

长白山主要生态系统地面藓类植物的生态位研究

郭水良*, 曹 同

(中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110015)

摘要:应用王刚提出的生态位重叠值公式, 计测了长白山主要生态系统中 41 个样点 42 种主要地面藓类的生态位重叠值。以此为指标, 分别应用主坐标排序、图论聚类及系统聚类分析方法, 作出了反映 42 种地面藓类的种间生态关系的二维投影图、最小生成树和动态聚类图。3 种方法相结合, 能够对生态位重叠值矩阵进行直观地表达, 并使所表达的藓类种间关系具有确切的生态学含义。研究表明, 按生态位重叠值大小, 长白山主要生态系统中地面主要藓类可区分出落叶松-沼泽藓类、高山苔原藓类和暗针叶林-岳华林藓类 3 大类。42 种藓类中, 生态位宽度(B)与种数(N)符合公式: $N = 38.1985 \times e^{-14.6260 \times B}$, 绝大部分藓类的生态幅很窄。

关键词: 藓类植物; 数量生态学; 生态位

A study on niche of moss species on the floor in main ecological systems in Changbai Mountains

GUO Shui-Liang, CAO Tong (Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110015, China)

Abstract: The niche overlaps of 42 moss species in 41 sites in the main ecological systems in Changbai Mountains were calculated by Wang's equation. Two-dimensional scatter plot of principal axes analysis (PAA), systematic cluster tree and the minimal spanning tree on the basis of niche overlaps were drawn, which revealed the ecological similarity of 42 moss species. The combinative application of principal axes analysis, systematic cluster analysis and minimal spanning tree method on the basis of niche overlaps could express the ecological similarities among species intuitively. The studies showed that three groups of moss species, which include *Larix olgensis*-bog moss, turdra moss, *Betula ermanii* forest and dark conifer forest moss, could be identified based on their niche overlaps. Among 42 moss species, the relationship between niche breadth with species number was obtained. It indicates that most moss species on the floor of main ecological systems in Changbai Mountains have narrow niche breadth.

Key words: Musci; quantitative ecology; niche

文章编号: 1000-0933(2001)02-0231-06 中图分类号: Q948 文献标识码: A

苔藓植物在温带森林生态系统的物质循环与能量流动中具有重要作用。长白山是我国温带藓类的代表区域, 选择这一地区的主要生态系统研究藓类生态位, 对了解藓类植物利用环境资源的特点、不同藓类的种间生态关系和藓类的多样性保护具有重要意义。

生态位理论已被广泛地应用于研究种子植物种间生态关系。不同藓类植物对生境要求差异, 表现为生

基金项目: 中国科学院资源与环境重点研究项目(KZ952-J1-022)、国家自然科学基金(39770139)、中国科学院长白山森林生态系统定位站和陆地生态系统过程开放实验室资助项目

* 工作单位为浙江师范大学生物系, 金华, 321004

收稿日期: 1998-11-26, 修订日期: 1999-07-28

作者简介: 郭水良(1946~), 男, 浙江平湖, 博士, 教授。主要从事植物系统分类学和植物生态学的教学和研究。

生态位宽度和种间生态位重叠值的不同,已有不少学者应用生态位理论研究苔藓植物的生态适应特点^[1,2]。生态位重叠值的计算方法有多种^[3],王刚提出的生态位重叠计算公式,引入了生态因子间隔,用于消除样点在生境因子梯度分布不均匀对计测结果的影响,指出生态因子间隔可以用样点上的群落组成梯度差异代替^[4]。这一方面的适用性如何,如何应用此方法研究不同藓类间的生态位重叠值,值得研究与探讨。另外,我国苔藓植物生态学研究报道的很少^[5],本研究也将为我国该领域的研究积累资料。

人们在计测了生物种间生态位重叠值后,一般以矩阵形式来表示不同种间的生态位重叠值。郭水良提出以生态位重叠值为指标,应用极点排序和图论聚类析中的最小生成树法,直观地反映出种间生态学相似关系^[6]。本文首次提出并应用主坐标排序法、系统聚类法和图论中的最小生成树法,对生态位重叠值进行直观表达,以反映藓类种间生态关系的相似性。

生态位宽度反映了生物种类对环境资源利用的多样性程序,计测藓类生态位宽度,统计不同生态位宽度藓类种数的比例,能够明确不同藓类对生态环境的生态适应特点,提供藓类分布格局的信息。

苔藓植物的生态学研究,在野外,对种类的正确鉴定极为重要。高谦、曹同、钱宏、Koponen、Vitt 等已对长白山地区的苔藓区系、垂直分布、不同生态系统中苔藓类生物量等进行了系统的研究,为开展本研究积累了区系分类资料^[5,7~10]。

1 研究方法

于 1998-07-23~1998-09-10 在长白山地区不同海拔高度,设置 51 个 $20 \times 20 \text{ m}^2$ 大小的样点,每个样点内按 2 m 间隔拉样线,样线上每隔 2 m 设立 $50 \times 50 \text{ cm}^2$ 的样方。应用面积为 $50 \times 50 \text{ cm}^2$ 的铁筛盖于样方调查藓类盖度,铁筛进一步用细线分成 $2.50 \times 2.50 \text{ cm}^2$ 的小格 400 个,计测每种藓类在网格交叉处出现的次数,以此计算样方内每一种藓类植物的盖度,得出样点中每种藓类出现的平均盖度以及频率^[11]。本文调查对象限于地面藓类。野外调查时,采集了样方内的所有苔藓种类,回实验室鉴定到种,藓类的学名除参考有关长白山苔藓植物研究论文外,还参考了 Redfearn 的中国藓类植物名录、东北藓类植物志、中国苔藓志(一、二)等文献^[7,9,12~15]。

生态位重叠值应用王氏公式进行计算,生态因子间隔用地面藓类植物群落组成的梯度差异来代替^[4,6],得到生态位重叠值后,应用主坐标排序、系统聚类分析(组平均法聚合策略)和最小生成树法,构建反映长白山地区主要生态系统藓类种间生态关系的二维散点图、动态聚类树和最小树^[16]。

生态位宽度以 Levins 提出,经 Corwell 修正的公式计算^[17]。本文所有计算均用 QBASIC 语言编程。

2 结果与分析

长白山 51 个样点,3305 个样方中共出现藓类 86 种。对样点中频率超过 2%,盖度超过 1% 的苔藓和总盖度超过 2% 的样点进行统计分析,结果共有 41 个样点,42 种藓类植物。42 种藓类的学名及序号见表 1,本文中所用图表中序号所代表的藓类种类与表 1 相同,42 种藓类盖度和 41 个样地的环境数据存查。

2.1 应用王刚的生态位重叠值公式,对 42 种藓类的生态位重叠值进行计算,得出 42 种藓类植物的生态位重叠值矩阵。以此为基础,应用 PAA 法对 42 种藓类的种间生态位重叠值进行二维投影,结果见图 1。根据 42 种藓类在图中的位置,结合其生态分布特点,可将 42 种藓类分成 3 类。

第 1 类 包括白齿泥炭藓(1)、泥炭藓(2)、垂枝泥炭藓(3)、中位泥炭藓(4)、粗叶泥炭藓(5)、蔓枝湿原藓(23)、毛青藓(27)、波叶曲尾藓(12)、沼泽皱缩藓(17)、大金发藓(39)、沼羽藓(21)、直叶金发藓(41)等 12 种,这些藓类均位于落叶松-笃斯越桔沼泽地。野外调查发现,这一类藓类植物主要分布于长白山东坡海拔 960~1270 m 的落叶松-笃斯越桔沼泽地中,它们生境的特点是土壤含水量高、酸度大、比较开阔。

第 2 类 包括拟白发藓(6)、角齿藓(7)、长叶曲尾藓(8)、格陵兰曲尾藓(9)、细叶曲尾藓(11)、从枝砂藓(13)、东亚砂藓(14)、长毛砂藓(15)、高山真藓(16)、大皱缩藓(18)、钩枝镰刀藓(24)、垂枝藓(34)、高山异发藓叶短变种(37)、疣小金发藓(38)、球蒴金发藓(40)、桧叶金发藓高山变种(42)等,除钩枝镰刀藓分布范围超出高山苔原外,其余藓类主要位于高山苔原样点中,分布海拔 1900~2600 m。高海拔、生境开阔、土壤含砂量多、酸度较低是这些藓类植物的生境特点。

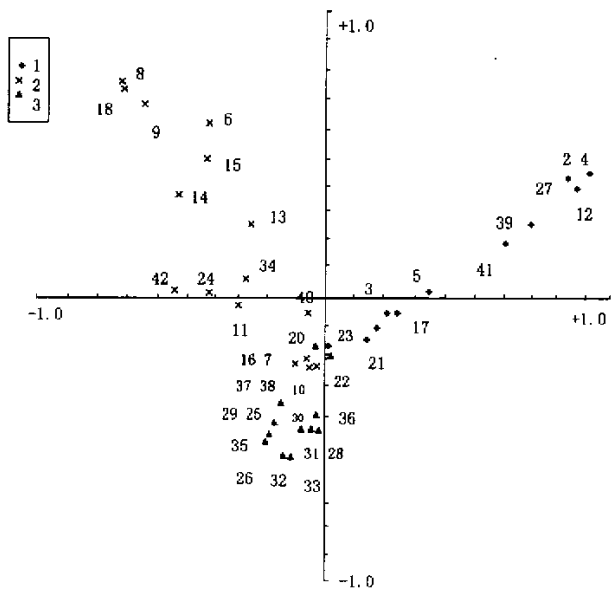


图 1 基于生态位重叠值的 42 种藓类 PAA 二维排序图

Fig. 1 PAA two-dimensional ordination diagram of 42 moss species based on niche overlaps

表 1 长白山主要生态系统 41 个样点 42 种主要藓类植物

Table 1 42 main moss species in 41 sites in the main ecological systems in Changbai Mountains

种名 Species	种名 Species
1 白齿泥炭藓 <i>Sphagnum girgensonnii</i> Russ.	22 羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i> (Dozy. et Molk.) Bosch. et Lac.
2 毛壁泥炭藓 <i>Sphagnum imbricatum</i> (Hornsch.) Russ.	23 草黄湿原藓 <i>Calliergon stramineum</i> (Brid.) Kindb.
3 垂枝泥炭藓 <i>Sphagnum jensenii</i> Lindb.	24 钩枝镰刀藓 <i>Drepanocladus uncinatus</i> (Hedw.) Warnst.
4 中位泥炭藓 <i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	25 美喙藓 <i>Eurhynchium eustegium</i> (Besch.) Dix.
5 粗叶泥炭藓 <i>Sphagnum squarrosum</i> Pers.	26 小青藓 <i>Brachythecium pygmaeum</i> Tak.
6 拟白发藓 <i>Paraleucobryum enerve</i> (Thed.) Loesk.	27 毛青藓 <i>Tomentohypnum nitens</i> Loesk.
7 角齿藓 <i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	28 赤茎藓 <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.
8 长叶曲尾藓 <i>Dicranum elongatum</i> Scheich. ex Schwaegr.	29 拟异发藓 <i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) Smith.
9 格陵兰曲尾藓 <i>Dicranum groenlandicum</i> Brid.	30 毛梳藓 <i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.
10 东亚曲尾藓 <i>Dicranum japonicum</i> Mitt.	31 塔藓 <i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B. S. G.
11 细叶曲尾藓 <i>Dicranum muehlenbeckii</i> B. S. G.	32 星塔藓 <i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i> (Spruc.) Fl. ex Broth.
12 波叶曲尾藓 <i>Dicranum polysetum</i> Sw.	33 仰叶星塔藓 <i>Hylocomiastrum unbratum</i> (Hedw.) Fleisch.
13 从枝砂藓 <i>Rhacomitrium fasciculare</i> (Hedw.) Brid.	34 垂枝藓 <i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.
14 东亚砂藓 <i>Rhacomitrium japonicum</i> Dozy & Molk.	35 拟垂枝藓 <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.
15 长毛砂藓 <i>Rhacomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	36 羽状拟垂枝藓 <i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> (Lind.) Kop.
16 高山真藓 <i>Bryum alpinum</i> With.	37 高山异发藓短叶变种 <i>Polytrichastrum alpinum</i> var. <i>brevifolium</i> (R. Br.) Brid.
17 沼泽皱缩藓 <i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	38 疣小金发藓 <i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) Beauv.
18 大皱缩藓 <i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahl.) Schwaegr.	39 大金发藓 <i>Polytrichum commune</i> Beauv.
19 树藓 <i>Pleuroziopsis ruthenica</i> (Weinm.) Kindb.	40 球蒴金发藓 <i>Polytrichum sphaerothecium</i> (Besch.) C. Mull.
20 山羽藓 <i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) Fleisch.	41 直叶金发藓 <i>Polytrichum juniperinum</i> var. <i>atricum</i> Sm.
21 沼羽藓 <i>Helodium blandowii</i> (Web. et Mohr.) Warnst	42 桧叶金发藓高山变种 <i>Polytrichum juniperinum</i> var. <i>alpinum</i> Schimp.

万方数据

(30)、塔藓(31)、星塔藓(32)、仰叶星塔藓(33)、拟垂枝藓(35)和山羽藓(20)，它们主要位于海拔 900~1900m 的云冷杉林到岳桦林及有关过渡林型林下。野外调查发现它们在乔木层郁闭度较大、林下灌木层盖度较小的云冷杉林中，有较多的分布，而随着林地开阔，灌木层盖度增加，这一类藓类植物的发生量变少。

以 42 种藓类的生态位重叠值为基础，应用组平均法聚类策略，作出的聚类树状图(见图 2)，也明显地将 42 种藓类分成 3 类，与图 1 结果一致。

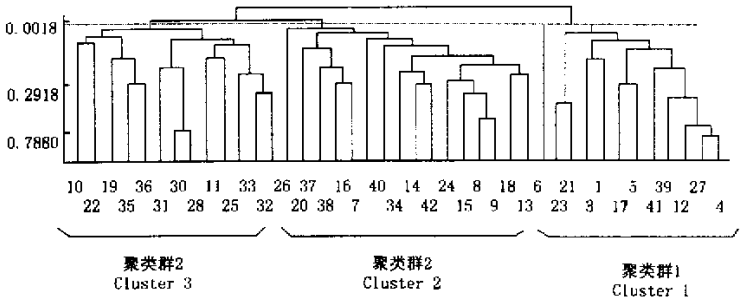


图 2 基于生态位重叠值的 41 种藓类聚类分析图

Fig. 2 Cluster analysis diagram of 42 moss species based on niche overlaps

2.2 以生态位重叠值为指标，应用最小生成树法，构建反映 42 种藓类种间生态关系的最小树(图 3)。最小生成树侧反映出哪些藓类在生境因子联系上最为相近。在最小树上位置相邻、生态位重叠值又高的藓类，对生境要求比较接近。图 2 表明，沼羽藓(21)与垂枝泥炭藓(3)、毛青藓(27)与波叶曲尾藓(12)、毛壁泥炭藓(2)与中位泥炭藓(4)、角齿藓(7)与高山真藓(16)、羽状拟垂枝藓(36)与星塔藓(32)、毛青藓与中位泥炭藓(4)、拟白发藓(6)与从枝砂藓(13)、长叶曲尾藓(8)与大皱缩藓(18)、格陵兰曲尾藓(9)与大皱缩藓(18)、毛梳藓(30)与赤茎藓(28)、赤茎藓(28)与塔藓(31)、星塔藓(32)与仰叶星塔藓(33)等藓类对生态条件要求具有很大的相似性。事实上也是如此，例如沼羽藓与垂枝泥炭藓在长白山地区均多见于东坡的落叶松林下；毛青藓与波叶曲尾藓在东坡的越桔矮灌丛下有较多的分布；毛壁泥炭藓与中位泥炭藓则多分布于落叶松林下积水的沼泽地段；在调查的样点中，角齿藓与高山真藓在高山苔原比较开阔、土壤比较疏松的地段分布较多；羽状拟垂枝藓与星塔藓则在比较稠密的暗针叶林下分布；长叶曲尾藓与大皱缩藓则多见于高山苔原土壤比较潮湿的生境中；毛梳藓与赤茎藓多见于郁闭度比较小的白桦林和较高海拔的暗针叶林林下。总体上讲，象长叶曲尾藓、格陵兰曲尾藓、拟白发藓、真藓、角齿藓等顶藓类多数分布于比较开阔的地段，而塔藓、星塔藓、仰叶星塔藓、羽枝拟垂枝藓等侧藓类则多分布于环境比较郁闭的生境中。

计算得到 42 种藓类的生态位宽度见表 2。从表 2 中可以看出，塔藓(31)的生态位宽度最大，为 0.2651，表明该种具有最宽的生态适应范围。在长白山，塔藓主要分布于云冷杉林、岳桦林下，东坡落叶松林下塔藓也有较多分布，甚至在北坡的苔原带较低的海拔段，还能够见到其踪迹。生态位较宽的有垂枝藓(34)，为 0.1839，主要在高山苔原上，但也分布到岳桦林下，甚至在落叶松沼泽地偶见有其分布。毛梳藓(30)、格陵兰曲尾藓(11)、沼泽皱缩藓(17)、拟垂枝藓(35)、树藓(19)、拟白发藓(6)的生态位宽度比较接近，分别为 0.1367、0.1336、0.1288、0.1278、0.1119 和 0.1093。其余种的生态位宽度均在 0.1 以下。统计不同生态位宽度的藓类种数，结果见表 3。对各范围段的平均生态位宽度(B)与种数(N)拟合，得到下式：

$$N = 38.1985 \times e^{-14.6260 \times B} \quad R = 0.9805$$

上式表明，随着生态位宽度的下降，藓类种数呈指数式上升，说明在长白山的主要生态系统中，地面大部分藓类的生态幅很窄，在样点中属罕见种或稀有种。Odasz 在研究俄罗斯北级 Tikhaia 湾地区 Hooker 岛苔藓群落生态时，也发现大部分种仅出现于少数样点或单一样点中^[18]。

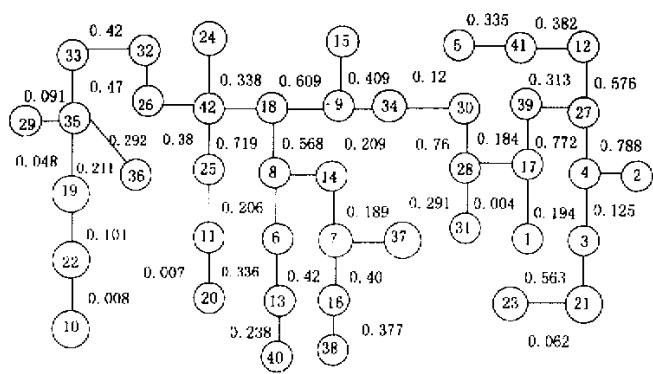


图 3 基于生态位重叠值的 42 种藓类最小生成树

Fig. 3 Minimal spanning tree of 42 moss species based on niche overlaps

表 2 42 种藓类植物的生态位宽度

Table 2 Niche width of 42 moss species in Changbai Mountains

种类	生态位宽度	种类	生态位宽度	种类	生态位宽度	种类	生态位宽度
Species	Niche width	Species	Niche width	Species	Niche width	Species	Niche width
1	0.0775	12	0.0764	23	0.0244	34	0.1839
2	0.0244	13	0.0491	24	0.0648	35	0.1278
3	0.0365	14	0.1259	25	0.0537	36	0.0418
4	0.0252	15	0.0766	26	0.0443	37	0.0608
5	0.0472	16	0.0246	27	0.0476	38	0.0252
6	0.1093	17	0.1288	28	0.1876	39	0.0952
7	0.0715	18	0.0700	29	0.0246	40	0.0246
8	0.1050	19	0.1119	30	0.1367	41	0.0853
9	0.0886	20	0.0255	31	0.2651	42	0.0401
10	0.0800	21	0.0432	32	0.0499		
11	0.1336	22	0.0802	33	0.0727		

3 讨论

通过本文研究表明,长白山地区藓类植物种类繁多,而且绝大多数的藓类分布范围小,在样点中出现的频度和盖度均小,它们的生态适应范围小,在将来的生物多样性保护中,应该注意对这一类苔藓植物的研究和保护工作。本文研究初步揭示了 42 种主要地面藓类植物的种间生态关系和它们对生态环境的适应特点。由于苔藓植物对微环境的变化特别敏感,在将来的工作中,应该重视苔藓植物在土壤水分、pH、有机质、光照强度、微量元素等多资源维上的生态位重叠值和生态位宽度,以便更为全面地揭示它们的生态适应特点。

为研究植物种间生态关系,系统聚类和最小生成树法是常用的研究手段,这两种方法均首先计算样本间的相似系数(或距离系),建立相似矩阵(或相异矩阵),在此基础上再进行其它内容的

表 3 不同生态位宽度范围的藓类种数

Table 3 Number of moss species with different range of niche width

生态位宽度范围	种数 Species	平均生态位宽度
Range of niche width	number	Average niche width
>0.20	1	0.2651
0.20≥B>0.16	2	0.1858
0.16≥B>0.12	5	0.1306
0.12≥B>0.08	8	0.0944
≤0.08	26	0.0470

运算。本文首次提出直接以生态位重叠值矩阵为基础,对研究对象进行系统聚类分析,使得到的结果有确切的生态学意义。

主坐标分析(Principial Axes Anlysis,PAA)与主成分分析具有相同的计算原理,但不局限于仅用欧氏距离系数,可以使用各种类型的相异系数矩阵,是主成分分析的一种泛化形式,这使其在一些研究中表现出其优越性^[3,16]。但是,充分利用主坐标分析这一优点的研究报道并不多。本文首次提出了利用主坐标分析法,以生态位重叠值矩阵为基础,对植物的种间生态关系进行排序分析,取得了满意的效果。

参考文献

[1] Gignac L D. Niche Structure, Resource partitioning, and species interactions of mire bryophytes relative to climatic and ecological gradients in Western Canada. *The Bryologist*, 1992, **95**(4): 406~418.

[2] Slack N G & Glime J M. Niche Relationships of Mountain Stream Bryophytes. *The Bryologist*, 1985, **88**(1): 7~18.

[3] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1995. 89~92, 121~125.

[4] 王 刚. 植物群落中生态位重迭的计测. 植物生态学与地植物学丛刊, 1984, **8**(4): 330~335.

[5] 曹 同, 高 谦, 傅 星, 等. 长白山森林生态系统苔藓植物的生物量. 生态学报, 1995, **15**(增刊 B): 68~74.

[6] 郭水良, 李扬汉. 农田杂草生态位研究的意义与方法探索. 生态学报, 1998, **18**(5): 496~503.

[7] 高 谦, 曹 同. 长白山苔藓植物的初步研究. 森林生态系统研究, 1983, **3**: 82~118.

[8] 钱 宏. 长白山高山冻原植被. 森林生态系统研究, 1992, **6**: 72~95.

[9] Koponen T, Gao C & Lou J S, *et al.* Bryophytes from Mt. Chang Bai, Jilin Province, Northeast China. *Ann. Bot. Fennici*, 1983, **20**: 215~232.

[10] Vitt D H, Gao T, Campenot M K, *et al.* The genus Tomenthynum in Northeast China. *Journ. Bryology*, 1990, **16**: 79~87.

[11] Bates J W. Quantitative Approaches in Bryophyte Ecology, In: Smith, A. J. E. ed. *Bryophyte Ecology*. New York: Chapman and Hall, 1982, 1~44.

[12] 高 谦. 中国苔藓志(第一卷). 北京: 科学出版社, 1994.

[13] 高 谦. 中国苔藓志(第二卷). 北京: 科学出版社, 1996.

[14] 辽宁省林业土壤研究所. 东北藓类植物志. 北京: 科学出版社, 1977.

[15] Redfearn P L Jr, Tan B C & He S. A new updated and annotated checklist of Chinese mosses, *J. Hattori Bot. Lab.* 1996, **79**: 163~357.

[16] 阳含熙, 卢泽愚. 植物生态学的数量分类方法. 北京: 科学出版社, 1981. 262~269.

[17] 赵志模, 郭依泉. 群落生态学原理与方法. 重庆: 科学技术文献出版社重庆分社, 1990. 73~93.

[18] Odasz A M. Bryophyte Vegetation and habitat gradients in the Tikhaia bay region, Hooker island, Franz Josef land, Arctic Russia. *The Bryologist*, 1996, **99**(4): 407~415.