

# 镜泊湖世界地质公园火山口 地下森林苔藓植物区系

朱婷婷<sup>1</sup>, 丛明旻<sup>2\*</sup>, 李永坤<sup>3</sup>, 阳文静<sup>4</sup>, 鲁顺保<sup>1</sup>

(1 江西师范大学 生命科学学院, 南昌 330022; 2 江西师范大学 分析测试中心, 南昌 330022; 3 黑龙江省镜泊湖风景名胜区自然保护区管理委员会, 黑龙江牡丹江 157099; 4 江西师范大学 鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室, 南昌 330022)

**摘要:** 镜泊湖世界地质公园火山口孕育罕见的原始地下森林, 研究为完善中国火山生态系统苔藓植物区系地理起源提供重要资料。基于前期野外调查、标本采集和物种鉴定数据, 已知苔藓植物 53 科 126 属 292 种, 采用分层聚类分析和主成分分析方法探讨区系地理特点。结果表明, (1) 镜泊湖火山口地下森林苔藓植物单种属和寡种属占绝对优势, 共 106 属 (占总属数 84.13%) 152 种 (占总种数 52.05%); (2) 区系地理成分共 11 种, 北温带分布占主体 (49.12%), 东亚分布次之 (21.55%), 中国特有分布第三 (8.48%); (3) 地下森林中国特有苔藓植物主要沿“北线”以山脉为通道进行传播; (4) 镜泊湖火山口地下森林与镜泊湖火山熔岩台地苔藓植物区系相似性最高。此外, 发现受威胁苔藓植物 7 种。总之, 镜泊湖火山口地下森林苔藓植物区系的主要特点为起源古老, 组成复杂, 北温带性质明显, 与东亚苔藓植物区系具有深厚的历史渊源, 凭火山锥内部优越的微生境成为中国特有和珍稀濒危苔藓植物的避难所。

**关键词:** 苔藓植物; 区系地理; 火山口; 地下森林; 中国特有分布

**中图分类号:** Q948.5; Q949.35 **文献标志码:** A

## Bryophytes Flora of Underground Forests in the Craters of Jingpo Lake World Geopark

ZHU Tingting<sup>1</sup>, CONG Mingyang<sup>2\*</sup>, LI Yongkun<sup>3</sup>, YANG Wenjing<sup>4</sup>, LU Shunbao<sup>1</sup>

(1 College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China; 2 Analytical and Testing Center, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China; 3 Management Committee of Jingpo Lake Scenic Spot Nature Reserve in Heilongjiang Province, Mudanjiang, Heilongjiang 157099, China; 4 Key Laboratory of Poyang Lake Wetland and Watershed Research, Ministry of Education, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China)

**Abstract:** The craters of Jingpo Lake World Geopark breed rare primitive underground forests. This study provides important data for improving the origin of bryophyte floristic geography of volcanic ecosystem in China. Based on previous field surveys, specimen collection and species identification, it is known that there are 53 families, 126 genera, and 292 species of bryophytes. The methods of hierarchical cluster analysis and principal component analysis were used for exploring the floristic geographical characteristics of bryophytes. The results showed that, (1) the monotypic and oligotypic genera of bryophytes were dominant in the underground forests in the craters of Jingpo Lake World Geopark, with a total of 106 genera (accounting for 84.13% of the total genera) and 152 species (accounting for 52.05% of the total species).

**收稿日期:** 2023-06-12; **修改稿收到日期:** 2023-10-18

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31700168); 江西省自然科学基金项目 (20202BABL213044, 20212BAB203023, 20224ACB205003); 江西省教育厅科学技术研究项目 (GJJ200327)

**作者简介:** 朱婷婷 (1991-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事苔藓植物区系地理研究。E-mail: 202240100798@jxnu.edu.cn

\* **通信作者:** 丛明旻, 高级实验师, 硕士生导师, 主要从事苔藓植物学和生物多样性研究。E-mail: congmingyang@jxnu.edu.cn

(2) There were 11 floristic geographical components, of which the north temperate was the dominate component (49.12%), followed by East Asia (21.55%), and the third was Endemic to China (8.48%). (3) Endemic to China bryophytes in underground forests mainly spread along the “North line” through mountain ranges. (4) The similarity of bryophytes flora was the highest between underground forests in craters of Jingpo Lake and volcanic lava platform of Jingpo Lake. Additionally, seven threatened bryophytes were discovered. In short, the main characteristics of the bryophytes flora of underground forests in the craters of Jingpo Lake were ancient origin, complex composition, significant north temperate properties, and had a profound historical origin with the East Asia. It was a refuge for Endemic to China, rare and endangered bryophytes attribute to the superior microhabitat inside the volcanic cones.

**Key words** bryophyte; floristic geography; crater; underground forests; Endemic to China

苔藓植物是高等植物第二大类群<sup>[1]</sup>,是植物区系的重要组成部分。特殊地貌为苔藓植物提供天然避难所<sup>[2]</sup>,加强特殊地貌苔藓植物区系研究,对于揭示植物区系演化历史具有重要意义。火山地貌是特殊地貌的一种,火山喷发之际,岩浆毁灭原生植被并改变土壤环境<sup>[3]</sup>。多数植物难以在裸岩极端生境中生存,而苔藓植物凭较强的抗性率先定殖于火山裸岩,成为火山特殊生境演替进程中的“拓荒植物”<sup>[4]</sup>。火山生态系统是特殊苔藓植物的栖息地<sup>[5]</sup>,中国火山众多,然而,火山地貌苔藓植物区系研究甚为薄弱。迄今,中国仅黑龙江省五大连池<sup>[6]</sup>和镜泊湖火山<sup>[7]</sup>有苔藓植物多样性详细报道。

镜泊湖世界地质公园火山口地下森林位于中国生物多样性优先保护区——长白山区,具有典型的火山地貌,经历漫长的植物演替,火山锥内部繁育罕见的原始地下森林,是揭示植物多样性的热点区域<sup>[8]</sup>。本课题组前期研究结果表明,镜泊湖火山口地下森林苔藓植物多样性在中国火山生态系统占有重要地位<sup>[7]</sup>。然而,苔藓植物区系研究鲜见报道。鉴于此,本研究基于前期野外调查、标本采集和物种鉴定数据,主要探讨镜泊湖火山口地下森林苔藓植物属的数量分析、区系地理成分组成、中国特有分布种迁移路线和与其他研究区亲缘关系,为完善中国火山生态系统苔藓植物区系地理起源提供重要基础资料。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

镜泊湖世界地质公园位于黑龙江省宁安市境内(128°27′—128°55′E, 44°02′—44°20′N),地处张广才岭与老爷岭过渡区,总面积 89.65 km<sup>2</sup>(图 1)。I、II、III、IV 号火山口是全新世火山的活动中心,近年来监测到火山活动<sup>[9]</sup>。气候类型为温带大陆性季风气候。年均气温 4.3℃,年均相对湿度 71.5%,年均降水量 619.8 mm<sup>[10]</sup>,植被覆盖率达 90%,植

被类型为温带针阔混交林,优势种为红松(*Pinus koraiensis* Siebold et Zuccarini)、长白落叶松(*Larix olgensis* Henry)、紫椴(*Tilia amurensis* Rupr.)、鱼鳞云杉[*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière]、黄槲(*Phellodendron amurense* Rupr.)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.)等。

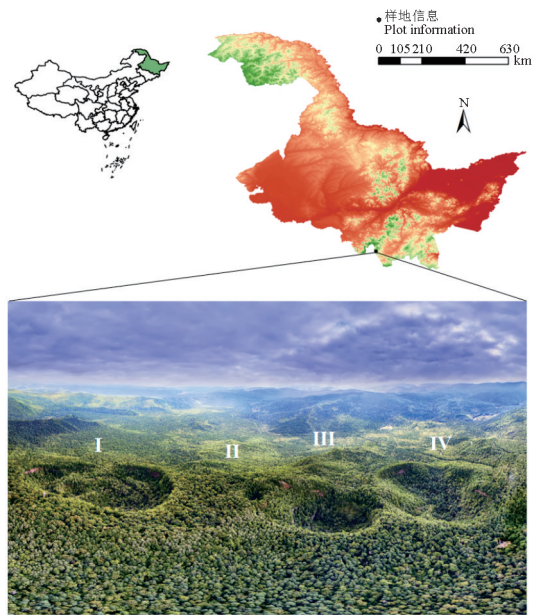


图 1 镜泊湖世界地质公园 4 个火山口地理位置示意图

Fig. 1 Location of four craters in Jingpo Lake World Geopark

### 1.2 研究方法

2017 年 8 月至 2019 年 9 月于镜泊湖火山口地下森林开展野外调查,共采集 3 622 份苔藓植物标本,经物种分类学鉴定,隶属于 53 科 126 属 292 种。依据属内种的数量划分属的等级。依据吴征镒等<sup>[11]</sup>和吴鹏程等<sup>[12]</sup>观点划分苔藓植物区系地理成分。依据各种的分布省份推测中国特有苔藓植物迁移路线。遴选中国 11 个研究区(表 1)<sup>[6,13-22]</sup>,基于区系谱比率(FER)对 12 个研究区进行分层聚类分析。

表 1 其他 11 个研究区地理信息及气候类型

Table 1 Geographical information and climate types of other 11 study areas

序号 No.	研究区 Study areas	地理坐标 Geographical coordinates	面积 Square/km <sup>2</sup>	海拔 Altitude/m	气候类型 Climate types
1	黑龙江镜泊湖火山熔岩台地 Volcanic lava platform of Jingpo Lake in Heilongjiang	128°30'—129°10'E, 43°43'—44°17'N	500	—	温带大陆性季风气候 Temperate continental monsoon climate
2	黑龙江五大连池新期火山 Wudalianchi new-period volcanos in Heilongjiang	126°08'—126°24'E, 48°39'—48°51'N	988.66	248~602	中温带大陆性季风气候 Mid-temperate continental monsoon climate
3	内蒙古乌兰坝-石棚沟自然保护区 Wulanba-Shipengou Nature Reserve in Inner Mongolia	118°45'—119°19'E, 44°26'—44°65'N	1 200	—	中温带半湿润寒冷气候 Mid-temperate semi-humid cold climate
4	内蒙古呼伦贝尔沙地 Hulunbair sandy land in Inner Mongolia	117°10'—121°12'E, 47°20'—49°50'N	—	545~800	温带半湿润、半干旱过渡气候 Temperate semi-humid and semi-arid transitional climate
5	北京东灵山 Dongling Mountain in Beijing	115°26'—115°03'E, 40°00'—40°02'N	110	970~2 303	温带大陆性季风气候 Temperate continental monsoon climate
6	陕西青梁国家级自然保护区 Niubeiliang National Natural Reserve in Shaanxi	108°47'—109°03'E, 33°47'—33°55'N	—	1 300~2 800	暖温带半湿润气候 Warm temperate semi-humid climate
7	重庆大巴山国家级自然保护区 Dabashan National Nature Reserve in Chongqing	108°27'—109°16'E, 31°37'—32°12'N	—	—	亚热带季风气候 Subtropical monsoon climate
8	安徽岳西县 Yuexi county in Anhui	115°55'—116°33'E, 30°39'—31°11'N	2 398	—	北亚热带湿润性季风气候 North subtropical humid monsoon climate
9	浙江清凉峰国家级自然保护区 Qingliangfeng National Nature Reserve in Zhejiang	118°52'—119°12'E, 30°04'—30°31'N	11 252	155~1 787.4	亚热带和温带季风性过渡气候 Subtropical and temperate monsoon transitional climate
10	江西九岭山国家级自然保护区 Jiulingshan National Nature Reserve in Jiangxi	115°03'—115°24'E, 28°49'—29°03'N	11 541	—	亚热带湿润季风气候 Subtropical humid monsoon climate
11	江西九连山自然保护区 Jiulianshan Nature Reserve in Jiangxi	114°22'—114°31'E, 24°29'—24°38'N	—	280~1 430	中亚热带湿润气候、南亚热带季风气候 Mid-subtropical humid climate, south subtropical monsoon climate

采用 PCA 主成分分析 (principal component analysis) 对苔藓植物区系信息降维处理, 将区系谱信息展示于二维空间, 揭示与其他研究区之间区系亲缘关系。采用 R 语言 4.2.2 绘图。

$F_{ER}$  计算公式为:

$$F_{ER} = (F_{Ei} / T) \times 100\%$$

式中:  $F_{Ei}$  为某区系中第  $i$  个地理成分的物种数量;  $T$  为某区系中物种总数;  $F_{Ei}$  和  $T$  不含世界广布种<sup>[16]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 属的数量分析

镜泊湖火山口地下森林苔藓植物属可划分为 4 个等级, 即大属 (种数  $\geq 10$  种)、中属 (4~9 种)、寡种属 (2~3 种) 及单种属 (1 种) (表 2)。其中, 单种属最多, 共 72 属 (占总属数 57.14%); 寡种属次之, 共 34 属 (占总属数 26.98%); 中属第三, 共 16 属 (占总属数 12.70%); 大属最少, 仅 4 属 (占总属数 3.17%)。可见, 单种属和寡种属占绝对优势, 共 106 属 (占总属数 84.13%) 152 种 (占总种数 52.05%)。

表 2 镜泊湖世界地质公园火山口地下森林苔藓植物属的组成

Table 2 The genera composition of bryophytes of the underground forests in craters of Jingpo Lake World Geopark

等级 Grade	属 Genera		种 Species	
	数量 Number	占比 Ratio/%	数量 Number	占比 Ratio/%
大属 Large genus	4	3.17	54	18.49
中属 Medium genus	16	12.70	86	29.45
寡种属 Oligotypic genus	34	26.98	80	27.40
单种属 Monotypic genus	72	57.14	72	24.66
合计 Total	126	100.00	292	100.00

### 2.2 区系地理成分组成分析

镜泊湖火山口地下森林苔藓植物可划分为 11 个区系地理成分 (表 3)。其中, 北温带分布占比最高 (139 种, 49.12%), 东亚分布次之 (61 种, 21.55%), 中国特有分布第三 (24 种, 8.48%)。

世界广布: 属于该区系地理成分的苔藓植物共 9 种, 如拟金发藓 [*Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G. L. Sm.], 对叶藓 [*Distichium capillaceum* (Hedw.) Bruch & Schimp.], 小石藓 (*Weissia controversa* Hedw.) 等。

北温带分布: 属于该区系地理成分的苔藓植物

共 139 种, 如粗疣连轴藓 [*Schistidium strictum* (Turner) Loeske ex Mårtensson], 毛口藓 (*Trichostomum brachydontium* Bruch) 等。

东亚分布: 属于该区系地理成分的苔藓植物共 61 种, 如仙鹤藓多蒴变种 [*Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. var. *gracilisetum* Besch], 硬叶曲尾藓 (*Dicranum lorifolium* Mitt.) 等。

中国特有分布: 属于该区系地理成分的苔藓植物共 24 种, 如狭叶美喙藓 (*Eurhynchium coarctum* Müll. Hal.), 小叶美喙藓 [*Eurhynchium filiforme* (Müll. Hal.) Y. F. Wang & R. L. Hu] 等。

东亚和北美间断分布: 属于该区系地理成分的苔藓植物共 15 种, 如魏氏苔 [*Wiesnerella denudata* (Mitt.) Steph.], 弯叶毛锦藓 [*Pylaisiadelpha tenuirostris* (Bruch & Schimp. ex Sull.) W. R. Buck], 白氏藓 [*Brothera leana* (Sull.) Müll. Hal.] 等。

热带亚洲分布: 属于该区系地理成分的苔藓植物共 15 种, 如裂帽藓 (*Warburgiella cupressinoides* Müll. Hal. ex Broth.), 多蒴异齿藓 (*Regmatodon orthostegius* Mont.), 垂蒴小锦藓原变种 [*Brotherella nictans* (Mitt.) Broth. var. *nictans*] 等。

表 3 镜泊湖世界地质公园火山口地下森林苔藓植物区系地理成分组成

Table 3 Geographical composition of bryophytes flora of the underground forests in craters of Jingpo Lake World Geopark

序号 No.	区系地理成分 Floristic geographical elements	种 Species	
		数量 Number	占比 Ratio/%
1	世界广布 Cosmopolitan	9	—
2	北温带分布 North temperate	139	49.12
3	东亚分布 East Asia	61	21.55
4	中国特有分布 Endemic to China	24	8.48
5	东亚和北美间断分布 East Asia & North America disjuncted	15	5.30
6	热带亚洲分布 Tropical Asia	15	5.30
7	泛热带分布 Pantropical	9	3.18
8	旧世界温带分布 Old world temperate	8	2.83
9	热带亚洲至热带大洋洲分布 Tropical Asia to tropical Australasia	8	2.83
10	旧世界热带分布 Old world tropics	3	1.06
11	热带亚洲至热带非洲分布 Tropical Asia to tropical Africa	1	0.35
	总计 Total	292	100.00

注: 世界广布成分不计入百分比。

Note: The cosmopolitan element is not included in the percentage.

表 4 镜泊湖世界地质公园火山口地下森林苔藓植物中国特有分布迁移路线  
Table 4 Migration routes of Endemic to China bryophytes of the underground forests in craters of Jingpo Lake World Geopark

序号 No.	种名 Species name	火山口号 Crater numbers	分布省份 Provinces of distribution	北线 North	中线 Centre	南线 South
1	拟牛毛藓 <i>Ditrichopsis gymnostoma</i> Broth.	II	四川、贵州 Sichuan, Guizhou	✓	✓	
2	云南毛齿藓 <i>Trichodon muricatus</i> Herzog	IV	云南、西藏、广西 Yunnan, Tibet, Guangxi	✓		✓
3	焦氏曲尾藓 <i>Dicranum cheoi</i> E. B. Bartram	I	贵州、西藏 Guizhou, Tibet	✓	✓	
4	剑叶对齿藓 <i>Didymodon rufidulus</i> (Müll. Hal.) Broth.	I、II、III	吉林、辽宁、山西、内蒙古、山东、陕西、宁夏、新疆、浙江、湖北、重庆、贵州、四川、云南、西藏、福建、台湾 Jilin, Liaoning, Shanxi, Inner Mongolia, Shaandong, Shaanxi, Ningxia, Xinjiang, Zhejiang, Hubei, Chongqing, Sichuan, Guizhou, Yunnan, Tibet, Fujian, Taiwan	✓	✓	✓
5	卷叶毛口藓 <i>Trichostomum hattorianum</i> B. C. Tan & Z. Iwats.	IV	河南、宁夏、上海、江西、湖南、湖北、贵州、云南、福建、台湾、广东、香港、海南、宁夏、新疆、上海、江西、湖南、湖北、贵州、云南、福建、台湾、广东、香港、Hong Kong	✓	✓	✓
6	台湾棉藓原变种 <i>Plagiothecium formosicum</i> var. <i>formosicum</i>	IV	陕西、湖北、四川、重庆、贵州、云南、西藏、福建 Shaanxi, Hubei, Sichuan, Chongqing, Guizhou, Yunnan, Tibet, Fujian	✓	✓	✓
7	台湾棉藓直立变种 <i>Plagiothecium formosicum</i> var. <i>rectiper</i> D. K. Li	II、IV	湖南、贵州、云南 Hunan, Guizhou, Yunnan	✓	✓	✓
8	狭叶棉藓 <i>Plagiothecium subulatum</i> Broth.	II	云南 Yunnan	✓		
9	偏叶麻羽藓 <i>Clopodium rugulosifolium</i> S. Y. Zeng	IV	重庆、贵州、西藏 Chongqing, Guizhou, Tibet	✓	✓	
10	多枝青藓 <i>Brachythecium fasciculirameum</i> Müll. Hal.	I、III、IV	吉林、辽宁、陕西、湖北、四川、重庆、贵州、云南、广西 Jilin, Liaoning, Shaanxi, Hubei, Sichuan, Chongqing, Guizhou, Yunnan, Guangxi	✓	✓	✓
11	曲枝青藓 <i>Brachythecium dicranoides</i> Müll. Hal.	I、III、IV	陕西、西藏 Shaanxi, Tibet	✓		
12	扁枝青藓 <i>Brachythecium planiusculum</i> Müll. Hal.	IV	陕西 Shaanxi	✓		
13	绿枝青藓 <i>Brachythecium viridifactum</i> Müll. Hal.	II、III	陕西、云南 Shaanxi, Yunnan	✓		✓
14	密枝燕尾藓 <i>Bryhnia serricuspis</i> (Müll. Hal.) Y. F. Wang & R. L. Hu	IV	内蒙古、陕西、湖南、重庆 Inner Mongolia, Shaanxi, Hunan, Chongqing	✓	✓	
15	狭叶美喙藓 <i>Eurhynchium coarctum</i> Müll. Hal.	II、IV	山西、陕西、重庆 Shaanxi, Shaanxi, Chongqing	✓	✓	
16	小叶美喙藓 <i>Earlynchium filiforme</i> (Müll. Hal.) Y. F. Wang & R. L. Hu	II	吉林、内蒙古、陕西、重庆、贵州、云南 Jilin, Inner Mongolia, Shaanxi, Chongqing, Guizhou, Yunnan	✓	✓	✓
17	淡枝长喙藓 <i>Rhynchosstegium pallenticaule</i> Müll. Hal.	III	陕西 Shaanxi	✓		
18	变枝绢藓 <i>Entodon divergens</i> Broth.	III	江西、云南、西藏 Jiangxi, Yunnan, Tibet	✓	✓	✓
19	长帽绢藓 <i>Entodon dolichoacutatus</i> S. Okamura	I	黑龙江、山西、安徽、浙江、江西、湖南、湖北、四川、贵州、云南、台湾、Heilongjiang, Shanxi, Anhui, Zhejiang, Jiangxi, Hunan, Hubei, Sichuan, Guizhou, Yunnan, Taiwan	✓	✓	✓
20	短柄绢藓 <i>Entodon micropodus</i> Besch.	I	内蒙古、河北、安徽、上海、浙江、湖南、贵州、云南 Inner Mongolia, Hebei, Anhui, Shanghai, Zhejiang, Hunan, Guizhou, Yunnan	✓	✓	✓
21	延叶平藓 <i>Neckera decurrens</i> Broth.	I	湖南、湖北、贵州、云南 Hunan, Hubei, Guizhou, Yunnan	✓	✓	
22	平齿平藓 <i>Neckera laevidens</i> Broth. ex P. C. Wu & Y. Jia	II、IV	四川 Sichuan	✓	✓	
23	带叶牛舌藓 <i>Anomodon pertingulatus</i> Broth. ex P. C. Wu & Y. Jia	I、IV	陕西、湖北、贵州、云南 Shaanxi, Hubei, Guizhou, Yunnan	✓	✓	
24	兴安光萼苔 <i>Porella hsinganica</i> C. Gao & C. W. Aur	IV	黑龙江、河北 Heilongjiang, Hebei	✓		

泛热带分布:属于该区系地理成分的苔藓植物共 9 种,如羊角藓 [*Herpetineuron toccoe* (Sull. & Lesq.) Cardot]、卷叶牛毛藓 [*Ditrichum difficile* (Duby) M. Fleisch. ]、具喙匍灯藓 [*Plagiomnium rhynchophorum* (Hook.) T. J. Kop. ]等。

旧世界温带分布:属于该区系地理成分的苔藓植物共 8 种,如扁平棉藓 (*Plagiothecium neckeroideum* Bruch & Schimp.)、狭边大叶藓 [*Rhodobryum ontariense* (Kindb.) Paris]、长肋青藓 [*Brachythecium populeum* (Hedw.) Bruch & Schimp. ]等。

热带亚洲至热带大洋洲分布:属于该区系地理成分的苔藓植物共 8 种,如反叶粗蔓藓 [*Meteoriopsis reclinata* (Müll. Hal.) M. Fleisch. ]、长喙刺疣藓 (*Trichosteleum stigmatosum* Mitt.) 等。

旧世界热带分布:属于该区系地理成分的苔藓植物共 3 种,即拟多枝藓 [*Haplohymenium pseudotriste* (Müll. Hal.) Broth. ]、疣小金发藓 [*Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv. ]和缺齿小石藓 (*Weissia edentula* Mitt.) 。

热带亚洲至热带非洲分布:属于该区系地理成分的苔藓植物仅 1 种,即橙色锦藓 [*Sematophyllum phoeniceum* (Müll. Hal.) M. Fleisch. ]。

## 2.3 中国特有分布苔藓植物迁移路线分析

中国特有分布苔藓植物的迁移路线主要有 3 条:(1)“北线”,由喜马拉雅山区经秦岭山区直至长白山区;(2)“中线”,由喜马拉雅山区经滇西北和川西,沿长江流域向东至中国东南沿海山区;(3)“南线”,由喜马拉雅地区经横断山区达台湾<sup>[12]</sup>。镜泊湖火山口地下森林中国特有分布苔藓植物共 24 种,迁移路线主要由“北线”传播至此(表 4)。

## 2.4 与其他研究区苔藓植物区系亲缘关系

分层聚类分析结果显示,12 个研究区在欧式距离为 14—15 处分为 2 组(图 2)。第一组为黑龙江镜泊湖火山口地下森林、黑龙江镜泊湖火山熔岩台地、陕西牛背梁国家级自然保护区、北京东灵山、内蒙古呼伦贝尔沙地、黑龙江五大连池新时期火山和内蒙古乌兰坝-石棚沟自然保护区;第二组为江西九岭山国家级自然保护区、浙江清凉峰国家级自然保护区、江西九连山自然保护区、重庆大巴山国家级自然保护区和安徽岳西县。

在欧氏距离为 1 处,镜泊湖火山口地下森林与镜泊湖火山熔岩台地距离最近。PCA 排序结果与分层聚类分析结果一致,前 2 个主成分特征值累计贡献率达 90.67%(图 3)。

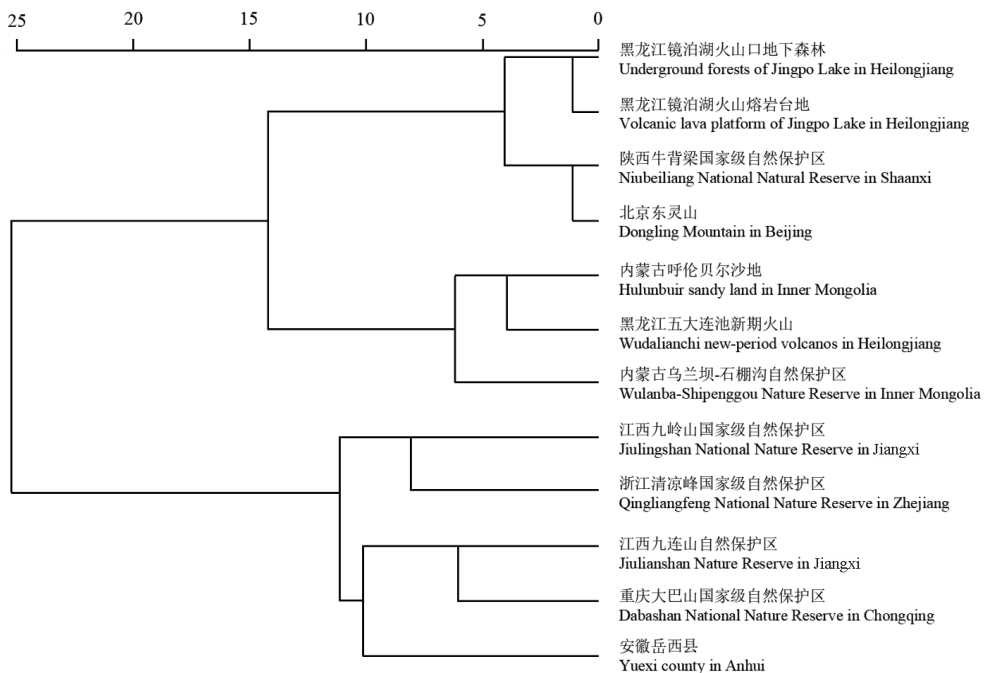
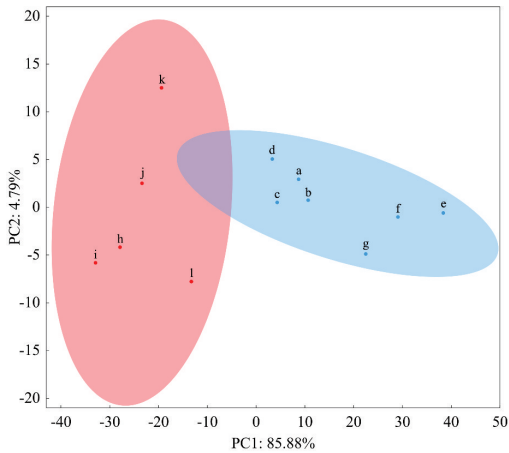


图 2 12 个研究区苔藓植物区系分层聚类分析

Fig. 2 Hierarchical cluster analysis of bryophytes flora in 12 study areas



- a. 黑龙江镜泊湖火山口地下森林; b. 黑龙江镜泊湖火山熔岩台地;  
c. 陕西牛背梁国家级自然保护区; d. 北京东灵山; e. 内蒙古  
呼伦贝尔沙地; f. 黑龙江五大连池新期火山; g. 内蒙古乌兰坝-  
石棚沟自然保护区; h. 江西九岭山国家级自然保护区; i. 浙江  
清凉峰国家级自然保护区; j. 江西九连山自然保护区;  
k. 重庆大巴山国家级自然保护区; l. 安徽岳西县。

图 3 12 个研究区苔藓植物区系谱 PCA 排序

- a. Underground forests of Jingpo Lake in Heilongjiang;  
b. Volcanic lava platform of Jingpo Lake in Heilongjiang;  
c. Niubeiliang National Natural Reserve in Shaanxi; d. Dongling  
Mountain in Beijing; e. Hulunbuir sandy land in Inner Mongolia;  
f. Wudalianchi new-period volcanos in Heilongjiang; g. Wulanba-  
Shipenggou Nature Reserve in Inner Mongolia; h. Jiulingshan  
National Nature Reserve in Jiangxi; i. Qingliangfeng National  
Nature Reserve in Zhejiang; j. Jiulianshan Nature Reserve in  
Jiangxi; k. Dabashan National Nature Reserve in Chongqing;  
l. Yuexi county in Anhui.

Fig. 3 PCA ordination of floristic spectrum of bryophytes in 12 regions

### 3 讨论

植物属种能真实反映研究区的植物区系特征<sup>[23]</sup>。单种属和寡种属研究对于确定植物区系性质与起源分化具有重要意义,一方面象征新属的建立,物种尚未分化;另一方面象征古老属的演化终极,仅留存少数残遗种<sup>[24]</sup>。镜泊湖火山口地下森林苔藓植物单种属和寡种属优势现象明显,而大属占比最小,表明区系具有一定的古老性和原始性<sup>[25]</sup>。原因可能是早期火山喷发后,能适应火山极端生境的苔藓植物属种相继定殖繁衍,诸多属至今尚未分化形成大属,该阶段的物种往往极具演替潜力;亦或是同属其他种因难以适应火山生境而消失,诸多古老残遗物种却得以保留<sup>[26]</sup>。可见,镜泊湖火山口地下森林苔藓植物区系起源古老,正处于小属分布占主体阶段,地下森林异于火山锥外部的微生物境既有益于新属的定居,又有益于古老残遗属的保存。

植物区系地理成分按各分类单位的现代分布区界定,种的地理分布区能反映较小区域范围植物区系的性质和特点<sup>[27]</sup>。镜泊湖火山口地下森林苔藓植物区系地理成分组成复杂,表明与世界各地植物区系具有广泛交流。首先,北温带分布占绝对优势,与该区种子植物区系研究结果<sup>[28]</sup>一致,可能由于地处北温带气候带,大尺度气候背景决定区系的主要成分;其次,东亚分布占比次之,这与中国地处东亚核心区域且地缘辽阔密切相关;再次,中国特有分布占相当比例,符合长白植物区系植物特有性较强的研究结论<sup>[29]</sup>。究其原因,与地形地貌、生境异质性和空间因子有关<sup>[30]</sup>,比如倒锥形地貌造就火山口地下森林独特的微生物境,内部冬有清泉,夏有薄冰,特殊生境是特殊物种的过滤筛,中国特有种往往依赖于特殊生境而存在。可见,镜泊湖火山口地下森林苔藓植物区系地理组成复杂且具有特有性,由气候类型、所处地理位置和火山锥内部相对封闭且多样的微生物境共同决定。

苔藓植物迁移在其物种生存、繁殖、灭绝和新物种形成过程中起关键作用<sup>[31-32]</sup>。多数植物的远距离扩散能力极其有限<sup>[33]</sup>,而苔藓植物可通过孢子进行长距离扩散,并快速有效地在跨洲际地理区域定居<sup>[34-35]</sup>,山体是苔藓植物迁移的重要通道<sup>[36]</sup>。中国特有分布苔藓植物迁移路线研究为探寻其地理起源提供线索。镜泊湖火山口地下森林中国特有苔藓植物多分布于横断山区和云贵区,其分布记录表明中国特有分布种主要沿“北线”迁移至此,通过“秦岭—太行山—燕山”山系进行长距离传播<sup>[36]</sup>,印证曹晓杰等“中国东北地区特有植物以山地起源植物为主”的结论<sup>[29]</sup>。可见,东北与云贵地区苔藓植物区系具有以山脉为通道长距离交流和物种迁移现象,而镜泊湖火山口地下森林可能是中国特有苔藓植物重要的分化地之一。

植物区系的形成和发展不是孤立的,而是与周围植物区系存在紧密联系,地区间植物区系相关程度能反映环境和自然演化史的同源程度<sup>[37]</sup>。分层聚类分析与主成分分析结果一致表明,12 个研究区总体上分为 2 组:第一组为黑龙江镜泊湖火山口地下森林等,以北温带区系成分为主,研究区气候类型主要是温带季风气候;第二组为江西九岭山国家级自然保护区等,热带亚热带成分增多,研究区气候类型主要是亚热带季风气候。不难看出,气候类型决定了优势区系组分和聚类主分支。细节分支层面,镜泊湖火山口地下森林与临近的镜泊湖火山熔岩台

地亲缘关系最近,区系地理成分相似性最高,是因为两地地缘关系最近,且具有相同的火山地质背景,而与热带亚热带地区的苔藓植物区系联系较弱。可见,镜泊湖火山口地下森林当前苔藓植物区系地理特点是气候类型、地缘关系、地貌同质性和苔藓植物迁移扩散历史的综合结果<sup>[38]</sup>。

通过本研究,在镜泊湖火山口地下森林发现受威胁苔藓植物 7 种,其中,极危(CR)1 种,即拟牛毛藓(*Ditrichopsis gymnostoma* Broth.);濒危(EN)1 种,即带叶牛舌藓(*Anomodon perlingulatus* Broth. ex P. C. Wu & Y. Jia);易危(VU)2 种,即平齿平藓(*Neckera laevidens* Broth. ex P. C. Wu & Y.

Jia)和绿枝青藓(*Brachythecium viridefactum* Müll. Hal.);近危(NT)3 种,即焦氏曲尾藓(*Dicranum cheoi* E. B. Bartram)、偏叶麻羽藓(*Claopodium rugulosifolium* S. Y. Zeng)和曲枝青藓(*Brachythecium dicranoides* Müll. Hal.)<sup>[39]</sup>。栖息地丧失是对生物多样性的最大威胁<sup>[40]</sup>,濒危种的出现意味着赖以生存的栖息地正逐渐消失。本研究在课题组前期研究基础上再次证明镜泊湖火山口地下森林堪称“苔藓植物避难所”,保存了高水平苔藓植物多样性。为此,建议相关部门给予特别关注,亟待优先保护镜泊湖火山口地下森林现存的中国特有和珍稀濒危苔藓植物。

**致谢:**感谢艾琳提供镜泊湖火山口航拍图。

## 参考文献:

- [1] KUMARI V, SINGH B. Seasonal variation in diversity and distribution of bryophytes in Madhepura, Bihar[J]. *Plant Science*, 2021, **16**(2): 85-90.
- [2] LI X F, ZHANG Z H, WANG Z H, et al. Forest in karst mountain sinkhole of southeastern China provides refugium for the preservation of bryophyte diversity[J]. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 2020, **89**(4): 8 944.
- [3] 申益春, 卢刚, 刘寿柏, 等. 海口羊山火山熔岩湿地中的植物分布特征[J]. *湿地科学*, 2019, **17**(5): 493-503.
- [4] SHEN Y C, LU G, LIU S B, et al. Characteristics of plant distribution in volcanic lava wetlands in Yangshan, Haikou[J]. *Wetland Science*, 2019, **17**(5): 493-503.
- [5] 福英, 白学良, 张乐, 等. 五大连池火山熔岩地貌苔藓植物对土壤养分积累的作用[J]. *生态学报*, 2015, **35**(10): 3 288-3 297.
- [6] FU Y, BAI X L, ZHANG L, et al. The effect of bryophytes on nutrient accumulation in surface soil in the Wudalianchi volcanic area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(10): 3 288-3 297.
- [7] PUGLISI M, PRIVITERA M, MINISSALE P, et al. Diversity and ecology of the bryophytes in the cave environment: A study on the volcanic and karstic caves of Sicily[J]. *Plant Biosystems: An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 2019, **153**(1): 134-146.
- [8] 寇瑾. 五大连池新期火山苔藓植物物种多样性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2013.
- [9] 丛明畅, 李永坤, 阳文静, 等. 镜泊湖世界地质公园火山口地下森林苔藓植物多样性[J]. *植物研究*, 2023, **43**(3): 361-369.
- [10] CONG M Y, LI Y K, YANG W J, et al. Bryophyte diversity of underground forests in craters of Jingpo Lake World Geopark[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2023, **43**(3): 361-369.
- [11] 王立凤, 曲秀春, 姜明, 等. 镜泊湖世界地质公园种子植物种的区系成分分析[J]. *草业科学*, 2013, **30**(8): 1 208-1 211.
- [12] WANG L F, QU X C, JIANG M, et al. Floristic analysis of spermatophyte in Jingpohu Geopark[J]. *Pratacultural Science*, 2013, **30**(8): 1 208-1 211.
- [13] 刘 志, 段永红, 徐朝繁, 等. 镜泊湖火山地震监测研究[J]. *地震地质*, 2007, **29**(3): 547-557.
- [14] LIU Z, DUAN Y H, XU Z F, et al. Earthquake monitoring and study in the Jingpohu volcano cluster area[J]. *Seismology and Geology*, 2007, **29**(3): 547-557.
- [15] WANG X, LIU Y, YIN X Y, et al. Development and evaluation of a planktonic integrity index (PII) for Jingpo Lake, China[J]. *Journal of Limnology*, 2019, **78**(1): 135-146.
- [16] 吴征镒, 孙航, 周浙昆, 等. 中国种子植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 2010.
- [17] 吴鹏程, 贾渝. 中国苔藓植物的地理分区及分布类型[J]. *植物资源与环境学报*, 2006, **15**(1): 1-8.
- [18] WU P C, JIA Y. The regionalization and distribution types of the bryophytes in China[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2006, **15**(1): 1-8.
- [19] 丛明畅, 徐跃跃, 唐录艳. 镜泊湖世界地质公园火山熔岩台地苔藓植物多样性分析[J]. *植物资源与环境学报*, 2020, **29**(6): 57-65.
- [20] CONG M Y, XU Y Y, TANG L Y. Analysis on diversity of bryophytes in volcanic lava platform of Jingpo Lake World Geopark[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2020, **29**(6): 57-65.
- [21] 毕庚辰, 白学良, 冯超, 等. 内蒙古乌兰坝-石棚沟自然保护区苔藓植物区系研究[J]. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 2013, **44**(3): 294-301.
- [22] BI G C, BAI X L, FENG C, et al. Bryoflora in Wulanba-Shipenggou Nature Reserve of Inner Mongolia[J]. *Journal of Inner Mongolia University (Natural Science Edition)*, 2013, **44**(3): 294-301.
- [23] 宋琪, 田桂泉, 韩淑婷. 呼伦贝尔沙地苔藓植物区系组成与生长型构成研究[J]. *内蒙古师范大学学报(自然科学汉文版)*, 2022, **51**(4): 400-406.
- [24] SONG Q, TIAN G Q, HAN S T. Study on the composition of flora and growth form of bryophytes in Hulunbuir sandy land[J]. *Journal of Inner Mongolia University (Natural Science Edition)*, 2022, **51**(4): 400-406.

- [16] 宋晓彤, 邵小明, 孙宇, 等. 北京东灵山苔藓植物区系研究[J]. 植物科学学报, 2018, **36**(4): 554-561  
SONG X T, SHAO X M, SUN Y, *et al.* Research on the bryoflora of Dongling Mountain, Beijing, China[J]. *Plant Science Journal*, 2018, **36**(4): 554-561.
- [17] 田敏爵, 马宇, 陈宏选. 陕西牛背梁国家级自然保护区内苔藓植物区系研究[J]. 西北林学院学报, 2010, **25**(5): 49-52.  
TIAN M J, MA Y, CHEN H X. Bryophytes flora occurring in Niubeiliang National Natural Reserve of Shaanxi Province[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2010, **25**(5): 49-52.
- [18] 刘艳, 田尚. 重庆大巴山国家级自然保护区苔藓植物区系研究[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2017, **34**(5): 99-103.  
LIU Y, TIAN S. Study on bryoflora of Dabashan National Nature Reserve in Chongqing[J]. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science)*, 2017, **34**(5): 99-103.
- [19] 程慧, 陶靖文, 张慧, 等. 安徽省岳西县苔藓植物区系特征[J]. 植物资源与环境学报, 2022, **31**(5): 81-91.  
CHENG H, TAO J W, ZHANG H, *et al.* Characteristics of bryophyte flora of Yuexi County in Anhui Province[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2022, **31**(5): 81-91.
- [20] 程丽媛, 曹同, 张宏伟, 等. 浙江省清凉峰自然保护区苔藓植物区系成分研究[J]. 西北植物学报, 2016, **36**(2): 398-403.  
CHENG L Y, CAO T, ZHANG H W, *et al.* Studies on flora of bryophytes in Qingliangfeng National Reserve, Zhejiang Province[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(2): 398-403.
- [21] 陈春发, 张朝晖, 涂昆, 等. 江西九岭山国家自然保护区苔藓植物区系研究[J]. 西北植物学报, 2022, **42**(7): 1 239-1 247.  
CHEN C F, ZHANG Z H, TU K, *et al.* Study on the flora of bryophyte in Jiulingshan National Nature Reserve, Jiangxi Province, China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(7): 1 239-1 247.
- [22] 徐国良, 曾晓辉. 九连山自然保护区苔藓植物区系研究[J]. 热带作物学报, 2021, **42**(7): 2 094-2 101.  
XU G L, ZENG X H. Bryophyte flora from Jiuliangshan Nature Reserve, Jiangxi, China[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2021, **42**(7): 2 094-2 101.
- [23] 兰庆, 刘冠志, 刘慧娟, 等. 西鄂尔多斯东段种子植物区系分析[J]. 干旱区资源与环境, 2021, **35**(10): 112-119.  
LAN Q, LIU G Z, LIU H J, *et al.* Flora of seed plants in eastern part of West Ordos[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2021, **35**(10): 112-119.
- [24] 丛明畅, 唐录艳, 李金江, 等. 渤海国上京龙泉府官城遗址苔藓植物调查与区系分析[J]. 江西师范大学学报(自然科学版), 2019, **43**(5): 484-489.  
CONG M Y, TANG L Y, LI J J, *et al.* The investigation and bryoflora analysis in miyagi relics of Shangjing Longquanfu, Balhae, China[J]. *Journal of Jiangxi Normal University (Natural Science)*, 2019, **43**(5): 484-489.
- [25] 张慧, 陶靖文, 程慧, 等. 皖西大别山北坡苔藓植物区系[J]. 西北植物学报, 2023, **43**(2): 335-342.  
ZHANG H, TAO J W, CHENG H, *et al.* Bryophytes flora in the northern slope of Mt. Dabie, Anhui Province[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, **43**(2): 335-342.
- [26] 吴征镒, 周浙昆, 孙航, 等. 种子植物分布区类型及其起源和分化[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2006.
- [27] 王荷生, 吴志芬, 张镜铨. 华北植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 1997.
- [28] 曲秀春, 刘祥君, 于爽, 等. 镜泊湖自然保护区种子植物区系的研究[J]. 西北植物学报, 2005, **25**(11): 2 295-2 300.  
QU X C, LIU X J, YU S, *et al.* Flora of seed plants in Jingpohu Lake Nature Reserve[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, **25**(11): 2 295-2 300.
- [29] 曹晓杰, 曹伟, 张悦, 等. 中国东北地区植物特有性研究[J]. 植物研究, 2022, **42**(5): 753-761.  
CAO X J, CAO W, ZHANG Y, *et al.* Plant endemism in Northeast China[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2022, **42**(5): 753-761.
- [30] 高杰, 张星, 张鹏, 等. 中国苔藓植物特有种的地理分布格局[J]. 生态学杂志, 2016, **35**(7): 1 691-1 696.  
GAO J, ZHANG X, ZHANG P, *et al.* Geographical distribution pattern of endemic bryophytes in China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, **35**(7): 1 691-1 696.
- [31] 许丹尔. 苔藓植物孢子体和配子体的生理抗性研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2020.
- [32] CLOBERT J, BAGUETTE M, BENTON T G, *et al.* Dispersal ecology and evolution[M]. Oxford: Oxford University Press, 2012.
- [33] PATIÑO J, MEDINA R, VANDERPOORTEN A, *et al.* Origin and fate of the single-island endemic moss *Orthotrichum handiense*[J]. *Journal of Biogeography*, 2013, **40**(5): 857-868.
- [34] VANDERPOORTEN A, DEVOS N, Goffinet B, *et al.* The barriers to oceanic island radiation in bryophytes: Insights from the phylogeography of the moss *Grimmia montana*[J]. *Journal of Biogeography*, 2008, **35**(4): 654-663.
- [35] PATIÑO J, VANDERPOORTEN A. Bryophyte biogeography[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2018, **37**(2/3): 175-209.
- [36] 李秀芹, 赵建成, 赵荣山. 河北省侧蒴藓类植物区系的主成分分析[J]. 西北植物学报, 2004, **24**(2): 281-285.  
LI X Q, ZHAO J C, ZHAO R S. Principal components analysis of pleurocarpus mosses flora in Hebei Province[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, **24**(2): 281-285.
- [37] 梁胜, 王梦楠, 胡希军, 等. 广东南雄丹霞梧桐自然保护区蕨类植物区系研究[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(7): 1 230-1 236.  
LIANG S, WANG M N, HU X J, *et al.* Fern flora of Firminan danxiaens nature reserve in Nanxiong City, Guangdong Province[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(7): 1 230-1 236.
- [38] ZHANG L, CORLETT R T. Phytogeography of Hong Kong bryophytes[J]. *Journal of Biogeography*, 2003, **30**(9): 1 329-1 337.
- [39] 中国科学院植物研究所. 中国珍稀濒危植物信息系统[EB/OL]. 2013-09-02 [2023-06-08]. <http://www.iplant.cn/rep/protlist/4>. Institute of botany. the chinese academy of sciences. Information system of Chinese rare and endangered plants[EB/OL]. 2013-09-02 [2023-06-08]. <http://www.iplant.cn/rep/protlist/4>.
- [40] HANSKI I. Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation[J]. *Ambio*, 2011, **40**(3): 248-255.