-Neto JAA, Clappe S, Eisenlohr PV (2021) Phylogenetic structure as a predictive component of beta diversity: Lessons from a comprehensive Neotropical biogeographic transition. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 49, 125602.
- Pie MR, Caron FS, Dallimore T, Einzmann H, Hietz P, Kessler M, Ramos FN, Elias JPC, Kreft H, Krömer T, Higuera MJC, Zuleta D, Machado G, de Gasper AL, Zotz G, Mendieta-Leiva G, Jimenez-Lopez DA, Mendes AF, Brancalion P, Mortara S, Blum CT, Irupe MV, Martínez-Meléndez NN, Benavides AM, Boelter CR, Batke S (2023) Phylogenetic diversity and the structure of host-epiphyte interactions across the Neotropics. *PeerJ*, 11, e15500.
- Purschke O, Schmid BC, Sykes MT, Poschod P, Michalski SG, Durka W, Kühn I, Winter M, Prentice HC, Fridley J (2013) Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: Insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101, 857–866.
- Qian H, Deng T, Jin Y, Mao LF, Zhao D, Ricklefs RE (2019) Phylogenetic dispersion and diversity in regional assemblages of seed plants in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 23192–23201.
- R Core Team (2021) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.Rproject.org/>. (accessed on 2024-01-02)
- Rasmussen HN, Rasmussen FN (2018) The epiphytic habitat on a living host: Reflections on the orchid–tree relationship. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 186, 456–472.
- Richards JH (2021) Assessing the strength of climate and land-use influences on montane epiphyte communities. *Conservation Biology*, 35, 1496–1506.
- Richards JH, Luna IMT, Waller DM (2020) Tree longevity drives conservation value of shade coffee farms for vascular epiphytes. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 301, 107025.
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Shen T, Corlett RT, Collart F, Kasprzyk T, Guo XL, Patiño J, Su Y, Hardy OJ, Ma WZ, Wang J, Wei YM, Mouton L, Li Y, Song L, Vanderpoorten A (2022) Microclimatic variation in tropical canopies: A glimpse into the processes of community assembly in epiphytic bryophyte communities. *Journal of Ecology*, 110, 3023–3038.
- Shrestha N, Su XY, Xu XT, Wang ZH (2018) The drivers of high *Rhododendron* diversity in south-west China: Does seasonality matter? *Journal of Biogeography*, 45, 438–447.
- Song L, Liu WY (2013) Effects of human activities on forest canopy: A review of the 6th International Congress on Forest Canopy. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 2632–2635. (in Chinese) [宋亮, 刘文耀 (2013) 人类活动对森林林冠的影响——第六届国际林冠学大会述评. *生态学报*, 33, 2632–2635.]
- Song L, Liu WY, Ma WZ, Tan ZH (2011) Bole epiphytic bryophytes on *Lithocarpus xylocarpus* (Kurz) Markgr. in the Ailao Mountains, SW China. *Ecological Research*, 26, 351–363.
- Stegen JC, Lin XJ, Konopka AE, Fredrickson JK (2012) Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities. *The ISME Journal*, 6, 1653–1664.
- Tay JYL, Zotz G, Einzmann HJR (2023) Smoothing out the misconceptions of the role of bark roughness in vascular epiphyte attachment. *New Phytologist*, 238, 983–994.
- Tucker CM, Cadotte MW, Carvalho SB, Davies TJ, Ferrier S, Fritz SA, Grenyer R, Helmus MR, Jin LS, Mooers AO, Pavoine S, Purschke O, Redding DW, Rosauer DF, Winter M, Mazel F (2017) A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92, 698–715.
- Van Stan JT II, Pypker TG (2015) A review and evaluation of forest canopy epiphyte roles in the partitioning and chemical alteration of precipitation. *Science of the Total Environment*, 536, 813–824.
- Wagner K, Mendieta-Leiva G, Zotz G (2015) Host specificity in vascular epiphytes: A review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB Plants*, 7, plu092.
- Wang Q, Guan WB, Wong MHG, Ranjitkar S, Sun WN, Pan Y, El-Kassaby YA, Shen LX (2017) Tree size predicts vascular epiphytic richness of traditional cultivated tea plantations in southwestern China. *Global Ecology and Conservation*, 10, 147–153.
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X (2012) Relative role of contemporary environment versus history in shaping diversity patterns of China's woody plants. *Ecography*, 35, 1124–1133.
- Wang ZH, Tang ZY, Fang JY (2009) The species–energy hypothesis as a mechanism for species richness patterns. *Biodiversity Science*, 17, 613–624. (in Chinese with English

- abstract) [王志恒, 唐志尧, 方精云 (2009) 物种多样性地理格局的能量假说. 生物多样性, 17, 613–624.]
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Woods CL, Cardelús CL, DeWalt SJ (2015) Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *Journal of Ecology*, 103, 421–430.
- Wu ZY (1983) Research of Forest Ecosystem on Ailao Mountains, Yunnan. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [吴征镒 (1983) 云南哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- Xu CD, Li XL, Feng JM (2011) Relationships between epiphyte ferns species diversity and their phorophytes in Mt. Ailao National Nature Reserve. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 1858–1862. (in Chinese with English abstract) [徐成东, 李雪玲, 冯建孟 (2011) 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. 生态学报, 30, 1858–1862.]
- 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 with English abstract) [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.]
- Yao ZL, Yang X, Wang B, Shao XN, Wen HD, Deng Y, Zhang ZM, Cao M, Lin LX (2023) Multidimensional beta-diversity across local and regional scales in a Chinese subtropical forest: The role of forest structure. *Ecology and Evolution*, 13, e10607.
- Zarate-García AM, Noguera-Savelli E, Andrade-Canto SB, Zavaleta-Mancera HA, Gauthier A, Alatorre-Cobos F (2020) Bark water storage capacity influences epiphytic orchid preference for host trees. *American Journal of Botany*, 107, 726–734.
- Zhao MX, Geekiyanage N, Xu JC, Khin MM, Nurdiana DR, Paudel E, Harrison RD (2015) Structure of the epiphyte community in a tropical montane forest in SW China. *PLoS ONE*, 10, 19.
- Zhao DX, Wang C, Sun ZK, Hao ZZ (2020) Epiphytic bryophyte diversity and its influencing factors. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 2523–2532. (in Chinese with English abstract) [赵德先, 王成, 孙振凯, 郝泽周 (2020) 树附生苔藓植物多样性及其影响因素. 生态学报, 40, 2523–2532.]
- Zhu H, Yan LC (2009) List of Seed Plants in the Mts. Ailao 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.]
- Zotz G, Weigelt P, Kessler M, Kreft H, Taylor A (2021) EpiList 1.0: A global checklist of vascular epiphytes. *Ecology*, 102, e03326.

(责任编辑: 陈圣宾 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

<https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2024072>