

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

曾 竞¹, 卜兆君^{1*}, 马进泽¹, 赵高林^{1,2}, 龙 川¹,
李 伟¹, 张兵将¹, 曲 欢¹, 冯 璐¹

(1. 东北师范大学泥炭沼泽研究所/国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室, 长春 130024;

2. 深圳市南山区赤湾学校, 深圳 518068)

摘 要: 在金川泥炭地设置 1 m×1 m 和 25 cm×25 cm 两个尺度的大、小样方进行植被调查, 并利用方差比率法、 X^2 检验、Pearson 相关分析和 Spearman 秩相关分析方法, 定量分析了 9 种苔藓植物和 30 种主要维管植物间的种间关系。偏叶泥炭藓、大泥炭藓和尖叶泥炭藓 3 种优势苔藓植物彼此呈显著负关联, 占领着各自不同的生境; 该 3 种优势苔藓植物伴生苔藓及维管植物主要呈正相关, 形成独特的群落, 据此划分出 4 个生态种组。Spearman 秩相关分析表明, 大样方 741 个种对中, 正联结种对数占 49.53%, 明显大于小样方 666 个种对中的 41.14%。样方大小对分析植物个体大小差异悬殊的泥炭地植物群落的种间联结的影响巨大。苔藓与维管植物间以及苔藓植物间的种间联结甚至种间关系应在大、小样方中分别探讨更合适。

关键词: 苔藓植物; 维管植物; 种间联结; X^2 检验; Pearson 相关分析; Spearman 秩相关分析

中图分类号: Q948.15; Q949.35

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2012)05-0459-09

Interspecific Correlations among Bryophytes and among Bryophytes and Vascular Plants in Two Scales in Jinchuan Peatland

ZENG Jing¹, BU Zhao-Jun^{1*}, MA Jin-Ze¹, ZHAO Gao-Lin^{1,2}, LONG Chuan¹, LI Wei¹,
ZHANG Bing-Jiang¹, QU Huan¹, FENG Lu¹

(1. Key Laboratory for Wetland Conservation and Vegetation Restoration, Ministry of Environmental Protection,
Institute for Peat and Mire Research, Northeast Normal University, Changchun 130024, China;

2. Shenzhen Nanshan Chiwan School, Shenzhen 518068, China)

Abstract: Two quadrat scales, 1 m×1 m and 25 cm×25 cm, were established to investigate the vegetation of the Jinchuan Peatland. Interspecific correlations among 9 bryophytes and 30 main vascular plants were analyzed by X^2 -test, Pearson correlation, and Spearman rank correlation quantitatively. There were significantly negative associations among three main peat-mosses: *Sphagnum subsecundum*, *S. palustre*, and *S. capillifolium*, each of which occupied different habitats. Accordingly, four ecological species groups were classified. Spearman rank correlation analysis showed that positive association amounted to 49.53% of the 741 species pairs in the large quadrats, and more than 41.14% of the 666 species pairs in the small quadrats. This study suggests that quadrat size played a crucial role in analyzing interspecific associations in peatlands, with great disparity in body size of different plant groups. It appears more suitable to analyze interspecific associations among bryophytes and among bryophytes and

收稿日期: 2012-03-19, 修回日期: 2012-04-28。

基金项目: 国家自然科学基金项目(40971036, 30700055, 40830535); 环保公益性行业科研专项资金项目(201109067)资助。

作者简介: 曾竞(1987-), 女, 江西省赣州市人, 硕士研究生, 主要从事湿地生态学与植物生态学研究。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: buzhaojun@nenu.edu.cn)。

vascular plants with small and large quadrats, respectively.

Key words: Bryophyte; Vascular plant; Interspecific association; χ^2 -test; Pearson correlation; Spearman rank correlation

种间联结是指不同物种在空间分布上的相互关联性。物种分布的差异通常是由于群落生境的差异引起的^[1]。群落的种间联结性,不仅能有效地反映各物种在群落中的分布情况及各物种对环境因子的适应程度,而且能反映物种在特定环境因子作用下的种间相互关系^[2]。

苔藓植物为北方贫营养泥炭地的优势植物,常密集生长形成苔藓地被,维管植物作为伴生植物分布其间,与之产生密切的相互作用^[3,4]。近年来,苔藓与维管植物间的相互作用关系越来越受到各国学者的关注^[5-7],但国内研究较少,特别是研究尺度大小对苔藓植物种间联结性的影响尚未见报道。

物种间的相互作用有一定的空间范围,超过一定界限,相互作用就不存在了^[8]。换言之,取样面积的大小,即不同尺度的样方调查对植物种间关联性影响很大。种对间存在的空间排挤、化感作用、竞争及环境要求的不同,必然使得一种物种的分布被另一种物种的竞争排斥作用所限制^[9],因此样方太小无法排除这种必然的负联结。若取样面积太大,又往往造成种对间相互关系变化无规律,且变幅大,不稳定^[10]。而对于个体大小差异明显的苔藓植物与泥炭地共存的泥炭地生态系统来说,进行不同尺度的比较研究意义尤其重要。我们以长白山地区金川泥炭地为研究地,尝试依据种间联结分析方法分析苔藓植物间及其与维管植物间的种间关系,旨在为深入开展环境胁迫梯度上苔藓植物种间联结响应及植物相互作用研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

金川泥炭地位于吉林省辉南县金川镇西 1 km 左右(40°20'56"N, 126°26'51"E),该泥炭地发育在长白山区龙岗山脉中段的山间谷地,周围为海拔 800~1000 m 的低山区。气候冷湿,年平均气温 3.3℃左右,年降水量 1053.9 mm,且多集中于 7、8 月份,年平均相对湿度 70%^[11],无霜期仅 134 d。土壤为泥炭土^[12]。

金川泥炭地属无林泥炭地,以偏叶泥炭藓(*Sphagnum subsecundum*)、大泥炭藓(*S. palustre*)、尖叶泥炭藓(*S. capillifolium*)和喙叶泥炭藓(*S. fallax*)等为优势苔藓植物;主要的维管植物包括:沼苔草(*Carex limosa*)、毛果苔草(*C. lasiocarpa*)、大果毛蒿豆(*Oxycoccus palustris*)、金星蕨(*Parathelypteris glanduligera*)、腋囊苔草(*C. leucochlora*)、芦苇(*Phragmites australis*)、董菜(*Viola verecunda*)和小白花地榆(*Sanguisorba parviflora*)等。

2 研究方法

2.1 样方调查

2010 年 9 月中下旬,在金川泥炭地东西向和南北向各设置 4 条样带,在样带上每隔 50~100 m 的距离设置一个样点,共计 100 个样点。在每个样点周围含苔藓植物的区域分 2 个尺度设立样方:大样方面积为 1 m×1 m,在每个大样方内部随机设置一个 25 cm×25 cm 的小样方。记录每个大小样方内的植物种类及多度、高度和盖度。大样方内共记录到 97 种物种,包括 9 种苔藓植物和 88 种维管植物;小样方内 74 种,包括 7 种苔藓植物和 67 种维管植物。

利用以下公式计算各植物的重要值:

维管植物 $I_i = (C_i + H_i + D_i)/3$;

苔藓植物 $I_i = (C_i + D_i)/2$ 。

式中, I 为物种重要值, i 为物种, C 为相对频度, H 为相对高度, D 为相对盖度。选取全部的苔藓植物及 30 种重要值大于 0.005 的优势维管植物(部分植物在小样方中未出现或不构成优势植物,在小样方中不做分析),根据重要值及各物种出现的频度进行种间关联和关联程度的分析。

2.2 总体关联性检验

利用方差比率法(VR)^[13]同时检验多个物种间的关联,获得总体物种间的关联程度^[14]。先作零假设,即各种群间无显著关联,计算 VR 的值:

$$VR = \frac{S_T^2}{\delta_T^2}, S_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2,$$

$$\delta_t^2 = \sum_{i=1}^s P_i(1 - P_i), P_i = \frac{n_i}{N}。$$

式中, VR 为群落内植物种间的总体联结指数, S 为总物种数, N 为总样方数, T_j 为样方 j 内出现的研究物种总数, t 为样方中种的平均数, n_i 为物种 i 出现的样方数。当 $VR=1$ 时, 符合零假设, 即所有种无关联; 当 $VR>1$ 时, 种间表现净的正关联; 当 $VR<1$ 时, 种间表现净的负关联。

种间正负关联会相互抵消, 因此需采用统计量 $W=VR \times N$ 来检验 VR 偏离 1 的显著程度, 若物种不显著相关联, 则 W 落入卡方分布 $X_{0.95,N}^2 < W < X_{0.05,N}^2$ 界限内的概率有 90%; 反之物种间联结显著。

2.3 检测成对物种间是否存在关联—— X^2 检验

首先将 2 个物种出现与否的观测值转化为 0, 1 形式的二元数据矩阵, 填入 2×2 列联表, 然后对这些列联表分别进行 Yates 校正的 X^2 检验测定关联的显著性^[15]。Yates 系数纠正公式为:

$$X^2 = \frac{N[|ad - bc| - 0.5N]^2}{(a+c)(b+d)(a+b)(c+d)} \quad (1)$$

式(1)中, N 为总实测样方数, a 为两物种都出现的样方数; b 、 c 为只含有一个种的样方数; d 为两个种都不出现的样方数。当 $ad > bc$ 时为正联系, $ad < bc$ 时为负联系。通常若 $X^2 < 3.841$, 即显著性值 $p > 0.05$, 则认为两个物种独立分布, 即中性联系; 若 $3.841 < X^2 < 6.635$, 即 $0.01 < p < 0.05$, 则种间联系显著; 若 $X^2 > 6.635$, 即 $p < 0.01$ 时, 表示种间联系极显著。

2.4 Pearson 相关分析和 Spearman 秩相关分析

用植物盖度数据作为 Pearson 相关分析和 Spearman 秩相关分析的数量指标。

Pearson 相关系数为:

$$r = \frac{\sum_{j=1}^N (x_{ij} - \bar{x}_i)(x_{kj} - \bar{x}_k)}{\sqrt{\sum_{j=1}^N (x_{ij} - \bar{x}_i)^2 \sum_{j=1}^N (x_{kj} - \bar{x}_k)^2}} \quad (2)$$

式(2)中, x_{ij} 和 x_{kj} 分别为种 i 和 k 在样方 j 中的盖度, $\bar{x}_i$ 和 $\bar{x}_k$ 分别是种 i 和 k 在所有样方中盖度的平均。

Spearman 秩相关系数的表达式为:

$$r(i, k) = 1 - \frac{6 \sum_{j=1}^N d_j^2}{N^3 - N} \quad (3)$$

式(3)中, $d_j = (X_{ij} - X_{kj})$, X_{ij} 和 X_{kj} 分别为种 i 和 k 在样方 j 中的秩。

3 结果与分析

3.1 重要值

将苔藓植物及 30 种维管植物分别按重要值大小进行排列(表 1)。苔藓植物重要值为 0.001 ~ 0.084; 维管植物重要值为 0.005 ~ 0.249。39 种植物在所有样方中的重要值见表 1。

3.2 大小样方总体关联性分析

由总体关联程度可知, 大样方中物种间呈显著正联结 ($1 < VR_1 = 1.8458$, $X_{0.95,100}^2 < W_1 = 184.5774$); 小样方中物种间呈显著负联结 ($1 > VR_2 = 0.7236$, $X_{0.05,100}^2 > W_2 = 72.3561$), 两个尺度大小不同的样方总体联结性完全相反。在大样方的 741 个种对中(表 2), X^2 检验、Pearson 相关和 Spearman 秩相关的正联结种对数分别占总种对数的 51.42%、39.68% 和 49.53%; 666 个小样方种对中, 分别为 40.39%、30.33% 和 41.14%。大样方的正联结种对数明显多于小样方的种对数; 反之, 大样方中的负联结种对数少于小样方中的负联结种对数。可见, 总体关联性分析结果同种间联结分析结果是一致的。

3.3 样方大小与种间联结性

大样方内 741 个种对中, 有 705 个维管植物种对, X^2 检验计算结果显示, 表现为显著、极显著相关的维管植物种对有 149 对 (21.13%), 其中显著、极显著正相关的为 90 对 (12.77%), 显著、极显著负相关的为 59 对 (8.39%); 小样方内 666 个种对中, 有 645 对维管植物种对, X^2 检验计算结果显示, 表现为显著、极显著相关的维管植物种对有 65 对 (10.08%), 其中显著、极显著正相关的为 46 对 (7.13%), 显著、极显著负相关的为 19 对 (2.85%)。大样方中显著正、负相关的维管植物种对数均多于小样方。

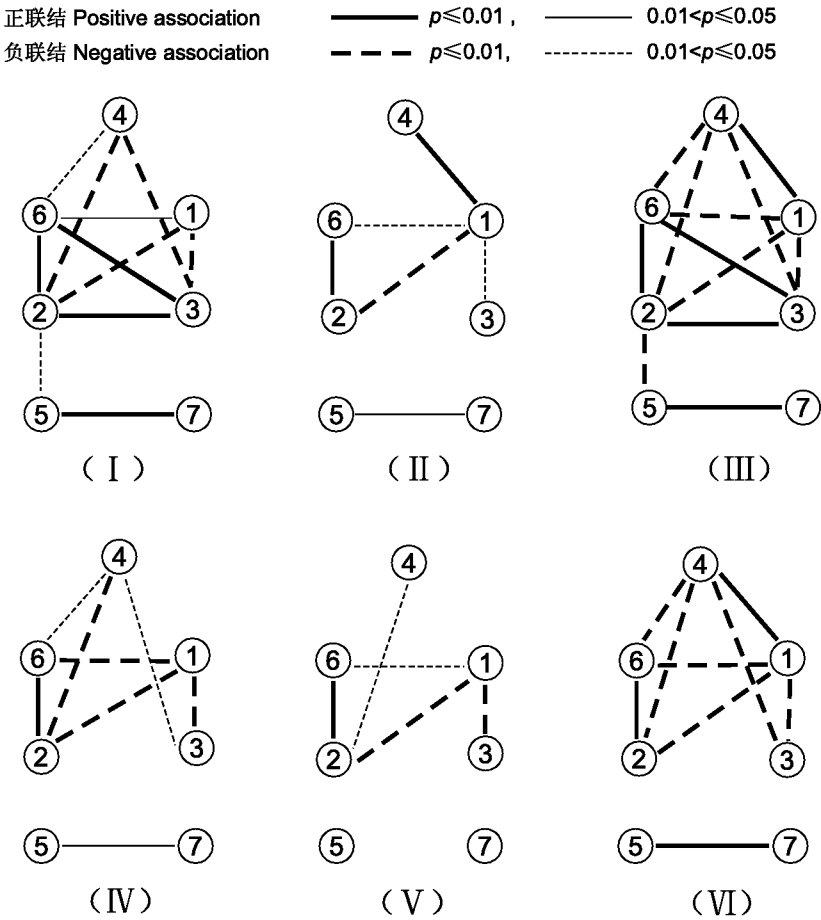
28 对苔藓植物种对的种间联结分析结果显示(图 1), X^2 检验、Pearson 相关分析和 Spearman 秩

表 1 金川泥炭地大样方内主要植物的重要值

Table 1 Names and importance values of dominant species in large quadrats in Jinchuan Peatland					
序号 No.	种名 Species name	重要值 Importance values	序号 No.	种名 Species name	重要值 Importance values
1	偏叶泥炭藓 <i>Sphagnum subsecundum</i>	0.084	21	狭叶地瓜苗 <i>Lycopus maackianus</i>	0.015
2	大泥炭藓 <i>S. palustre</i>	0.063	22	越桔柳 <i>Salix myrtilloides</i>	0.015
3	尖叶泥炭藓 <i>S. capillifolium</i>	0.031	23	并头黄芩 <i>Scutellavia scordifolia</i>	0.015
4	喙叶泥炭藓 <i>S. fallax</i>	0.025	24	山梗菜 <i>Lobelia sessilifolia</i>	0.012
5	棉藓 <i>Plagothecium denticulatum</i>	0.014	25	突节老鹳草 <i>Geranium krameri</i>	0.012
6	沼泽皱缩藓 <i>Aulacomnium palustre</i>	0.008	26	凤毛菊 <i>Saussurea</i> sp.	0.009
7	万年藓 <i>Climacium dendroides</i>	0.005	27	地耳草 <i>Hypericum japonicum</i>	0.008
8	拟细湿藓 <i>Campyliadelphus chrysophyllus</i>	0.002	28	千屈菜 <i>Lythrum salicaria</i>	0.008
9	湿原藓 <i>Calliergon cordifolium</i>	0.001	29	蛇含委陵菜 <i>Potentilla kleiniana</i>	0.008
10	沼苔草 <i>Carex limosa</i>	0.249	30	东北甜茅 <i>Glyceria triflora</i>	0.008
11	毛果苔草 <i>C. lasiocarpa</i>	0.092	31	燕子花 <i>Iris laevigata</i>	0.008
12	大果毛蒿豆 <i>Oxycoccus palustris</i>	0.058	32	橐吾 <i>Ligularia</i> sp.	0.008
13	金星蕨 <i>Parathelypteris glanduligera</i>	0.045	33	梅花草 <i>Parnassia palustris</i>	0.007
14	藏囊苔草 <i>C. leucochlora</i>	0.036	34	灯心草 <i>Juncus effusus</i>	0.007
15	芦苇 <i>Phragmites australis</i>	0.024	35	沙参 <i>Adenophora tetraphylla</i>	0.006
16	堇菜 <i>Viola verecunda</i>	0.022	36	大穗苔草 <i>Carex rhynchophysa</i>	0.006
17	小白花地榆 <i>Sanguisorba parviflora</i>	0.021	37	毒芹 <i>Cicuta virosa</i>	0.006
18	狭叶杜香 <i>Ledum palustre</i> var. <i>angustum</i>	0.019	38	毛水苏 <i>Stachys baicalensis</i>	0.005
19	苔草 <i>C. stemphyloides</i>	0.017	39	小叶章 <i>Calamagrostis angustifolia</i>	0.005
20	油桦 <i>Betula fruticosa</i> var. <i>ruprechtiana</i>	0.016			

表 2 X^2 检验、Pearson 相关检验和 Spearman 秩相关检验结果

Table 2 Numbers of species pairs analyzed by X^2 -test, Pearson rank correlation, and Spearman rank correlation									
样方 Quadrat	检验方法 Test method	正联结 Positive association				负联结 Negative association			
		极显著 Extremely significant	显著 Significant	不显著 Non significant	总数 Sum	极显著 Extremely significant	显著 Significant	不显著 Non significant	总数 Sum
大样方 Large quadrat	X^2 -test	54	45	282	381	22	43	293	358
		7.29%	6.07%	38.06%	51.42%	2.97%	5.80%	39.54%	48.31%
	Pearson	40	23	231	294	7	16	424	447
		5.40%	3.10%	31.17%	39.68%	0.94%	2.16%	57.22%	60.32%
	Spearman	97	57	213	367	71	54	228	374
		13.09%	7.69%	28.74%	49.53%	9.58%	7.29%	30.77%	50.47%
小样方 Small quadrat	X^2 -test	30	19	220	269	11	14	369	394
		4.50%	2.85%	33.03%	40.39%	1.65%	2.10%	55.41%	59.16%
	Pearson	37	20	145	202	6	7	451	464
		5.56%	3.00%	21.77%	30.33%	0.90%	1.05%	67.72%	69.67%
	Spearman	52	36	186	274	22	25	345	392
		7.81%	5.41%	27.93%	41.14%	3.30%	3.75%	51.80%	58.86%



I、II、III为大样方,其中I为 χ^2 检验;II为Pearson相关分析;III为Spearman秩相关分析。IV、V、VI为小样方,其中IV为 χ^2 检验;V为Pearson相关分析;VI为Spearman秩相关分析。物种序号同表1。
Large quadrats: I, II, III; Small quadrats: IV, V, VI. Based on χ^2 -test (I, IV), Pearson rank correlation (II, V) and Spearman rank correlation (III, VI). The serial number of the species is the same as Table 1.

图 1 金川泥炭地大小样方内所有苔藓植物的种间联结星座图

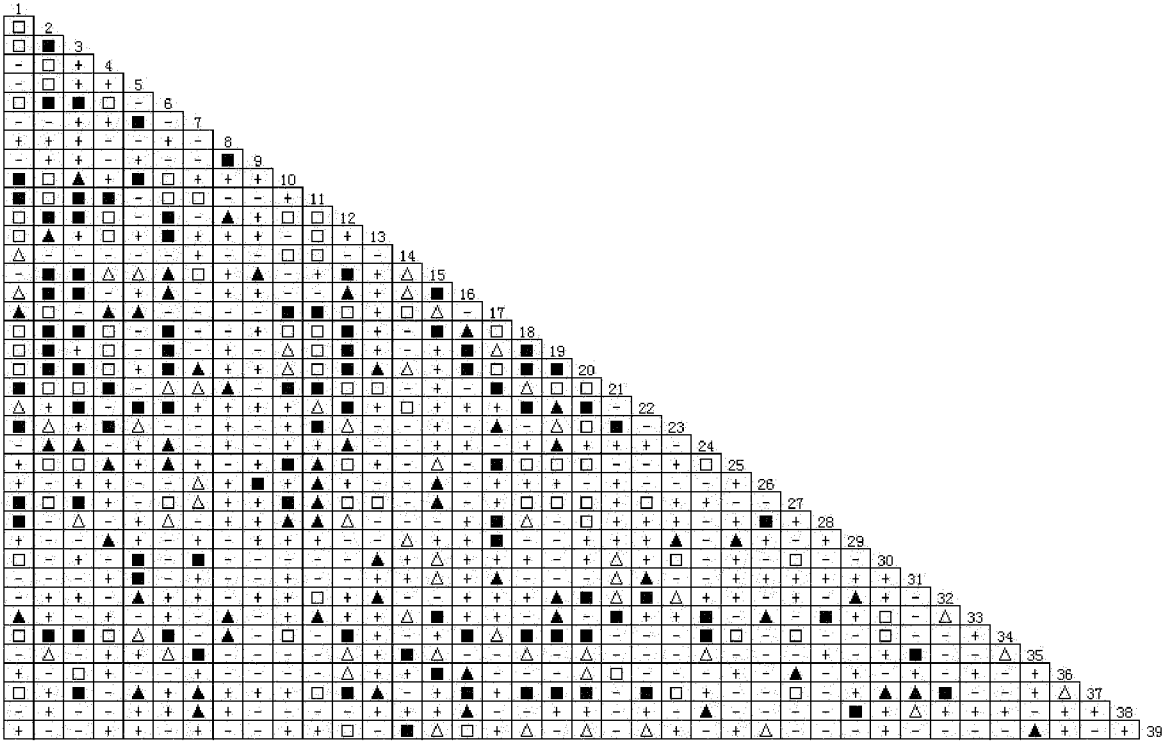
Fig. 1 Constellation of interspecific association of all mosses in Jinchuan peatland

相关分析在大样方中的显著种对数分别为 11、6 和 12 对;在小样方中的显著种对数分别为 8、5 和 9 对。苔藓植物在大样方中的显著性亦大于小样方。小样方中(图 1: VI)同尖叶泥炭藓(③)无显著关联的大泥炭藓(②)及沼泽皱缩藓(⑥)在大样方中(图 1: III)均呈极显著正关联,而野外实际调查中,尖叶泥炭藓(③)同大泥炭藓(②)应该是各自成丘的,所以在大样方中不适合分析苔藓植物间的种间联结。

3.4 生态种组的划分

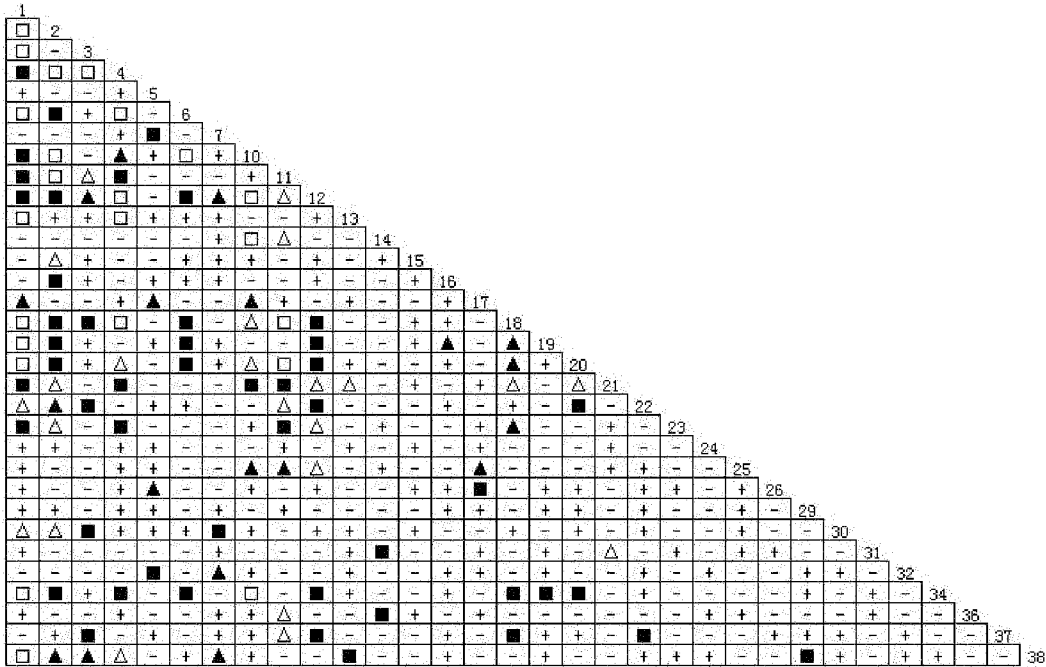
Spearman 秩相关检验出的显著率高于 Pearson 相关的显著率,具更高的灵敏度。因此本研究主要按照 Spearman 秩相关分析来划分植物生态种组。为具体分析苔藓植物间及其与维管植物间的种间关系,以偏叶泥炭藓、大泥炭藓和尖叶泥炭藓 3 种

优势苔藓植物为中心,寻找其与维管植物的关系。在 100 个大样方中,含偏叶泥炭藓、大泥炭藓和尖叶泥炭藓的样方数分别为 54、23 和 22 个。结合各物种的生态习性,以大样方内的 Spearman 秩相关分析(图 2)为主(维管植物在小样方中的联结性太弱,见图 3),根据同一生态种组内物种两两间有尽可能大的正联结性原则,将物种分为 4 个生态种组。由图 1 可知,偏叶泥炭藓(①)同喙叶泥炭藓(④)为显著正联结,同大泥炭藓(②)、尖叶泥炭藓(③)及沼泽皱缩藓(⑥)均为显著负联结。偏叶泥炭藓(①)和喙叶泥炭藓(④)为丘间种,而大泥炭藓(②)及尖叶泥炭藓(③)为丘上种。据此,结合各物种的生态习性可将物种分为 4 个生态种组:偏叶泥炭藓(①)生态种组,包含偏叶泥炭藓、毛果苔草、喙



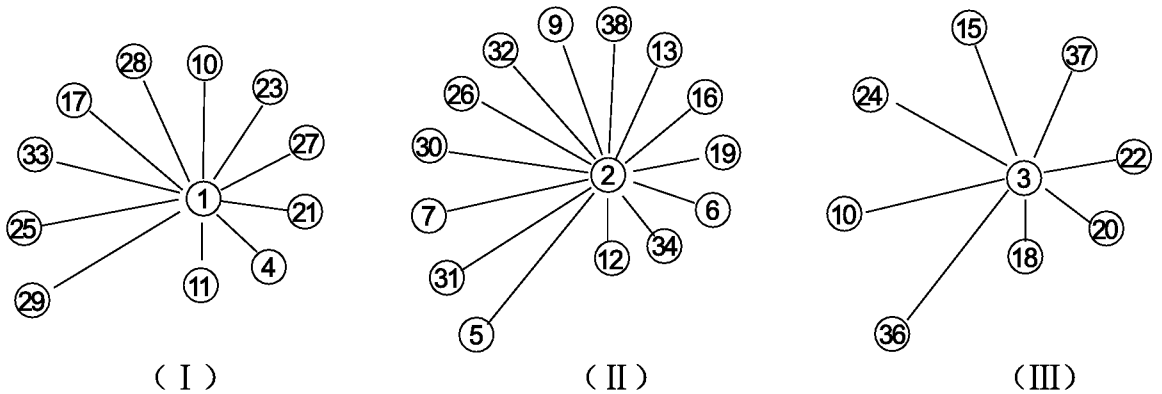
物种序号同表1。正联结：■极显著；▲显著；+ 不显著。负联结：□极显著；△显著；- 不显著。下同。
The serial number of the species is the same as Table 1. Positive association: ■ Extremely significant; ▲ Significant; + Non-significant. Negative association: □ Extremely significant; △ Significant; - Non-significant. The same below.

图2 大样方内741个种对间的Spearman秩相关系数半矩阵图
Fig.2 Semi-matrix of Spearman's correlation coefficients for 741 species pairs in large quadrats



符号含义同图2。物种序号同表1。
The meanings of the symbols are the same as Fig. 2. The serial number of the species is the same as Table 1.

图3 小样方内的Spearman秩相关系数半矩阵图
Semi-matrix of Spearman's correlation coefficients in small quadrats



I、II和III组的维管植物物种依据与优势泥炭藓(中心)的种间联结强度(即 Spearman 秩相关系数值)由大到小的顺序,分别围绕偏叶泥炭藓(①)、大泥炭藓(②)和尖叶泥炭藓(③),沿逆时针方向排列。物种序号同表1。
Vascular plants in ecological species group I, II and III were arranged around centered *S. subsecundum*(①), *S. palustre*(②) and *S. capillifolium*(③) anticlockwise in a sequence of their interspecific association intensity (values of Spearman rank correlation) with centered *Sphagnum* from big to small, respectively. The serial number of the species is the same as Table 1.

图 4 三个生态种组物种组成及维管植物与优势泥炭藓种间关系远近示意图
Fig. 4 Schematic diagrams of species composition in three ecological species groups and interspecific relationships among dominant *Sphagnum* species and main vascular plants

叶泥炭藓和狭叶地瓜苗等(图4:I),该组植物主要是与偏叶泥炭藓呈显著正相关,共生于丘间的物种;大泥炭藓(②)生态种组,包含大泥炭藓、大果毛蒿豆、灯心草和沼泽皱缩藓等(图4:II),该组植物主要是生长在大泥炭藓藓丘的物种;尖叶泥炭藓(③)生态种组,包含尖叶泥炭藓、狭叶杜香、油桦和越桔柳等(图4:III),该组植物主要是共生于尖叶泥炭藓藓丘的物种;囊囊苔草(⑭)生态种组,该群落无苔藓分布,伴生小叶章和沙参。

4 讨论

4.1 样方大小与种间联结

物种间的相互作用具有一定的空间范围,植被调查中应采用尺度适宜的样方^[15]。然而,在研究种间关联时,人们常常忽略样方大小对相关性的影响。当样方太小时,由于局部竞争,不能同时包含两个较大种的个体;样方太大则会出现某个种在所有样方均出现的现象^[16]。Dale^[17]甚至认为,两物种是正还是负关联很大程度上是由研究的样地尺度大小决定的。本研究中,维管植物在大样方中的联结性显著强于小样方,如在大样方中同沼苔草呈极显著正相关的小白花地榆和老鹳草在小样方中显著性减弱;大样方中同大果毛蒿豆呈显著正相关的芦苇在小样方中与大果毛蒿豆无显著正关联;大样方中同大果毛蒿豆呈显著负相关的大穗苔草在小样方中与

大果毛蒿豆无显著负关联(图2,图3)。反映出小样方已超出维管植物相互作用研究的空间范围,此时物种在样方中是否出现的规律性小于概率性,种对间表现出的联结性与群落的实际情况不相一致,应扩大成 1 m² 才能更准确体现种群的种间联结性。

当样方中出现个体大小悬殊的物种时,选择适宜的样方大小尤为重要。Greig-Smith^[18]的分析表明,个体明显大于其他种的植物,会对小个体产生空间排斥,从而使小个体种间呈正相关,而小个体物种同大个体种间呈现负相关。但随着样方逐渐变大,小个体种之间的相关性会消失。因此对于个体较小的苔藓植物间的相互作用在小样方中分析会更合适。对于藓丘不大的金川泥炭地,1 m×1 m 的大样方常不只包含一个小群落(如含有两个以上藓丘,或同时包含一种藓丘和丘间偏叶泥炭藓等群落),这样偏大的样方会导致原本相互独立甚至呈负关联的物种呈正相关,如大泥炭藓与尖叶泥炭藓一般各自成丘,在大样方中却呈极显著正联结,而在小样方中相互独立,更符合实际。

4.2 苔藓植物间相互作用

通常认为丘间种比丘上种具有更强的竞争能力,丘上种具有更强的耐受性^[19-21]。金川泥炭地优势物种偏叶泥炭藓、尖叶泥炭藓和大泥炭藓种间表现出强烈的负联结,这主要是由于耐旱性和竞争

能力的差异,导致其在水位梯度上占据不同的生态位^[22]。

苔藓植物是典型的外水植物,个体抵御水分丢失的能力很弱,因此常密集生长,以提高小聚落储水能力,降低蒸发率,提高植物存活几率^[23,24]。大泥炭藓和沼泽皱缩藓在两种样方尺度下均呈现显著的正联结,正是致密的大泥炭藓为沼泽皱缩藓提供了湿润环境的结果。然而,沼泽皱缩藓未能与其他丘上藓类植物呈现正联结,其机理尚不清楚。偏叶泥炭藓生态种组中的偏叶泥炭藓和喙叶泥炭藓均为丘间种,生态习性相似,Spearman 相关显示两物种呈正联结。在水分条件充盈的条件下,二者间保水方面的正相互作用将不再重要,且同为竞争力较强的两种丘间泥炭藓物种正关联的形成机制尚需进一步研究。

4.3 苔藓植物和维管植物间种间联结

植物种间联结应是植物生态需求和植物相互作用共同作用的结果。不同于维管植物间或苔藓植物间的种间联结,泥炭地中,植物生态需求对苔藓植物与维管植物间表现出来的种间联结影响更大。相同水位需求的植物常形成正联结,反之则产生负联结^[25]。例如,喜湿草本植物小白花地榆、狭叶地瓜苗、并头黄芩、千屈菜和梅花草等植物与偏叶泥炭藓呈显著正联结,但同大泥炭藓和尖叶泥炭藓呈显著负联结,可归于丘间种;大果毛蒿豆、金星蕨、越桔柳等植物与大泥炭藓和尖叶泥炭藓呈显著正关联,与偏叶泥炭藓呈显著负关联,可归为丘上种。

在藓丘生境,维管植物能为大泥炭藓和尖叶泥炭藓提供遮阴环境,减少其水分损失,并为其提供骨架支撑^[4,14],而泥炭藓能为维管植物根提供氧气更充足的根周环境^[26],并且为种子的定居提供良好基质。在丘间生境,生态习性迥异的苔藓与维管植物或许有着资源互补利用的正相互作用^[27],但具体作用机制尚不清楚。当然,正联结的苔藓植物与维管植物也存在养分和光资源上的竞争。在养分竞争上,泥炭藓主要通过叶来吸收营养,能优先获取周围的矿质营养^[26,28],从而处于竞争的优势地位,抑制维管植物的生长。但泥炭藓比其伴生维管植物矮小,不易获得垂直光照,在光竞争上处于劣势地位。

比较来看,同大泥炭藓共存的维管植物显然比

尖叶泥炭藓藓丘多,这主要归因于尖叶泥炭藓藓丘更紧密、高大,种子不易定居^[6]。且尖叶泥炭藓高度生长相对较快,不利于大果毛蒿豆和堇菜等矮小植物获取光资源,因此大果毛蒿豆和堇菜更多地定居在高度生长更缓慢的大泥炭藓丘上。

藏囊苔草群落中几乎无苔藓植物,其原因可能是受边缘水稻田开发的影响,营养较丰富所致(环境因子参数调查显示,该地段电导率、氧化还原电位、磷、钙及镁含量均明显偏大)。由此反映出,自然或人为的富营养化过程可确立维管植物的竞争优势,使其逐渐替代苔藓植物,导致泥炭地碳累积功能的退化。

致谢: 感谢杨允菲和吴玉环两位教授鉴定部分植物标本;感谢本文两位审稿专家的专业意见使文章质量得到进一步提高。

参考文献:

- [1] 彭少麟,周厚诚,郭少聪. 鼎湖山地带性植被种间联结变化研究[J]. 植物学报, 1999, 41(11): 1239–1244.
- [2] 王琳,张金屯. 历山山地草甸优势种的种间关联和相关分析[J]. 西北植物学报, 2004, 24(8): 1435–1440.
- [3] Rydin H. Competition among bryophytes[J]. *Advance in Bryology*, 1997, 6: 135–168.
- [4] Malmer N, Svensson B M, Wallen B. Interactions between *Sphagnum* mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems[J]. *Folia Geobot Phytotax*, 1994, 29: 483–496.
- [5] Levine J M. Complex interactions in a streamside plant community[J]. *Ecology*, 2000, 81(21): 3431–3444.
- [6] During H, Tooren B. Bryophyte interactions with other plants[J]. *Bot J Linn Soc*, 1990, 104: 79–98.
- [7] Sohlberg E H, Bliss L C. Microscale pattern of vascular plant distribution in two high arctic plant communities[J]. *Can J Bot*, 1984, 62: 2033–2042.
- [8] 郭志华,卓正大. 庐山常绿阔叶、落叶阔叶混交林乔木种群种间联结性研究[J]. 植物生态学报, 1997, 21(5): 424–432.
- [9] 孙儒泳,李博,诸葛阳,尚玉昌. 普通生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1993.

- [10] 李刚,朱志红,王孝安,郭华. 子午岭辽东栎群落乔木种间联结与取样面积[J]. 生态学杂志, 2008, 27(5): 689–696.
- [11] 王志国. 吉林省金川泥炭纤维素稳定碳同位素组成序列与东北季风区五千多年来的环境变迁[J]. 矿物岩石地球化学通报, 1998, 17(1): 52–54.
- [12] 赵魁义. 中国沼泽志[M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- [13] Schluter D. A variance test for detecting species association, with some example application[J]. *Ecology*, 1984, 65: 998–1005.
- [14] 陈旭,卜兆君,王升忠,李鸿凯,赵红艳. 长白山哈泥泥炭地两种生境苔藓与维管植物种间联结[J]. 草业学报, 2009, 18(2): 108–114.
- [15] Pielou E C. Mathematical Ecology[M]. New York: Wiley-Interscience, 1977.
- [16] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004: 98–109.
- [17] Dale M R T. Quadrat covariance analysis and the scales of interspecific association during primary succession[J]. *J Veg Sci*, 1991, 2: 103–112.
- [18] Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology[M]. 3rd ed. Los Angeles: University of California Press, 1991.
- [19] Gignac L D. Niche structure, resource partitioning, and species interactions of mire bryophytes relative to climatic and ecological gradients in western Canada[J]. *Bryologist*, 1992, 95: 406–418.
- [20] Bragazza L. *Sphagnum* niche diversification in two oligotrophic mires in the southern Alps of Italy[J]. *Bryologist*, 1997, 100: 507–515.
- [21] 马进泽,卜兆君,郑星星,曾竞,赵高林. 遮阴对两种泥炭藓植物生长及相互作用的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23(2): 357–362.
- [22] Rydin H. Competition and niche separation in *Sphagnum*[J]. *Can J Bot*, 1986, 64: 1817–1824.
- [23] Pedersen B, Hanslin H M, Bakken S. Testing for positive density-dependent performance in four bryophyte species[J]. *Ecology*, 2001, 82: 70–88.
- [24] 卜兆君,陈旭,姜丽红,李鸿凯,赵红艳. 苔藓植物相互作用的研究进展[J]. 应用生态学报, 2009, 22(2): 460–466.
- [25] 闫美芳,上官铁梁,张金屯,曹杨. 五台山蓝花棘豆群落优势种群的种间关系分析[J]. 生态学杂志, 2006, 25(4): 354–358.
- [26] Nico Van Breemen. How sphagnum bogs down other plants[J]. *REE*, 1995, 10: 270–275.
- [27] 焦磊,张峰. 汾河连伯滩湿地植被生态种组[J]. 林业科学, 2011, 47(4): 7–12.
- [28] Glime J M. Bryophyte ecology. Volume 1. Physiological ecology[EB/OL]. (2007) [2012]. <http://www.bryocol.mtu.edu/>.

(责任编辑: 张 平)