

附生植物生理生态适应性研究进展

施文艳^{a,b}, 龙光强^a, 杨生超^a, 张广辉^a, 陈军文^{a,b*}

(云南农业大学, a. 西南中药材种质创新与利用国家地方联合工程研究中心; b. 农学与生物技术学院, 昆明 650201)

摘要: 附生植物是生活在其它植物体或残体上的特殊植物类群, 大多生长于森林冠层, 空间上远离地面土壤, 在光能、水分和养分吸收方面具有明显的局限性。对附生植物的类群、分布、生态功能及对环境的适应性进行了综述, 着重分析了附生植物在环境资源有限的生境中生长旺盛并占据重要生态位的原因。同时对今后的研究方向进行了展望, 即更新附生植物数据库, 明确附生植物水分和养分来源及利用策略, 加强对附生植物开发利用及资源恢复重建的研究。

关键词: 附生植物; 冠层; 环境因子; 适应性

doi: 10.11926/jtsb.3752

Advance in Researches on Eco-physiological Adaptability of Epiphytes

SHI Wen-yan^{a,b}, LONG Guang-qiang^a, YANG Sheng-chao^a, ZHANG Guang-hui^a, CHEN Jun-wen^{a,b*}

(a. National & Local Joint Engineering Research Center on Germplasm Utilization & Innovation of Chinese Medicinal Materials in Southwest China;

b. College of Agriculture and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: Epiphytes are special plant groups live on other plants or residues. Most of epiphytes grow in the canopy and far from the ground soil in the space, there are obvious limitations in the absorption of light, water and nutrients. The taxa, distribution, ecological function and adaptability to the environment of epiphytes were reviewed, and the reasons of its vigorous growth in habitat environment with limited resources and occupy the important niche were mainly analyzed. The future researches was prospected, such as update epiphytic database, make certain the sources and use strategies of water and nutrient, strengthen researches on exploitation and utilization and resource restoration and reconstruction.

Key words: Epiphytes; Forest canopy; Environmental factor; Adaptability

附生植物(Epiphyte)是一类完全或大部分时期依附在其它宿主上而不与地面土壤接触的非寄生植物^[1-2]。这类植物大多生长于森林冠层, 是热带、亚热带湿性山地森林和部分温带雨林的重要组成部分, 对维持森林生态系统生物多样性^[3]、水分平衡^[4]、养分循环^[5]和为动物提供食物和庇护场所^[6]等方面做出不可忽略的贡献。然而附生植物根、茎、叶完全暴露在空气中, 使得其生长和分布极易受到环境变化(包括温度、光照、大气湿度和养分含量)

的影响^[7]。且由于长期以来缺乏接近森林冠层的有效手段, 我们对附生植物的认识远远落后于陆生植物^[8], 特别是在附生植物生理生态方面的研究远不如陆生植物全面和深入。

近年来, 随着林冠塔吊技术的发展, 附生植物在森林生态系统中的重要作用已逐渐引起人们的注意, 并开展了许多关于附生植物多样性、生物量、养分和水分利用策略的研究^[9]。对附生植物而言, 缺乏与地面相连接的根系使它们频繁地遭受水分

收稿日期: 2017-04-13 接受日期: 2017-08-23

基金项目: 国家自然科学基金项目(81360609); 云南省中青年学术技术带头人后备人才培养项目(2014HB011)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 81360609), and the Reserve Talents Cultivation Project for Young and Middle-aged Academic and Technology Leader in Yunnan Province (Grant No. 2014HB011).

作者简介: 施文艳(1990~), 女, 硕士研究生, 主要从事药用植物栽培与生理生态研究。E-mail: 2217065630@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: cfw31412@163.com

和养分的胁迫; 为探明附生植物应对干旱胁迫的策略, 已从形态和生理方面开展研究^[5,10-11], 并利用同位素 ^{15}N 揭示了附生植物的养分来源^[12-14]。此外, 附生植物大多具有阴生植物的特性, 其适应弱光的生理机制也得到揭示^[15-16]。这为进一步探索和揭示附生植物的生理特征及其生态效应奠定了坚实的基础, 使得人们对附生植物有了一定的了解。

然而, 我国对附生植物的研究主要集中于附生苔藓(Bryophyte)、地衣(Lichen)、蕨类(Pteridophyta)、凤梨科(Bromeliaceae)和兰科(Orchidaceae)植物等, 这些相对于庞大的附生植物类群而言只占很少一部分。对附生植物的研究区域也较狭窄, 一般局限于云南西双版纳、哀牢山、广东鼎湖山或海南霸王岭等地; 对附生植物的生命活动所需的水分、养分、光照及温度的研究报道也不够全面。为了让人们对附生植物在特殊生境中的生理生态特性有更深入的了解, 本文综述了附生植物的类群、分布、生态功能, 及其对环境的适应性, 并结合当前附生植物研究的重点, 对附生植物未来的研究进行了展望。

1 附生植物的类群和分布

1.1 附生植物类群

林冠附生植物类群在森林生态系统中呈现出极高的多样性, 在种类上涵盖了地衣、苔藓、蕨类、裸子植物和被子植物等 5 大类群^[1]。将附生植物分为专性附生植物(true epiphyte, holo-epiphyte 或 obligate epiphyte)、兼性附生植物(facultative epiphyte)、半附生植物(hemiepiphyte)和偶发附生植物(accidental epiphyte), 是目前比较详细和能相对准确描述其生活方式的分类方法^[1,14]。专性附生植物是指完全不与地面接触, 在宿主上完成整个生活史; 代表植物有兰科、苦苣苔科(Cyrtandroideae)、萝藦科(Asclepiadaceae)和蕨类等; 兼性附生植物, 即在不同生境中, 偏向在树木上附生或者在岩石等具有浅薄土壤的地生环境中生长, 代表植物有苦苣苔科、天南星科(Araceae)、杜鹃花科(Ericaceae)等; 半附生植物, 即生活史的某个阶段与地面有联系, 以桑科(Moraceae)榕属(*Ficus*)植物最具代表性^[17-18]。

此外, 附生植物还可以根据有无维管系统分为附生维管植物和附生非维管植物两大类^[18]。其中, 附生维管植物有 73 科 913 属 27 614 种, 约占全世

界维管植物的 9%^[1]。兰科、蕨类、天南星科、凤梨科、胡椒科(Piperaceae)、杜鹃花科、野牡丹科(Melastomataceae)、苦苣苔科、桑科、茜草科(Rubiaceae)、萝藦科等均是附生维管植物中的主要大科^[2]。附生非维管植物由于分类鉴定困难, 研究得较少, 但数量相当可观, 全球热带地区大约有 5 400 种附生苔藓, 16 000 种附生地衣; 在温带则大约有 700 种附生苔藓, 1 000 种附生地衣^[19]。附生植物物种丰富, 种类繁多, 开展附生植物类群的研究, 对附生植物多样性保护尤为重要。

1.2 附生植物的分布

为保护附生植物多样性, 除增强对附生植物类群的系统认识外, 更应加强对附生植物分布特征的了解。基于附生植物对生境的敏感性和遭受破坏后难以恢复重建的特性^[19], 附生植物的分布极易受到宿主的微气候特征、宏观大气气候变化、宿主的特点(主要包括宿主种类、树龄、宿主胸径等)的影响^[20]。

一般情况, 附生植物主要分布于热带、亚热带和部分温带雨林中, 这些地区高温、多雨、湿度大, 是大多数附生植物理想的栖息地。热带森林中的附生植物以兰科植物最为丰富^[21], 可能是兰科植物自身以热带分布为主, 且与互惠传粉者和专一性草食动物协同进化, 该地区具有稳定的气候, 这些因素综合起来使得热带分布的物种形成速率高于非热带分布种^[22]; 而亚热带和温带地区则以蕨类植物占优势^[23], 可能与温带地区气候温暖湿润, 霜冻较少, 符合大多数蕨类植物理想的栖息地条件, 其次可能是由于温带水分可用性较低, 约束了其他附生植物的生长^[24]。

附生植物在垂直方向上的分布呈现出两头小、中间大的分布特征。生长在澳大利亚新威尔士北部国家森林公园中的附生植物在海拔 700 m 地区的物种丰度最大, 随海拔的升高或降低物种丰度都相应减少^[20]; 海南霸王岭自然保护区的拟石斛(*Oxystophyllum changjiangense*)也表现出类似的分布特点^[25]。这种分布特征可能与不同海拔地区的光照强度、温度、湿度及风力有关; 中度海拔地区的湿度和温度等环境因子有利于多数附生植物种类生长与繁殖, 而低海拔地区温度偏高、湿度较小, 高海拔地区风力强、森林结构简单, 使得附生植物生长及存活困难^[26-27]。附生植物在森林宿主树干上的

垂直分布也表现出类似的分布特征。在圣保罗大学森林保护区内, 附生植物在宿主树上 20 m 处的丰度和数量最多, 随高度的升高或降低附生植物数量都表现出降低的趋势^[28]。一般在冠层中部(距地面 10~30 m 处)附生植物最丰富, 冠层底部(距地面 0~5 m 处)和冠层顶部(距地面大于 30 m)附生植物的物种多度和丰度都明显减少^[26]。这可能是由于冠层中部的风力、温度、大气湿度和养分含量最适宜, 且水平方向延伸的侧枝较多, 所以附生植物分布也较多; 而在冠层顶部光照较强, 湿度较低, 风速较大, 可能导致附生植物分布较少^[29]。

附生植物在水平方向上的分布与自然界中的大多数植物种群的分布特征类似, 表现出聚集分布(附生植物种群间相互吸引靠拢)的特点。这主要是由附生植物的生理生态特性与宿主的综合结构特征(如枝条直径及倾斜角度、树皮的形态及化学特征、物候习性、可利用的湿度等)相互作用的结果, 也可能与大多数附生植物是从生型有关^[2]。有研究表明, 在巴拿马圣洛伦佐(San Lorenzo)地区附生维管植物无论在大尺度还是小尺度上均表现为聚集分布格局^[9]。海南岛热带针叶林内的附生维管植物也已经被报道具有这种聚集分布的特性^[30]。

2 附生植物的功能特征

林冠附生植物群落对森林生态系统水分循环过程具有重要的生态意义。研究表明, 附生植物可以缓和水分因子对森林生态系统水分亏缺的限制, 这可能与附生植物具有较强的储水能力是分不开的^[31]。生长于热带岛屿的硬须苔(*Mastigophora diclados*)和 *Bazzania decrescens* 具有明显的截留和储存雾水的能力^[32]; 在旱季, 附生植物群落吸收雾水, 使森林内保持一定的空气湿度, 增强森林耐干旱胁迫的能力, 在雨季, 附生植物截留降雨并储蓄部分雨水, 然后再缓慢释放出来以供群落内其他植物利用^[33]。Stuntz 等的研究也证实, 在热带雨林同一林冠内, 附生植物可使周围环境的水分损失比没有附生植物群落存在时平均降低 20%^[34]。

附生植物在森林生态系统养分循环中具有重要作用。这与附生植物具有较强的固氮能力和特殊的截留营养物质的结构密不可分。有研究表明, 哀牢山亚热带森林中的附生苔藓植物固氮能力为 0.027~2.24 kg hm⁻²a⁻¹)^[35]。在马来西亚的沙巴州热带雨林,

每公顷范围内的鸟巢蕨(*Neottopteris nidus*)可生产 3.5 t 高位土壤(perched soil), 有机质成分比地面土壤高 0.5~2 倍^[36]。附生植物产生的氮肥可随其枯死残留物留在森林底层, 被宿主根系吸收进入陆生植物的养分循环^[37]。

此外, 林冠附生植物还具有环境污染的指示功能^[2]。在众多的附生植物中, 附生地衣因其对气体污染物的敏感性而在世界各地空气污染研究中发挥着重要的指示作用。低浓度的 SO₂、氟气及其他酸性气体都会对附生地衣的群落组成、生长速度、生理和形态造成不利的影 响^[38]; 在韩国南部济州岛和江原道上对 20 棵树上的附生地衣进行研究, 结果表明附生地衣的盖度和频度与 SO₂、NO₂ 和 O₃ 的水平呈负相关^[39], 这些都说明附生地衣可以作为空气质量的指标。随着环境污染的加剧, 对环境变化极为敏感的一些附生植物群落将因不适应环境而逐渐消失^[40], 人们可根据消失附生植物的数量判断环境被污染的程度。Gombert 等曾在法国南部格勒诺布尔温带地区根据对酸和氮敏感的附生地衣分布的情况来判断当地的空气纯度^[41]。

林冠附生植物群落还能够为鸟类和生活在树上的其它动物提供栖息的场所和食物^[42]。大量研究表明, 林冠适于众多生物种类生存, 特别是无脊椎动物类群, 其物种数量远比想象的更为丰富^[43]。据估计, 全球约有 25% 的无脊椎动物仅出现在林冠层, 他们中的一部分还是植物的授粉者^[44]。英国剑桥大学昆虫生态所对位于马来西亚沙巴州热带雨林进行了长达十多年的研究, 结果表明, 在附生植物鸟巢蕨中的无脊椎动物占整个林冠层中无脊椎动物的 14% 以上^[45]。

3 附生植物对环境的适应性

3.1 附生植物对温度的适应性

附生植物对所生活的环境温度要求极为苛刻。在我国, 附生植物主要集中分布在气候温凉地区, 如云南哀牢山^[46]、西双版纳^[17]、海南五指山^[47]及霸王岭^[25]等地, 这些地区年平均温度不超过 30℃, 附生植物生长最旺盛。有研究表明, 附生植物石斛最适于生长于 20℃~30℃ 的环境中^[15,48-49]; 当温度超过 30℃ 时, 铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)、重唇石斛(*D. hercoglossum*)、广东石斛(*D. wilsonii*)的净光合速率均呈现明显下降趋势^[50]。此外, 夏季温度过高或冬季温

度过低都会对附生植物的生长造成影响。‘硬叶’空凤(*Tillandsia stricta* ‘Hand leaf’)与‘贝可丽’空凤(*T. brachycaulos* ‘Multiflora’)在 -5°C 和 45°C 临界温度下均出现失绿、萎蔫^[51]。

随着温度的变化, 附生植物的开花节律也会受到影响。Vaz 等研究了温度对附生兰科植物文心兰(*Oncidium hybridum*)生长和开花的影响, 结果表明, 27°C 时文心兰对生长和繁殖的投入最高, 当温度增加 3°C 后, 其总生物量降低、花粉柱长度缩短^[52]。Lopez 等报道蝴蝶兰(*Phalaenopsis*)在 14°C 、 17°C 、 20°C 温室里开花率达90%以上, 低温处理蝴蝶兰、卡特兰(*Cattleya hybrida*)、中国兰(*Cymbidium*)以及石斛兰可以促使这些植物快速一致地开花^[53]。黄胜琴等的研究也证实了低温可以促进卡特兰的花芽分化, 花期提前^[54]。石斛属植物也需要适当低温刺激才能进行花芽分化^[55]。

与此同时, 某些附生植物对非致死高温和低温具有一定的抵抗作用。俞禄生等^[56]研究表明, 在自然低温条件下, 老人须(*Tillandsia usneoides*)可以耐受短期(10 d左右) -5°C ~ 0°C 的低温, 当低温条件去除后, 可以恢复正常生长, 这种耐寒性可能与老人须具有胡须状的外形, 叶片革质, 含水量较少有很大关系。此外, 空气凤梨‘三色’(‘Tricolor’)、‘维路提纳’(‘Velutina’)、‘霸王’(‘Xero-graphica’)可以耐受 30°C 的高温^[57], 可能是空气凤梨具有凤梨科植物特有的盾状“鳞片”结构, 该结构由翼状细胞、环状细胞和碟状细胞组成^[58], 当处于高温胁迫时, 翼状细胞会变得紧贴表皮, 增大了散热表面积, 从而能够降低叶表面温度, 以减少对叶片的灼烧, 使得空气凤梨能够有效适应高温胁迫^[51]。除形态结构外, 附生植物在高温胁迫下能产生并积累抗氧化酶或抗氧化物质(如脯氨酸和热激蛋白), 从而减轻高温胁迫初期对植株所造成的伤害^[59]。

3.2 附生植物对光照的适应性

冠层是附生植物生长的重要场所, 由于树高、冠径、密度、树形等的影响, 其内部的光强一般较弱^[60], 但生长于冠层的附生植物仍能利用冠层较弱光强进行生命活动。研究表明位于哥伦比亚安第斯山脉番石榴(*Psidium guajava*)林中的附生兰科凹萼兰属植物 *Rodriguezia granadensis* 能捕获弱光供自身所用^[61]; 石斛(*Dendrobium nobile*)生长的光照强度以 $320\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 为宜^[62]; 卡特兰和蝴蝶兰在

$100\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光照下净光合速率最高^[63]。附生植物能利用弱光生长的重要原因, 可能就是其具有适应弱光的生理机制。

附生植物在林冠内部适应弱光的生理机制之一是具有较高的叶绿素 b (Chl b)含量。一般认为, Chl b 含量越高叶片吸收和利用散射光和透射光的能力越强, 这是处于弱光环境的植株叶片维持正常光合作用所必需的^[64], 也正好解释了附生植物在林冠内部光强极弱环境中能维持较高适应性的原因。通常条件下, 阴生植物的 Chl a/b 低于 $2.0\sim 2.2$ ^[16], 从而能在弱光条件下吸收更多的光能用于光合作用, 增加碳积累。研究表明附生植物美花石斛(*D. loddigesii*)、铁皮石斛和石斛的 Chl a/b 分别为1.611、2.103 和 1.739, 均低于 2.2 ^[16]; 广东石斛、重唇石斛的 Chl a/b 仅为 $1.6\sim 2.1$, 说明他们都具有明显的阴生植物特性^[50]。

大多数附生植物具有较低的光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP), 对弱光的利用能力较强^[65]。研究表明, 附生石斛具有较低的 LCP 和 LSP。沈宗根等^[16]对美花石斛、春石斛和铁皮石斛的光合特性进行了研究, 3种石斛的 LCP 分别为246.00、297.85 和 $244.80\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 均低于 $300\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; 吴根良等对不同光照强度下卡特兰和蝴蝶兰光合作用和叶绿素荧光参数日变化的研究表明, 卡特兰和蝴蝶兰的 LCP 一般为130 和 $180\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ^[63]; 胡涛等对云南哀牢山8种附生地衣的光合生理特征的研究表明, 其 LCP 均小于 $50\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ^[65], 这与他们长期生长于密林环境下的喜阴习性相吻合。

附生植物在高光强条件下最大量子效率(Fv/Fm)较低, 极易受到光抑制^[66]。Fv/Fm 是植物没有遭受环境胁迫并经过充分暗适应的叶片光系统 II (PS II)最大的量子效率指标, 一般为 $0.80\sim 0.85$, 是比较稳定, 若 Fv/Fm 降低, 则植物受到了光抑制^[67]。金钗石斛的 Fv/Fm 在光照 $500\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时低至 0.742 ^[68]; 卡特兰在光照强度 $900\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时的 Fv/Fm 低至 0.283 ^[63], 说明已产生光抑制。虽然研究表明附生植物极易受到高光抑制, 但部分附生植物的 Fv/Fm 都大于0.44, 反应中心并未遭到不可逆的破坏^[67]。在对黑毛石斛(*Dendrobium williamsonii*)和长距石斛(*D. longicornu*)的研究中, 在11:00–13:00光照最强时的 Fv/Fm 为 $0.70\sim 0.79$, 其日变化曲线呈V形, 表明这2种石斛光合作用器官受到了暂时的轻微光抑制, 但未受到不可逆的损伤^[15]。

3.3 附生植物对水分的适应性

绝大多数附生植物适合生长于降雨量大、空气湿度高、云雾天气频繁的环境^[40]。这样的环境可能更有利于附生植物叶面吸水,保持自身良好的水分平衡。位于蒙特韦尔德(Monteverde)热带山地多雾森林中的附生植物在旱季主要通过叶面吸收云雾水^[69],为附生植物提供了重要的水分来源。然而,即使生活在水源充足的地区,也不能避免附生植物要长期忍受干旱胁迫的事实。

3.3.1 附生植物的耐旱指标

然而,附生植物具有较强的耐旱性,这种耐旱性首先通过较高的水分利用效率(WUE)体现出来。WUE 是反映植物耐旱性的一个有效指标,在相同条件下,WUE 高的植物抗旱能力强^[70]。张强的研究表明,2 种常见的附生蕨类植物鸟巢蕨和星蕨(*Microsorium punctatum*)比 2 种常见的地生蕨类植物网脉铁角蕨(*Asplenium finlaysonianum*)和拟薄唇蕨(*Paraleptochilus decurrens*)具有较高的 WUE,抗旱能力较强^[71]。附生兰科植物白花独蒜兰(*Pleione albiflora*)和眼斑贝母兰(*Coelogyne corymbosa*)在中度干旱(停止供水 10 d)下具有较高的 WUE,特别是眼斑贝母兰在严重干旱条件下仍显示出相对较高的 WUE,说明眼斑贝母兰的抗旱性更强^[11]。

其次,附生植物相对含水量(RWC)的下降幅度也可作为其抗旱能力的一个重要指标,下降幅度越小则植物的抗旱能力越强。张强的研究表明,2 种附生蕨类植物叶片的 RWC 从干旱处理的第 7 天才开始逐渐降低,而地生的 2 种蕨类植物叶片的 RWC 从停水后就开始降低,说明附生蕨较地生蕨的抗旱能力强^[71]。Zhang 等的研究表明,13 种附生兰的叶片较 7 种地生兰的叶片失水至 RWC 达 70%所需时间(T_{70})较长,这说明附生兰保水能力较强,抗旱能力也相对较强^[72]。

3.3.2 附生植物适应干旱的形态策略

为了适应频繁发生的干旱胁迫及早生境,以维持正常的生命活动,附生植物进化出了许多有利于吸水、储水、保水的形态结构。如:附生植物的气生根具有从空气中吸收水分的作用;Reinert 等的研究表明,一些附生鸚歌凤梨属(*Vriesea*)植物的气生根上具有根毛能促进水的吸收(在幼年阶段)^[73]。裴忠孝的研究表明,春石斛的气生根分枝多,根系粗壮,白色的气生根根被组织在空气干燥时,起到保护的作用,有助于减少水分散失^[74];而当降雨时,

这种独特的结构拥有吸水和储水功能^[75],即使是空气湿润时,气生根也能极快地吸收水分,并能储存较长时间^[76]。

此外,有些附生兰花具有假鳞茎,假鳞茎是附生兰生长和存活及储存水分、碳水化合物及矿物质的重要器官^[77]。组织储水量是附生植物适应受水分限制栖息地的重要机制之一^[19,78],这是因为在植物干早期更大的储水量可以维持植物更稳定的液压^[79]。研究表明,具有假鳞茎的眼斑贝母兰饱和含水量(SWC) (8.36 ± 0.39)比没有假鳞茎的白花独蒜兰(5.67 ± 0.43)的要高,说明眼斑贝母兰具有很强的储水能力,这种储水能力可能是由于假鳞茎表皮内有许多薄壁细胞,可以储藏水分,薄壁细胞间散布着许多维管束,维管束内的导管可以运输水分,这些结构特征使兰花具有较强的耐旱性^[11]。

除假鳞茎和根外,叶片作为附生植物水分和气体交换的主要器官,叶片的形态结构直接影响着水分的吸收、储存及散失。具有较大的比叶重(LMA)、叶片厚度(LT)、表皮厚度、SWC、角质层、气孔密度是附生植物叶片适应干旱的主要特征^[79]。研究表明,附生蕨类植物与地生蕨类植物相比,叶片更厚、密度更大^[10];哀牢山亚热带森林中的附生地衣,可以储存超过自身干重上百倍的水分,猫耳衣(*Leptogium menziesii*)的最大含水量甚至可以达到自身干重的 1104.1%,地衣之所以有较高的持水量是因为在它们的共生藻细胞外有一层较厚的凝胶状保护鞘^[65]。附生植物兜兰属(*Paphiopedilum*)的维管密度比同属陆生植物的维管密度较高、气孔更多^[80];附生凤梨叶片上的毛状体能快速吸收水分^[81],Vanhouette 等^[82]对鸚歌凤梨(*Vriesea cultivars*)的研究也证实毛状体是其吸收水分的主要结构;凤梨科铁兰属(*Tillandsia*)植物的叶子都为披针形或线形,能减小叶表面积和它的体积比例,降低了蒸腾作用中水分的消耗^[83];此外,有些附生植物叶表皮表面覆盖鳞片,这些鳞片起到收集和吸收水分的作用,蕨类水龙骨科(Polypodioideae)植物 *Pleopeltis* 的盾状鳞片具有吸收和保持水分的作用^[84]。

3.3.3 附生植物适应干旱的生理策略

景天酸代谢途径(crassulacean acid metabolism, CAM)是植物应对干旱环境的一种生理生态适应^[85]。Zotz 也认为 CAM 光合代谢途径是生长于树干上的附生植物的保水策略^[86]。澳大利亚 120 种附生植物中就有 113 种为 CAM 植物,代表植物以附生兰最

为丰富,其次为眼树莲属(*Dischidia*)、球兰属(*Hoya*)、茜草科植物等^[87];在附生兰科植物中估计有 7 000 种植物为 CAM 植物,大约占了附生兰科植物的 50%^[88]。研究表明^[89],美花石斛在水分充足和干旱处理后,其气孔开放率表现一致,均是夜间开放率远大于中午开放率,表现出专性 CAM 植物特征;秋石斛(*Dendrobium hybrida*)在干旱处理后与充分供水时苹果酸含量变化不明显,其早晚差值均很大,表明秋石斛在充分供水及干旱处理条件下也均呈现出典型的 CAM 代谢特征。可见 CAM 光合代谢途径可能是附生植物适应干旱的普遍策略^[90]。

兼性 CAM 植物(C₃/CAM 转换)是在长期进化以及适应环境变化过程中出现的形态结构特征和生理生化特性介于 C₃ 植物和 CAM 植物之间的一类植物;这类植物既能适应良好环境,又能在水分亏缺等不良条件下采取“应急机制”(C₃/CAM 转换),以提高生存能力^[85]。苏文华等报道铁皮石斛光合途径随环境条件的改变而在 C₃ 和 CAM 之间转换^[91]。任建武等^[69]研究了金钗石斛光合特性和苹果酸含量的日变化,认为在干旱条件下 C₃ 途径向 CAM 途径的转变。刘张栋^[89]的研究也表明,干旱胁迫能诱导鼓槌石斛(*D. chrysotoxum*)、金钗石斛从 C₃ 途径向 CAM 途径转变。

干旱胁迫时,附生植物可通过渗透调节减少胁迫带来的损伤。渗透调节物质在植物受到干旱胁迫时,可以起到稳定植物细胞内渗透压、维护各器官结构完整性的作用^[92]。有研究表明,受干旱胁迫的附生蕨类植物荷叶铁线蕨(*Adiantum nelumboides*)中的可溶性蛋白含量显著增加,可溶性蛋白是这种蕨类植物的主要渗透调节物质,是决定抗旱性的重要指标^[93]。一般来说,脯氨酸积累的量与植物的抗逆能力呈正相关。裴忠孝的研究表明,春石斛随着干旱胁迫时间的延长,脯氨酸的含量逐渐增加,说明脯氨酸对附生植物干旱胁迫具有一定的渗透调节作用^[74]。

3.4 附生植物对养分的适应性

3.4.1 附生植物养分来源的多样性

林冠附生植物在空间上远离地面,失去了直接从地面土壤吸收有机质和矿质营养的机会^[18],同时还失去了土壤对根系的保护作用。但附生植物能充分利用自身处于冠层的优势,吸收和截留一切可用的营养物质为自身生长发育所利用。附生植物在冠

层栖息地营养来源具有多样性,主要来源有:(1) 大气的输入(包括雨水、尘埃以及薄雾)^[2];(2) 宿主植物滤取或附生植物分解的营养物质的释放^[94];(3) 一小部分来源于动物尸体腐烂排放出的矿物质和有机质^[12]。Karst 等证实附生植物的氮(N)源除了空气中的 N,还有冠层土壤的 N 和雨水中的 N^[95]。同时通过定量分析宿主树凋落物^[13]和使用同位素将大气中氮元素同陆地土壤氮元素区分开的试验^[90]都证明了附生植物具有直接吸收大气中 N 养分的功能。宋亮利用同位素 ¹⁵N 标记的方法证实附生苔藓植物主要利用空气中的 N,但有部分 N 来源于宿主树干^[96];此外,附生植物还会有选择性地吸收树干径流中的一些养分,附生蕨类植物和兰科植物的磷来自于宿主树干径流^[12]。冠层土壤能为附生植物提供比地面土壤更丰富的氮、磷、钾及许多具有较高生物活性的酶(如脲酶、纤维素酶和过氧化氢酶)^[97]。

为了明确附生植物的养分来源,Zotz^[11]和 Hsu 等^[14]根据附生植物对树皮基质的忠实程度,采取专性附生、半附生和兼性附生的划分标准,判断附生植物的养分来源。专性附生植物生命活动所需氮素全部来源于周围的空气^[1];半附生和兼性附生植物的养分主要来源于冠层所积累的枯落物或腐殖质^[98]。然而,用这种划分方式并不能准确地判断附生植物的养分来源及各来源养分的贡献比。Cardelús 等^[12]、Song 等^[96]先后用同位素 $\delta^{15}\text{N}$ 的组成含量确定了冠层附生植物的养分来源。通过冠层土壤和叶片组织中 $\delta^{15}\text{N}$ 的含量与森林地面土壤和宿主叶片组织中 $\delta^{15}\text{N}$ 的含量比较,从而确定附生植物养分来源^[13]。Cardelús 等使用 $\delta^{15}\text{N}$ 标记的方法,证实附生蕨类植物的绝大多数 N 来源于冠层土壤,兰科植物和凤梨科植物也有部分 N 来源于冠层土壤^[12]。

3.4.2 附生植物养分吸收机制的多样性

为有效吸收不同来源的营养物质,附生植物在进化过程中形成了具有收集凋落物功能的叶片、管型叶、毛状体、菌根等许多吸收营养的结构^[99]。附生凤梨科植物较大的叶面积指数(leaf-area index, LAI)为其吸收大气悬浮物中的养分元素提供了有利的条件^[100];Coxson 的研究表明,在热带山地雨林中林冠附生植物群落也具有较大的叶面积指数, LAI 高达 160,反映出附生植物具有特别大的吸收面积^[101]。吊兰(*Chlorophytum comosum*)利用具有根被的气生根吸收养分^[102];有些具有菌根的附生兰,

其内生真菌可固定大气中的 N, 为兰花提供营养, 促进兰花快速生长^[103]。鸟巢蕨的巢基部分, 有气生根团聚, 展开叶片直径可达 50~200 cm, 因此能够收集枯枝落叶和水分, 并将收集的凋落物转化为高位土壤, 为附生植物和其他生物提供营养^[31]。这些多样性的吸收机制可以提高附生植物在树冠分配资源的能力, 从而有助于在树冠栖息地保持较高的物种丰度。

4 附生植物繁殖策略

生长于森林冠层的附生植物由于水分、光照、温度的不规律性, 在繁殖过程中可能要面临传粉困难、种子发芽率低、幼苗存活率低等挑战。据报道, 附生植物种子若落于冠层上层可能面临强光照和干旱胁迫, 若落于冠层下层或石块缝隙则又面临着遮阴和涝害胁迫^[104], 特别是以树干作为宿主的附生植物经常面临着间歇性干旱, 导致种子经常处于吸水和脱水相互交替的状态^[105], 这些都不利于种子的萌发。但长期以来附生植物仍能在森林冠层繁衍并持续发展可能与其特殊的繁殖方式(有性繁殖为主, 营养繁殖为辅)及传粉特征、结实和种子萌发特性有关。

4.1 有性繁殖

传粉是种子形成的前提条件, 欺骗性传粉和有偿性传粉是附生植物有效传粉的两种机制。欺骗性传粉(食源性欺骗、性欺骗、拟态)是附生兰科植物普遍的传粉机制^[106]。琴唇万代兰(*Vanda concolor*)花朵通过挥发芳香性气味和利用花朵上黄色斑块等特征来欺骗传粉昆虫进入花中觅食, 实现有效传粉的目的, 但没有给昆虫提供花蜜, 为食源性欺骗传粉^[107]。但由于传粉昆虫的学习行为, 导致附生植物的欺骗性传粉的传粉率降低, 因此有偿性传粉就显得尤为重要。大序隔距兰(*Cleisostoma paniculatum*)花朵能分泌花蜜, 并吸引粗切叶蜂(*Megachile sculpturalis*)为之传粉, 为典型的有报酬的传粉机制^[108]。生长于墨西哥的空气凤梨属植物 *Tillandsia macropetala* 苞片没有鲜艳的颜色且只在夜间才能分泌花蜜, 食蜜蝙蝠(*Anoura geoffroyi*)成为其特殊的传粉者为其传粉^[109], 为有偿传粉。

附生植物种子萌发需要适宜环境条件的支持。一是水分必须充足, 附生苔藓、地衣及蕨类植物的

孢子萌发必须在有水的条件下才能实现, 特别是附生地衣的孢子只有在潮湿环境下才能从子囊壁中释放出来, 在水的作用下扩散到周围的环境中^[110]。水分是美灰藓(*Eurohypnum leptothallum*)生存繁殖的重要保障^[113]。二是温度适宜, 温度为 20℃~30℃ 时附生植物种子萌发率相对较高。在此温度范围内, 兰科植物种子均能萌发^[112], 鹿角蕨的孢子萌发率可达 90% 以上^[113]。大多数附生植物种子萌发的温度以 25℃ 为宜。三是光照适度, 附生植物种子萌发所需光照周期因物种而异。在无茵萌发试验中, 完全暗培养一段时间后进行光暗交替培养是春兰(*Cymbidium goeringii*)启动种子萌发所必需的条件, 全光照或全黑暗条件下种子均不萌发^[114]。但光照对铁兰属植物 *Tillandsia achyrostachys*、*T. recurvata* 和 *T. schiedeana* 种子的萌发并没有影响, 种子在正常光照和黑暗下的发芽率相近^[115], 这与同色兜兰(*Paphiopedilum concolor*)的种子萌发相似^[116]。

4.2 无性繁殖

附生植物的无性繁殖有效弥补了有性繁殖种子败育的缺陷。附生苔藓植物普遍存在有性生殖不发达的现象, 孢子败育率相当高。赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)孢子体败育率达 38%^[117]; 宾夕法尼亚的绢藓(*Entodon cladorrhizans*)种群中的 846 个孢子体, 败育的有 172 个(约占 20%)^[118]。可能是由于繁育系统对水分的独特需求致使有性生殖退化, 无性生殖在附生苔藓群体建成中显得更为重要^[119]。另外, 兰科植物种子仅有 1 个发育不完全的胚, 胚细胞分化不完全, 处于原胚阶段, 没有胚乳, 且有些种皮硬, 不易吸水^[120], 因此, 自然条件下, 多数兰科植物的种子在萌发阶段完全依靠菌根真菌为其提供养分, 萌发率极低, 幼苗生长缓慢, 导致野生种群自然更新力很弱, 利用无性繁殖能够快速建立种群。二色卷瓣兰(*Bulbophyllum bicolor*)绝大多数种群依赖于营养繁殖在森林中长期生存下去^[121]。

无性繁殖是附生植物对极端环境的一种生态适应策略。相对于有性生殖, 无性生殖能促使附生苔藓植物适应各种环境变化时能获得更多的生存机会, 营养繁殖是支撑苔藓种群延续与扩展的主要方式。在温度变化较大、干旱且铁含量较高的铁矿石裸露表面, 藓类植物以无性繁殖为主^[122]。可能是由于无性繁殖扩散到环境中的种源是比种子更大的实体, 甚至是成熟个体, 能为新个体的产生提

供更多的营养物质, 降低了幼苗的死亡率, 因此提高了抗逆性。金钗石斛通过假鳞茎合轴生长的营养繁殖方式来增强并延续株丛寿命, 高位腋芽的频发是株丛假鳞茎对拥挤等逆境的响应, 高位株丛的定植依赖于母茎, 这也是石斛对附生环境的一种生态适应策略^[123]。

总而言之, 和全球约 80% 的被子植物一样, 附生植物在其生活史中某一特定条件下都包含某种形式的无性繁殖^[124], 是一类能利用两种繁殖方式繁衍种群的植物类群。相比之下, 有性繁殖在种群数量扩展方面具有明显的优势, 而无性繁殖可以在逆境条件下弥补有性生殖繁殖率的不足。

5 展望

100 多年来关于附生植物的研究从最简单的形态观察到生理生态分析, 一直在不断地丰富和完善, 积累的研究成果为后续的研究提供了全新的视角。但由于世界各地森林类型和环境条件等方面的差异以及研究设备和手段的限制, 对附生植物的研究仅集中在附生植物的组成、生物量、空间分布及附生植物与宿主和生境变化的关系等方面, 而对附生植物的生理生态机理及整个森林生态系统的水分和养分循环等方面还缺乏更深入研究; 对附生植物种类的研究也主要集中在地衣、苔藓、蕨类、凤梨和部分兰科植物, 这相对于其他类型的植物而言研究对象单一, 不够系统和完善。因此今后应加强以下几个方面研究:

(1) 进一步完善对天南星科、杜鹃花科、苦苣苔科等附生植物类群的物种丰度及分布的研究。Zotz 曾概述维管附生植物的类群和系统分布, 确定有附生维管植物 27 614 种, 代表植物有 73 科 913 属^[1], 这是迄今为止对附生植物种类最系统的描述, 但他对附生植物的形态结构和功能特性没有描述, 应充分利用现有资源结合塔吊技术和 DNA 条形码鉴定技术加强对附生植物类群的系统描述。

(2) 加强附生植物水分传导及抗旱机制的研究。虽然对附生植物的抗旱机制研究取得了不错的进展, 但大多集中在形态结构与抗旱性的相关研究上, 生理上的抗旱特性也主要关注 CAM 代谢途径, 且对于附生植物水分传导过程几乎没有相关报道。应基于附生植物对水分利用的特殊生理习性, 结合附生植物的形态和生理特性, 加强附生植物水分传

导及抗旱机制研究, 为具有经济价值的附生植物栽培和引种驯化等提供技术指导。

(3) 明确附生植物养分来源的贡献。附生植物在其生命活动的全过程并不缺乏营养尤其是氮, 这可能与附生植物具有多样的养分来源有关, 但对于附生植物所需营养物质的类型及这些营养物质对附生植物生长的贡献比例尚不清楚, 稳定同位素技术或许是解决这一问题的重要方法。

(4) 加强附生植物的开发利用。除了加强附生植物资源保护及恢复重建外, 附生植物的开发利用也应设定合理的计划, 附生药用石斛除铁皮石斛、金钗石斛和鼓槌石斛外, 还有很多具有药用价值的石斛植物, 应对其他还未开发的具有药用价值的附生植物进行开发利用。

参考文献

- [1] ZOTZ G. The systematic distribution of vascular epiphytes: A critical update [J]. Bot J Linn Soc, 2013, 171(3): 453–481. doi: 10.1111/boj.12010.
- [2] BENZING D H. Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota [M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1990: 31–42.
- [3] KRÖMER T, ACEBEY A, KLUGE J, et al. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: A case study from Los Tuxtlas, Mexico [J]. Flora, 2013, 208(3): 197–210. doi: 10.1016/j.flora.2013.03.003.
- [4] GOTSCH S G, NADKARNI N, DARBY A, et al. Life in the treetops: Ecophysiological strategies of canopy epiphytes in a tropical montane cloud forest [J]. Ecol Monogr, 2015, 85(3): 393–412. doi: 10.1890/14-1076.1.
- [5] ZOTZ G, WINKLER U. Aerial roots of epiphytic orchids: The velamen radicum and its role in water and nutrient uptake [J]. Oecologia, 2013, 171(3): 733–741. doi: 10.1007/s00442-012-2575-6.
- [6] FREIBERG M, TURTON S M. Importance of drought on the distribution of the birds nest fern, *Asplenium nidus*, in the canopy of a lowland tropical rainforest in north-eastern Australia [J]. Austr Ecol, 2007, 32(1): 70–76. doi: 10.1111/j.1442-9993.2007.01732.x.
- [7] ANNASELVAM J, PARTHASARATHY N. Diversity and distribution of herbaceous vascular epiphytes in a tropical evergreen forest at Varagalaiar, Western Ghats, India [J]. Biodivers Conserv, 2001, 10(3): 317–329. doi: 10.1023/A:1016670621331.

- [8] BURNS K C, ZOTZ G. A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: Networks, meta-communities, and scale [J]. *Ecology*, 2010, 91(2): 377–385. doi: 10.1890/08-2004.1.
- [9] LIU W Y. The role of epiphytic material in nutrient cycling of forest ecosystem [J]. *Chin J Ecol*, 2000, 19(2): 30–35,49. doi: 10.13292/j.1000-4890.2000.0020.
刘文耀. 林冠附生物在森林生态系统养分循环中的作用 [J]. *生态学杂志*, 2000, 19(2): 30–35,49. doi: 10.13292/j.1000-4890.2000.0020.
- [10] WATKINS J E Jr, MACK M C, SINCLAIR T R, et al. Ecological and evolutionary consequences of desiccation tolerance in tropical fern gametophytes [J]. *New Phytol*, 2007, 176(3): 708–717. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02194.x.
- [11] ZHANG W, HU H, ZHANG S B. Divergent adaptive strategies by two co-occurring epiphytic orchids to water stress: Escape or avoidance? [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 588. doi: 10.3389/fpls.2016.00588.
- [12] CARDELÚS C L, MACK M C. The nutrient status of epiphytes and their host trees along an elevational gradient in Costa Rica [J]. *Plant Ecol*, 2010, 207(1): 25–37. doi: 10.1007/s11258-009-9651-y.
- [13] HIETZ P, WANER W, WANIA R, et al. Nitrogen-15 natural abundance in a montane cloud forest canopy as an indicator of nitrogen cycling and epiphyte nutrition [J]. *Oecologia*, 2002, 131(3): 350–355. doi: 10.1007/s00442-002-0896-6.
- [14] HSU R, WOLF J H D. Diversity and phytogeography of vascular epiphytes in a tropical-subtropical transition island, Taiwan [J]. *Flora*, 2009, 204(8): 612–627. doi: 10.1016/j.flora.2008.08.002.
- [15] ZHU Q L, LENG J Y, YE Q S. Photosynthetic characteristics of *Dendrobium williamsonii* and *D. longicornu* [J]. *Chin Bull Bot*, 2013, 48(2): 151–159. doi: 10.3724/SP.J.1259.2013.00151.
朱巧玲, 冷佳奕, 叶庆生. 黑毛石斛和长距石斛的光合特性 [J]. *植物学报*, 2013, 48(2): 151–159. doi: 10.3724/SP.J.1259.2013.00151.
- [16] SHEN Z G, CHEN C Q, WANG L L, et al. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of three *Dendrobium* species [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2010, 30(10): 2067–2073.
沈宗根, 陈翠琴, 王岚岚, 等. 3 种石斛光合作用和叶绿素荧光特性的比较研究 [J]. *西北植物学报*, 2010, 30(10): 2067–2073.
- [17] WU Y, SONG L, LIU Q, et al. Diversity and floristic characteristics of vascular epiphytes in the tropical forest of Xishuangbanna [J]. *Biodiv Sci*, 2016, 24(3): 271–279. doi: 10.17520/biods.2015308.
吴毅, 宋亮, 刘强, 等. 西双版纳热带森林附生维管植物的物种多样性与区系特征 [J]. *生物多样性*, 2016, 24(3): 271–279. doi: 10.17520/biods.2015308.
- [18] BENZING D H. *Air Plants: Epiphytes and Aerial Gardens* [M]. Ithaca: Cornell University Press, 2012.
- [19] ZOTZ G, BADER M Y. Epiphytic plants in a changing world-global: Change effects on vascular and non-vascular epiphytes [M]// LÜTTGE U, BEYSCHLAG W, BÜDEL B, et al. *Progress in Botany*. Berlin Heidelberg: Springer, 2009: 147–170. doi: 10.1007/978-3-540-68421-3_7.
- [20] SANGER J C, KIRKPATRICK J B. Moss and vascular epiphyte distributions over host tree and elevation gradients in Australian Subtropical Rainforest [J]. *Aust J Bot*, 2015, 63(8): 696–704. doi: 10.1071/BT15169.
- [21] WESTER S, MENDIETA-LEIVA G, NAUHEIMER L, et al. Physiological diversity and biogeography of vascular epiphytes at Ró Changuinola, Panama [J]. *Flora*, 2011, 206(1): 66–79. doi: 10.1016/j.flora.2010.01.011.
- [22] GIVNISH T J, SPALINK D, AMES M, et al. Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification [J]. *Proc Roy Soc B Biol Sci*, 2015, 282(1814): 20151553. doi: 10.1098/rspb.2015.1553.
- [23] DÍAZ I A, SIEVING K E, PEÑA-FOXON M E, et al. Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component [J]. *For Ecol Manage*, 2010, 259(8): 1490–1501. doi: 10.1016/j.foreco.2010.01.025.
- [24] ZOTZ G. Vascular epiphytes in the temperate zones: A review [J]. *Plant Ecol*, 2005, 176(2): 173–183. doi: 10.1007/s11258-004-0066-5.
- [25] LI J J, MENG Q W, SONG X Q. Epiphytic characteristics of *Oxystophyllum changjiangense* (Orchidaceae) in Bawangling National Nature Reserve, Hainan, China [J]. *J Trop Biol*, 2017, 8(1): 86–91. doi: 10.15886/j.cnki.rdswwb.2017.01.014.
李静静, 孟千万, 宋希强. 海南霸王岭自然保护区拟石斛的附生特性 [J]. *热带生物学报*, 2017, 8(1): 86–91. doi: 10.15886/j.cnki.rdswwb.2017.01.014.
- [26] LIU G F, ZANG R G, DING Y, et al. Diversity and distribution of epiphytic orchids in different types of old-growth tropical forests in Bawangling National Nature Reserve, Hainan Island, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34(4): 396–408. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.04.005.
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. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.04.005.
- [27] CARDELÚS C L, COLWELL R K, WATKINS J E Jr. Vascular epiphyte distribution patterns: Explaining the mid-elevation richness peak [J]. *J Ecol*, 2006, 94(1): 144–156. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01052.x.
- [28] DISLICH R, MANTOVANI W. Vascular epiphyte assemblages in a Brazilian Atlantic forest fragment: Investigating the effect of host tree features [J]. *Plant Ecol*, 2016, 217(1): 1–12. doi: 10.1007/s11258-015-0553-x.
- [29] RHOADES F M. Nonvascular epiphytes in forest canopies: Worldwide distribution, abundance, and ecological roles [M]// LOWMAN M D, NADKARNI N M. *Forest Canopies*. San Diego, CA: Academic Press, 1995: 353–408.
- [30] CHUNG M Y, NASON J D, CHUNG M G. Spatial genetic structure in populations of the terrestrial orchid *Cephalanthera longibracteata* (Orchidaceae) [J]. *Amer J Bot*, 2004, 91(1): 52–57. doi: 10.3732/ajb.91.1.52.
- [31] PIAO Z Y, SZE C C, BARYSHEVA O, et al. Temperature-regulated formation of mycelial mat-like biofilms by *Legionella pneumophila* [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2006, 72(2): 1613–1622. doi: 10.1128/AEM.72.2.1613-1622.2006.
- [32] AH-PENG C, CARDOSO A W, FORES O, et al. The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest [J]. *J Hydrol*, 2017, 548: 665–673. doi: 10.1016/j.jhydrol.2017.03.043.
- [33] LIU G F, ZANG R G, DING Y. A review of research on epiphytes in forest canopies [J]. *World For Res*, 2011, 24(1): 33–40. doi: 10.13348/j.cnki.sjlyyj.2011.01.005.
刘广福, 臧润国, 丁易. 林冠附生植物研究综述 [J]. *世界林业研究*, 2011, 24(1): 33–40. doi: 10.13348/j.cnki.sjlyyj.2011.01.005.
- [34] STUNTZ S, SIMON U, ZOTZ G. Rainforest air-conditioning: The moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns [J]. *Int J Biometeorol*, 2002, 46(2): 53–59. doi: 10.1007/s00484-001-0117-8.
- [35] HAN B, ZOU X M, KONG J J, et al. Nitrogen fixation of epiphytic plants enwrapping trees in Ailao Mountain cloud forests, Yunnan, China [J]. *Protoplasma*, 2010, 247(1/2): 103–110. doi: 10.1007/s00709-010-0150-8.
- [36] XU S T, ZHONG Y F, SONG X Q, et al. Role and function of bird's nest fern, *Asplenium nidus* complex (Aspleniaceae) in tropical rainforest [J]. *Chin J Trop Crops*, 2012, 33(4): 767–770. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2012.04.035.
徐诗涛, 钟云芳, 宋希强, 等. 巢蕨属植物在热带雨林生态系统中的功能与作用 [J]. *热带作物学报*, 2012, 33(4): 767–770. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2012.04.035.
- [37] 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. doi: 10.2307/2388470.
- [38] SETT R, KUNDU M. Epiphytic lichens: Their usefulness as bio-indicators of air pollution [J]. *Donn J Res Environ Stud*, 2016, 3(3): 17–24.
- [39] JAYALAL U, OH S O, PARK J S, et al. Evaluation of air quality using lichens in three different types of forest in Korea [J]. *For Sci Technol*, 2016, 12(1): 1–8. doi: 10.1080/21580103.2014.1003983.
- [40] LIU W Y, MA W Z, YANG L P. Advances in ecological studies on epiphytes in forest canopies [J]. *J Plant Ecol*, 2006, 30(3): 522–533. doi: 10.17521/cjpe.2006.0069.
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. doi: 10.17521/cjpe.2006.0069.
- [41] GOMBERT S, ASTA J, SEAWARD M R D. Assessment of lichen diversity by index of atmospheric purity (IAP), index of human impact (IHI) and other environmental factors in an urban area (Grenoble, southeast France) [J]. *Sci Total Environ*, 2004, 324(1/2/3): 183–199. doi: 10.1016/j.scitotenv.2003.10.036.
- [42] NADKARNI N M, MATELSON T J. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees [J]. *Condor*, 1989, 91(4): 891–907. doi: 10.2307/1368074.
- [43] BASSET Y. Invertebrates in the canopy of tropical rain forests: How much do we really know? [J]. *Plant Ecol*, 2001, 153(1/2): 87–107. doi: 10.1023/A:1017581406101.
- [44] BASSET Y, HORLYCK V, WRIGHT S J. Studying forest canopies from above: The international canopy crane network [R]. Panama: Smithsonian Tropical Research Institute, UNEP, 2003: 21–23.
- [45] PIAO Z J, TANG L N, SWIHART R K, et al. Human-wildlife competition for Korean pine seeds: Vertebrate responses and implications for mixed forests on Changbai Mountain, China [J]. *Ann For Sci*, 2011, 68(5): 911–919. doi: 10.1007/s13595-011-0097-8.
- [46] XU Y J, LIN D M, SHI M, et al. Spatial heterogeneity and its causes in evergreen broad-leaved forests in the Ailao Mountains, Yunnan Province [J]. *Biodivers Sci*, 2017, 25(1): 23–33. doi: 10.17520/biods.2016199.

- 徐远杰, 林敦梅, 石明, 等. 云南哀牢山常绿阔叶林的空间分异及其影响因素 [J]. 生物多样性, 2017, 25(1): 23–33. doi: 10.17520/biods.2016199.
- [47] DONG Q Y. Ecological habit of epiphytic orchids in Wuzhi Mountain National Nature Reserve, Hainan Island, China [D]. Shanghai: East China Normal University, 2013.
董全英. 海南五指山国家级自然保护区附生兰科植物生态习性研究 [D]. 上海: 华东师范大学, 2013.
- [48] CAI Y P, LI L, LI H S, et al. Daily change of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Dendrobium huoshanense* [J]. Acta Hort Sin, 2004, 31(6): 778–783. doi: 10.3321/j.issn:0513-353X.2004.06.015.
蔡永萍, 李玲, 李合生, 等. 霍山石斛叶片光合速率和叶绿素荧光参数的日变化 [J]. 园艺学报, 2004, 31(6): 778–783. doi: 10.3321/j.issn:0513-353X.2004.06.015.
- [49] CHOU M X, ZHU L Q, ZHANG Y J, et al. Effect of light intensities and temperatures on growth of *Dendrobium nobile* Lindl. [J]. Acta Phytoecol Sin, 2001, 25(3): 325–330.
丑敏霞, 朱利泉, 张玉进, 等. 不同光照强度和温度对金钗石斛生长的影响 [J]. 植物生态学报, 2001, 25(3): 325–330.
- [50] LÜ X K, XU C H, SHU X Y. Characteristics of photosynthesis in three *Dendrobium* species [J]. Chin Trad Herb Drugs, 2004, 35(11): 1296–1298. doi: 10.3321/j.issn:0253-2670.2004.11.042.
吕献康, 徐春华, 舒小英. 3种石斛的光合特性研究 [J]. 中草药, 2004, 35(11): 1296–1298. doi: 10.3321/j.issn:0253-2670.2004.11.042.
- [51] ZHENG G L, LI P. Cross-adaptation of two epiphytic *Tillandsia* species to temperature stress [J]. N Hort, 2015, 39(10): 82–86. doi: 10.11937/bfyy.201510020.
郑桂灵, 李鹏. 空气凤梨对温度逆境的交叉适应 [J]. 北方园艺, 2015, 39(10): 82–86. doi: 10.11937/bfyy.201510020.
- [52] VAZ A P A, FIGUEIREDO-RIBEIRO R D C L, KERBAUY G B. Photoperiod and temperature effects on *in vitro* growth and flowering of *P. pusilla*, an epiphytic orchid [J]. Plant Physiol Biochem, 2004, 42(5): 411–415. doi: 10.1016/j.plaphy.2004.03.008.
- [53] LOPEZ R G, RUNKLE E S. Environmental physiology of growth and flowering of orchids [J]. HortScience, 2005, 40(7): 1969–1973.
- [54] HUANG S Q, LI Y T, LÜ C T, et al. Changes in carbohydrates distribution in *Phalaenopsis* leaves and axillary buds during floral induction [J]. Acta Hort Sin, 2007, 34(6): 1515–1519. doi: 10.3321/j.issn:0513-353x.2007.06.027.
黄胜琴, 李永涛, 吕翠婷, 等. 蝴蝶兰花芽诱导过程中碳水化合物在叶与腋芽中的分配变化 [J]. 园艺学报, 2007, 34(6): 1515–1519. doi: 10.3321/j.issn:0513-353x.2007.06.027.
- [55] WU R H. Studies on the germplasm resources of *Dendrobium* in China and their genetic relationships [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2007.
武荣花. 我国石斛属植物种质资源及其亲缘关系研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2007.
- [56] YU L S, ZHANG L, DING J L, et al. Effects of low temperature on the growth of five species of airplants [J]. J Anhui Agric Univ, 2011, 38(1): 118–122. doi: 10.13610/j.cnki.1672-352x.2011.01.020.
俞禄生, 张蕾, 丁久玲, 等. 不同低温处理对 5 个空气凤梨品种生长特性的影响 [J]. 安徽农业大学学报, 2011, 38(1): 118–122. doi: 10.13610/j.cnki.1672-352x.2011.01.020.
- [57] YU L S, ZHENG K, ZHANG L, et al. Studies on suitable temperature for 5 varieties of airplants [J]. Jiangsu Agric Sci, 2011, 39(4): 169–172. doi: 10.3969/j.issn.1002-1302.2011.04.067.
俞禄生, 郑凯, 张蕾, 等. 5 个空气凤梨品种生长适宜温度条件的研究 [J]. 江苏农业科学, 2011, 39(4): 169–172. doi: 10.3969/j.issn.1002-1302.2011.04.067.
- [58] WANG S W, ZHENG G L, FU Y, et al. Foliar structure of several species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae) [J]. Bull Bot Res, 2010, 30(2): 140–145.
王思维, 郑桂灵, 付英, 等. 气生凤梨叶片结构研究 [J]. 植物研究, 2010, 30(2): 140–145.
- [59] DUAN J J, WANG Y S, KANG L F, et al. Effects of high temperature stress on antioxidant system and accumulation of osmotic adjustment substance of Bromeliaceae [J]. Chin Agric Sci Bull, 2010, 26(8): 164–169.
段九菊, 王云山, 康黎芳, 等. 高温胁迫对观赏凤梨叶片抗氧化系统和渗透调节物质积累的影响 [J]. 中国农学通报, 2010, 26(8): 164–169.
- [60] POORTER L, BONGERS F, STERCK F J, et al. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species [J]. J Ecol, 2005, 93(2): 256–267. doi: 10.1111/j.1365-2745.2004.00956.x.
- [61] VENTRE-LESPIAUCQ A B, DELGADO J A, OSPINA-CALDERÓN N H, et al. A tropical epiphytic orchid uses a low-light interception strategy in a spatially heterogeneous light environment [J]. Biotropica, 2017, 49(3): 318–327. doi: 10.1111/btp.12425.
- [62] CHOU M X, ZHU L Q, ZHANG Y J, et al. Effect of light intensity on the growth and metabolism of *Dendrobium nobile* Lindl. [J]. Acta

- Hort Sin, 2000, 27(5): 380–382. doi: 10.3321/j.issn:0513-353X. 2000.05.018.
- 丑敏霞, 朱利泉, 张玉进, 等. 光照强度对石斛生长与代谢的影响 [J]. 园艺学报, 2000, 27(5): 380–382. doi: 10.3321/j.issn:0513-353X. 2000.05.018.
- [63] WU G L, HE Y, WANG Y C, et al. Diurnal changes of photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Cattleya × hybrida* and *Phalaenopsis amabilis* with different light intensities [J]. J Zhejiang For Coll, 2008, 25(6): 733–738. doi: 10.3969/j.issn.2095-0756.2008.06.011.
- 吴根良, 何勇, 王永传, 等. 不同光照强度下卡特兰和蝴蝶兰光合作用和叶绿素荧光参数日变化 [J]. 浙江林学院学报, 2008, 25(6): 733–738. doi: 10.3969/j.issn.2095-0756.2008.06.011.
- [64] WU J B, GUAN D X, ZHANG M, et al. Photosynthetic characteristics of *Quercus mongolica* in region of Changbai Mountain [J]. J Grad School Chin Acad Sci, 2006, 23(4): 548–554. doi: 10.3969/j.issn.1002-1175.2006.04.018.
- 吴家兵, 关德新, 张弥, 等. 长白山地区蒙古栎光合特性 [J]. 中国科学院研究生院学报, 2006, 23(4): 548–554. doi: 10.3969/j.issn.1002-1175.2006.04.018.
- [65] HU T, LI S, LIU S, et al. Water relations and photosynthetic characteristics in different functional groups of epiphytic lichens in montane forest of Ailaoshan [J]. Chin J Plant Ecol, 2016, 40(8): 810–826. doi: 10.17521/cjpe.2015.0445.
- 胡涛, 李苏, 柳帅, 等. 哀牢山山地森林不同附生地衣功能群的水分关系和光合生理特征 [J]. 植物生态学报, 2016, 40(8): 810–826. doi: 10.17521/cjpe.2015.0445.
- [66] LI X, FENG W, ZENG X C. Advances in chlorophyll fluorescence analysis and its uses [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2006, 26(10): 2186–2196. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2006.10.037.
- 李晓, 冯伟, 曾晓春. 叶绿素荧光分析技术及应用进展 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(10): 2186–2196. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2006.10.037.
- [67] SCHANSKER G, VAN RENSEN J J S. Performance of active photosystem II centers in photoinhibited pea leaves [J]. Photosynth Res, 1999, 62(2): 175–184. doi: 10.1023/A:1006374707722.
- [68] REN J W, WANG Y, PENG Z H, et al. Measurement of malic acid diel fluctuation of leaves in three *Dendrobium* [J]. Acta Agric Univ Jiangxi, 2010, 32(3): 541–552. doi: 10.3969/j.issn.1000-2286.2010.03.024.
- 任建武, 王雁, 彭镇华, 等. 3 种石斛叶片苹果酸含量日变化动态研究 [J]. 江西农业大学学报, 2010, 32(3): 541–552. doi: 10.3969/j.issn.1000-2286.2010.03.024.
- [69] DARBY A, DRAGULJIĆ D, GLUNK A, et al. Habitat moisture is an important driver of patterns of sap flow and water balance in tropical montane cloud forest epiphytes [J]. Oecologia, 2016, 182(2): 357–371. doi: 10.1007/s00442-016-3659-5.
- [70] SOBRADO M A. Hydraulic characteristics and leaf water use efficiency in trees from tropical montane habitats [J]. Trees, 2003, 17(5): 400–406. doi: 10.1007/s00468-003-0251-5.
- [71] ZHANG Q. The photosynthesis responses to water stress and light-flecks in tropical epiphytic and terrestrial ferns [D]. Jinghong: Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, 2008.
- 张强. 热带附生和地生蕨类植物对水分胁迫和光斑的光合生理响应 [D]. 景洪: 中国科学院西双版纳热带植物园, 2008.
- [72] ZHANG S B, DAI Y, HAO G Y, et al. Differentiation of water-related traits in terrestrial and epiphytic *Cymbidium* species [J]. Front Plant Sci, 2015, 6: 260. doi: 10.3389/fpls.2015.00260.
- [73] REINERT F, MEIRELLES S T. Water acquisition strategy shifts in the heterophyllous saxicolous bromeliad, *Vriesea geniculata* (Wawra) Wawra [J]. Selbyana, 1993, 14: 80–88.
- [74] PEI Z X. Physio-biochemical characteristics of *Dendrobium nobile* responded to grads drought stress [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2013. doi: 10.7666/d.Y2394037.
- 裴忠孝. 春石斛生理生化特性对不同梯度干旱胁迫的响应 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2013. doi: 10.7666/d.Y2394037.
- [75] LI M, SU J L, WU R H, et al. Anatomical study on the nutritive organs of *Dendrobium candidum* [J]. J Henan Agric Univ, 2001, 35(2): 125–129. doi: 10.3969/j.issn.1000-2340.2001.02.008.
- 黎明, 苏金乐, 武荣花, 等. 铁皮石斛营养器官的解剖学研究 [J]. 河南农业大学学报, 2001, 35(2): 125–129. doi: 10.3969/j.issn.1000-2340.2001.02.008.
- [76] ZHENG G L, LI P. Advances in biological characters of air plants [J]. J Biol, 2009, 26(5): 56–58,62. doi: 10.3969/j.issn.1008-9632.2009.05.056.
- 郑桂灵, 李鹏. 气生植物的生物学特性及研究展望 [J]. 生物学杂志, 2009, 26(5): 56–58,62. doi: 10.3969/j.issn.1008-9632.2009.05.056.
- [77] NG C K Y, HEW C S. Orchid pseudobulbs: 'False' bulbs with a genuine importance in orchid growth and survival! [J]. Sci Hort, 2000, 83(3/4): 165–172. doi: 10.1016/S0304-4238(99)00084-9.
- [78] REYES-GARCÍA C, MEJIA-CHANG M, GRIFFITHS H. High but

- not dry: Diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community [J]. *New Phytol*, 2012, 193(3): 745–754. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03946.x.
- [79] PIVOVAROFF A, SHARIFI R, SCOFFONI C, et al. Making the best of the worst of times: Traits underlying combined shade and drought tolerance of *Ruscus aculeatus* and *Ruscus microglossum* (Asparagaceae) [J]. *Funct Plant Biol*, 2014, 41(1): 11–24. doi: 10.1071/FP13047.
- [80] ZHANG S B, GUAN Z J, SUN M, et al. Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, Orchidaceae [J]. *PLoS One*, 2012, 7(6): e40080. doi: 10.1371/journal.pone.0040080.
- [81] ZHENG Y L, FENG Y L. Fog water absorption by the leaves of epiphytes and non-epiphytes in Xishuangbanna [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, 17(6): 977–981.
郑玉龙, 冯玉龙. 西双版纳地区附生与非附生植物叶片对雾水的吸收 [J]. *应用生态学报*, 2006, 17(6): 977–981.
- [82] VANHOUTTE B, SCHENKELS L, CEUSTERS J, et al. Water and nutrient uptake in *Vriesea* cultivars: Trichomes vs. roots [J]. *Environ Exp Bot*, 2017, 136: 21–30. doi: 10.1016/j.envexpbot.2017.01.003.
- [83] SU J. Study on systematic taxonomy and micromorphology of the *Tillandsia* plants introduced into China [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2010.
宿静. 中国引种的铁兰属植物系统分类及微形态研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2010.
- [84] JOHN S P, HASENSTEIN K H. The role of peltate scales in desiccation tolerance of *Pleopeltis polypodioides* [J]. *Planta*, 2017, 245(1): 207–220. doi: 10.1007/s00425-016-2631-2.
- [85] LÜTTGE U. Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcome interacting stresses in tropical environments [J]. *AoB Plants*, 2010, 2010: plq005. doi: 10.1093/aobpla/plq005.
- [86] ZOTZ G. How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? [J]. *Oecologia*, 2004, 138(2): 184–192. doi: 10.1007/s00442-003-1418-x.
- [87] HOLTUM J A M, HANCOCK L P, EDWARDS E J, et al. Australia lacks stem succulents but is it depauperate in plants with crassulacean acid metabolism (CAM)? [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2016, 31: 109–117. doi: 10.1016/j.pbi.2016.03.018.
- [88] WINTER K, SMITH J A C. An introduction to crassulacean acid metabolism. *Biochemical principles and ecological diversity* [M]// WINTER K, SMITH J A C. *Crassulacean Acid Metabolism*. Berlin Heidelberg: Springer, 1996: 1–13. doi: 10.1007/978-3-642-79060-7_1.
- [89] LIU Z D. The study of transformation mechanism of morphology and physiology in the switch from C₃-photosynthesis to crassulacean acid metabolism of *Dendrobium* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014.
刘张栋. 石斛属植物 C₃/CAM 代谢转换中形态结构及生理生化转变研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [90] SCARANO F R, DE MATTOS E A, FRANCO A C, et al. Features of CAM-cycling expressed in the dry season by terrestrial and epiphytic plants of *Clusia arrudae* Planchon & Triana in two rupestrian savannas of southeastern Brazil in comparison to the C₃-species *Eremanthus glomerulatus* Less [J]. *Trees*, 2016, 30(3): 913–922. doi: 10.1007/s 00468-015-1331-z.
- [91] SU W H, ZHANG G F. The photosynthesis pathway in leaves of *Dendrobium officinale* [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2003, 27(5): 631–637.
苏文华, 张光飞. 铁皮石斛叶片光合作用的碳代谢途径 [J]. *植物生态学报*, 2003, 27(5): 631–637.
- [92] PENG L X, LI D Q, SHU H R. Progress in water stress physiology and drought tolerance mechanism of horticultural plant [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2002, 22(5): 1275–1281. doi: 10.3321/j.issn: 1000-4025.2002.05.037.
彭立新, 李德全, 束怀瑞. 园艺植物水分胁迫生理及耐旱机制研究进展 [J]. *西北植物学报*, 2002, 22(5): 1275–1281. doi: 10.3321/j.issn: 1000-4025.2002.05.037.
- [93] LI Q J, ZHONG Q Y, SHAO L, et al. Effect of PEG stress on drought resistance physiological indices of two ferns' prothallus [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2014, 30(22): 155–160.
李巧娟, 钟倩云, 邵莉, 等. PEG 胁迫对 2 种蕨类原叶体抗旱生理特性的影响 [J]. *中国农学通报*, 2014, 30(22): 155–160.
- [94] CARDELÚS C L, MACK M C, WOODS C, et al. The influence of tree species on canopy soil nutrient status in a tropical lowland wet forest in Costa Rica [J]. *Plant Soil*, 2009, 318(1–2): 47–61. doi: 10.1007/s 11104-008-9816-9.
- [95] KARST A L, LECHOWICZ M J. Are correlations among foliar traits in ferns consistent with those in the seed plants? [J]. *New Phytol*, 2007, 173(2): 306–312. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01914.x.
- [96] SONG L, LU H Z, XU X L, et al. Organic nitrogen uptake is a significant contributor to nitrogen economy of subtropical epiphytic bryophytes [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 30408. doi: 10.1038/srep30408.
- [97] XU S T. Epiphytic characteristics of *Asplenium nidus* L. (Aspleniaceae) complex in tropical montane rain forest, Hainan Island [D].

- Haikou: Hainan University, 2013.
- 徐诗涛. 海南热带山地沟谷雨林鸟巢蕨附生特性研究 [D]. 海口: 海南大学, 2013.
- [98] FEILD T S, DAWSON T E. Water sources used by *Didymopanax pittieri* at different life stages in a tropical cloud forest [J]. Ecology, 1998, 79(4): 1448–1452. doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[1448:WSUBDP]2.0.CO;2.
- [99] MADISON M. Vascular epiphytes: Their systematic occurrence and salient features [J]. Selbyana, 1977, 2(1): 1–13.
- [100] MARTIN C E. Physiological ecology of the Bromeliaceae [J]. Bot Rev, 1994, 60(1): 1–82. doi: 10.1007/BF02856593.
- [101] COXSON D S. Nutrient release from epiphytic bryophytes in tropical montane rain forest (Guadeloupe) [J]. Can J Bot, 1991, 69(10): 2122–2129. doi: 10.1139/b91-266.
- [102] PITTENDRIGH C S. The bromeliad-Anopheles-malaria complex in Trinidad: I. The bromeliad flora [J]. Evolution, 1948, 2(1): 58–89. doi: 10.1111/j.1558-5646.1948.tb02732.x.
- [103] WU J R, LÜ M, LIU T T, et al. Study on observation of the mycorrhiza under optical and electronic microscope of six orchids [J]. J NW Agric For Univ (Nat Sci), 2009, 37(7): 199–207. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2009.07.028.
- 伍建榕, 吕梅, 刘婷婷, 等. 6 种兰科植物菌根的显微及超微结构研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2009, 37(7): 199–207. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2009.07.028.
- [104] WAGNER K, BOGUSCH W, ZOTZ G. The role of the regeneration niche for the vertical stratification of vascular epiphytes [J]. J Trop Ecol, 2013, 29(4): 277–290. doi: 10.1017/S0266467413000291.
- [105] MONTES-RECINAS S, MÁRQUEZ-GUZMÁN J, OROZCO-SEGOVIA A. Temperature and water requirements for germination and effects of discontinuous hydration on germinated seed survival in *Tillandsia recurvata* L. [J]. Plant Ecol, 2012, 213(7): 1069–1079. doi: 10.1007/s11258-012-0066-9.
- [106] REN Z X, WANG H, LUO Y B. Deceptive pollination of orchids [J]. Biodiv Sci, 2012, 20(3): 270–279. doi: 10.3724/SP.J.1003.2012.10046.
- 任宗昕, 王红, 罗毅波. 兰科植物欺骗性传粉 [J]. 生物多样性, 2012, 20(3): 270–279. doi: 10.3724/SP.J.1003.2012.10046.
- [107] ZHANG Z B, CHENG J, YANG M, et al. Food-deceptive pollination of *Vanda concolor* (Orchidaceae) [J]. J Beijing For Univ, 2015, 37(6): 100–106. doi: 10.13332/j.1000-1522.20140020.
- 张自斌, 程瑾, 杨媚, 等. 琴唇万代兰食源性欺骗传粉研究 [J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(6): 100–106. doi: 10.13332/j.1000-1522.20140020.
- [108] ZHANG L Y. Pollination biology and germination characteristics of *Cleisostoma paniculatum* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2015.
- 张林瀛. 大序隔距兰(*Cleisostoma paniculatum*)传粉生物学及种子萌发特性研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2015.
- [109] AGUILAR-RODRÍGUEZ P A, MACSWINEY G M C, KRÖMER T, et al. First record of bat-pollination in the species-rich genus *Tillandsia* (Bromeliaceae) [J]. Ann Bot, 2014, 113(6): 1047–1055. doi: 10.1093/aob/mcu031.
- [110] SHAO S G. Sexual reproduction of lichens [J]. J Biol, 1988(2): 44–45.
- 邵世光. 地衣的有性生殖 [J]. 生物学杂志, 1988(2): 44–45.
- [111] ZHENG D G, WANG X B, LE J G, et al. Berry-gall aphid & Beautiful Ash Moss' optimum ecological condition and Berry-gall's base construction [J]. Hubei For Sci Technol, 1997(3): 8–12.
- 郑德国, 王贤斌, 乐建根, 等. 肚倍蚜、美灰藓最佳生态条件与肚倍基地建设 [J]. 湖北林业科技, 1997(3): 8–12.
- [112] LIU S S, CHEN J, GUO S X. Review on germination of orchid seeds [J]. Seeds, 2015, 34(6): 43–50. doi: 10.16590/j.cnki.1001-4705.2015.06.043.
- 刘思思, 陈娟, 郭顺星. 兰科植物种子萌发的研究进展 [J]. 种子, 2015, 34(6): 43–50. doi: 10.16590/j.cnki.1001-4705.2015.06.043.
- [113] GUO J, LIU T T, MENG X L, et al. Spore culture and propagation of *Platyserium wallichii* [J]. Acta Hort Sin, 2013, 40(1): 155–162. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2013.01.019.
- 郭捡, 刘婷婷, 孟宪利, 等. 鹿角蕨的孢子培养及其繁殖 [J]. 园艺学报, 2013, 40(1): 155–162. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2013.01.019.
- [114] WANG F, XU B Q, LIU X J, et al. Asymbiotic seed germination of *Cymbidium goeringii* [J]. J Zhejiang Agric For Univ, 2013, 30(1): 136–140. doi: 10-11833/j.issn.2095-0756.2013.01.020.
- 王芬, 徐步青, 刘幸佳, 等. 春兰种子无菌播种萌发过程及其影响因素 [J]. 浙江农林大学学报, 2013, 30(1): 136–140. doi: 10-11833/j.issn.2095-0756.2013.01.020.
- [115] FLORES-PALACIOS A, BUSTAMANTE-MOLINA A B, CORONA-LÓPEZ A M, et al. Seed number, germination and longevity in wild dry forest *Tillandsia* species of horticultural value [J]. Sci Hort, 2015, 187: 72–79. doi: 10.1016/j.scienta.2015.03.003.
- [116] LI X L, HUANG C Y, SONG Q, et al. *In vitro* asymbiotic germination and propagation of *Paphiopedilum concolor* (Lindl.) Pfitz [J].

- Plant Sci J, 2016, 34(1): 127–134. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2016.10127.
- 李秀玲, 黄昌艳, 宋倩, 等. 同色兜兰的非共生萌发与快速繁殖研究 [J]. 植物科学学报, 2016, 34(1): 127–134. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2016.10127.
- [117] LONGTON R E. The Biology of Polar Bryophytes and Lichens [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1988.
- [118] STARK L R, STEPHENSON A G. Reproductive biology of *Entodon cladorrhizans* (Bryopsida, Entodontaceae): II. Resource-limited reproduction and sporophyte abortion [J]. Syst Bot, 1983, 8(4): 389–394. doi: 10.2307/2418358.
- [119] WANG Z S, AN S Q, FANG Y M. Review of reproductive ecology of Bryophytes [J]. Acta Ecol Sin, 2003, 23(11): 2444–2452. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2003.11.029.
- 王中生, 安树青, 方炎明. 苔藓植物生殖生态学研究 [J]. 生态学报, 2003, 23(11): 2444–2452. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2003.11.029.
- [120] JERSÁKOVÁ J, JOHNSON S D, KINDLMANN P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids [J]. Biol Rev, 2006, 81(2): 219–235. doi: 10.1017/S1464793105006986.
- [121] HU A Q, GALE S W, KUMAR P, et al. Preponderance of clonality triggers loss of sex in *Bulbophyllum bicolor*, an obligately outcrossing epiphytic orchid [J]. Mol Ecol, 2017, 26(13): 3358–3372. doi: 10.1111/mec.14139.
- [122] PEÑALOZA-BOJACÁ G F, DE OLIVEIRA B A, ARAÚJO C A T, et al. Bryophyte reproduction on ironstone outcrops: Delicate plants in harsh environments [J/OL]. Flora, 2017. doi: 10.1016/j.flora.2017.02.017.
- [123] MING X J, LIU X, LI B R, et al. Growth and vegetative propagation of epiphytic *Dendrobium nobile* Lindl. [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2017, 37(4): 797–804. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2017.04.0797.
- 明兴加, 刘翔, 李博然, 等. 附生植物石斛的株丛生长及营养繁殖特征 [J]. 西北植物学报, 2017, 37(4): 797–804. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2017.04.0797.
- [124] KLIMEŠ L, KLIMEŠOVÁ J, HENDRIKS R, et al. Clonal plant architecture: A comparative analysis of form and function [M]// de KROON H, van GROENENDAEL J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 1997: 1–29.