

苔藓植物生殖生态学研究

王中生¹, 安树青¹, 方炎明²

(1. 南京大学生命科学学院, 南京 210093; 2. 南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘要:近年来苔藓植物生殖生态学研究主要集中于繁育系统、生殖代价与对策, 以及不同生殖方式对种群遗传变异的影响等方面。生殖结构的原始性及其对水分的独特需求, 以及雌雄异株比例较高等导致苔藓植物中有性生殖比例偏低; 雌配子体很少完成整个有性生殖过程, 其“真实的生殖代价”主要指雌性性表达(雌配子发生)的能耗, 并且显著低于雄性性表达; 基于对资源有效分配的生殖对策而导致雌性偏向及部分孢子体败育。无性生殖有利于不同生境条件下有效种群的发展与维持, 其多样化的繁殖方式导致复杂的种群动态。苔藓植物具有较高的种群遗传多样性, 生殖方式与种群遗传变异无直接因果关系, 孢子与无性繁殖体不同的散布能力对于种群间遗传分化具有一定的影响。

关键词:苔藓; 生殖生态; 性比; 生殖代价; 遗传多样性

Review of reproductive ecology of Bryophytes

WANG Zhong-Sheng¹, AN Shu-Qing¹, FANG Yan-Ming² (1. School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210093, China; 2. College of Forest Resources & Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(11): 2444~2452.

Abstract: Recently investigations on reproductive ecology of Bryophytes have got remarkably progresses, mainly including breeding system, cost and strategy of reproduction, as well as influence of reproductive pattern on genetic diversity of population. Ratios of sexual reproduction were low because of primitive reproductive pattern with particular requirement of water and common dioecious phenomenon. Frequency of sexual reproduction was especially low in female (from gamete production through sporophyte maturation), so the cost of realized sexual reproduction incurred by female was restricted to sex expression (gamete production). On average, male incurred a greater cost in gamete production than female did, so that female-dominated sex ratio might be a product of a higher average cost of sex expression in male. Sporophyte abortion would be influenced by regulation of resource allocation in maternal segment. Asexual reproduction in heterogeneous habitats showed a greater fitness value, which was beneficial to population development and maintenance. Higher genetic diversity was discovered in Bryophyte population using kinds of molecular marker, and there was no direct relationship between reproductive patterns and genetic variability, but different dispersal ability between spore and vegetative fragment would arouse profound influence on population differentiation.

基金项目:科技部 973 重点资助项目(2002CB111504); 国家自然科学基金资助项目(30270110)

收稿日期:2003-06-08; **修订日期:**2003-09-10

作者简介:王中生(1972~), 男, 安徽桐城人, 博士, 讲师。主要从事植物生态学及分子系统学研究。E-mail: Wangzs@nju.edu.cn

Foundation item: The 973-project of the Ministry of Science and Technology (No. 2002CB111504) and the National Natural Science Foundation of China (No. 30270110)

Received date: 2003-06-08; **Accepted date:** 2003-09-10

Biography: WANG Zhong-Sheng, Ph. D., mainly engaged in the research of plant ecology and molecular systematics. E-mail: Wangzs@nju.edu.cn

Key words: Bryophyte; reproductive ecology; sex ratio; cost of reproduction; genetic diversity

文章编号:1000-0933(2003)11-2444-09 中图分类号:Q948.15 文献标识码:A

苔藓作为早期登陆的绿色植物,长期被视为进化“失败”或系统树“盲枝”,一些学者甚至称之为“流浪者”、“机会主义者”或“殖民者”,具有基因流弱、进化单调、成种缓慢等特征^[1,2],这主要是由于苔藓植物多出现于相对临时性的环境,配子体世代显著且受精过程受限于水,遗传变异机制相对消弱。但最近有关苔藓生殖生态的研究结果表明苔藓植物同样具有多样化的生活史对策^[3,4],性表达、生殖方式及种群动态在异质性微生境中表现出复杂的响应^[5~8],并具有与维管植物相似的种群遗传多样性^[9,10]。作为生态系统完整性的重要组成,苔藓植物地理分布似乎比维管植物更为广泛^[11],尤其在冻原、沼泽、沙漠、极地及高海拔地带,苔藓植物适应能力远胜于维管植物,表现出更为灵活的生殖对策,对于有效生态位的拓展及生态系统功能整合具有重要意义。

生殖生态学已成为苔藓生物学研究的热点内容,极大推进了苔藓生物多样性的深入研究。我国作为苔藓植物多样性的热点地区之一,相关研究仍非常缺乏,本文将重点综述近年来有关苔藓植物繁育系统、生殖方式与代价,以及不同生殖方式对遗传结构的影响等研究进展,以促进国内苔藓植物生殖生态学的研究。

1 苔藓植物生活史及繁育系统

苔藓植物生活史比其它陆生植物更为均衡(包括孢子体、配子体大小以及生活史周期长短),单倍配子体较发达、营独立生活,而且行使主要的同化功能;二倍孢子体生命短暂或为多年生,附生于配子体上,不能营独立生活。一般认为由于二倍体胚胎在单倍配子体组织中发育延迟而导致苔藓植物孢子体附生于配子体,并且多数苔藓植物的配子体具有非常精巧的结构以支持和保护孢子体。

苔藓植物保留了早期陆生植物原始的生殖结构,游动精子需借助水的媒介才能完成生殖过程,这对苔藓植物的生殖方式及生活史产生了深刻影响,其有性生殖能力受到限制;尤其是在干旱环境中,苔藓种群延续与扩展更多的依赖于式样复杂的无性生殖^[5]。

苔藓植物繁育系统多样,不同繁育系统的遗传内涵已被广泛讨论,自体受精产生完全纯合的孢子体,减数分裂后形成的孢子是有效的无性繁殖体,这与种子植物自花受精具有完全不同的遗传学意义^[6]。雌雄异株是强制进行远交的简单途径,有趣的是雌雄异株比例在苔藓植物中高达 60%^[7],而在种子植物中仅有 5%^[12]。自交不亲和性提供了另一种远缘杂交的可能,但关于苔藓植物种间的杂交关系知之甚少,而一些雌雄同株藓类的自交不亲和障碍已有较多研究^[13]。

有关苔藓植物性别进化极性的讨论一直存在分歧^[13],Longton 等^[7]认为苔藓植物中雌雄异株原始,该论点似乎占主导地位;而 Wyatt^[8]赞同雌雄同株原始的观点。Duckett 等^[14]长期致力于苔藓繁育系统的研究,发现精子器经常表现为幼态成熟,在执行正常生殖功能之前就已经退化,这对于探讨苔藓植物的性别分化及功能表达具有启发意义。开展苔藓植物繁育系统及其进化极性的研究,尤其是分子调控机制,对于深入探讨早期陆生植物的性别分化具有重要的理论价值,这将是今后苔藓生殖生物学的研究热点之一。

2 苔藓植物的生殖方式

2.1 有性生殖

很多研究表明,多数苔藓植物在其整个生活史中并没有性别的表达,雌雄异株种类有性生殖的比例更低^[5,7,15],普遍推断在苔藓谱系进化过程中出现了有性生殖功能的退化^[7,8]。Tiffney、Niklas^[16]发现在早期陆生植物中无性生殖非常普遍,并逐渐演变至有性生殖,但在苔藓植物中却出现了有性生殖相对频率进一步降低的现象。综述相关文献,目前有关有性生殖比例较低的论点主要集中于:(1)性别偏向(skewed sex ratio)^[17~19];(2)精子有限的传播距离及两性配子体的稀少^[6,20];(3)有性生殖代价及与营养生长之间的消长(trade-off)^[18,21];(4)性别分化的诱导机制在某种配子体中受到限制^[22];(5)雌雄配子体可育性及存活率的差异^[23];(6)无性生殖具有更高的适合度^[5]。下文将重点阐述性比、生殖代价及孢子体败育等研究现状。

2.1.1 雌性偏向 基于孢子体性染色体的减数分裂,每个四分孢子体将产生两个雄性孢子和两个雌性孢

子,雌、雄个体分化的理论比例为 1:1^[24],但是更多的苔藓植物表现出显著的雌性偏向(female-biased)^[10,17],即进行性表达的雌配子体数量远远超过雄配子体数量。目前已开展的有关苔藓植物性表达的研究所涉及的 24 种苔藓植物中,有 17 种表现出雌性偏向特征,3 种表现出雄性偏向(male-biased),其余 4 种分异不明显^[19]。Newton^[25]在长期的野外调查中发现英格兰多数藓类植物中雄配子体非常少见,利用琼脂培养基进行 *Plagiomnium undulatum* 孢子的室内培养,雌株分化频率亦远高于雄株。

著名苔藓生物学家 Stark 在美国 Nevada 南部 Mojave 沙漠中开展了大量有关藓类植物生殖生态学的研究^[15,18,19,26~29],对沙漠生物结皮中的优势藓类 *Syntrichia caninervis* 的性表达研究发现,在沙漠海拔 1494m 处,*S. caninervis* 雌雄比例为 14:1^[19],而在海拔 750m 处未见有雄配子体^[29];并且 *S. caninervis* 雄性性表达一般局限于沙漠中阴凉的小生境,而雌性性表达则可见于阴凉处和裸露地带。沙漠其它藓类如 *Didymodon nevadensis*、*S. chisosa*、*S. bartramii* 等都表现出了极端的雌性偏向,至今未发现雄配子体^[18]。

S. caninervis 雌、雄性表达总比例约为 15%^[19],其它雌雄异株藓类的雌、雄性表达总比例约为 8%~32%,但雌性性比明显占优^[29]。

2.1.2 生殖的真实代价假说 McLetchie^[30]针对雌、雄性比的差异,提出了“生殖的真实代价”假说(The cost of realized reproduction hypothesis),即雄配子体的稀少可能是由于合子前(prezygotic)阶段雄性性表达(分化产生雄配子)较高的生殖负荷(能量需求)造成的。由于苔藓植物有性生殖成功率偏低,因此雌性个体很少付出完整的生殖代价(即从雌配子分化产生至受精后的孢子体发育),其“真实的生殖代价”仅限于性表达过程(即产生雌配子)。如果雄配子分化发生所付出的代价高于雌配子,则资源分配倾向于雌性性表达,从而导致雌性偏向。证实该假说需要验证:(1)有性生殖是受资源限制的;(2)雄性性表达代价高于雌性。

(1)有性生殖代价 在苔藓植物中,株形大小或株体生物量与植株性表达之间存在动态的消长关系,当株体生物量达到或超过某一临界值时,有性生殖作为株体资源分配的一种平衡将得以表现^[21]。*S. caninervis* 主营无性生殖,但在有性生殖与营养生长(或无性生殖)之间同样表现出生活史的消长^[31],其分株高度与性表达之间存在密切的相关性^[18,29],并且分株干重超过 2.0mg,才出现性表达(调查分株数为 108),其中生殖苞数量与个体生物量之间的相关性 $r=0.85$,而与茎长度的相关性 $r=0.69$ ^[26]。

Rydgren 等^[32]对塔藓(*Hylocomium splendens*)种群进行了 5a 的生命表绘制,发现具孢子体亚种群与无孢子体亚种群的增长率 λ 分别为 1.091、1.258,并且具孢子体亚种群的分株分支频率、生存率以及成年分株的个体大小均次于无孢子体亚种群;当种群密度降低 50%(人为处理),分株片段大小及生物量显著提高,孢子体发育的营养供给充足,孢子体比例上升 10 倍至 4.4%^[33]。

波叶曲尾藓(*Dicranum polysetum*)雌配子体完成有性生殖将消耗植株总生物量的 16%,总 C 投入高达 74.8%^[34],而性表达的资源投入仅为 1.3%(生物量比),具孢子体的分株顶端生长与生殖输出呈负相关,孢子体的发育是以减少片段更新(regeneration)或分支(ramification)为代价的,并且下一世代中雌器苞的分化数量与生物量均会降低^[35]。

四齿藓(*Tetraphis pellucida*)孢子体生物量相当于匍匐茎生物量的 41%,当匍匐茎生物量增加时,孢子体败育的比率显著上升,表明当资源流动倾向于营养生长时,孢子体发育则直接受限^[36]。*S. caninervi* 孢子体的生物量甚至超过营养体一年的生物量净增加值,其成熟期需要 1a,这将有效减缓对营养体资源需求的压力^[18]。

由于受生殖代价、雄性性比、以及繁育系统对水分的依赖等诸多因素的影响,苔藓植物中雌配子体真正完成受精作用及孢子体发育的比例比较低,如 *S. caninervis* 有性生殖比例低于 3%^[18];而在 Chihuahuan 沙漠中,所有雌雄异株藓类植物有性生殖成功率甚至低于 1%^[15],Michigan 湿地中苔藓植物的有性生殖比例稍高,占 15%~27%^[37]。因此资源分配明显倾向于无性繁殖体的克隆生长,并且这种无性繁殖在苔藓植物中非常普遍,对于有效种群的延续与扩展具有重要意义^[5,38]。

(2)雄性性表达代价 Lackner 在早期观察中发现超过 80%的种类其精子器早于颈卵器的分化(调查 96 种),而成熟则晚于颈卵器^[18],并且精细胞富含脂类物质(lipid-rich)^[40];干旱沙漠环境中,全缘墙藓

(*Tortular inermis*)的精子器成熟需要 1 年的时间,而在冬季同期分化的颈卵器在当年的冬季就会成熟^[28];藓类植物对于干旱的耐受将削弱对生殖的能量投入^[18,19]。其它相关研究中雌、雄配子体生殖苞的数量以及每个生殖苞中配子囊的数量均表明雄性性表达的能量投入高于雌性^[18,30,39]。在 *S. caninervis* 中,进行性表达的株体平均生物量为 2.5mg,雄性性表达的生物量投入为 0.0171mg,约占 1%,而雌配子体自性表达至完成孢子体发育,生物量投入为 0.232mg,约占 9%,仅完成性表达而没有进行受精过程的生物量投入为 0.0027mg,约占 0.1%^[18]。

尽管雌配子体完成有性生殖的整个过程将耗费较多的能量,但有性生殖成功率明显偏低,其“真实的生殖代价”多局限于雌配子的分化发生,而雄配子体的生殖代价(雄配子分化发生)显著高于雌配子体的“真实的生殖代价”,因此资源的有效分配将导致雌性偏向^[18]。

2.1.3 孢子体败育 在有花植物中,研究果实败育的格局,可以深入理解有性生殖过程中能量流动及资源的有效分配^[41]。苔藓植物中相对果实的结构是孢子体,两者都依赖于母体的养分供给。有关苔藓植物孢子体败育的研究案例不是很多。赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)中孢子体败育率达 38%,并多发生在孢子体发育的早期,而分布于极地的种群,其孢子体败育高达 50%^[42]。Stark 等^[43]调查了宾夕法尼亚的绢藓(*Entodon cladorrhizans*)种群中的 846 个孢子体,败育的有 172 个(约占 20%)。而 *S. caninervis* 孢子体败育率甚至超过 64%,在其中一个种群的 1435 株分株中,仅发现 5 株能育的雌配子体(0.3%),但孢子体全部败育,而在较低海拔处未发现任何孢子体^[18]。另一种沙漠藓类 *Grimmia orbicularis*,夏季一次强降雨可导致 50%的孢子体败育,可能由于干旱/水合的快速循环导致细胞破坏,或者由于干旱转至水合状态,各类生理机能快速恢复,养分供应不足导致孢子体大量败育^[27]。

孢子体—配子体连接处的传递细胞(transfer cell)具有大量特化的细胞壁内突或者囊泡,有利于水分与养分从配子体向孢子体的供给^[44,45]。Proctor 发现有性生殖过程中配子体向孢子体养分转移最活跃的时期发生在苞蒴膨大的初期^[46]。*S. caninervis* 孢子体发育对水分需求最为强烈的是发生在蒴柄伸长以及苞蒴膨大时,而孢子体败育几乎无一例外的发生在蒴柄伸长之前^[18],因此在孢子体发育的早期,配子体有效监控了水分等资源的分配。

孢子体败育将有利于无性生殖适合度的增加^[5],这些无性繁殖体具有光合功能,构成能量“源”(resource),而孢子体似乎代表能量消耗的“库”(sink),因此孢子体败育将有效切断其能量的消耗(cut its losses)^[18,19]。

大部分有花植物败育果实的生物量约占 10%,这种部分果实的早期败育有利于母体将有限的资源合理分配至其它的子代,提高其品质^[47]。同样,在资源受限的条件下(如沙漠水资源的短缺),*S. caninervis* 的大部分孢子体在发育早期将败育,败育的孢子体的生物量约占具苞蒴孢子体生物量的 8%^[18],与有花植物果实败育格局相似。

2.2 无性生殖

尽管很多苔藓学家将无性生殖看成是苔藓植物窄幅分布(stenotypy)、进化缓慢的直接原因,甚至会引起某个分类群的最终消亡^[13],但由于繁育系统对水分的独特需求以及雌雄异株比例的偏高,无性生殖在苔藓个体建成中似乎更为重要,而有性生殖趋于退化^[5,7,8]。尤其在空间上瞬变的、开放的、极端的、或不可预测的环境中,苔藓无性生殖具有明显优势,能够在较短时间内建立有效种群,占据生态位,其生存能力甚至超过维管植物;如在干旱环境中,种群密度在较短时间内很难达到饱和状态,受精几率更低,种群发育和维持主要依赖于无性生殖^[5,18,38]。

各类无性繁殖体(如芽胞、繁殖枝等)尽管不具备孢子所特有的遗传背景,长时间内甚至对种群遗传多样性产生不利的影响,但无性生殖对于种群适应各类环境变化的贡献远超过有性生殖,其复杂的繁殖式样对于系统演化过程中苔藓各谱系的延续以及变异的积累(如体细胞突变等)具有重要意义^[5,9,10,38]。目前无性生殖的种群动态变化以及生殖方式对遗传多样性的影响等已成为苔藓植物生殖生态研究的热点问题。

2.2.1 无性繁殖体的发生及种类 很多苔藓学家发现自然状态下苔藓植物大部分的芽都是由无性生殖产生的,而无性繁殖体总是由配子体分化发生,试验证明苔藓植物配子体的任何部位几乎都能再生形成新

的植株^[10]。无性繁殖体的发生与幼态成熟之间可能存在有趣的联系,即配子体各器官将停留在幼年阶段,直至出现适合再生的条件。植株幼态中的无性生殖与成熟体的有性生殖交替出现已有报道^[48],这种交替可能是受母株资源分配的调节,也有观点认为无论配子囊还是无性繁殖体的产生都依赖于特定的芽或枝的发育阶段^[13]。

很多苔藓可以利用多种方式进行无性生殖,只有少数藓类植物产生专门的无性生殖芽,如北美东部约有 15% 的种类,英格兰有 17% 的种类。Longton 将英格兰藓类植物的无性繁殖体分为 7 种,分别为:芽胞(33.8%)、假根状芽胞或块茎(30.01%)、芽体(10.63%)、脱落的鞭状枝(7.52%)、顶端(6.02%)、叶片(6.02%)以及植株折断的碎片(6%),基本代表了藓类植物的无性繁殖方式^[23]。而苔类无性繁殖体主要包括叶状体浅裂片边缘的块状突起以及植体下部侧枝脱落后形成的繁殖枝等,而由配子体碎片(如脱落的鞭状枝、叶片等)进行的无性繁殖较为少见。

2.2.2 无性生殖的种群动态 由于很难在没有破坏株体的前提下定位每个分株,野外长期跟踪研究苔藓个体发育的研究较为缺乏,因此苔藓无性生殖的种群(克隆种群)动态变化研究远不及维管植物深入和广泛。塔藓为四季克隆生长藓类,具有分布广、局部丰度高、个体较大等特点,构件(module)更替容易被标记,目前已成为苔藓植物克隆种群研究的主要模式种^[49,50]。塔藓种群在小的时空范围内具有显著的动态变化,但在较大范围内相对稳定,增长缓慢^[50,51]。

塔藓克隆种群增长主要通过幼嫩片段的分支(ramification/branching)以及匍匐茎衰老部位的更新(regeneration)进行,构件发育具有年周期性,新生长点(分支或更新)通常出现在春季,至次年夏天发育为成熟片段。新生长点的分化潜力与片段大小相关(size-dependent),并且分株片段(daughter segment)大小与基株片段(mother segment)大小密切关联;死亡风险(termination risk)与片段大小无直接相关性^[49],但通常以牺牲第一级分支为代价来延伸主轴^[52]。

分支与更新对于增加塔藓有效种群大小的贡献率相似,但通过更新产生的片段相对较小,而由分支发育的片段相对较大,生存几率较高,这与顶端优势的存在相关^[49]。分支被认为是在有利环境下对于种群大小的维持以及分株间的风险分担非常重要,而更新则可以促进干扰后的种群恢复^[49,50,51]。塔藓克隆种群年增长率为 32.2%,其中包括更新(23.2%)、分支(7.5%)与意外侵入(1.5%);年死亡率为 19.7%,其中枯死占 6.8%,被啃食占 1.9%,其它原因死亡占 11.0%^[49]。

相关研究发现苔藓克隆分株片段的繁殖能力(产生新生长点)逐年递减,并且新产生的片段大小相应较小,这与净光合作用的年龄递减以及休眠芽激活潜力的递减相一致^[53]。苔藓植物无性生殖中嫩芽的初生长强烈依赖于基株水分和养分的供给,相邻生长点之间对于基株的资源竞争,常常以一个生长点衰退为代价,但吲哚乙酸、细胞激动素等在生长点分化中的作用还不清楚^[54]。克隆种群相邻片段在生理上具有整合性(integration),在片段链之间存在一些同化物的转移,但整合性范围不及维管植物^[50,55],并且整合片段链中物质转移的程度以及它的生态学意义目前还不清楚^[49]。

3 生殖方式对种群遗传变异的影响

早期 Gemmell、Smith 等采用分类上已知种的变种数量及其分布频率作为具有进化意义的指标,发现与具孢子体种类相比,完全不育种类多数表现出生态型简单、分布范围狭窄的特点;雌雄异株种分布较广;并且大部分特有种很少具有孢子体^[20]。但有性生殖缺乏并不一定引起分布范围的局限,如墨西哥广布种 *Tortular fragilis* 和 *T. amphidiacea* 主营无性生殖,很少产生孢子体;并且棉藓科(Plagiotheciaceae)中雌雄同株种比雌雄异株种分布更为广泛,表型变异丰富^[13]。

Stenoien 等^[9]认为如果进化被定义为种群内等位基因频率随时间的变化,则繁育系统不能被理解为苔藓植物的一种进化压力(如选择、漂变等),在单倍体的苔藓植物中,繁育格局(生殖方式)与等位基因频率变化之间不存在直接的因果关系。

澳大利亚 Skotnicki 苔藓研究室通过开展大量的极地藓类遗传多样性的研究,发现生殖方式对种群遗传多样性的影响并非其它苔藓学家所推测的:有性生殖有利于维持较高水平的遗传多样性,而无性生殖种群遗传多样性较低^[56]。RAPD 分析表明澳大利亚、新西兰、南极地区真藓(*Bryum argenteum*)(主营有性生

殖)的3个种群均有较高的遗传多样性,尽管在南极种群没有发现有性生殖^[57]。同样在南极 Ross 岛上, *Sarconeurum glaciale* (主营无性生殖)的单克隆无性系内均存在较高的遗传多样性,而无性系之间的分化系数较低,说明短距离内(1~100m)水是无性繁殖体的有效散布媒介,而较远距离间(1~3km)则是以风为传播媒介^[58]。相似的遗传多样性格局也出现在南极南维多利亚岛 Miers 峡谷的 *Hennediella heimii* 的克隆无性系内^[59]。Skotnicki 等^[56,59]认为体细胞突变可能是克隆无性系变异的直接来源(如极地强紫外线辐射等),无性繁殖体的有效散布(以水、风等为媒介)对基因流的贡献相似于有性生殖的孢子传播。

在典型无性生殖的塔藓种群中,Cronberg 等^[60]利用等位酶标记分析了298株分株中的79种基因型,可分辨基因型 $PD=0.265$,等位基因多样性 $Ht=0.274$,种群间分化系数较低($Gst=0.073$),存在较强的基因流。其中高山种群以无性生殖为主,稀有等位基因多集中分布于 $10\text{cm} \times 10\text{cm}$ 的基因斑块内,与无性繁殖体的散布距离相关,而3个低海拔种群中等位基因均匀分布,兼性有性生殖对加强基因交流具有显著作用。同样,通过等位酶多态位点分析,Itouga 等^[61]发现主营有性生殖的雌雄异株苔类 *Conocephalum japonicum* 种群间存在较高的基因流,分化系数较低($Gst=0.062$),而主营无性生殖的雌雄异株新月苔(*Lunularia cruciata*)种群间基因流非常低,分化系数(Gst)高达0.956,并且雌雄同株苔类的种群间分化系数均高于雌雄异株苔类。Itouga 等^[61]认为孢子散布对基因流的贡献超过无性繁殖体,并且雌雄异株之间的杂交有效促进了种群间的基因交流。

尽管目前多数苔藓学家对有性生殖有效性的理解都是基于遗传变异和进化潜力几乎是唯一的相关于有性生殖的假说,但目前仍缺乏有性生殖对苔藓个体建成影响的直接证据^[13]。在有效种群的发育与维系中,无性生殖的频率明显高于有性生殖,克隆种群中并没有凸现建立者效应、瓶颈效应等导致的遗传漂变及种群衰退^[9,10,56]。因此正确评价无性生殖对遗传结构及系统发育的影响,必须建立在无性生殖与有性生殖互补程度的基础之上,这也是苔藓植物生殖生态学研究的热点之一。

4 结语

苔藓植物原始的繁育系统及其受精过程对水分的依赖,以及雌雄异株比例的偏高等因素极大限制了苔藓生殖能力的体现,有性生殖的“衰退”(比例较低)及其“真实的生殖代价”说明雄性性表达的资源投入高于雌性性表达,基于对有限资源合理分配的生殖对策而导致苔藓植物中普遍存在的雌性偏向以及部分孢子体败育,而无性生殖适合度的增加将有利于不同生境条件下有效种群的维系。

苔藓植物具有较高的种群遗传多样性,生殖方式与遗传多样性高低之间可能无直接因果关系,但作为基因流的有效载体,孢子与无性繁殖体不同的散布能力对于种群间分化具有一定的影响。

我国作为世界苔藓植物多样性最为丰富的国家之一,具有种类繁多、区系成分复杂、生态类型多样、特有种类较多的特点^[20],为苔藓植物各项研究工作的开展提供了丰富的资源优势,但目前国内苔藓植物的研究多集中于分类、区系等方面,研究广度与深度亟待加强,尤其是目前较为热点的苔藓植物性别分化、生殖能耗及对策、异质性微生境中种群动态变化以及生殖方式对种群遗传结构的影响等领域,需要更多的苔藓工作者开展大量工作。

References:

- [1] Slark N G. Bryophytes in relation to ecological niche theory. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, 1982, **52**: 199~217.
- [2] Watson M A. Patterns of habitat occupation in mosses relevance to considerations of the niche. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 1980, **107**: 346~372.
- [3] During H J. Ecological classification of bryophytes and lichens. In: Bates J W, Farmer A M, eds. *Bryophytes and lichens in a changed environments*. Oxford: Clarendon Press, 1992. 1~31.
- [4] Jonathan S, Samuel C B. Life history variation in Gametophyte populations of the moss *Ceratodon purpureus* (Ditrichaceae). *American Journal of Botany*, 1999, **86**(4): 512~521.
- [5] Mishler B D. Reproductive ecology of Bryophytes. In: Lovett J D, Lovett L D, eds. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. New York: Oxford University Press, 1988. 285~306.

- [6] Wyatt R. Population ecology of bryophytes. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, 1982, **52**: 179~198.
- [7] Longton R E, Schuster R M. Reproductive biology. In: Schuster R M ed. *New manual of Bryology*. Nichinan, Japan: Hattori Botanical Laboratory, 1983.
- [8] Wyatt R, Andeson L E. Breeding systems in bryophytes. In: Dyer A F, Duckett J G eds. *The experimental biology of bryophytes*. London: Academic Press, 1984. 39~64.
- [9] Stenoien H K, Sastad S M. Genetic variation in bryophytes; does mating system really matter? *Journal of Bryology*, 2001, **23**: 313~318.
- [10] Wyatt, R. Population genetics of bryophytes in relation to their reproductive biology. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 1994, **76**: 147~157.
- [11] Schofield W B. *Introduction to Bryology*. New York: Macmillan Press, 1985.
- [12] Richards A J. *Plant breeding systems*. London: Chapman and Hall, 1997.
- [13] Fang Y M. *Plant reproductive ecology*. Jinan: Shangdong University Press, 1996. 199~212.
- [14] Duckett J D, Carothers Z B, Miller C C J. Comparative spermatology and bryophyte phylogeny. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, 1982, **53**: 107~125.
- [15] Stark L R, Castetter R C. A gradient analysis of bryophyte population in a desert mountain range. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 1987, **45**: 186~197.
- [16] Tiffney B H, Niklas K J. Clonal growth in land plants: A paleobotanical perspective. In: Jackson J B, Buss L W eds. *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven: Yale University Press, 1985. 35~66.
- [17] Longton R E. Sexual reproductive in bryophytes in relation to physical factors of the environment. In: Chopra R N and Bhatla S C eds. *Bryophyte development: physiology and biochemistry*. Florida: CRC Press, 1990. 139~166.
- [18] Stark L R, Mishler B D, McLetchie D N. The cost of realized sexual reproduction: Assessing patterns of reproductive allocation and sporophyte abortion in a desert moss. *American Journal of Botany*, 2000, **87**(11): 1599~1608.
- [19] Bowker M A, Stark L R, McLetchie D N, et al. Sex expression, skewed sex ratios, and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). *American Journal of Botany*, 2000, **87**(4): 517~526.
- [20] Jia Y. Reproductive characteristic of Bryophytes. In: Wu P C ed. *Bryological Biology, Introduction and Diverse Branches*. Beijing: Science Press, 1998. 210~232.
- [21] Ebenman B, Persson L. *Size-structured populations*. Berlin: Springer-Verlag Press, 1988.
- [22] Mishler B D, Oliver M J. Gametophytic phenology of *Tortula ruralis*, a desiccation-tolerant moss in the Organ Mountains of southern New Mexico. *Bryologist*, 1991, **94**: 143~153.
- [23] McLetchie D N. Sperm limitation and genetic effects on fecundity in the dioecious liverwort *Sphaerocarpos texanus*. *Sexual plant reproduction*, 1996, **9**: 87~92.
- [24] Ramsay H P, Berrie G K. Sex determination in the bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 1982, **52**: 255~274.
- [25] Newton M E. Sex ratio differences in *Mnium hornum* and *M. undulatum* relation to spore germination and vegetative regeneration. *Annual of Botany*, 1972, **36**: 163~178.
- [26] Stark L, McLetchie D N, Mishler B D. Sex expression and sex dimorphism in sporophytic populations of the desert moss *Syntrichia caninervis*. *Plant Ecology*, 2001, **157** (2): 181~194.
- [27] Stark L R. Widespread sporophyte abortion following summer rains in Mojave Desert population of *Grimmia orbicularis*. *Bryologist*, 2001, **104**(1): 115~125.
- [28] Stark L R. Phenology and reproductive biology of *Syntrichia intermis* (Bryopsida, Pottiaceae) in the Mojave Desert. *Bryologist*, 1997, **100**: 13~27.
- [29] Stark L R, Mishler B D, McLetchie D N. Sex expression and growth rates in natural populations of the desert soil crustal moss *Syntrichia caninervis*. *Journal of Arid Environments*, 1998, **40**: 401~416.

- [30] McLetchie D N. Sex ratio from germination through maturity and its reproductive consequences in the liverwort *Sphaerocarpos texanus*. *Oecologia*, 1992, **92**: 273~278.
- [31] Silvertown J W, Lovett-Doust J. *Introduction to plant population biology*. London: Blackwell Scientific Publication, 1993.
- [32] Rydgren K, Okland R H. Ultimate costs of sporophyte production in the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Ecology*, 2002, **83**(6): 1573~1579.
- [33] Rydgren K, Okland R H. Sporophyte production in the clonal moss *Hylocomium splendens*: the importance of shoot density. *Journal of Bryology*, 2001, **23**: 91~96.
- [34] Ehrlén J, Bisang I, Hedenas L. Costs of sporophyte production in the moss *Dicranum polysetum*. *Plant Ecology*, 2000, **149**(2): 207~217.
- [35] Irene B, Johan E. Reproductive effort and cost of sexual reproduction in female *Dicranum polysetum*. *Bryologist*, 2002, **105**(3): 384~397.
- [36] Kimmerer, R W. Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* I. Population density and reproductive mode. *Bryologist*, 1991, **94**: 255~260.
- [37] Rohrer J. Sporophyte production and sexuality of mosses in two northern Michigan habitats. *Bryologist*, 1982, **85**: 394~400.
- [38] Newton A E, Mishler B D. The evolutionary significance of asexual reproduction in moss. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 1994, **76**: 127~145.
- [39] Milles C J, Longton R E. Phenological studies on British mosses. *Journal of Bryology*, 1989, **15**: 607~621.
- [40] Paolillo D J. On the lipids of the sperm masses of the three mosses. *Bryologist*, 1977, **82**: 93~96.
- [41] Elmqvist T, Agren J, Tunlid A. Sexual dimorphism and between-year variation in flowering fruit set and pollinator behavior in a boreal willow. *Oikos*, 1988, **53**: 58~66.
- [42] Longton R E. *The biology of polar bryophytes and lichens*. Cambridge: Cambridge University Press, 1988.
- [43] Stark L R. Reproductive biology in *Entodon cladorrhizans* (Bryosida, Entodontaceae). II. Resources-limited reproduction and sporophyte abortion. *Systematic Botany*, 1983, **8**: 389~394.
- [44] Rushing A E, Anderson W B. The sporophyte-gametophyte junction in the moss *Aucaulon muticum* (Pottiaceae): early stages of development. *American Journal of Botany*, 1996, **83**: 1274~1281.
- [45] Yip K L, Rushing A E. An ultrastructural and developmental study of the sporophytic-gametophyte junction in *Ephemerum cohaerens*. *Bryologist*, 1999, **102**: 179~195.
- [46] Proctor M C. Evidence on the carbon nutrition of moss sporophytes from $^{14}\text{CO}_2$ uptake and the subsequent movement of labelled assimilate. *Journal of Bryology*, 1977, **9**: 375~386.
- [47] Stephenson A G, Winsor J A. *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution*, 1986, **40**: 453~458.
- [48] Schofield W B. Ecological significance of morphological characters in the moss gametophyte. *Bryologist*, 1981, **84**: 149~165.
- [49] Okland R H. Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forest I. Demography. *Journal of Ecology*, 1995, **83**: 697~712.
- [50] Rydgren K, Kroon H D. Effects of fine-scale disturbance on the demography and population dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Journal of Ecology*, 2001, **89**: 395~405.
- [51] Rydgren K, Okland R H, Okland T. Population biology of the clonal *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. 4. effects of experimental fine-scale disturbance. *Oikos*, 1998, **82**(1): 5~19.
- [52] During H J, Tooren V. Bryophyte interactions with other plants. *Botanical Journal of Linnean Society*, 1990, **104**: 79~98.
- [53] Bates J W. The relationship between physiological vitality and age in shoot segments of *Pleuroium reberi*. *Journal of Bryology*, 1979, **10**: 339~351.
- [54] Bopp M. Developmental physiology of bryophytes. In: Schuster R M ed. *New Manual of Bryology*. Tokyo:

- Hattori Botanical Laboratory, 1983. 276~324.
- [55] Birch C P, Hutchings M J. Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 1994, **82**: 653~664.
- [56] Skotnicki M L, Ninham J A, Selkirk P M. Genetic diversity, mutagenesis and dispersal of Antarctic mosses—a review of progress with molecular studies. *Antarctic Science*, 2000, **12**(3): 363~373.
- [57] Skotnicki M L, Ninham J A, Selkirk P M. High levels of RAPD diversity in the moss *Bryum argenteum* in Australia, New Zealand, and Antarctica. *Bryologist*, 1998, **101**(3): 412~421.
- [58] Skotnicki M L, Ninham J A, Selkirk P M. Genetic diversity and dispersal of the moss *Sarconeurum glaciale* on Ross Island, East Antarctica. *Molecular Ecology*, 1999, **8**(5): 753~762.
- [59] Dale T M, Skotnicki M L, Adam K D. Genetic diversity in the moss *Hennediella heimii* in Miers Valley, southern Victoria Land, Antarctica. *Polar Biology*, 1999, **21**(4): 228~233.
- [60] Cronberg N, Molau U, Sonesson M. Genetic variation in the clonal bryophyte *Hylocomium splendens* at hierarchical geographical scales in Scandinavia. *Heredity*, 1997, **78**: 293~301.
- [61] Itouga M, Yamaguchi T, Deguchi H. Gene flow and genetic differentiation in four East Asian liverwort species. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 2002, **92**: 199~209.

参考文献:

- [13] 方炎明. 植物生殖生态学. 济南: 山东大学出版社, 1996. 199~212.
- [23] 贾渝. 苔藓植物的生殖生物特性. 见: 吴鹏程主编. 苔藓植物生物学. 北京: 科学出版社, 1998. 210~232.