



Open Access

引用格式:欧旭,杨静纯,邓鸿北,等.热带云雾林光环境对附生维管植物多样性的影响[J].海南大学学报(自然科学版中英文),DOI:10.65658/j.hndk.2026032501.

Citation:Ou Xu, Yang Jingchun, Deng Hongbei, et al. The effect of available light flux on the diversity of *Vascular Epiphytes* in tropical cloud forests[J]. Natural Science of Hainan University, DOI:10.65658/j.hndk.2026032501.

热带云雾林光环境对附生维管植物多样性的影响

欧旭¹, 杨静纯¹, 邓鸿北¹, 关宏灿², 肖楚楚¹✉

(1. 海南大学 热带农林学院, 海南 海口 570228; 2. 海南大学 生态学院, 海南 海口 570228)

摘要: 热带云雾林附生维管植物多样性丰富,在维持森林水分循环与物种多样性中具有重要作用。现有附生维管植物研究多集中于海拔、降水等宏观环境因子,而对林冠内部微尺度光环境及其空间异质性如何影响群落多样性和群落构建过程仍认识不足,其主要原因在于传统方法难以连续刻画复杂冠层结构下的三维光环境分布。为揭示光照对附生维管植物多样性的影响,本研究在海南热带雨林国家公园霸王岭片区热带云雾林 20 个 20 m×20 m 样地中开展附生维管植物群落调查,利用无人机激光雷达收集该区域点云数据,结合辐射传输模型对林内三维光环境及其空间异质性进行量化,并提取可用光通量等光环境指标。分析不同光环境指标与附生维管植物物种组成及多样性之间的关系。结果显示不同光环境指标与群落多样性的相关性存在差异,其中垂直可用光通量衰减率对物种丰富度的影响呈显著负相关($r=-0.48, p<0.05$);不同高度层附生维管植物多样性对可用光通量变化表现出差异化响应,表明附生植物的垂直分布并非单纯响应光照最大化,而是受到多种环境因子的协同调控。研究结果表明,冠层形成的三维光环境及其空间异质性可能是影响附生维管植物群落构建的重要因素。本研究从三维光环境角度为理解热带云雾林附生维管植物多样性格局提供了定量依据。

关键词: 附生维管植物; 光照; 生物多样性; 热带云雾林; 无人机激光雷达

中图分类号: Q948 文献标志码: A

DOI: 10.65658/j.hndk.2026032501 CSTR: 32403.14.hndk.2026032501

The effect of available light flux on the diversity of *Vascular Epiphytes* in tropical cloud forests

Ou Xu¹, Yang Jingchun¹, Deng Hongbei¹, Guan Hongcan², Xiao Chuchu¹✉

(1. School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China;

2. School of Ecology, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: Tropical cloud forests harbor a rich diversity of *Vascular Epiphytes*, which play important roles in maintaining forest water cycles and biodiversity. Previous studies on vascular epiphytes have primarily focused on macro-environmental factors such as elevation and precipitation, whereas the effects of micro-scale light environments within forest canopies and their spatial heterogeneity on community diversity and assembly processes remain poorly understood. This knowledge gap is largely attributable to the difficulty of continuously

Received: 2026-03-25; Revised: 2026-05-27; Accepted: 2026-06-06.

✉ Corresponding author(s): XIAO chuchu, E-mail: xiaochuchuhn@hainanu.edu.cn.

characterizing the three-dimensional distribution of light under complex canopy structures using traditional methods. To investigate the effects of light availability on *Vascular Epiphyte* diversity, field surveys were conducted in 20 plots (20m×20m) within the tropical montane cloud forest of the Bawangling region in Hainan Tropical Rainforest National Park. Unmanned aerial vehicle (UAV)-borne LiDAR data were acquired to generate three-dimensional point clouds of forest canopies, quantify the three-dimensional understory light environment and its spatial heterogeneity via a radiative transfer model, and derive light environment metrics such as photosynthetically usable light flux. Relationships between different light environment metrics and the species composition and diversity of *Vascular Epiphytes* were then analyzed. The results revealed that different light environment metrics exhibited varying relationships with community diversity. Among them, the vertical light attenuation rate was significantly negatively correlated with species richness ($r=-0.48$, $p<0.05$). In addition, *Vascular Epiphyte* diversity at different height strata showed distinct responses to changes in light availability, indicating that the vertical distribution of *Vascular Epiphytes* is not driven solely by light maximization but is jointly regulated by multiple environmental factors. These findings suggest that canopy-derived vertical light structure and its spatial heterogeneity may play important roles in influencing *Vascular Epiphyte* community assembly. This study provides quantitative evidence for understanding diversity patterns of *Vascular Epiphytes* in tropical montane cloud forests from a three-dimensional light-environment perspective.

Keywords: *Vascular Epiphytes*; Light Availability; Biodiversity; Tropical Cloud Forests; UAV-LiDAR

0 引言

热带云雾林(Tropical Montane Cloud Forest, TCMF)是一类典型的高湿、低温且长期受云雾覆盖的森林,具有丰富且高度特有的生物多样性^[1]。稳定湿润的环境和复杂的垂直结构为附生维管植物(*Vascular Epiphytes*)提供了理想生境。附生维管植物在整个或部分生命周期中依附于其他植物个体或其残体表面生长,但不依赖宿主获取营养,是云雾林中重要的功能类群^[2]。

已有研究表明,附生维管植物的分布与群落结构受多种环境因子共同影响^[1],但相关研究多侧重于海拔、降水等宏观环境因子^[3,4]。然而,与地面植物相比,附生植物更直接暴露于冠层微环境,其生存与扩散对光照条件变化尤为敏感^[5,6]。可用光通量(Light Availability, LA)是衡量生物获取光能能力的重要指标,直接影响植物的生理过程、群落构建及物种共存格局^[7-9]。在森林生态系统中,由于冠层结构对光的拦截与再分配,光资源在空间上呈现显著的不均匀性,形成复杂的光环境梯度。可用光通量异质性(Light Availability Heterogeneity, LAH)不仅调控个体生长过程,还通过影响资源分配与生态位分化,驱动群落演替与生物多样性的维持^[8,10-12]。因此,系统刻画森林中光资源的空间格局,是理解植物分布与群落构建机制的关键。

尽管微尺度光环境对森林生态系统,尤其是附生植物群落结构具有重要影响,但现有研究对此仍关注不足。现有的森林光环境观测与量化方法存在明显局限。传统测量方法如半球摄影、球形测光仪、量子传感器(PPFD)、PAR探头通常依赖局部点位观测^[11,13,14],难以反映光资源在空间上的连续变化,且易受天气条件与人为误差影响。基于传感器的观测虽尝试测量不同高度的光合有效辐射及相关微气候变量,但受限于布设数量与空间覆盖范围,多数观测集中于林下或冠层局部区域^[15-19],难以刻画完整的三维光环境。个别研究通过高密度传感器布设揭示垂直梯度^[20],但在附生植物相关研究中仍较为少见。因此,现有方法仍难以全面揭示林冠光环境的空间异质性及其对附生植物分布的影响。近年来,激光雷达技术的发展为三维刻画森林光环境提供了新的途径。无人机激光雷达通过获取高精度点云数据,并结合辐射传输模型或体素化方法,可实现光环境的连续空间量化^[21-25]。例如,合成半球影像技术(Synthetic

Hemispherical Imaging, SHI)技术能够基于点云重建冠层结构并模拟光传播路径,从而生成林内不同高度的光照分布格局^[26-28]。相较传统方法,该技术能够重建冠层结构与光传播路径,从连续空间尺度上估算不同高度的可用光通量,更全面地揭示光照格局。

基于上述背景,本研究假设可用光通量及其空间异质性是驱动附生维管植物分布的重要因素。以海南岛霸王岭热带云雾林 20 个 20 m×20 m 样地为对象,对附生维管植物进行调查,分析不同样地间群落多样性与物种组成差异,结合无人机激光雷达与辐射传输模型对林内光环境进行量化,并与附生植物多样性数据开展相关分析,通过探讨光环境对附生植物群落结构的影响机制,旨在深化对云雾林生物多样性维持机制的理解,并为森林生态系统保护与管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况 海南岛霸王岭国家级自然保护区的热带云雾林主要位于在海拔 1 200 m 以上的山脊或山顶,林中干湿两季分明。每年 5 至 10 月为湿季,11 月至次年 4 月为干季,每年大约有 300 天覆盖雾气,湿季日平均相对湿度为 88% 至 100%,干季日平均相对湿度为 58% 至 100%^[29]。霸王岭的热带云雾林有热带山地常绿阔叶林和热带山顶矮林两种森林类型,样地海拔设置在 1 313.24 m 至 1 385.24 m 范围的热带云雾林中^[29]。热带云雾林中物种多样性丰富,基于 2025 年调查数据,20 个 20 m×20 m 固定样地内共有 143 种乔灌木(DBH≥5cm),共 9 447 株。样地概况见图 1。

1.2 数据收集 在 2025 年 11 月调查海南热带雨林国家公园霸王岭片区热带云雾林设置 20 个 20 m×20 m 的固定样地内所有胸径大于 5cm 的宿主植物以及附生维管植物信息。植物物种学名依据《中国植物志》英文修订版(*Flora of China*, FOC)^[30],及中国植物志数字平台 iPlant^[31]核定。所选附生植物

均为全球维管附生植物名录(*EpiList 1.0*)中已验证的附生植物^[32]。计数时,对华石斛(*Dendrobium sinense*)和鸟巢蕨(*Neottopteris nidus*)等个体识别清晰的附生维管植物直接进行株数统计;其他附生维管植物如琼崖石韦(*Pyrrosia eberhardtii*)等团簇状分布或个体界限不易辨识的种类则参照 Sanford 的界定方法:同种个体群之间若存在明显边界则视为不同株;不同物种混生时,各物种分别计为一株^[33, 34]。对于生长在较高位置的附生维管植物,则借助望远镜进行细致观察、鉴定与计数。附生维管植物的附着高度即其基部在宿主上的垂直高度位置,对于生长在较高位置的附生维管植物,则借助望远镜进行细致观察、鉴定计数以及记录高度数据。

在附生维管植物调查期间利用 LiAir H800 无人机激光雷达系统对海南岛霸王岭国家级自然保护区的热带云雾林进行了扫描(图 2)。此次飞行采用了仿地模式,飞行高度为离地面 200 m,平均飞行速度为 8 m/s。该高度和速度设计既确保了数据的精准度,又避免了无人机与森林冠层发生碰撞的风险。激光雷达的扫描角度为 120°,旁向重叠率设置为 33%,以支持后续航带的平差工作,并确保从多个角度获取森林冠层的三维结构细节。系统集成了 GPS 和惯性测量单元,可以同步获取目标物的精确三维位置和姿态数据。通过这一过程,所获取的点云数据包含了每个点的三维坐标(X、Y、Z)以及反射强度和回波类型等信息,形成了高质量的点云数据集,供后续分析使用。

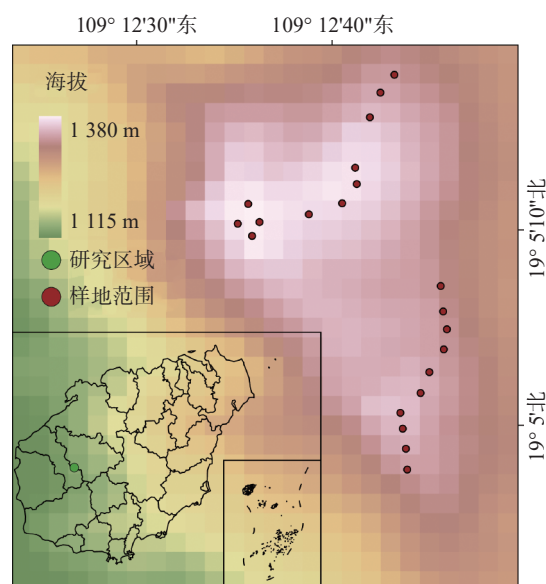


图 1 研究区域图

注:该图基于天地图网站(<https://cloudcenter.tianditu.gov.cn/dataSource>)下载的审图号为 GS(2024)0650 号标准地图制作,边界无修改

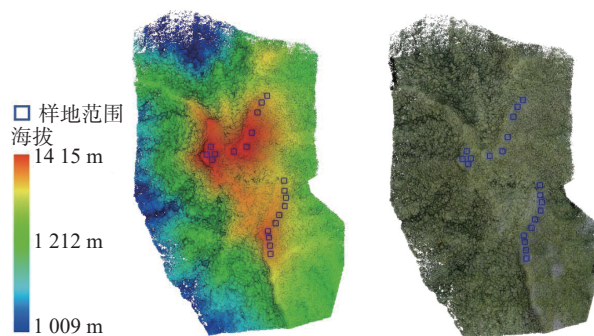


图2 云雾林无人机扫描点云图

1.3 数据分析方法

1.3.1 附生维管植物物种组成及多样性计算 附生维管植物的物种组成以物种名录进行统计。物种丰富度以记录到的物种总数表示,多度则以单株宿主树上附生维管植物的个体数表示^[33]。由于附生维管植物附着于生长基质表面,其优势度应综合考虑频度和多度两个指标。优势度采用重要值(IV)计算:

$$IV = \frac{(F+C)}{2} \quad (1)$$

其中,相对频度 F 为某物种出现频度占有所有附生维管植物总频度的比例;相对多度 C 为某物种多度占有所有附生维管植物总多度的比例。 α 多样性用于描述群落内部物种组成特征,主要反映物种丰富度和均匀度。

Shannon-Wiener 指数(H')用于度量物种个体出现的不确定性,不确定性越高,群落的多样性越高,公式如下:

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i \times \ln p_i) \quad (2)$$

其中, S 为物种总数, p_i 为第 i 个物种的相对多度,即 $p_i = \frac{N_i}{N}$ (N_i 为第 i 个物种的个体数, N 为所有物种的总个体数);

Simpson 指数(D)反映群落优势度,表示连续两次随机抽样均抽到同一物种个体的概率。该值越大说明群落越受少数优势种支配,多样性越低。公式如下:

$$D = \sum_{i=1}^S (p_i)^2 \quad (3)$$

Pielou 均匀度指数(J')是 Shannon-Wiener 指数与理论最大值的比值,用于衡量群落中各物种个体分布的均匀程度,取值范围为 $[0,1]$ 。其值越接近 1,表明群落分布越均匀。公式如下:

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}} = \frac{H'}{\ln S} \quad (4)$$

其中, $H'_{\max}$ 为理论最大 Shannon 指数。Patrick 丰富度指数(S)即群落中记录到的物种总数,是最直观的多样性指标。 β 多样性用于表征不同地理区域或生境之间群落物种组成的差异性。群落间物种组成越不相似, β 多样性越高。

Bray-Curtis 相异度 (Bray-Curtis dissimilarity) 常用于衡量不同样地间的物种组成差异,其计算基于各物种的数量特征(如多度、盖度或重要值)。公式如下:

$$d_{BCD}(i, j) = \frac{\sum_{k=1}^S |y_{i,k} - y_{j,k}|}{\sum_{k=1}^S (y_{i,k} + y_{j,k})} \quad (5)$$

其中, S 是物种总数, $y_{i,k}$ 表示样地 i 中物种 k 的多度, $y_{j,k}$ 表示样地 j 中物种 k 的多度。该 Bray-Curtis 相异度指数取值范围为 $[0,1]$, 数值越大表示群落差异越大。

以 Bray-Curtis 相异度进行非度量多维尺度分析(Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS), 即将高维物种数据映射到二维空间进行计算, 保持样方间秩次相似性。最大迭代次数设为 100, 以保证算法收敛, 并通过应力值(Stress)评估拟合优度。

已有研究表明, 宿主树的树高、胸径及树种组成等因素均可能通过改变冠层结构和微环境条件进一步影响林下光照分布, 从而间接影响附生维管植物的分布格局^[35]。本研究通过混合线性模型将宿主树树种、基质类型及样地设为随机效应, 以控制宿主因素带来的潜在影响。结果表明, 树种对附生维管植物多度的解释率为 22.6%, 明显高于样地(3.6%)和基质类型(0.1%), 树高效应未达到显著水平($p>0.05$)。本研究样地为自然随机选取, 并未对宿主树种进行人为控制, 因此在模型中通过随机效应对宿主因素进行了统计控制。

1.3.2 可用光量及多维指标计算 基于无人机激光雷达数据, 通过 Python 开源工具包 FLApy 对海南岛霸王岭热带云雾林的光环境进行三维量化, 实现林冠可用光通量的模拟与计算并提取多维异质性指标(表 1)^[36]。点云数据采用归一化后的 LAS 数据作为输入, 在 FLApy 中读取后, 基于样地空间范围(bounding box, bbox)构建模拟区域。模拟过程中设置空间分辨率为 1m, 观测模式参数设为 obsType = 3, 水平方向采样间距分别为 5m(X 和 Y 方向), 垂直方向划分为 5 个层级(udZNum= 5)。分析流程严格遵循 FLApy 工具包的标准框架, 实现从数据准备、三维建模、参数计算到空间模式识别的完整分析^[36]。

表 1 光环境指标说明

指标	缩写	采样方法	定义
平均可用光通量	AVE _{vox}	体素	指定范围内可用光通量(LA)的平均值
可用光通量标准差	STD _{vox}	体素	指定范围内可用光通量(LA)的标准差
可用光通量体素空间自相关(体素)	SAC _{vox}	体素	对特定区域计算三维全球莫兰(Moran' I)指数接近1或-1表示聚合或分散, 接近0表示随机性
可用光通量异质性	DIV _{vox}	体素	基于给定空间中可用光通量(LA)值计算多样性反映异质性
可用光通量衰减率	LAR _{ver}	垂直	基于S形拟合计算可用光通量沿垂直方向高度下降的最大速率
可用光通量分布变异性	ACH _{ver}	垂直	基于相对地面高度和可用光通量(LA)尺寸计算
可用光通量空间自相关(水平)	SAC _{hor}	水平	空间自相关的平均值计算了单层或多层的空间

为进一步分析垂直方向上光照的分布特征, 基于规则化三维观测网络(Study Field Lattice, SFL)对样地观测点按高度进行分层。具体而言, 根据观测点的 z 坐标将其划分为若干离散高度层, 每一层包含处于相同高度区间的多个观测点。第 k 层的平均可用光通量定义为:

$$\overline{LA}_k = \frac{1}{N_k} \sum_{i=1}^{N_k} LA_{i,k} \quad (6)$$

其中, N_k 为第 k 个高度层内的观测点数量, $LA_{i,k}$ 表示该高度层中第 i 个观测点的可用光通量。通过比较不同高度层的 $\overline{LA}_k$, 可构建样地尺度可用光通量沿垂直方向变化的分布剖面, 从而揭示林冠结构对光环境的影响特征。

基于激光雷达点云数据提取离散高度的光照指标, 计算各高度层平均可用光通量, 并结合附生植物个体附生高度进行分层归类, 统计其株数分布特征, 构建垂直分布数据集。在此基础上, 量化各高度层附生维管植物群落特征并计算 α 多样性指标, 将其与各高度层平均可用光通量进行分析, 以揭示垂直方式光照对附生植物多样性的影响。

为分析可用光通量(LA)对附生维管植物 α 多样性的影响, 本研究构建线性混合效应模型(linear mixed-effects model, LMM), 其中可用光通量作为固定效应, 样地号作为随机效应, 以控制不同样地间空

间异质性带来的影响。模型采用随机截距结构(random intercept model), 模型表达式为:

$$Response \sim LA + (1 | Plot) \quad (7)$$

其中 Response 分别表示各 α 多样性指数。模型采用随机截距结构, 允许不同样地具有不同的截距, 而固定效应斜率保持一致。

所有统计分析及可视化均利用 R4.5.0 软件, 利用 lme4、vegan、agricolae、lmerTest、igraph、dplyr 和 scales 包完成, 结果由 ggplot2 包可视化。

2 研究结果

2.1 附生维管植物多样性 样地内共调查 9 447 株乔灌木, 共 49 科 143 种, 其中存在附生维管植物的宿主植物有 909 株, 共 39 科 66 种, 占样地内乔灌木数的 9.62%。附生维管植物共计 2 542 条数据、共 13 科 45 种, 其中附生兰科植物共计 23 种, 主要以流苏贝母兰 (*Coelogyne fimbriata*) 和琼崖石韦 (*Pyrrosia eberhardtii*) 为主。云雾林附生维管植物物种名录见附录, 各样地附生维管植物前 5 位优势种的重要值见附录清单; 云雾林各样地附生维管植物前 5 位优势种及与光环境及群落均匀度的对应关系见表 2。

表 2 附生维管植物优势种与光环境及群落均匀度的对应关系

优势种	拉丁名	重要值范围	主要分布样地	可用光通量衰减率范围	Pielou 指数范围
流苏贝母兰	<i>Coelogyne fimbriata</i>	9.68-41.69	1、3、15、18、19	0.46-0.53	0.43-0.56
芳香石豆兰	<i>Bulbophyllum ambrosia</i>	8.39-23.36	1、5、20	0.33-0.48	0.43-0.69
镰翅羊耳蒜	<i>Liparis bootanensis</i>	6.33-16.64	6、10、14	0.39-0.50	0.70-0.78
乐东石豆兰	<i>Bulbophyllum ledungense</i>	8.41-25.84	12、17	0.45-0.52	0.47-0.72
琼崖石韦	<i>Pyrrosia eberhardtii</i>	6-18.20	11、12、19	0.49-0.56	0.55-0.74
骨牌蕨	<i>Lepisorus rostratus</i>	6.81-16.97	7、13、14	0.45-0.52	0.62-0.74

云雾林样地中附生维管植物群落的 α 多样性表现出明显的空间差异(表 3)。样地物种丰富度(S)范围为 13-26, Shannon 多样性指数(H')为 1.28-2.55, Simpson 优势度(D)为 0.56-0.89, Pielou 均匀度(J')为 0.43-0.78。高多样性样地主要集中于样地 4、6、7、10 和 14, 而样地 1、15 多样性水平相对较低, 表明群落结构在样地尺度上存在显著差异。

Bray-Curtis 相异度分析定量揭示了附生维管植物群落在空间上的组成差异格局(表 4)。结果显示群落整体平均相异度为 0.571, 表明样地间物种组成差异明显。样地间相异度范围较大, 其中部分组合(如样方 2 与 3、3 与 18、15 与 19)的相异度较高, 群落组成差异显著; 而部分组合(如样方 11 与 17、12 与 20)相异度相对较低, 显示样地间物种组合存在一定分化。通过非度量多维标度分析样方进行了排序(图 3), 表明二维排序结果具有较好的拟合度。样方在二维排序空间中呈现出清晰的分布格局, 反映了群落物种组成在样方尺度上的差异。各样方在 NMDS 空间中形成了明显的聚类, 不同组群之间在排序空间中相互分离, 表明其物种组成存在显著差异(应力值 Stress=0.083)。其中, 组 1 和组 2 的样方分布较为集中, 组内样方的物种组成相似性较高; 相比之下, 组 5 的样方在排序空间中分布较为分散, 组内样方之间的物种组成差异较大。

2.2 云雾林光环境差异及其与附生维管植物多样性的关系 对样地光环境指标的分析(表 5)发现所有样地平均值差异较小(0.82-0.91), 表明研究区域内光照水平整体较为一致。可用光通量三维空间异质性指标显示不同样地在光环境结构特征上存在显著差异, 主要体现在垂直方向。垂直可用光通量衰减率与光照垂直分布变异性在样地间变异幅度较大, 垂直可用光通量衰减率(0.33-0.56)与垂直分布变异性(2 513.14-3 824.02)在样地间变幅较大; 体素尺度空间自相关(0.16-0.21)及水平方向自相关(0.23-0.34)整体处于低至中等水平, 表明光环境在空间上的聚集程度相对较弱。

表 3 云雾林各样地附生维管植物群落 α 多样性指数

样地	Patrick丰富度指数(S)	Shannon指数(H')	Simpson指数(D)	Pielou指数(J')
1	19	1.28	0.53	0.43
2	18	1.87	0.72	0.65
3	16	1.35	0.55	0.49
4	23	2.36	0.86	0.75
5	21	1.98	0.77	0.65
6	26	2.27	0.85	0.70
7	23	2.27	0.86	0.72
8	22	1.83	0.77	0.59
9	13	2.00	0.83	0.78
10	26	2.55	0.89	0.78
11	14	1.95	0.79	0.74
12	13	1.85	0.74	0.72
13	16	1.71	0.73	0.62
14	15	2.00	0.83	0.74
15	19	1.46	0.63	0.49
16	23	1.88	0.76	0.60
17	24	1.49	0.68	0.47
18	20	1.69	0.68	0.56
19	17	1.55	0.60	0.55
20	23	2.16	0.83	0.69

表 4 各样地间 Bray-Curtis 相异度分析

样方A	样方B	相异度
3	2	0.839
19	15	0.806
18	3	0.792
18	2	0.777
4	2	0.738
17	11	0.959
20	12	0.952
17	12	0.940
20	11	0.935
17	9	0.933

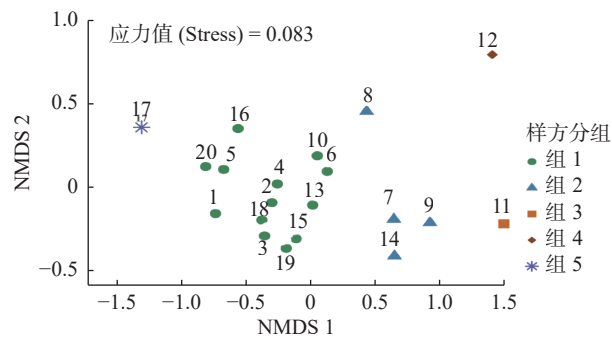


图 3 基于 Bray-Curtis 相异度的附生植物群落 NMDS 排序图

注: NMDS1 和 NMDS2 分别表示排序的第一和第二维度。样方间距离反映附生植物群落组成的相异程度, 距离越近表示群落组成越相似。不同颜色和符号表示聚类分析划分的 5 个群组, 数字表示样方编号。应力值 Stress=0.083。

表 5 云雾林各样地可用光通量指标

样地	平均值 AVE_{Vox}	标准差 SAC_{Vox}	体素空间自相关 DIV_{Vox}	衰减率 LAR_{Ver}	分布变异性 ACH_{Ver}	水平空间自相关 SAC_{Hor}
1	0.86	0.19	3.19	0.46	3 172.81	0.28
2	0.89	0.20	3.12	0.43	3 686.45	0.34
3	0.86	0.21	3.11	0.46	2 707.51	0.28
4	0.91	0.17	2.80	0.50	3 031.44	0.30
5	0.91	0.19	2.78	0.48	3 202.40	0.30
6	0.89	0.20	2.99	0.39	3 546.86	0.33
7	0.90	0.17	3.14	0.45	2 513.14	0.26
8	0.88	0.17	3.16	0.43	2 801.25	0.29
9	0.89	0.17	3.07	0.48	3 096.03	0.25
10	0.89	0.17	3.04	0.50	2 749.49	0.23
11	0.90	0.17	3.04	0.56	2 598.95	0.30
12	0.91	0.16	2.90	0.52	3 458.96	0.29
13	0.87	0.17	3.20	0.52	2 787.66	0.29
14	0.88	0.17	3.17	0.49	2 945.03	0.32
15	0.88	0.17	3.20	0.53	3 247.63	0.30
16	0.90	0.17	3.05	0.52	2 687.38	0.26
17	0.89	0.17	3.18	0.45	2 990.01	0.30
18	0.91	0.17	3.03	0.49	2 800.83	0.32
19	0.89	0.17	3.13	0.49	2 723.74	0.27
20	0.82	0.16	3.18	0.33	3 824.02	0.31

对附生维管植物多样性指数与光照参数指标进行相关性分析(图 4)。平均可用光通量(AVE_{Vox})与各多样性指数均未表现出显著相关性,与 Shannon、Simpson 及 Pielou 指数呈弱正相关($p>0.05$)。可用光通量标准差(STD_{Vox})与各多样性指数均呈弱负相关。三维空间自相关指标(SAC_{Hor})与 Shannon 多样性指数呈弱正相关,而与 Simpson 和 Pielou 指数呈弱负相关,但均未达到显著水平。相比之下,光环境类型多样性指标(DIV_{Vox})与 Shannon 多样性指数($r=-0.45$, $p<0.05$)和 Pielou 均匀度指数($r=-0.44$, $p<0.05$)呈显著负相关。垂直可用光通量衰减率(LAR_{Ver})与物种丰富度呈较强负相关($r=-0.48$, $p<0.05$),而与其他多样性指数的相关性较弱。总体而言,不同光环境指标与群落多样性的相关性存在差异,其中垂直可用光通量衰减率对物种丰富度的影响最为明显。

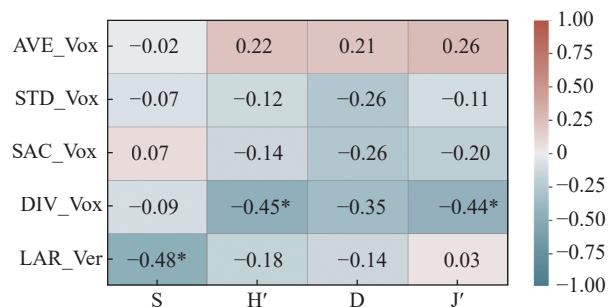


图 4 三维空间异质性指标与附生植物多样性指标相关性热图

注: S 为 Patrick 丰富度指数(Patrick richness index); H' 为 Shannon 多样性指数(Shannon diversity index); D 为 Simpson 多样性指数(Simpson diversity index); J' 为 Pielou 均匀度指数(Pielou evenness index); AVE_{Vox} 为可用光量平均值; STD_{Vox} 为可用光量标准差; SAC_{Hor} 为三维空间自相关指标; DIV_{Vox} 为可用光量多样性指标; LAR_{Ver} 为垂直可用光通量衰减率。热图颜色表示相关系数大小,其中红色表示正相关,蓝色表示负相关,颜色越深表示相关性越强。图中数字为 Pearson 相关系数。*表示在 0.05 水平上显著相关($P<0.05$)。

2.3 垂直可用光通量与附生维管植物分布的关系 基于无人机 LiDAR 反演的可用光通量沿垂直方向均呈现出高度一致的变化趋势(图 5)。光照可用性自近地面起随高度增加而上升,在中高层逐渐趋于稳定,多数样地于 10-15 m 接近最大值,整体呈现由林下向林冠递增并在冠层上部趋于饱和的特征;样地间差异主要体现在低层增幅及饱和高度位置。相比之下,附生植物株数沿垂直方向呈明显分层且样地间异质性较强。多数样地个体集中于 0-5 m, 部分在 5-8 m 出现峰值;随高度升高株数显著减少,10 m 以上仅零星分布。

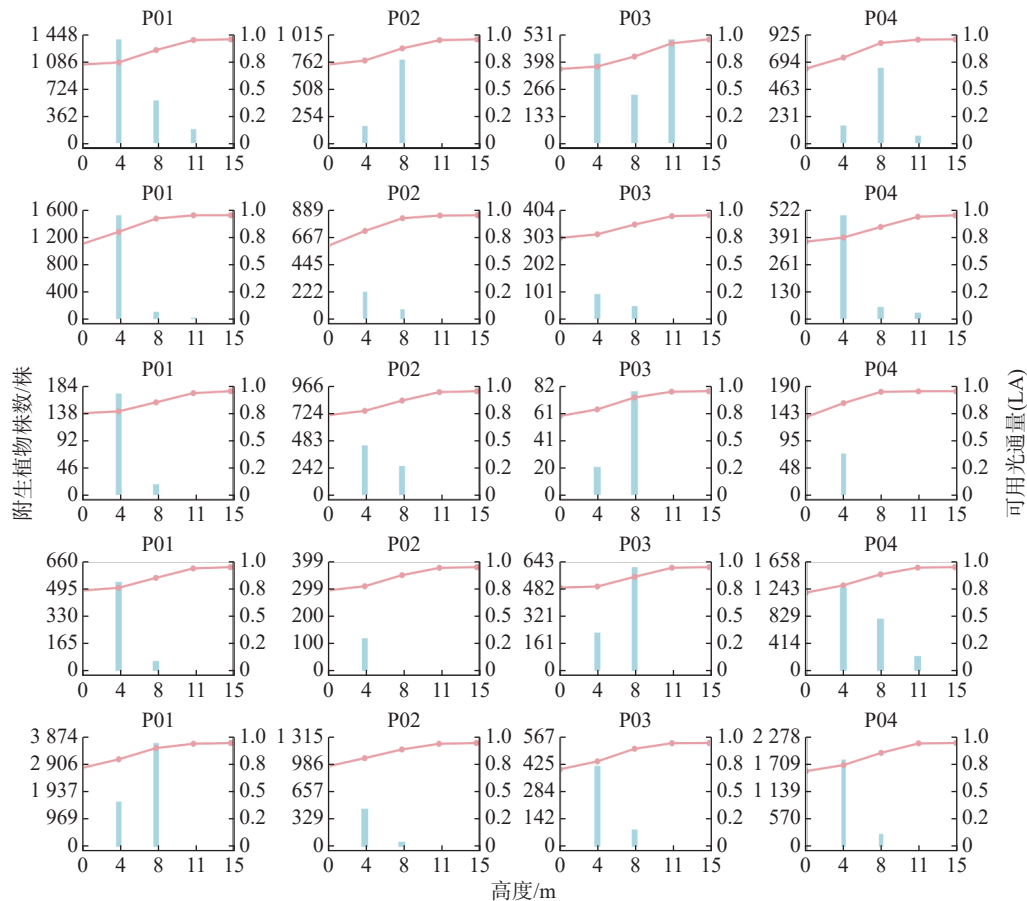


图 5 云雾林垂直平均可用光通量与附生植物分布特征

注: P 表示样地(Plot)。横坐标表示不同高度层,左纵坐标表示附生植物株数(株),右纵坐标表示可用光量。蓝色柱状图表示各高度层附生植物株数,粉色趋势线表示各高度层的可用光量变化趋势,用于反映云雾林垂直光照梯度与附生植物分布之间的关系。

尽管各样地可用光通量的垂直梯度整体较为一致,附生植物株数峰值所在高度却存在明显差异。部分样地的峰值出现在光照快速上升前的低中层,而非光照最高层;另一些样地则在中等高度呈分散分布,未形成显著单峰。这表明,在相对稳定的光照垂直格局下,附生植物株数的垂直分布仍具有显著样地间变异。光照沿高度的变化较为一致,而附生植物的垂直格局则更具样地依赖性,二者未呈现简单对应关系。

采用线性混合效应模型(LMM)在高度层尺度上分析了附生维管植物 α 多样性对光环境的响应(图 6),模型以垂直可用光通量为固定效应、样地为随机效应,以控制样地间差异。结果显示,Shannon 多样性指数随可用光量增加显著下降($Slope=-4.655$, $P=1.63\times 10^{-9}$),表明较高光照条件下群落多样性呈降低趋势。Patrick 丰富度指数与可用光通量之间亦表现出显著负相关关系($Slope=-26.21$, $P=5.14\times 10^{-13}$)。相反,Simpson 指数随可用光通量增加显著升高($Slope=1.974$, $P=1.88\times 10^{-7}$),反映群落优势度增强。Pielou 均匀度指数虽呈下降趋势,但相关性未达到显著水平($Slope=-0.323$, $P=0.402$)。Nakagawa 判定系数表明,固定效应可解释 α 多样性变异的一定比例(R^2m),在纳入样地随机效应后模型整体解释力进一步提高(R^2c)。

上述结果说明在高度层尺度上不同 α 多样性指标对可用光通量变化表现出方向不一致且强度不同的响应特征。

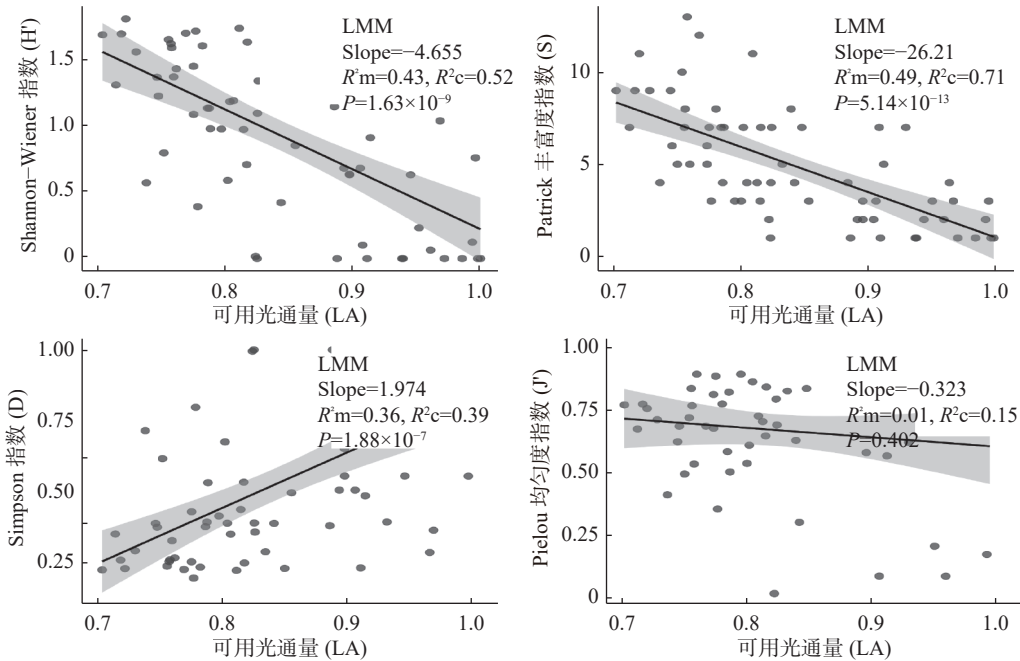


图6 附生维管植物 α 多样性对垂直光环境的响应

3 讨论

3.1 可用光通量及空间异质性的对附生维管植物群落结构的影响 林冠结构差异影响着林内光环境的空间分布,并进一步影响附生维管植物的定殖环境^[37-40]。本研究中霸王岭云雾林附生维管植物群落在样地尺度上表现出一定的多样性差异,且与优势种的重要值变化存在对应关系(表2)。已有研究表明,附生植物群落中存在较强的种间关联与关键作用类群,部分优势种或关键种的变化会影响群落结构稳定性及物种共存格局^[41]。本研究中流苏贝母兰的重要值较高,不仅反映其对环境条件的适应能力,也进一步说明空间占据效应对附生植物群落的组成与多样性维持的影响。

本研究中尽管平均可用光通量与物种丰富度之间未表现出显著相关关系($p > 0.05$),但是与群落均匀度呈现弱正相关趋势,说明在研究区光资源整体较为充足且差异有限的条件下,平均可用光通量并未作为限制性因子直接驱动物种数目的变化。相比之下,可用光通量异质性可能在塑造群落多样性格局过程中发挥更关键的作用。已有研究指出,异质化的光环境能够通过增加生态位分化与资源利用方式差异,促进群落内部物种共存,从而提升群落结构稳定性与多样性^[42-44]。在多尺度研究中同样表明森林结构复杂性不仅会影响林内光环境、微气候条件和生境质量,还可通过改变不同空间尺度上的环境异质性,进一步影响群落组成与多样性格局^[45, 46]。本文中附生维管植物多样性对平均可用光通量的响应较弱,而更可能受到异质化的光环境及其所在森林结构复杂性的影响。

Bray-Curtis 相异度结果表明不同样地间群落差异主要表现为物种组成的更替(表4)。不同冠层结构形成的光环境不仅影响附生植物在垂直空间中的分布,还可能通过影响不同生态策略物种的定殖与竞争过程,进一步改变群落优势种组成及结构特征^[15],如 Victoriano-Romero 等发现不同附生植物在树干与冠层中的分布偏好具有显著差异^[47];艾妍雨等指出宿主树特征及其形成的微环境差异能够显著影响附生维管植物的群落组成与分布格局^[48];Fan 等则表明附生植物的功能性状变化与垂直微环境异质性密切相关,不同生态适应策略有助于其在云雾林中形成特定的垂直分布格局^[49]。本研究中附生植物优势种组成表现出一定差异:较高光环境中部分喜光型物种更易形成优势,而低光环境则更有利于耐阴型物种的生长

与维持,从而形成不同的群落结构特征。由冠层结构所形成的可用光通量异质性可能通过影响附生植物的生态适应、种间竞争及优势种更替过程,进一步促进不同样地间群落组成分化,并最终表现为较高的 β 多样性与物种替代现象。

3.2 垂直可用光通量对附生维管植物位置的影响 相较于平均可用光通量,可用光通量在垂直方向上的异质性可能更能反映附生植物可利用微生境的分化程度^[50]。已有研究表明,附生植物沿宿主树垂直方向的分布通常受到光照、水分及附着基质条件的共同影响,不同高度形成的微环境差异能够进一步影响附生植物群落组装与空间差异^[3, 40, 51]。本研究中垂直可用光通量衰减率对附生维管植物物种丰富度的影响最为显著($r=-0.48, p<0.05$)。较高的垂直可用光通量衰减率意味着光照在垂直方向快速减弱,从而压缩附生植物可利用的垂直光生态位空间,使同时满足光照、水分与附着基质需求的适宜高度范围缩小,进而限制单一样地内的可共存物种数量。因此在垂直可用光通量衰减较快的样地中,适宜附生植物生长的高度范围可能受到限制,导致微生境类型减少,最终降低群落物种丰富度。

随着高度增加,林冠层光照条件逐渐改善,但空气湿度下降、蒸散增强及微气候波动加剧,也可能提高部分附生植物的生理胁迫,从而限制依赖稳定湿润环境的物种向高层分布^[52];相较之下,仅少数耐高光、耐干旱能力较强的物种能够在高层位维持优势,而部分依赖稳定湿度环境的物种则更多分布于中低层^[40, 52, 53]。垂直剖面分析进一步揭示了光照梯度与附生维管植物分布的非同步性(见图5)。尽管各样地中可用光通量随高度总体递增并趋于饱和,但附生植物株数在垂直方向上的分布峰值并不对应最高光照层位,表明附生植物的垂直分布并非单纯响应可用光通量最大化,而是受到多种环境因子的协同调控^[40]。

在开放且光照较强的环境中,部分附生植物更易完成扩散、定殖及长期维持,而环境过滤与扩散限制则共同参与附生植物群落构建^[54]。基于高度层尺度构建的线性混合效应模型进一步表明随着垂直可用光通量增加,群落物种丰富度和均匀度均呈下降趋势,而优势度显著提高(图6),说明高光环境并未促进更多物种共存,反而使少数适应高光、低湿环境的物种逐渐占据优势地位,而部分依赖稳定湿润环境的物种则更多分布于中低层。已有研究发现,不同气候带和森林类型中的附生植物组成存在明显变化^[55],例如热带森林中附生植物通常以兰科类群占优势^[56],而温带或较低温环境中则更多表现为蕨类植物占优势^[57],这种差异可能与水分可利用性、温度条件及微气候环境变化有关。与已有研究相比,本研究结果进一步表明附生植物对垂直环境梯度具有明显响应,但不同类型森林中其响应机制可能存在差异。

4 小结与展望

本研究基于无人机激光雷达数据量化热带云雾林冠层三维光环境,并结合附生维管植物群落调查数据,分析了可用光通量及其空间异质性与附生维管植物多样性格局之间的关系。结果表明,不同光环境指标与附生维管植物多样性的关联程度存在差异。其中,垂直可用光通量衰减率与物种丰富度呈显著负相关,光环境类型多样性与 Shannon 多样性指数及 Pielou 均匀度指数呈显著负相关,说明冠层形成的垂直光环境异质性可能在附生维管植物群落构建过程中发挥重要作用。本研究从三维光环境角度为理解热带云雾林附生维管植物多样性格局提供了定量依据。

本研究仍存在一定局限性。不同生活型附生植物在形态结构、生理特性及资源利用策略上存在明显差异,例如部分兰科植物对光照变化较为敏感^[58, 59],且在不同梯度下可能形成不同的分布格局^[59],而本研究未进一步区分功能类群可能在一定程度上弱化了不同类群对光环境响应差异的表现。冠层结构能够通过调节光的透射、散射及遮蔽过程影响林内光环境分布^[60],不同树种的枝叶密度、分层结构及叶面积指数等特征均可能改变光环境垂直梯度及空间异质性^[61],并进一步影响附生植物的定殖位置与群落组成^[62]。本研究主要从可用光通量及其空间异质性角度解释附生维管植物群落结构,但未对宿主树冠层结构其他指标进行定量分析。此外,所使用的光照数据主要反映阶段性光环境特征,尚未充分考虑季节变化及天气波动等时间尺度上的动态过程,而附生植物的生长、更新及群落维持往往受到长期环境条件的综合影响。后续研究可结合多时相激光雷达数据、冠层结构参数及附生植物功能类群划分,从动态和多尺度角度进一步探讨光环境与附生维管植物群落结构之间的关系。

参考文献:

- [1] Zotz G. Biogeography: Latitudinal and elevational trends[M]//Plants on plants – The biology of vascular epiphytes. Cham: Springer International Publishing, 2016: 51–66. doi:10.1007/978-3-319-39237-0_3.
- [2] Zotz G. Introduction[M]//Plants on plants – The biology of vascular epiphytes. Cham: Springer International Publishing, 2016: 1–12. doi:10.1007/978-3-319-39237-0_1.
- [3] SHEN T, CORLETT R T, COLLART F, et al. Microclimatic variation in tropical canopies: A glimpse into the processes of community assembly in epiphytic bryophyte communities[J]. *Journal of Ecology*, 2022, 110(12): 3023–3038.
- [4] DING Y, LIU G F, ZANG R G, et al. Distribution of vascular epiphytes along a tropical elevational gradient: disentangling abiotic and biotic determinants[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 19706.
- [5] ZOTZ G, HIETZ P. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(364): 2067–2078.
- [6] WIERZCHOLSKA S, LUBEK A, DYDERSKI M K, et al. Light availability and phorophyte identity drive epiphyte species richness and composition in mountain temperate forests[J]. *Ecological Informatics*, 2024, 80: 102475.
- [7] BÄSSLER C, MÜLLER J, CADOTTE M W, et al. Functional response of lignicolous fungal guilds to bark beetle deforestation[J]. *Ecological Indicators*, 2016, 65: 149–160.
- [8] KOHYAMA T S, TAKADA T. One-sided competition for light promotes coexistence of forest trees that share the same adult height[J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1501–1511.
- [9] NEUENKAMP L, ZOBEL M, KOOREM K, et al. Light availability and light demand of plants shape the arbuscular mycorrhizal fungal communities in their roots[J]. *Ecology Letters*, 2021, 24(3): 426–437.
- [10] HELBACH J, FREY J, MESSIER C, et al. Light heterogeneity affects understory plant species richness in temperate forests supporting the heterogeneity–diversity hypothesis[J]. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(2): e8534.
- [11] MATSUO T, MARTÍNEZ-RAMOS M, BONGERS F, et al. Forest structure drives changes in light heterogeneity during tropical secondary forest succession[J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(8): 2871–2884.
- [12] DARYAEI A, SOHRABI H, PUERTA-PIÑERO C. How does light availability affect the aboveground biomass allocation and leaf morphology of saplings in temperate mixed deciduous forests?[J]. *New Forests*, 2019, 50(3): 409–422.
- [13] NIRHAMO A, PYKÄLÄ J, HALME P, et al. Lichen communities on *Populus tremula* are affected by the density of *Picea abies*[J]. *Applied Vegetation Science*, 2021, 24(2): e12584.
- [14] BEELES K L, TOURVILLE J C, DOVCIK M. Characterizing canopy openness across large forested landscapes using spherical densiometer and smartphone hemispherical photography[J]. *Journal of Forestry*, 2022, 120(1): 37–50.
- [15] CRUZ A C R, DE MEDEIROS CORRÊA N, DA SILVA MURAKAMI M M, et al. Importance of the vertical gradient in the variation of epiphyte community structure in the Brazilian Atlantic Forest[J]. *Flora*, 2022, 295: 152137.
- [16] PUTZENLECHNER B, MARZAHN P, KIESE R, et al. Assessing the variability and uncertainty of two-flux FAPAR measurements in a conifer-dominated forest[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 264: 149–163.
- [17] PROCTOR M C F. Comparative ecophysiological measurements on the light responses, water relations and desiccation tolerance of the filmy ferns *Hymenophyllum wilsonii* hook. and *H. tunbrigense* (L.) smith[J]. *Annals of Botany*, 2003, 91(6): 717–727.
- [18] AWADA T, EL-HAGE R, GEHA M, et al. Intra-annual variability and environmental controls over transpiration in a 58-year-old even-aged stand of invasive woody *Juniperus virginiana* L. in the Nebraska Sandhills, USA[J]. *Ecohydrology*, 2013, 6(5): 731–740.
- [19] FELDHAKE C M. Forage frost protection potential of conifer silvopastures[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 112(2): 123–130.
- [20] FAUSET S, GLOOR M U, AIDAR M P M, et al. Tropical forest light regimes in a human-modified landscape[J]. *Ecosphere*, 2017, 8(11): e02002.
- [21] ALEXANDER C, MOESLUND J E, BÖCHER P K, et al. Airborne laser scanner (LiDAR) proxies for understory light

- conditions[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2013, 134: 152–161.
- [22] PU Y H, XU D D, WANG H B, et al. Extracting canopy closure by the CHM-based and SHP-based methods with a hemispherical FOV from UAV-LiDAR data in a poplar plantation[J]. *Remote Sensing*, 2021, 13(19): 3837.
- [23] VINCENT G, VERLEY P, BREDE B, et al. Multi-sensor airborne lidar requires intercalibration for consistent estimation of light attenuation and plant area density[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2023, 286: 113442.
- [24] XUE X B, JIN S C, AN F, et al. Shortwave radiation calculation for forest plots using airborne LiDAR data and computer graphics[J]. *Plant Phenomics*, 2022, 2022: 9856739.
- [25] HOVI A, JANOUTOVÁ R, MALENOVSKÝ Z, et al. Physically based modelling of spectral transmittance through forest canopies[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2024, 15(10): 1859–1872.
- [26] ZELLWEGER F, BALTENSWEILER A, SCHLEPPI P, et al. Estimating below-canopy light regimes using airborne laser scanning: An application to plant community analysis[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(16): 9149–9159.
- [27] SCHNEIDER F D, KÜKENBRINK D, SCHAEPMAN M E, et al. Quantifying 3D structure and occlusion in dense tropical and temperate forests using close-range LiDAR[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 268: 249–257.
- [28] WEBSTER C, MAZZOTTI G, ESSERY R, et al. Enhancing airborne LiDAR data for improved forest structure representation in shortwave transmission models[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2020, 249: 112017.
- [29] 龙文兴, 丁易, 臧润国, 等. 海南岛霸王岭热带云雾林雨季的环境特征 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(2): 137–146.
LONG W X, DING Y, ZANG R G, et al. Environmental characteristics of tropical cloud forests in the rainy season in Bawangling National Nature Reserve on Hainan Island, South China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(2): 137–146.
- [30] Wu Z R, Peter H, Hong D Y. *Flora of China*[M]. Beijing: Science Press, 2013. (查阅网上资料, 未找到本条文献信息, 请确认)
- [31] iPlant: *Flora of China*[EB/OL]. (2026–01–13). <https://www.iplant.cn/>. (查阅网上资料, 未找到本条文献信息, 请确认)
- [32] ZOTZ G, WEIGELT P, KESSLER M, et al. EpiList 1.0: a global checklist of vascular epiphytes[J]. *Ecology*, 2021, 102(6): e03326.
- [33] 王艺宸, 邓芝燕, 张守信, 等. 海南热带云雾林附生维管植物对宿主的选择性 [J]. *植物生态学报*, 2022, 46(4): 405–415.
WANG Y C, DENG Z Y, ZHANG S X, et al. Host tree selection by vascular epiphytes in tropical cloud forest of Hainan Island, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(4): 405–415.
- [34] SANFORD W W. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in southern Nigeria[J]. *Journal of Ecology*, 1968, 56(3): 697–705.
- [35] ADHIKARI Y P, HOFFMANN S, KUNWAR R M, et al. Vascular epiphyte diversity and host tree architecture in two forest management types in the Himalaya[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 27: e01544.
- [36] WANG B, PROCTOR C, YAO Z L, et al. *FLApy*: A Python package for evaluating the 3D light availability heterogeneity within forest communities[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2024, 15(9): 1540–1552.
- [37] 李德志, 臧润国. 森林冠层结构与功能及其时空变化研究进展 [J]. *世界林业研究*, 2004, 17(3): 12–16.
LI D Z, ZANG R G. The research advances on the structure and function of forest canopy, as well as their temporal and spatial changes[J]. *World Forestry Research*, 2004, 17(3): 12–16.
- [38] 杨建宇, 刘晓娟, 杨晓杰. 森林冠层结构与光环境及其对林下植被生长和格局的影响 [J]. *高师理科学刊*, 2015, 35(7): 57–62.
YANG J Y, LIU X J, YANG X J. Forest canopy structure, light environment and their effects on the vegetation pattern and growth of understory in forests[J]. *Journal of Science of Teachers' College and University*, 2015, 35(7): 57–62.
- [39] 熊梦辉, 龙文兴, 杨小波, 等. 热带云雾林植物物种多样性与环境关系研究 [J]. *浙江林业科技*, 2015, 35(4): 18–23.
XIONG M H, LONG W X, YANG X B, et al. Relationship between plant species diversity and habitat in a tropical moist forest[J]. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 2015, 35(4): 18–23.
- [40] NARDY C, FURTADO S G, NETO L M, et al. Vertical explorers: Unraveling vertical and horizontal patterns of vascular epiphyte diversity in a dwarf cloud forest[J]. *Flora*, 2024, 310: 152442.
- [41] HU H X, MO Y X, SHEN T, et al. Simulated high-intensity phorophyte removal mitigates the robustness of epiphyte

- community and destroys commensal network structure[J]. *Forest Ecology and Management*, 2022, 526: 120586.
- [42] DORMANN C F, BAGNARA M, BOCH S, et al. Plant species richness increases with light availability, but not variability, in temperate forests understorey[J]. *BMC Ecology*, 2020, 20(1): 43.
- [43] HAMILTON K M, WOODS C L. Diversity begets diversity: Structural heterogeneity determines fine-scale epiphyte community structure in a temperate rainforest[J]. *Diversity*, 2024, 16(8): 484.
- [44] MELLADO-MANSILLA D, LEÓN C A, ORTEGA-SOLÍS G, et al. Vertical patterns of epiphytic bryophyte diversity in a montane *Nothofagus* forest in the Chilean Andes[J]. *New Zealand Journal of Botany*, 2017, 55(4): 514–529.
- [45] DE CONTO T, ARMSTON J, DUBAYAH R. Characterizing the structural complexity of the Earth's forests with spaceborne lidar[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 8116.
- [46] MÖLLER T, KAUFMANN S, HAUCK M. Tree, stand, and landscape scale effects on epiphytic lichen and bryophyte diversity in temperate mountain forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2025, 594: 122967.
- [47] VICTORIANO-ROMERO E, FIGUEROA-CASTRO D M, MORALES-LINARES J. Network analyses show horizontal and vertical distribution of vascular epiphytes on their hosts in a fragment of cloud forest in Central Mexico[J]. *Journal of Plant Research*, 2024, 137(6): 985–995.
- [48] 艾妍雨, 胡海霞, 沈婷, 等. 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 [J]. *生物多样性*, 2024, 32(5): 24072.
- AI Y Y, HU H X, SHEN T, et al. Vascular epiphyte diversity and the correlation analysis with host tree characteristics: A case in a mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest, Ailao Mountains[J]. *Biodiversity Science*, 2024, 32(5): 24072.
- [49] FAN X Y, LIU W Y, SONG L, et al. A combination of morphological and photosynthetic functional traits maintains the vertical distribution of bryophytes in a subtropical cloud forest[J]. *American Journal of Botany*, 2020, 107(5): 761–772.
- [50] 张全发, 阎耀川, 金义兴. 植物群落与异质性 [J]. *武汉植物学研究*, 1995, 13(4): 329–336.
- ZHANG Q F, YIN Y C, JIN Y X. Plant community and heterogeneity[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1995, 13(4): 329–336.
- [51] Zotz G. Epiphyte communities[M]//Plants on plants – The biology of vascular epiphytes. Cham: Springer International Publishing, 2016: 167–202. doi:10.1007/978-3-319-39237-0_7.
- [52] MURAKAMI M, RAMOS F N, DURAND M, et al. Quantification and variation of microclimatic variables within tree canopies-considerations for epiphyte research[J]. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2022, 5: 828725.
- [53] 徐海清, 刘文耀. 云南哀牢山山地湿性常绿阔叶林附生植物的多样性和分布 [J]. *生物多样性*, 2005, 13(2): 137–147.
- XU H Q, LIU W Y. Species diversity and distribution of epiphytes in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain, Yunnan[J]. *Biodiversity Science*, 2005, 13(2): 137–147.
- [54] RICHARDS J H, LUNA I M T, WALLER D M. Tree longevity drives conservation value of shade coffee farms for vascular epiphytes[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 301: 107025.
- [55] 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.
- WU Y, SONG L, LIU Q, et al. Diversity and floristic characteristics of vascular epiphytes in the tropical forest of Xishuangbanna[J]. *Biodiversity Science*, 2016, 24(3): 271–279.
- [56] WESTER S, MENDIETA - LEIVA G, NAUHEIMER L, et al. Physiological diversity and biogeography of vascular epiphytes at Río Changuinola, Panama[J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2011, 206(1): 66–79.
- [57] ZOTZ G. Vascular epiphytes in the temperate zones—a review[J]. *Plant Ecology*, 2005, 176(2): 173–183.
- [58] 田怀珍, 邢福武. 南岭国家级自然保护区兰科植物物种多样性的海拔梯度格局 [J]. *生物多样性*, 2008, 16(1): 75–82.
- TIAN H Z, XING F W. Elevational diversity patterns of orchids in Nanling National Nature Reserve, northern Guangdong Province[J]. *Biodiversity Science*, 2008, 16(1): 75–82.
- [59] 周康, 张哲, 宋希强, 等. 海南主要陆域自然保护区兰科植物多样性与生境的关联分析 [J]. *广西植物*, 2022, 42(8): 1337–1356.
- ZHOU K, ZHANG Z, SONG X Q, et al. Association analysis of orchid diversity and habitat in main land nature reserves in

- Hainan[J]. *Guihaia*, 2022, 42(8): 1337–1356.
- [60] MONTGOMERY R A, CHAZDON R L. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests[J]. *Ecology*, 2001, 82(10): 2707–2718.
- [61] 江浩, 黄钰辉, 周国逸, 等. 亚热带常绿阔叶林冠层附生植物叶片形态结构及生理功能特征的适应性研究 [J]. *植物科学学报*, 2012, 30(3): 250–260.
- JIANG H, HUANG Y H, ZHOU G Y, et al. Acclimation in leaf morphological and eco-physiological characteristics of different canopy-dwelling epiphytes in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Plant Science Journal*, 2012, 30(3): 250–260.
- [62] 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.

作者贡献声明

本声明旨在明确各作者对本论文的具体贡献, 确保学术成果署名的规范性和公平性, 各作者贡献如下: 欧旭: 负责研究构思与设计、数据采集与分析、论文撰写。杨静纯: 参与附生维管植物数据采集。邓鸿北: 负责无人机激光雷达数据采集。关宏灿: 提供实验设备、经费支持、数据资源, 负责论文评审与修改。肖楚楚: 提供实验设备、经费支持、数据资源, 负责论文评审与修改。

利益冲突声明

作者声明, 其不存在已知的可能影响本论文所报告工作的竞争性经济利益或个人关系。

AI 使用声明

本文未使用人工智能(AI)辅助撰写。

伦理声明

不适用: 本文不涉及人类或动物的生物学研究。

电子补充材料

补充材料可在本文的在线版本中获取 doi:10.65658/j.hndk.2026032501

数据可用性

支持论文结论所需的所有数据均已包含在稿件和/或电子补充材料中。如需获取与本文相关的其他数据, 可向通信作者提出申请。

作者简介

欧旭(2000—), 女, 广东清远人, 海南大学林业专业 2023 级硕士研究生。E-mail: ouxu@hainanu.edu.cn。

杨静纯(1998—), 女, 广东揭阳人, 海南大学林业专业 2024 级硕士研究生。E-mail: 790684395@qq.com。

邓鸿北(2002—), 男, 福建泉州人, 海南大学林业专业 2024 级硕士研究生。E-mail: DNorthHung@gmail.com。

关宏灿(1992—), 男, 湖北潜江人, 副研究员, 博士/硕士生导师, 研究方向: 激光雷达生态应用。E-mail: guanhongcan@gmail.com。

肖楚楚(1987—), 女, 海南海口人, 讲师, 硕士生导师, 研究方向: 热带雨林附生植物物种共存。E-mail: xiaochuchuhn@hainanu.edu.cn。

(责任编辑: 王玖琪)



This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

© The Author(s) 2026. Published by Journal Editorial Department of Hainan University.