

DOI: 10.5846/stxb201711162042

刘艳,郑越月,敖艳艳.不同生长基质的苔藓植物优势种生态位与种间联结.生态学报,2019,39(1): - .

Liu Y, Zheng Y Y, Ao Y Y. Niche and interspecific association of dominant bryophytes on different substrates. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(1): - .

不同生长基质的苔藓植物优势种生态位与种间联结

刘 艳*, 郑越月, 敖艳艳

重庆师范大学, 生命科学院, 重庆 401331

摘要:对重庆大巴山国家级自然保护区内 800—2400m 海拔区间, 岩石和土壤两种基质的苔藓植物群落进行样方调查。以不同植被类型作为资源状态, 分别计算群落优势种的生态位宽度和生态位重叠值。采用方差比率法、卡方检验(χ^2)和种间联结系数(AC)分析种间联结性。结果表明, 石生和土生苔藓植物优势种在落叶阔叶林中的重要值均最高。15 种石生苔藓植物优势种的生态位宽度为 0.574—1.783, 其中大羽藓的生态位宽度最大; 10 种土生苔藓植物优势种的生态位宽度为 0—1.361, 其中厚角绢藓的生态位宽度最大。石生和土生苔藓优势种间的生态位重叠值分别为 0.048—0.939 和 0—0.998。两种基质优势苔藓种间总体联结性的方差比率 VR 均小于 1, 且 W 值均不在置信区间内, 表明种间总体上呈现显著负联结, 群落处于演替的前期或中期。石生和土生苔藓优势种分别有 37 对和 20 对种对的联结性达到显著水平。同一物种在不同基质上的生态位宽度存在差异。同一种对在不同基质上的生态位重叠值和种间联结系数也存在差异。

关键词:苔藓植物; 生态位宽度; 生态位重叠; 种间关联; 大巴山国家自然保护区

Niche and interspecific association of dominant bryophytes on different substrates

LIU Yan*, ZHENG Yueyue, AO Yanyan

College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

Abstract: Bryophyte communities at altitudes of 800 m to 2400 m on both rocks and soil were investigated in Dabashan National Nature Reserve, Chongqing. Niche breadth and niche overlap of dominant bryophytes on the two substrates were calculated and analyzed, using vegetation type as the resource. Variance ratios (VR), χ^2 tests, and association coefficients (AC) were used to analyze interspecific associations. The results showed that the highest importance values of dominant bryophytes on both rocks and soil occurred in deciduous broad-leaved forest. Niche breadth values of the 15 most-dominant bryophytes on rocks ranged from 0.574 to 1.783. Among these species, *Thuidium cymbifolium* had the highest niche breadth value. On the other hand, niche breadth values of the 10 most-dominant bryophytes on soil ranged from 0 to 1.361; that of *Entodon concinnus* was the highest. Niche overlap between dominant species on rocks and soil varied from 0.048 to 0.939 and from 0 to 0.998, respectively. The VR values were both less than 1 and the W values were outside the confidence intervals, which indicated that there were significantly negative correlations between dominant species on rocks and on soil and that the bryophyte communities were in the primary stage of succession. Interspecific associations of 37 bryophyte species pairs on rocks and 20 species pairs on soil reached significant levels. Niche breadths of the same species, and niche overlap and AC of the same species pairs on the two different substrates were different.

Key Words: bryophytes; niche breadth; niche overlap; interspecific association; Dabashan National Nature Reserve

基金项目: 重庆高校创新团队(CXTDX201601018); 重庆市自然科学基金项目(cstc2016jcyjA0031)

收稿日期: 2017-11-16; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tracy-moss@hotmail.com

生态位是生态学的重要概念和理论之一,对于理解群落结构和功能、群落内种间关系、生物多样性、群落动态演替和种群进化等方面具有重要作用。种间联结是不同物种在空间分布上的相互关联性,是群落重要的数量和结构特征之一^[1]。因此,研究物种生态位和种间联结有助于了解物种对资源的利用能力、物种间协作和竞争关系以及群落演替规律。

苔藓植物是以孢子传播的植物类群之一,从赤道至两极均有分布,能够在土壤、岩石、树干、腐木等不同基质上生长,是森林生态系统中的重要植被组成,在养分循环、水土保持等方面具有重要作用^[2-3]。目前关于苔藓植物生态位的研究主要见于温带森林生态系统^[4-6]和城市生态系统^[7-10],而较少聚焦亚热带森林生态系统。另一方面,关于苔藓植物种间联结的定量研究较少^[11-12]。

重庆大巴山国家级自然保护区(下简称大巴山保护区)是典型的北亚热带森林生态系统,属于我国 35 个生物多样性优先保护区域之一的大巴山区,具有较高的科学研究价值,记录有苔藓植物 57 科 141 属 390 种^[13]。本文通过对该保护区内岩石和土壤两种生长基质上的苔藓植物群落进行样方调查,分别计算物种生态位宽度、生态位重叠值和种间联结系数,探究以下问题:(1)不同生长基质上苔藓植物优势种的组成及其对资源的利用能力和种间关系;(2)石生和土生苔藓群落的演替阶段,以期为揭示苔藓植物对环境的适应性和种间关系提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

大巴山保护区(31°37'27"—32°12'15" N, 108°27'07"—109°16'40" E)位于重庆市东北部的城口县境内。该地区属亚热带季风气候,年均气温 13.8℃,年均降水量 1261.4 mm,年均日照时数 1534 h,年无霜期 234 d,年平均相对湿度 78%。保护区内海拔落差较大(754—2685 m),包括 13 个植被类型^[14]。

1.2 研究方法

2017 年 5—6 月和 8 月,先后在大巴山保护区内开展样方调查。样地设置主要从不同生长基质、不同海拔区间和不同乡镇几个方面进行综合考虑。基于前期对大巴山保护区苔藓植物的区系调查结果^[13],发现岩石基质的种类占该地区总种数的 86.67%,而土壤基质的种类仅占总种数的 19.23%,表明该地区石生苔藓植物占绝对优势。最终,在海拔 800—2400 m 区间分别设立石生苔藓植物样地 40 个和土生样地 19 个,包括 9 个植被类型。59 个样地在 9 个植被类型中的海拔信息如下:常绿阔叶林 990—1554 m、落叶阔叶林 960—2192 m、常绿落叶阔叶混交林 1030—1341 m、常绿阔叶灌丛 827—1445 m、落叶阔叶灌丛 1120—2245 m、灌草丛 2260 m、常绿针叶灌丛 2345 m、竹林 1680—2254 m、沼泽 2275 m。两种生长基质下,各植被类型所调查的苔藓植物群落数目见表 1。每个样地内,间隔 2 m 随机设置大小为 20 cm×20 cm 的样方 20 个,共调查样方 1180 个。

表 1 不同植被类型下岩石和土壤基质的苔藓植物样地数

Table 1 The number of bryophyte plots on rocks and soil in different vegetation types

生长基质 Substrate	数目 No.	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	常绿落叶阔 叶混交林 Mixed evergreen deciduous broad-leaved forest	常绿阔叶灌丛 Evergreen broad-leaved shrubland	落叶阔叶灌丛 Deciduous broad-leaved shrubland	灌草丛 Shrubland and grassland	常绿针叶灌丛 Evergreen needle-leaved shrubland	竹林 Bamboo forest	沼泽 Swamps
岩石 Rocks	样地数/个	6	14	1	8	7	1	1	2	0
	百分比/%	15.00	35.00	2.50	20.00	17.50	2.50	2.50	5.00	0
土壤 Soil	样地数/个	4	6	2	0	3	0	0	3	1
	百分比/%	21.05	31.58	10.53	0	15.79	0	0	15.79	5.26

每个样方中不同种类的盖度用划分为 16 个 5 cm×5 cm 的网格进行测定。样方中所有苔藓植物带回实验室鉴定到种。种类鉴定和学名主要参考《中国苔藓志》^[15-21]。凭证标本保存在重庆师范大学生物标本馆(CTC)。

1.3 数据处理

1.3.1 物种重要值

根据下式计算苔藓植物重要值:

重要值=(相对盖度+相对频度)/2

式中,相对盖度=(某种苔藓植物样地内盖度/样地内所有苔藓植物盖度之和)×100%,相对频度=(某种苔藓植物样地内频度/样地内所有苔藓植物频度之和)×100%。

1.3.2 生态位宽度

选取重要值为资源利用的参数,将不同植被类型作为资源状态,采用 Shannon-Wiener 指数^[22]计算生态位宽度,公式如下:

$$B_i = - \sum_{j=1}^r (P_{ij} \ln P_{ij})$$

式中, B_i 为种 i 的生态位宽度, $P_{ij}=n_{ij}/N_i$, n_{ij} 为种 i 在植被类型 j 上的重要值, N_i 为种 i 在所有植被类型上的重要值之和, P_{ij} 为种 i 在植被类型 j 上的重要值占该种在所有植被类型上的重要值总和的比例, r 为植被类型总数。

1.3.3 生态位重叠

采用 Pianka 重叠指数^[23]计算生态位重叠,公式如下:

$$O_{ik} = \sum_{j=1}^r P_{ij} P_{kj} / \sqrt{(\sum_{j=1}^r P_{ij})^2 (\sum_{j=1}^r P_{kj})^2}$$

式中, P_{ij} 和 P_{kj} 分别为种 i 和种 k 在植被类型 j 上的重要值。

1.3.4 种间总体关联性检验

采用方差比率(VR)^[24]对种间总体关联程度进行检验,并运用 W 值检验关联的显著性,公式如下:

$$\begin{aligned} \delta_r^2 &= \sum_{i=1}^S (1 - P_i) \\ S_r^2 &= \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2 \\ VR &= \frac{S_r^2}{\delta_r^2} \end{aligned}$$

式中, $P_i=n_i/N$, n_i 为物种 i 出现的样地数, N 为样地总数。 S 为总物种数, T_j 为样地 j 内出现的物种总数, t 为所有样地中出现的物种平均数。 $VR=1$ 表明种间彼此独立, $VR>1$ 表明种间正关联, $VR<1$ 表明种间负关联。当 W 值落入卡方分布的 90%置信区间 $\chi_{0.95}^2(N) < W < \chi_{0.05}^2(N)$,表明种间关联不显著。

1.3.5 种间关联分析

种间关联分析采用卡方检验和计算联结系数相结合的方法进行分析。种间关联的显著程度采用 Yates 的连续校正公式^[1]进行卡方检验,公式如下:

$$\chi^2 = \frac{N[|ad - bc| - \frac{1}{2}N]^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

式中, N 为样地总数, a 为种对同时出现的样地数, b, c 为仅种对之一出现的样地数, d 为种对均不出现的样地数。当 $6.635 < \chi^2 > 3.841$,表明两个种相互关联($P < 0.05$);当 $\chi^2 > 6.635$,表明两个种极显著关联($P < 0.01$)。

种间关联程度通过计算联结系数(AC)测定^[1],公式如下:

$$AC = (ad - bc) / (a + b)(b + d) \quad (ad \geq bc)$$

$$AC = (ad - bc) / (b + d)(c + d) \quad (bc \geq ad, d \geq a)$$

$$AC = (ad - bc) / (a + b)(a + c) \quad (bc \geq ad, d > a)$$

AC 值的范围在 $[-1, 1]$, 越接近-1, 表明种对间负联结程度越高; 越接近 1, 表明种对间正联结程度越高; AC 值为 0, 表明两个物种完全独立。

2 结果与分析

2.1 两种生长基质的优势种在不同植被类型中的重要值

40 个石生样地和 19 个土生样地分别包括 154 种和 77 种苔藓植物。选取物种重要值排前 15 位(约占总物种数的 10%)和前 10 位(占总物种数的 13%)的物种分别作为岩石(表 2)和土壤(表 3)两种生长基质的优势种。石生苔藓优势种的重要值在落叶阔叶林中最高, 其次是在落叶阔叶灌丛中、再次是在常绿阔叶林中(表 2); 土生苔藓优势种的重要值在落叶阔叶林中最高, 其次是在竹林中, 再次是在落叶阔叶灌丛中(表 3)。

表 2 石生苔藓植物优势种在不同植被类型中的重要值和生态位宽度

Table 2 The importance value in different vegetation types and niche breadth of dominant bryophytes on rocks

种号 No.	种名 Species	重要值 importance value							生态位宽度 Niche breadth
		常绿 阔叶林	常绿阔 叶灌丛	常绿落叶 阔叶混交林	落叶阔 叶灌丛	落叶阔 叶林	竹林	灌草丛	
1	大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i>	0.772	0.380	0.274	0.654	1.050	0.209	0	0.238
2	尖叶甸灯藓 <i>Plagiomnium acutum</i>	0.223	0.094	0	0.859	0.639	0.229	0.082	0
3	牛角藓 <i>Cratoneuron filicinum</i>	0.176	0	0	0.043	0.893	0.183	0.308	0
4	溪边青藓 <i>Brachythecium rivulare</i>	0.131	0	0	0.032	0.897	0.058	0	0
5	水生长喙藓 <i>Rhynchostegium riparioides</i>	0.308	0	0	0.157	0.189	0.378	0	0
6	绿羽藓 <i>Thuidium assimile</i>	0.093	0.327	0	0	0.606	0	0	0
7	长肋青藓 <i>Brachythecium populeum</i>	0.141	0	0	0.112	0.329	0.303	0	0
8	南亚毛灰藓 <i>Homomallium simlaense</i>	0.039	0.191	0	0.358	0.222	0	0	0
9	虎尾藓 <i>Hedwigia ciliata</i>	0.368	0.087	0	0.069	0.180	0	0	0
10	娇美绢藓 <i>Entodon pulchellus</i>	0.175	0	0	0.413	0	0.037	0	0
11	匍枝青藓 <i>Brachythecium procumbens</i>	0.151	0.427	0	0	0	0	0	0
12	厚角绢藓 <i>Entodon concinnus</i>	0.105	0.155	0	0.047	0	0	0.087	0.181
13	长枝砂藓 <i>Racomitrium ericoides</i>	0	0.024	0	0.147	0.394	0	0	0
14	褶叶藓 <i>Palamocladium nilgheriense</i>	0	0.141	0.087	0.074	0.258	0	0	0
15	红对齿藓 <i>Didymodon asperifolius</i>	0	0.287	0	0.076	0.134	0	0	0
合计		2.682	2.113	0.361	3.041	5.791	1.397	0.477	0.419

表 3 土生苔藓植物优势种在不同植被类型中的重要值和生态位宽度

Table 3 The importance value in different vegetation types and niche breadth of dominant bryophytes on soil

种号 No.	种名 Species	重要值 importance value						生态位宽度 Niche breadth
		常绿 阔叶林	常绿落 叶阔叶 混交林	落叶阔 叶灌丛	落叶阔 叶林	竹林	沼泽	
1	尖叶匍灯藓	0.093	0	0.823	1.177	0.381	0	1.131
2	厚角绢藓	0.413	0.383	0.232	0.427	0	0	1.361
3	大羽藓	0.103	0.463	0	0.807	0	0	0.873
4	淡叶长喙藓 <i>Rhynchostegium pallidifolium</i>	0	0	0.288	0.461	0	0	0.666
5	具喙提灯藓 <i>Mnium marginatum</i>	0.309	0	0	0	0.351	0	0.691
6	疣拟垂枝藓 <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0	0	0	0	0.630	0	0
7	万年藓 <i>Climacium dendroides</i>	0	0	0	0.064	0.405	0.135	0.841
8	狭边大叶藓 <i>Rhodobryum ontariense</i>	0	0	0.188	0.042	0.193	0	0.948
9	皱蒴藓 <i>Aulacomnium palustre</i>	0	0	0	0	0	0.396	0
10	塔藓 <i>Hylocomium splendens</i>	0	0	0.027	0	0.351	0	0.257
	合计	0.918	0.846	1.558	2.978	2.311	0.531	

2.2 生态位宽度

从表 2 可知,15 种石生苔藓植物优势种的生态位宽度为 0.574—1.783,平均值为 1.141。其中大羽藓 *Thuidium cymbifolium* 的生态位宽度最大,分布范围最广。除灌草丛外,在 7 个植被类型中均有分布(表 2)。相反,匍枝青藓 *Brachythecium procumbens* 的生态位宽度最窄,仅在两个植被类型中有分布。从表 3 可知,10 种土生苔藓植物优势种的生态位宽度为 0—1.361,平均值为 0.677。其中厚角绢藓 *Entodon concinnus* 的生态位宽度最宽,在 4 个植被类型中均有分布,而疣拟垂枝藓 *Rhytidiadelphus triquetrus* 和皱蒴藓 *Aulacomnium palustre* 的生态位宽度最窄,各自仅在 1 个植被类型中有分布。

2.3 生态位重叠

对 15 种石生苔藓植物优势种的生态位重叠进行计算,共计 105 对种对(表 4)。生态位重叠值介于[0.048, 0.939],平均值为 0.535,主要集中在[0.5, 0.8],占种对总数的 40.00%。其次,在[0.2, 0.5]的占 30.48%。牛角藓 *Cratoneuron filicinum* 与溪边青藓 *Brachythecium rivulare* 的生态位重叠值最大,表明它们利用的资源状态相似性非常高。

对 10 种土生苔藓植物优势种的生态位重叠进行计算,共计 45 对种对(表 5)。生态位重叠值介于[0, 0.998],平均值为 0.360,主要集中在小于 0.2 的区间,占种对总数的 44.44%。其次,在[0.5, 0.8]的占 26.67%。有 13 对种对的生态位重叠值为 0,主要是生长在沼泽的皱蒴藓与其他土生苔藓植物优势种,表明这些种对的两个物种间完全没有重叠,利用不同的资源状态。相反,疣拟垂枝藓与塔藓 *Hylocomium splendens* 的生态位重叠值最大,表明它们利用的资源状态几乎完全相同。

2.4 种间联结性

岩石($VR=0.064/0.392$)和土壤($VR=0.110/0.442$)两种基质的苔藓优势种种间总体联结性的方差比率 VR 均小于 1,表明种间总体上为负联结。分别计算统计量 W 检验 VR 的显著性,石生苔藓的 $W=6.519$,不在置信区间(26.51, 55.76)内;土生苔藓的 $W=4.718$,也不在置信区间(10.12, 30.14)内,表明物种间联结性显著。

表 4 石生苔藓植物优势种生态位重叠值

Table 4 Niche overlap of dominant bryophytes on rocks

种号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2	0.847													
3	0.744	0.649												
4	0.757	0.629	0.939											
5	0.724	0.669	0.559	0.477										
6	0.766	0.562	0.820	0.880	0.377									
7	0.784	0.751	0.803	0.764	0.903	0.634								
8	0.785	0.912	0.485	0.511	0.435	0.622	0.530							
9	0.844	0.542	0.538	0.537	0.668	0.570	0.568	0.475						
10	0.587	0.795	0.126	0.094	0.540	0.052	0.379	0.740	0.476					
11	0.394	0.145	0.060	0.048	0.188	0.488	0.097	0.416	0.472	0.130				
12	0.491	0.273	0.173	0.060	0.261	0.312	0.149	0.391	0.593	0.301	0.650			
13	0.788	0.803	0.868	0.935	0.424	0.843	0.719	0.740	0.455	0.320	0.054	0.091		
14	0.804	0.682	0.756	0.815	0.351	0.924	0.613	0.756	0.466	0.215	0.421	0.288	0.872	
15	0.588	0.486	0.385	0.414	0.209	0.773	0.335	0.739	0.384	0.214	0.831	0.530	0.516	0.785

种号同表 2

表 5 土生苔藓植物优势种生态位重叠值

Table 5 Niche overlap of dominant bryophytes on soil

种号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9
2	0.661								
3	0.688	0.811							
4	0.963	0.652	0.731						
5	0.233	0.367	0.073	0					
6	0.256	0	0	0	0.751				
7	0.357	0.085	0.128	0.126	0.704	0.938			
8	0.684	0.303	0.133	0.496	0.531	0.708	0.687		
9	0	0	0	0	0	0	0.312	0	
10	0.298	0.024	0	0.041	0.748	0.998	0.935	0.759	0

种号同表 3

15 种石生苔藓植物优势种形成的 105 对种对中,联结系数 AC 值范围在 >-0.01 、 $[-0.34, -0.01]$ 、 $[-0.67, -0.34]$ 和 <-0.67 , 分别占总种对数的 26.67%、14.29%、6.67% 和 52.38%。有 43 对种对的 AC 值为 -1, 表明负联结程度最高, 主要是匍枝青藓、长枝砂藓 *Racomitrium ericoides* 和褶叶藓 *Palamocladium nilgheriense* 与其他石生优势种形成的种对。总体上看, 种间负联结有 77 对, 占总种对数的 73.33%, 其中 8 对表现出极显著性, 18 对表现出显著性; 种间正联结有 28 对, 占总种对数的 26.67%, 其中 4 对表现出极显著性, 7 对表现出显著性(图 1)。

10 种土生苔藓植物优势种形成的 45 对种对中,联结系数 AC 值范围在 <-0.69 、 $[-0.69, -0.38]$ 、 $[-0.38, -0.07]$ 和 >-0.07 , 分别占总种对数的 57.78%、4.44%、8.89% 和 28.89%。有 23 对种对的 AC 值为 -1, 表明负联结程度最高, 主要是皱蒴藓和厚角绢藓与其他土生优势种形成的种对。总体上看, 种间负联结有 25 对, 占总种对数的 55.56%, 其中 7 对表现出极显著性, 12 对表现出显著性; 种间正联结有 20 对, 占总种对数的 44.44%, 其中 1 对表现出显著性(图 2)。

2.5 同一物种的生态位和同一种对种间联结性比较

在岩石和土壤两种生长基质上, 大羽藓、尖叶匍灯藓 *Plagiomnium acutum* 和厚角绢藓均为优势种之一。比较其生态位宽度发现, 这 3 种藓类在岩石基质的生态位宽度比其在土壤基质的更大(表 2 和表 3)。比较同

一种对在两种生长基质中的生态位重叠值发现(表 4 和表 5),大羽藓-尖叶匍灯藓种对在岩石基质的生态位重叠值(0.847)高于其在土壤基质的生态位重叠值(0.688);而大羽藓-厚角绢藓、尖叶匍灯藓-厚角绢藓两个种对在岩石基质的生态位重叠值(0.491 和 0.273)均小于其在土壤基质的生态位重叠值(0.811 和 0.661)。

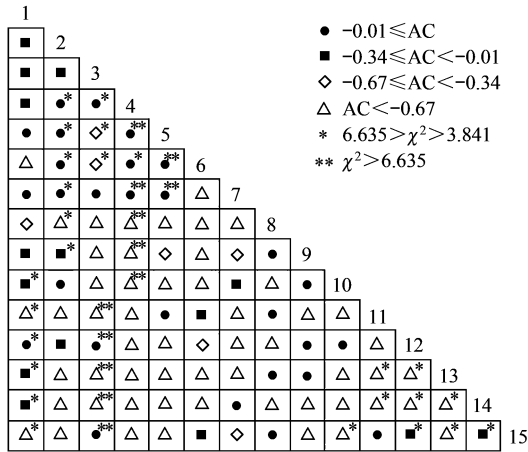


图 1 石生苔藓植物优势种种间联结性半矩阵图

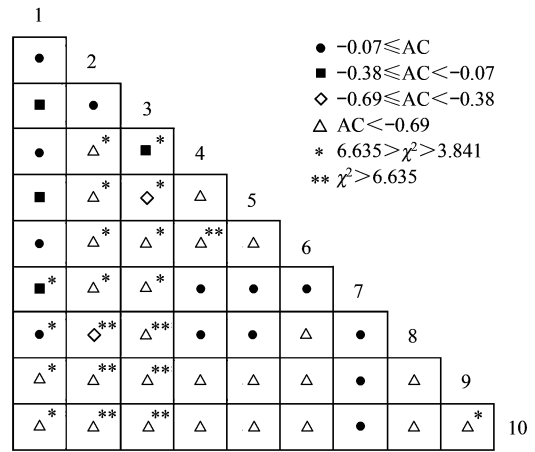


图 2 土生苔藓植物优势种种间联结性半矩阵图

Fig. 1 Semi-matrix of interspecific association of dominant bryophytes on rocks

Fig. 2 Semi-matrix of interspecific association of dominant bryophytes on soil

AC:联结系数, association coefficients

比较种对间的联结系数 AC 发现,大羽藓-尖叶匍灯藓种对在两种基质中均表现出负联结,而大羽藓-厚角绢藓种对均表现出正联结。尖叶匍灯藓-厚角绢藓种对在岩石基质中表现出负联结,而在土壤基质中表现出正联结(图 1 和图 2)。

3 讨论

3.1 苔藓植物生态位

生态位宽度反映物种对环境的适应性。物种生态位宽度越宽,适应环境、利用资源的能力就越强。同样,在大巴山保护区,一些苔藓植物生态位宽度较大,分布范围较广,例如大羽藓、尖叶匍灯藓,在所调查的绝大多数植被类型中均有分布。相反,一些苔藓植物生态位宽度较小,例如疣拟垂枝藓和皱蒴藓的生态位宽度为 0(表 3),是因为它们分别只在大巴山保护区内的亚高山竹林和亚高山沼泽中有分布,并常常大片生长,形成单一的优势群落。

同一物种在不同生长基质上的生态位宽度存在差异。例如,大羽藓、尖叶匍灯藓和厚角绢藓在岩石基质上的生态位宽度均比其在土壤基质更大,表明它们在岩石基质上的适应性更广,进而说明生长基质会影响苔藓植物利用资源的能力。这与郭磊等对小秦岭自然保护区苔藓植物属的生态位研究结果一致^[6]。

生态位重叠值大小反映物种之间利用资源的相似程度^[25]。研究显示,苔藓植物^[6]生态位宽度越大,与其他种的生态位重叠值也会较大。本研究结果支持上述观点。在大巴山保护区,石生苔藓优势种的平均生态位(1.141)明显高于土生苔藓优势种(0.677),而前者种对间生态位平均重叠值(0.535)也明显大于后者(0.360)。

3.2 苔藓植物种间联结与群落演替

理论上认为,群落结构和种类组成越稳定,种间关系趋于正相关^[26]。方差比率 VR 和统计量 W 检验结果显示,石生和土生苔藓植物种间总体上均为显著负联结,表明群落处于演替的前期或中期。这一结果一方面可能与苔藓植物本身的生物学特性有关,易受环境因素的影响^[4,12]。在大巴山保护区,苔藓群落主要受农业生产生活和旅游开发的影响。另一方面,与所调查区域的植被大环境有关。处于顶级群落的原生林由于历史

上的过度采伐,面积相对较小。

本研究结果显示,一些小生境类似的优势种表现出明显负联结。例如,牛角藓和水生长喙藓 *Rhynchostegium riparioides* 多生长在溪流中(边)的(流水)岩石上。然而它们相伴出现的概率很小(7.5%),表现出显著负联结(图1)。又例如,属于近缘种的疣拟垂枝藓和塔藓通常分布在大巴山保护区的亚高山竹林下,生态位重叠值非常高(0.998)(表5)。然而它们并没有出现在同一样地,表现出极显著负联结(图2)。这与若两物种对环境要求相似,彼此间表现出正联结的观点^[26-27]不一致。这可能是因为上述种对在资源有限的环境中,存在种间竞争或排它作用导致。相反,在泥炭地常见的泥炭藓 *Sphagnum palustre* 与皱蒴藓表现出极显著正联结。这是因为两物种间有利他作用存在^[11]。需要指出的是,计算种间联结系数只是对种间关系的定量描述,取样尺度、种间竞争、化感作用、环境因素等都会对种间联结性产生影响^[26]。例如,研究表明,样方大小对泥炭地苔藓植物种间联结的影响较大^[11]。因此,种间关联的内在机制还需要进一步从植物生理、遗传学、分子生态学等多角度开展研究才能合理解释。

参考文献(References):

- [1] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2004.
- [2] Turetsky M R. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *The Bryologist*, 2003, 106(3): 395-409.
- [3] Goffinet B, Shaw A J. *Bryophyte Biology*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2009.
- [4] 郭水良, 曹同. 长白山主要生态系统地面藓类植物的生态位研究. *生态学报*, 2001, 21(2): 231-236.
- [5] 陈旭, 卜兆君, 王升忠, 李鸿凯, 赵红艳. 长白山哈泥泥炭地七种苔藓植物生态位. *应用生态学报*, 2009, 20(3): 574-578.
- [6] 郭磊, 韦博良, 胡金涛, 贾宏汝, 叶永忠, 袁志良. 基于两个不同资源轴上苔藓植物生态位分析. *生态学报*, 2017, 37(21): 7266-7276.
- [7] 谢小伟, 郭水良. 浙江金华市郊地面苔藓植物生态位研究. *广西植物*, 2003, 23(2): 112-120.
- [8] 陈怡, 曹同, 宋国元, 于晶. 上海市地面藓类植物生态位研究. *应用生态学报*, 2005, 16(1): 39-43.
- [9] 徐晟翀, 曹同, 于晶, 陈怡, 宋国元. 上海市树附生苔藓植物生态位. *生态学杂志*, 2006, 25(11): 1338-1343.
- [10] 刘艳, 曹同, 王剑, 曹阳. 杭州市区土生苔藓植物分布与生态因子的关系. *应用生态学报*, 2008, 19(4): 775-781.
- [11] 曾竞, 卜兆君, 马进泽, 赵高林, 龙川, 李伟, 张兵将, 曲欢, 冯璐. 金川泥炭地两个尺度下苔藓植物间及其与维管植物间的种间关系分析. *植物科学学报*, 2012, 30(5): 459-467.
- [12] 殷声锋, 王智慧, 张朝晖. 喀斯特重度石漠化地区苔藓植物优势种的种间关联性研究. *生态科学*, 2016, 35(5): 90-95.
- [13] 刘艳, 皮春燕, 田尚. 重庆大巴山国家级自然保护区苔藓植物多样性. *生物多样性*, 2016, 24(2): 244-247.
- [14] 邓洪平. 重庆大巴山国家级自然保护区生物多样性. 北京: 科学出版社, 2015: 48-50.
- [15] 高谦. 中国苔藓志 第二卷 凤尾藓目 丛藓目. 北京: 科学出版社, 1996.
- [16] 黎兴江. 中国苔藓志 第三卷 紫萼藓目 葫芦藓目 四齿藓目. 北京: 科学出版社, 2000.
- [17] 黎兴江. 中国苔藓志 第四卷 真藓目. 北京: 科学出版社, 2006.
- [18] 吴鹏程, 贾渝. 中国苔藓志 第五卷 变齿藓目. 北京: 科学出版社, 2011.
- [19] 吴鹏程. 中国苔藓志 第六卷 油藓目 灰藓目. 北京: 科学出版社, 2002.
- [20] 胡人亮, 王幼芳. 中国苔藓志 第七卷 灰藓目. 北京: 科学出版社, 2005.
- [21] 吴鹏程, 贾渝. 中国苔藓志 第八卷 灰藓目 烟杆藓目 金发藓目 藻苔目. 北京: 科学出版社, 2004.
- [22] Shannon C E, Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Chicago: University of Illinois Press, 1971.
- [23] Pianka E R. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 53-74.
- [24] Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 1984, 65(3): 998-1005.
- [25] 王刚, 赵松岭, 张鹏云, 陈庆诚. 关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究. *生态学报*, 1984, 4(2): 119-127.
- [26] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 刘彤. 植物种间联结研究内容与方法评述. *生态学报*, 2016, 36(24): 8224-8233.
- [27] 张悦, 郭利平, 易雪梅, 曹伟, 王远遐, 吴培莉, 姬兰柱. 长白山北坡3个森林群落主要树种种间联结性. *生态学报*, 2015, 35(1): 106-115.