

DOI: 10.20103/j.stxb.202210303080

卓露, 薛山, 买买提明·苏来曼, 李鸿彬, 张道远. 基于形态结构的新疆干旱地区真藓 (*Bryum argenteum*) 环境适应性研究. 生态学报, 2023, 43(21): 8865-8874.

Zhuo L., Xue S., Mamtimin · Sulayman, Li H B., Zhang D Y. Morphological structure of *Bryum argenteum* associated with adaptation to the arid environment in Xinjiang. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(21): 8865-8874.

# 基于形态结构的新疆干旱地区真藓 (*Bryum argenteum*) 环境适应性研究

卓 露<sup>1</sup>, 薛 山<sup>1</sup>, 买买提明·苏来曼<sup>2</sup>, 李鸿彬<sup>1</sup>, 张道远<sup>3,\*</sup>

1 石河子大学生命科学学院 绿洲城镇与山盆系统生态兵团重点实验室, 石河子 832000

2 新疆大学生命科学与技术学院 新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830046

3 中国科学院新疆生态与地理研究所 新疆抗逆植物基因资源保育与利用重点实验室, 乌鲁木齐 830011

**摘要:** 真藓为极端恶劣环境的开拓者和主要先锋植物, 同时也是世界的广布种。通过对新疆不同干旱类型: 半干旱区 (居群 A: P1—P6)、干旱区 (居群 B: P7—P9)、极端干旱区 (居群 C: P10—P17) 的 17 个居群真藓的外部形态与解剖结构的对比研究, 探索真藓植物外部形态和内部结构对不同干旱环境的适应性, 以期干旱区野生植物资源的合理利用与保护及生态植被恢复提供理论依据。结果显示: 新疆不同居群真藓的株高、叶片的长和宽、毛尖长、植株横切面直径、叶细胞长和宽等指标存在显著性差异 ( $P < 0.05$ ); 随着干旱强度的增加, 居群 A < 居群 B < 居群 C 的个体株高降低, 叶片毛尖增长, 叶面积减小, 属于极端干旱地区种群 C 的叶面积变异系数最大; 另外, 通过研究形态解剖结构数据统计分析后发现, 叶面积 (0.3478)、株高 (0.2957)、毛尖长度 (0.2349) 的变异系数依次降低, 进一步说明真藓叶片对外界环境的变化反应最为敏感。据此推测真藓的个体外部结构和解剖结构具有很强的可塑性, 且该特性是真藓适应各种环境的重要生存策略。

**关键词:** 解剖结构; 干旱; 生态适应性; 居群; 真藓

## Morphological structure of *Bryum argenteum* associated with adaptation to the arid environment in Xinjiang

ZHUO Lu<sup>1</sup>, XUE Shan<sup>1</sup>, MAMTIMIN · Sulayman<sup>2</sup>, LI Hongbin<sup>1</sup>, ZHANG Daoyuan<sup>3,\*</sup>

1 School of Life Sciences, Shihezi University, Key Laboratory of Oasis Town and Mountain Basin System Ecology, Shihezi 832000, China

2 Xinjiang Key Laboratory of Biological and Genetic Engineering, College of Life Sciences and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

3 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Xinjiang Key Laboratory for Conservation and Utilization of Genetic Resources of Resilient Plants, Urumqi 830011, China

**Abstract:** *Bryum argenteum* is a globally widespread species adapted to extreme arid environments. In this study, the external morphology and anatomical structure of 17 populations of *B. argenteum* from Xinjiang were examined. The external morphology and internal structure of this plant species in semi-arid, arid, and extreme arid environments have been compared to explore its adaptability. The results showed that there were notable differences ( $P < 0.05$ ) in plant height, leaf length and width, awn tip length, plant cross-sectional diameter and leaf cell length and width among the populations of *B. argenteum*. As the intensity of the aridity increased, the plant height decreased, the awning of the leaf elongated and the leaf area shrank. The coefficient of variation in the leaf area was larger in population C than in populations B and A. The coefficients of variation for leaf area (0.3478), height (0.2957), and the awn length (0.2349) were found to decrease,

基金项目: 兵团科技项目 (2020BC002); 国家自然科学基金项目 (32060050, 2021xjkk0500)

收稿日期: 2022-10-30; 网络出版日期: 2023-03-14

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangdy@ms.xjb.ac.cn

which further indicated that the leaf of *B. argenteum* were the most sensitive to changes in the external environment. Together, this suggests that the external morphology and anatomy of *B. argenteum* have strong plasticity, which may be an important survival strategy for the moss to adapt to the arid environment. Our results provide a theoretical basis for rational utilization and conservation of wild plant resources and ecological vegetation restoration in arid regions.

**Key Words:** anatomical structure; drought; ecological adaptability; populations; moss

苔藓是较为低等的陆生高等植物,作为先锋物种在生物沙漠化防治、水土保持、防风固沙等方面发挥着重要作用<sup>[1-4]</sup>。苔藓植物结构简单,对外界环境变化非常敏感,一旦环境发生突变,极易造成种群的衰退甚至消亡。而耐干苔藓能够长期忍受极度干燥和阳光直射,能够耐受组织 98% 以上脱水,并遇水“死而复生”,在数分钟内恢复正常生理活动,充分显示其优良独特的抗性优势,是研究耐干胁迫 (Desiccation tolerance, DT) 极好的材料<sup>[5-7]</sup>。

真藓 (*Bryum argenteum* Hedw.) 隶属于真藓科 (Bryaceae) 真藓属 (*Bryum*)。自然干燥状态下,呈银灰色,对于早胁迫具有快速的生理生化响应<sup>[8]</sup>,具有最高等级 (A 级) 的耐干能力,并在完全干燥状态和 -70℃ 冷冻状态配子体可长时间保持活力,遇水而快速复苏,兼具耐高温、耐辐射等综合抗性<sup>[9]</sup>。而叶片毛尖 (Leaf hair Points, LHPs) 是很多藓类植物 (尤其是耐旱藓类) 主要外部结构,它是叶片中肋的延长,为白色透明状,表面突出很多小型刺状齿,在吸收空气中凝结水、减少水分散失和反射强光等适应极端环境中发挥重要作用<sup>[10]</sup>。另外,真藓以其矮小的体型、广泛的适应性,可在极地、高山、沙漠、草原等不同的生态系统中分布,以及强大的生命特征,对不同环境因子的适应范围及其广泛,不断受到各界研究学者的关注。目前,对真藓的研究主要集中在形态发育<sup>[11]</sup>、系统分类、组织培养、生理特性<sup>[12]</sup>、耐干分子机制<sup>[13-14]</sup> 等方面。

由于环境的异质性,同一物种产生了不同生态型分化,导致植物体形态特征差异显著,而居群间植物的形态结构受水分、温度、海拔等异质性环境的影响,植物体利用改变株体高度、叶片结构、细胞成分等策略适应其所在生境<sup>[11]</sup>。以往的研究主要利用真藓个体的形态学和生理学等方面的特征分析不同居群之间的关系<sup>[15-16]</sup>,但很少涉及到从形态和解剖结构相结合的角度共同探讨真藓的适应性。因此,本研究通过对新疆干旱地区不同生境条件下,17 个不同居群真藓植株个体形态和解剖结构进行差异性比较分析,探索真藓植物对不同生态环境的适应性,了解其适应能力及策略,旨在为进一步开发利用真藓种质资源及深入开展遗传多样性研究奠定基础,同时,也为干旱区野生植物资料的合理利用与保护及生态植被恢复提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试材料真藓于 2015—2020 年采自新疆干旱地区 17 个不同居群,具体采集信息参照表 1 和图 1。采集的地点按照干旱程度整合为:阿勒泰地区属于半干旱地区,记为居群 A (居群 P1—P6);天山东部地区的吉木萨尔森林和乌鲁木齐一号冰川属于干旱地区,记为居群 B (居群 P7—P9);昆仑山地区属于极端干旱地区,记为居群 C (P10—P17)。针对经纬度、不同生境及海拔等资料进行详细记录。采样时选择苔藓发育良好的地块,每个样方采用五点取样法用自制 PVC 取样器 (直径 10cm,高 2cm) 采集以为密集丛生的真藓居群。利用纸皮信封带回实验室,干燥状态保存,备用,并由中国著名干旱区苔藓植物学家买买提明·苏来曼教授进一步鉴定。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 形态指标测定

17 个居群中,每个居群随意选取 30 株真藓个体,运用 Olympus 显微镜 (SZXZ-ILLT) 进行观察,测量,拍照。测量植株高度、毛尖长度 (具体详见图 2)、叶片的长、宽,并计算叶片的面积、长宽比、变异系数 (CV) 及

可塑性指数 (PI)。

变异系数

$CV = \sigma / \mu$

(1)

可塑性指数

$PI = (\text{Max} - \text{Min}) / \text{Max}$

(2)

式中, *CV* 为变异系数(%) ;  $\sigma$  为标准差 ;  $\mu$  为平均数 ; *PI* 为可塑性指数(%) ; *Max* 为最大值 ; *Min* 为最小值。

表 1 干旱地区 17 个居群真藓不同生境采样信息

Table 1 Sampling information of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats in arid region (18 populations)

| 居群<br>Population | 采集地点<br>Collection site | 经度<br>Latitude | 纬度<br>Longitude | 生境<br>Environment | 海拔<br>Altitude/m |
|------------------|-------------------------|----------------|-----------------|-------------------|------------------|
| 1                | 阿尔泰山布尔津县喀纳斯地区           | 47.5344        | 89.5852         | 岩面                | 1680             |
| 2                | 阿尔泰山布尔津县喀纳斯黑湖           | 48.4182        | 86.9674         | 岩面                | 1740             |
| 3                | 阿尔泰山哈巴河县呼特林奎屯岭站         | 46.4853        | 90.7479         | 岩面                | 3050             |
| 4                | 阿尔泰山福海县奥特布拉克            | 48.0520        | 86.4459         | 岩面                | 1140             |
| 5                | 阿尔泰山青河县大青河              | 46.9353        | 90.4155         | 土坡                | 1700             |
| 6                | 阿尔泰山青河县花海子              | 47.5946        | 87.0618         | 山坡                | 3680             |
| 7                | 天山吉木萨尔县林场               | 43.7724        | 89.0196         | 腐木生               | 1770             |
| 8                | 天山乌鲁木齐后峡                | 43.1149        | 87.0148         | 岩面                | 3625             |
| 9                | 天山一号冰川                  | 43.3672        | 87.2057         | 岩面                | 1875             |
| 10               | 帕米尔高原乌恰县布斯坦铁列克          | 36.9990        | 80.8134         | 山坡                | 3700             |
| 11               | 帕米尔高原阿克陶县乌依塔格           | 36.1768        | 80.7843         | 山坡                | 3500             |
| 12               | 帕米尔高原塔什库尔干县瓦罕走廊         | 36.2158        | 80.2818         | 土坡                | 3140             |
| 13               | 帕米尔高原塔什库尔干县瓦罕走廊 8 连     | 38.9019        | 75.2168         | 岩面                | 2730             |
| 14               | 帕米尔高原塔什库尔干县红其拉甫口岸       | 39.2189        | 75.0858         | 土坡                | 2231             |
| 15               | 昆仑山策勒县恰哈乡喀拉塔什东来克        | 36.8442        | 75.4821         | 土生                | 4720             |
| 16               | 昆仑山策勒县乌鲁格沙依乡阿合奇格        | 36.1571        | 74.825          | 岩面                | 4120             |
| 17               | 昆仑山策勒县恰哈乡康库乃斯           | 37.1571        | 74.825          | 土坡                | 4270             |

1.2.2 叶片解剖指标的测定

17 个居群中,每个居群随机选取 10 株完整植物个体,采用常规石蜡切片法对真藓材料进行处理。洗净后取植株中上部,长度约为 1cm,利用 FAA 固定液进行固定 24h 并抽气,换 70%乙醇保存,按照 70%、80%、90%、95%、100%乙醇进行脱水处理,使用番红整染,固绿法复染进行染色。石蜡切片具体方法参照《生物显微技术》(人民教育出版社):采集、分割-固定-冲洗和脱水-透明-浸蜡(透入)-包埋-切片与贴片-脱蜡-染色-脱水-透明-封片等步骤。用 Olympus 显微镜 (SZXZ-ILLT) 观察,拍照。测量植株横切面直径长度,叶细胞的长、宽,并计算叶细胞的面积、变异系数 (CV) 及可塑性指数 (PI)。

1.2.3 统计方法

本研究的数据分析使用 SPSS 23.0 软件 (SPSS, Chicago, USA), 作图使 Graphpad Prism 8 Portable 软件。居群中的植株株高、叶片的长和宽、毛尖长、植株横切面直径、叶细胞长和宽等数据都在 95% 显著性水平上使用单因素方差分析,用 Tukey 多重比较上述指标变量的差异。

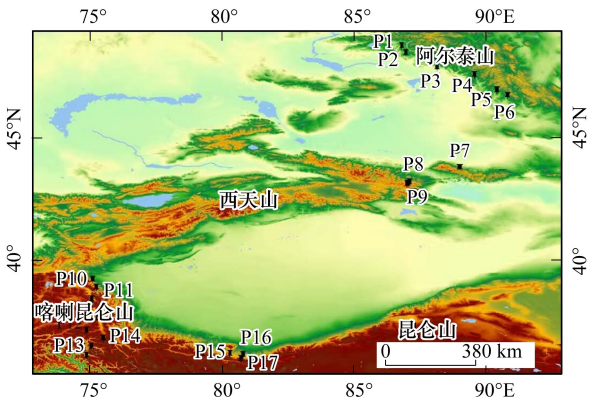


图 1 新疆干旱地区 17 个居群真藓不同生境采样位点  
Fig.1 Sampling sites of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats in arid region (17 populations)  
P: 种群 Population

## 2 结果与分析

### 2.1 居群间真藓个体植株差异

研究结果显示:居群间和居群内部个体植株的差异表明,主要分布在半干旱地区的居群 A 真藓由于水分和营养相对充足,株体明显较高,而生长在干旱地区的居群 B 和极端干旱地区的居群 C 叶片紧贴茎上,呈瓦状排列(图 3),这种生长方式可以防止叶片水平蒸发,密集丛生,并在强光下减少水分的散失。不同干旱区居群真藓的株高 ( $F=8.363, P=0.012$ ),毛尖长度 ( $F=12.563, P=0.001$ ),叶面积 ( $F=17.488, P=0.005$ ) 存在极显著差异(图 4)。通过调查研究发现,真藓的植株个体体型普遍矮小,株高主要分布在  $859.2\text{—}4761.4\text{ }\mu\text{m}$  之间,其中,半干旱区居群 A 的株高 ( $(3136.97\pm 44.45)\text{ }\mu\text{m}$ ) 最大,极端干旱区 C 的株高 ( $(1273.28\pm 38.50)\text{ }\mu\text{m}$ ) 最小;对三种不同干旱区居群内部真藓株高研究发现,居群 A (P1—P6) ( $F=1.491, P=0.015$ ) 和居群 C (P10—P17) ( $F=38.91, P=0.05$ ) 内部的株高之间存在显著性差异,而居群 B (P7—P9) ( $F=0.582, P=0.566$ ) 的内部则无显著性差异(图 5)。真藓叶片毛尖长度最长的为居群 C ( $(145.23\pm 3.99)\text{ }\mu\text{m}$ ),与居群 A ( $(159.15\pm 4.60)\text{ }\mu\text{m}$ ) 之间存在显著性差异;对三种不同干旱区居群内部真藓毛尖长度研究发现,居群 A (P1—P6) ( $F=5.865, P=0.00$ )、居群 B (P7—P9) ( $F=17.239, P=0.00$ ) 和居群 C (P10—P17) ( $F=19.437, P=0.00$ ) 内部都存在显著性差异(图 6)。随着干旱程度的增加,真藓的叶面积表现为居群 A ( $(0.45\pm 0.32)\text{ }\mu\text{m}$ ) < 居群 B ( $(0.66\pm 0.21)\text{ }\mu\text{m}$ ) < 居群 C ( $(0.78\pm 0.16)\text{ }\mu\text{m}$ ),而不同居群内部 ( $P=0.00$ ) 也存在显著性差异(图 7)。由此可知,真藓的平均株高与原生境干旱程度存在负相关关系,而叶片毛尖长受原生境干旱程度影响呈现显著性差异。

### 2.2 居群间真藓个体解剖结构特征比较

如图 8 所示,不同生境条件下生长的真藓的解剖结构横切面近圆形,叶片表皮为单层细胞组成,体积较小,长方形或近圆形,排列紧密,外层叶片的细胞壁明显折皱,且细胞壁有增厚的现象;明显看出,外侧细胞体积较小,排列整齐紧密,细胞壁加厚现象明显,而内部细胞较大,排列较为疏松,形状不规则,细胞壁薄;中轴分化明显,形状近椭圆,且小型薄壁组织,细胞圆 5—6 边形。对三种不同干旱区真藓的石蜡切片统计结果发现:不同干旱区居群真藓的茎直径 ( $F=0.477, P=0.622$ ) 之间不存在显著性差异,而细胞面积 ( $F=17.473, P=0.00$ ) 存在显著性相关(图 9)。进一步对不同干旱区内部真藓细胞面积数据进行统计分析,不同居群 A (P1—P6) ( $F=23.227, P=0.00$ )、B (P7—P9) ( $F=3.082, P=0.062$ ) 和居群 C (P10—P17) ( $F=42.684, P=0.00$ ) 内部都存在显著性差异(图 10)。

### 2.3 居群间真藓形态指标的变异系数(CV)和可塑性指数(PI)

由表 2 可以看出,不同居群真藓的变异系数和可塑性指数的变异程度不同,其中,从形态结构研究发现,叶面积(0.3478)、株高(0.2957)、毛尖长度(0.2349)的变异系数依次降低,而解剖结构无显著变化。由此可知,真藓的叶片对外界环境的变化反应最为敏感,在不同干旱区环境中具有较强的可塑性以适应不同干旱生境。

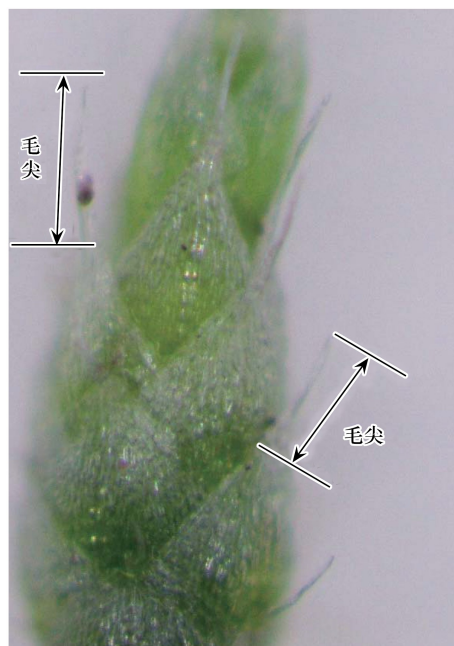


图 2 叶片毛尖测量方法

Fig.2 Measurement method of Leaf hair Points



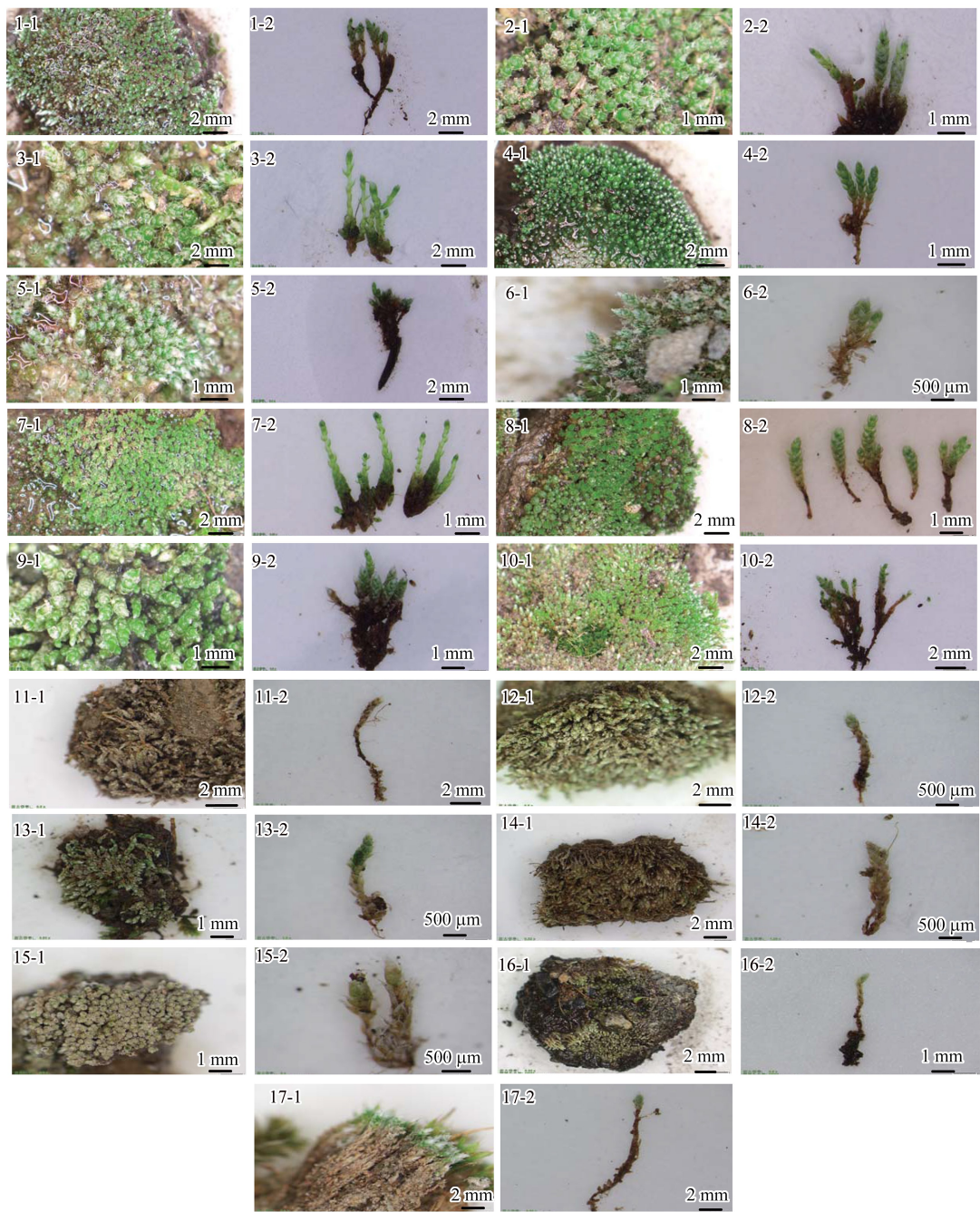


图3 新疆干旱地区 17 个居群真藓植株个体差异性比较

Fig.3 Comparison the differences with individual of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats in arid region (17 populations)

表 2 不同居群真藓植株个体指标平均变异系数和平均可塑性指数分析

Table 2 The coefficient of variation and the plasticity index of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats in arid region

| 株高/ $\mu\text{m}$<br>Height         |                                 | 毛尖长/ $\mu\text{m}$<br>Awn length    |                                 | 叶面积/ $\text{mm}^2$<br>Leaf area     |                                 | 茎直径/ $\text{mm}$<br>Stem diameter   |                                 | 细胞面积 $\text{mm}^2$<br>Cell area     |                                 |
|-------------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------|
| 变异系数<br>Coefficient<br>of variation | 可塑性指数<br>Plasticity<br>of index | 变异系数<br>Coefficient<br>of variation | 可塑性指数<br>Plasticity<br>of index | 变异系数<br>Coefficient<br>of variation | 可塑性指数<br>Plasticity<br>of index | 变异系数<br>Coefficient<br>of variation | 可塑性指数<br>Plasticity<br>of index | 变异系数<br>Coefficient<br>of variation | 可塑性指数<br>Plasticity<br>of index |
| 0.2957                              | 0.4617                          | 0.2349                              | 0.5435                          | 0.3478                              | 0.6422                          | 0.2067                              | 0.3464                          | 0.2189                              | 0.5084                          |

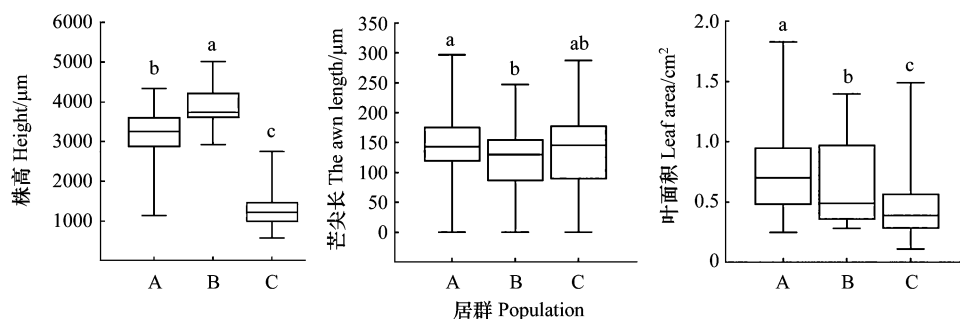


图4 新疆干旱地区3个居群真藓植株株高、毛尖长、叶面积

Fig.4 Comparison the differences with height, awn length and leaf area of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats

不相同的小写字母表示居群间存在显著性差异 ( $P < 0.05$ ); A: 种群 A; B: 种群 B; C: 种群 C

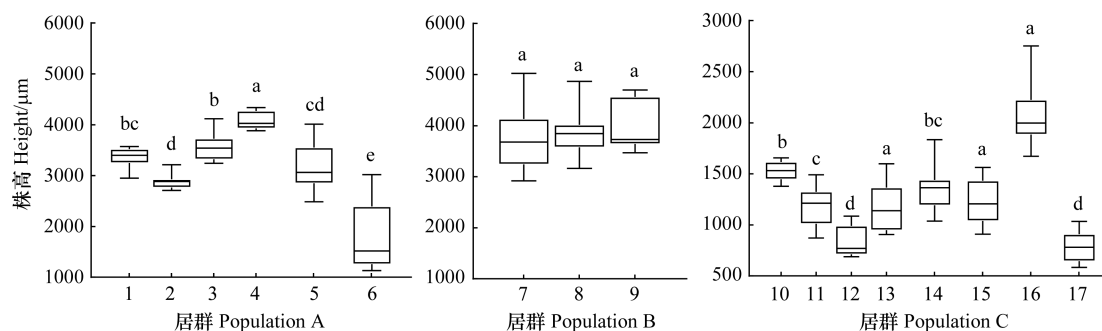


图5 新疆地区3个居群真藓植株株高(组内分析)

Fig.5 Comparison the differences with height of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats

不相同的小写字母表示居群间存在显著性差异 ( $P < 0.05$ ); 1—17: 种群 1—17

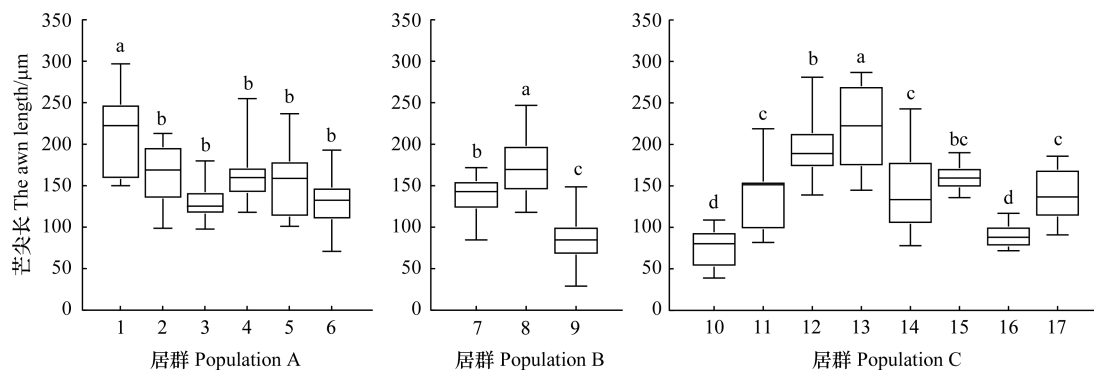


图6 新疆地区3个居群真藓植株毛尖(组内分析)

Fig.6 Comparison the differences with awn length of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats

不相同的小写字母表示居群间存在显著性差异 ( $P < 0.05$ )

### 3 讨论

苔藓植物属于最低等的高等植物,是水生到陆生过渡的类群,其形态结构简单,易受环境影响,具有极强的耐旱性<sup>[17-20]</sup>。在长期的进化过程中,苔藓植物能够通过自身形态结构的变化,形成一系列特殊的外部形态

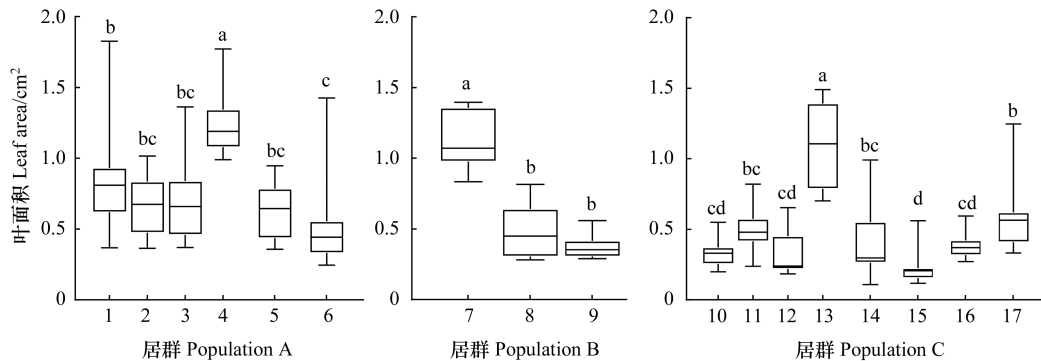


图7 新疆地区3个居群真藓植株叶面积(组内分析)

Fig.7 Comparison the differences with leaf area of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats

不相同的小写字母表示居群间存在显著性差异 ( $P < 0.05$ )

结构和内部形态结构及相应的变化机制,以适应各种环境<sup>[21-22]</sup>。本研究材料真藓主要取自新疆地区,且部分材料弥足珍贵,如昆仑山策勒县和帕米尔高原,为特殊生境下真藓的适应性研究提供了丰富而充足的材料。本研究的结果显示:不同干旱环境背景下真藓的形态结构明显表现出对不利生态因子的适应性,如随海拔高度的增加,植株高度明显降低,而叶片毛尖长度和叶面积指标与海拔成负相关关系,另外,变异系数和可塑性指数等指标都说明真藓植株体具有较强的可塑性,能够在各种极端环境中生存。

大量文献报道,植物的形态结构和生长环境存在密切的相关性,换句话说,植物与其环境是统一的整体,生态环境决定植物的形态建成,在长期的外界环境影响下,植物能够形成适应环境的形态结构、生理功能和生态特征<sup>[23-26]</sup>。本研究表明:不同居群的真藓都呈现密集丛生状态,这种生长方式可以减缓细胞内生理条件的剧烈变化,减弱细胞器的受损害程度,加快其生理功能的恢复速度,进而提高土壤毛细管系统的持水力,减少空气在叶表面的流动,减少土壤水分的蒸发<sup>[27-29]</sup>。通过显微观察,真藓的叶在干燥时紧贴于茎,而部分地区(居群 A)植株在复水后的变化也不明显(图 3),这种生长方式能够减少叶片及植物体暴露在空气中的表面积,减少蒸腾,防止强光辐射的损伤<sup>[12]</sup>。除此以外,真藓叶片具有一种特殊的毛尖结构,是适应干旱环境形成的特殊形态结构,由图 6 可明显看出,在极端环境下的种群 C 地区植株毛尖相对较长,相关研究发现具有毛尖的真藓类植物能增加 10.26% 的凝结水量,毛尖的存在有利于对逆境环境中凝结水和降水的利用,从而增强干旱环境的适应能力<sup>[30-31]</sup>。

在形态结构研究中,株高在一定的程度上能够反应出植物对外界环境的适应性<sup>[24,32]</sup>。而生长在半干旱地区的种群 A 和干旱地区的种群 B,其平均株高显著大于生长在极端干旱地区的种群 C,相对较为湿润的林场环境,能够为真藓提供更充足的养分和水分,也是促使其生长的因素之一。另外,植物的叶片作为暴露在环境中面积最大的器官,对水分、温度、光照等外界环境的变化反应非常敏感,在进化过程中叶片具有高强的可塑性<sup>[33]</sup>,而苔藓植物没有真正的维管组织结构,水分的吸收主要依靠叶片与环境之间的直接相互接触<sup>[34-35]</sup>。所以说,研究真藓叶片的解剖结构可以更好的了解其适应环境的机制。通过本文研究结果分析可以看出,极端干旱地区的种群 C 叶面积相对较小,这样的形态结构能够减小太阳辐射对植株本身造成的伤害,也能够降低叶的蒸腾面积,避免强烈光照对叶片的灼伤,而生长在半干旱地区的种群 A 和干旱地区的种群 B 的叶面积则相对较大。总之,生长在环境条件差异较大的同一种植物,它们的形态解剖结构往往表现出趋异的现象<sup>[36-38]</sup>。真藓在环境较为恶劣的情况下,通过改变自身形态结构,如植株矮小,叶面积较小,较长的毛尖等结构,形成特殊的环境适应策略,缓解不利条件的伤害,提高自身在该生境中的生存能力。

另外,本研究利用生物统计学分析的方法,通过不同指标的变异系数(CV)和可塑性指数(PI)结果(表 2)可知,在外界环境改变时,真藓植株个体结构变化最大的是叶片,进一步佐证了相关文献报道<sup>[39-40]</sup>,



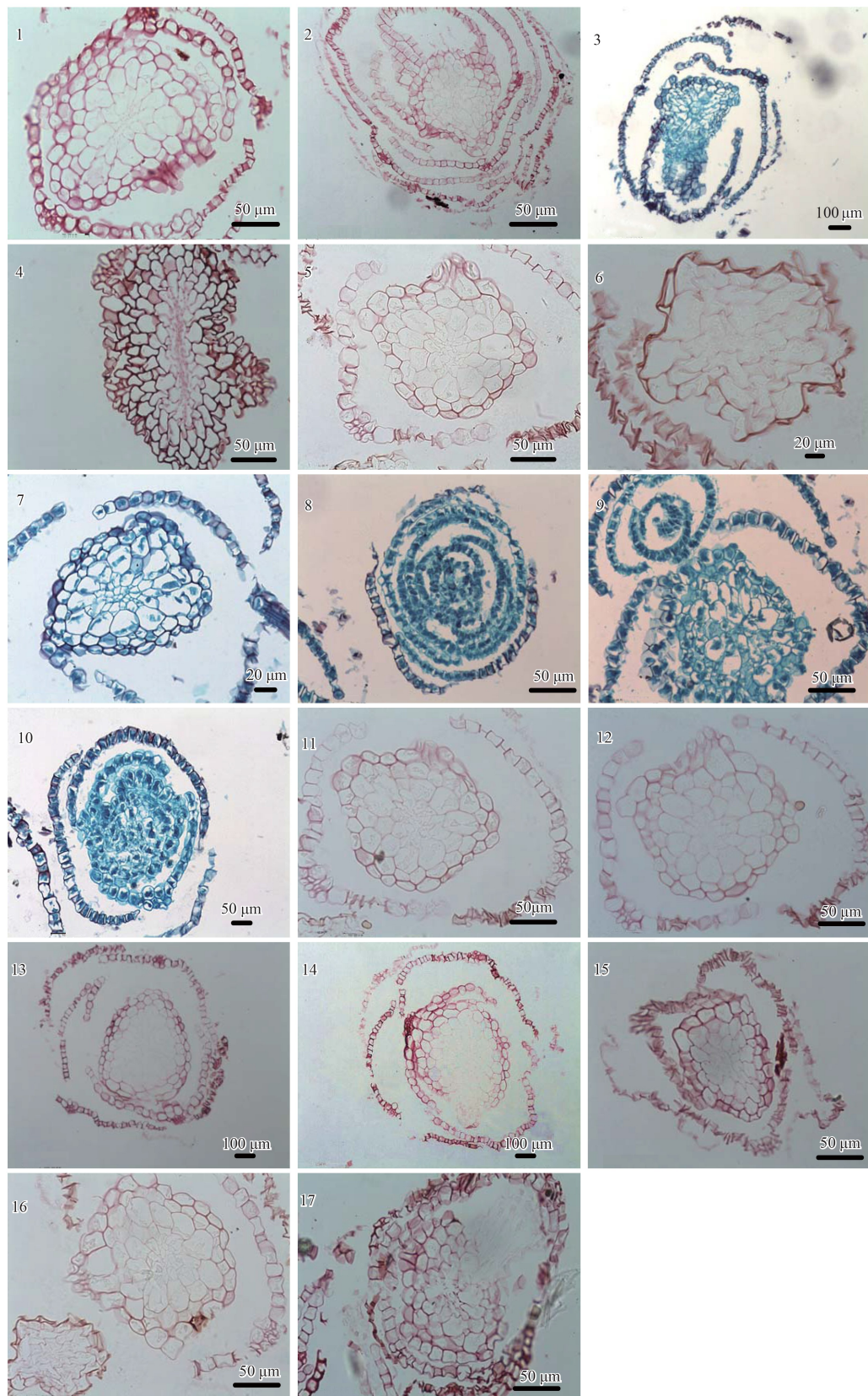


图 8 干旱地区 17 个居群真藓植株个体横切面解剖结构特征

Fig.8 Characteristics of cross-sections anatomy of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats in arid region (17 populations)



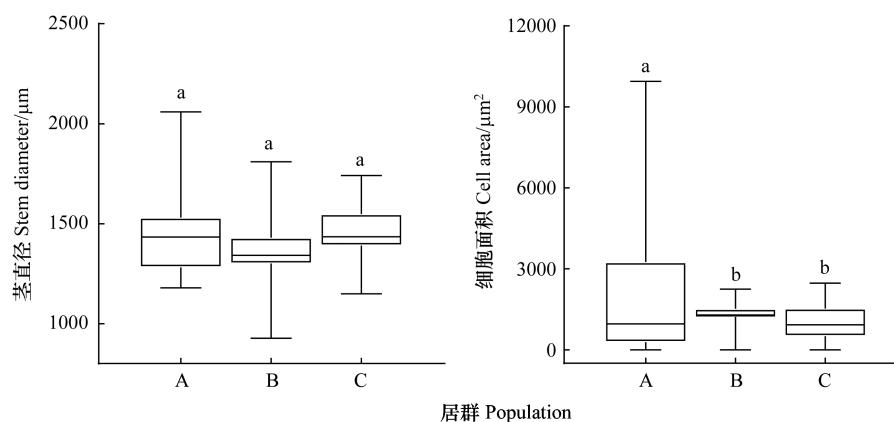


图9 新疆干旱地区3个居群真藓茎直径和细胞面积

Fig.9 Comparison the differences with stem diameter and cell area of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats

不相同的小写字母表示居群间存在显著性差异 ( $P < 0.05$ )

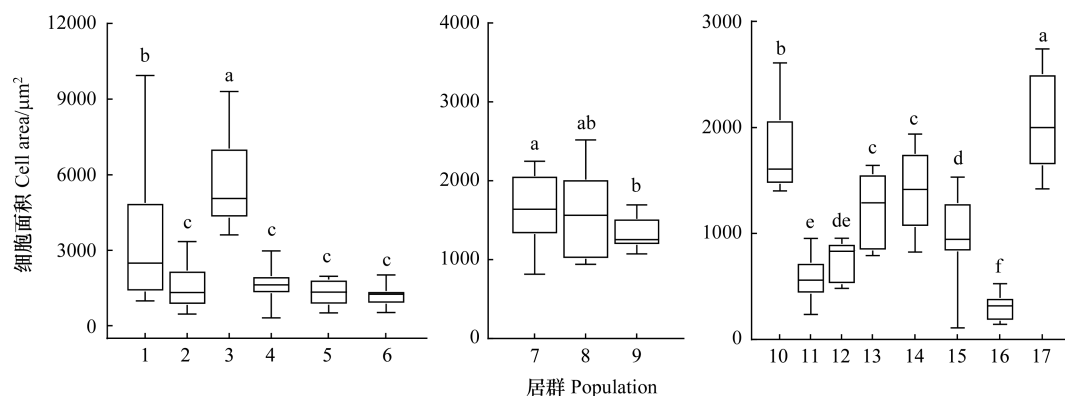


图10 新疆地区3个居群真藓植株细胞面积 (组内分析)

Fig.10 Comparison the differences with cell area of *Bryum argenteum* Hedw. in different habitats

不相同的小写字母表示居群间存在显著性差异 ( $P < 0.05$ )

叶片变异系数可以反映叶片的可塑性,叶片形态上发生变化是植物为更好适应环境,其次就是株高和叶片毛尖长度的变化。但不同生境下生理指标是否也会随环境的不同发生变化,环境中的其他因素(水分湿度、盐碱度、紫外线强度等)对植株可塑性是否有影响,由环境诱导的表型可塑性变异能否被苔藓类植物遗传等问题,尚需进一步研究。

综上所述,环境因子的综合作用导致真藓的生态型分化,为了适应这种异质性环境,新疆地区不同居群真藓形成了不同的策略:株高、叶片的长和宽、毛尖长、植株横切面直径、叶细胞长和宽等指标存在显著性差异 ( $P < 0.05$ ),随着干旱强度的增加,居群 A < 居群 B < 居群 C 的个体株高降低,叶片毛尖增长,叶面积减小;解剖结构显示真藓具有明显的中轴,属于内导水型藓类。利用统计分析可知,叶面积和株高的变化是真藓不同居群适应不同异质性环境的重要生存策略之一,从而保证真藓在干旱胁迫的异质性环境中的更新和存活。本文研究结果有助于揭示不同环境下真藓的适应机制,为后期的种质资源的引种驯化提供科学依据。

#### 参考文献 (References):

- [1] 曹同, 高谦, 付星, 路勇. 苔藓植物的生物多样性及其保护. 生态学杂志, 1997, 16(2): 47-52.
- [2] Oliver M J, Tuba Z, Mishler B D. The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants. Plant Ecology, 2000, 151(1): 85-100.
- [3] 张元明, 曹同, 潘伯荣. 新疆古尔班通古特沙漠南缘土壤结皮中苔藓植物的研究. 西北植物学报, 2002, 22(1): 18-23.

- [4] 杨瑞瑞, 李小双, 梁玉青, 张道远. 植物激素在苔藓生长发育与逆境响应过程中的作用机制研究进展. 西北植物学报, 2022, 42(3): 527-540.
- [5] 刘秀瑾, 闫振, 张道远. 齿肋赤藓早期光诱导蛋白基因 ScELIPs 响应非生物胁迫的功能鉴定. 植物生理学报, 2021, 57(8): 1679-1689.
- [6] 张元明, 曹同, 潘伯荣. 干旱与半干旱地区苔藓植物生态学研究综述. 生态学报, 2002, 22(7): 1129-1134.
- [7] 卓露. 两种极端耐干苔藓抗逆性及其居群遗传分化研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2018.
- [8] 梁玉青, 李小双, 高贝, 杨红兰, 张道远, 管开云. 基于 RNA-Seq 数据筛选的银叶真藓耐干相关基因表达模式研究. 植物生理学报, 2017, 53(3): 388-396.
- [9] Li X, Gao B, Zhang D. Transcriptome-wide identification, classification and characterization of AP2/ERF Family genes in the desert moss *Bryum argenteum*. 中国植物学会全国会员代表大会暨 85 周年学术年会. 2018.
- [10] Wood A J. The nature and distribution of vegetative desiccation-tolerance in hornworts, liverworts and mosses. *The Bryologist*, 2007, 110(2): 163-177.
- [11] 李利博, 赵建曹, 曹娜. 河北省真藓属(*Bryum hedw.*)植物分类学研究. 河北师范大学学报: 自然科学版, 2009, 33(6): 800-809.
- [12] 回嵘, 李新荣, 贾荣亮, 赵昕, 刘艳梅, 陈翠云. 增强 UV-B 辐射对真藓结皮生理特性的影响. 生态学杂志, 2012, 31(1): 38-43.
- [13] 石勇. 腾格里沙漠生物土壤结皮中土生对齿藓与真藓对逐渐干旱胁迫的响应机理[D]. 北京: 中国科学院大学, 2012.
- [14] Oliver M J, O'Mahony P, Wood A J. "To dryness and beyond"-Preparation for the dried state and rehydration in vegetative desiccation-tolerant plants. *Plant Growth Regulation*, 1998, 24(3): 193-201.
- [15] Buck W R. & Goffinet B. Morphology and classification of mosses (Bryopsida). In: *Bryophyte Biology* (A. J. Shaw & B. Goffinet, eds), . Cambridge University Press, Cambridge. 2000; 71-123
- [16] 马晓英. 岛屿与内陆真藓(*Bryum argenteum*)遗传多样性和分化的比较研究[D]. 上海: 上海师范大学, 2019.
- [17] 郭水良, 曹同. 长白山森林生态系统树附生苔藓植物分布与环境关系研究. 生态学报, 2000, 20(6): 922-931.
- [18] Oliver M J, Velten J, Mishler B D. Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats? *Integrative and Comparative Biology*, 2005, 45(5): 788-799.
- [19] 张静, 张元明, 周晓兵, 张丙昌, 魏美丽. 生物结皮影响下沙漠土壤表面凝结水的形成与变化特征. 生态学报, 2009, 29(12): 6600-6608.
- [20] 张元明, 王雪芹. 荒漠地表生物土壤结皮形成与演替特征概述. 生态学报, 2010, 30(16): 4484-4492.
- [21] 吴玉环, 黄国宏, 高谦, 曹同. 苔藓植物对环境变化的响应及适应性研究进展. 应用生态学报, 2001, 12(6): 943-946.
- [22] 孙守琴, 王根绪, 罗辑, 宋洪涛, 杨刚. 苔藓植物对环境变化的响应和适应性. 西北植物学报, 2009, 29(11): 2360-2365.
- [23] 郭文文, 卓么草, 方江平, 卢杰, 权红, 任毅华. 藏东南色季拉山薄毛海绵杜鹃叶解剖结构特征与环境适应性. 西北植物学报, 2020, 40(5): 811-818.
- [24] 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应. 植物学通报, 2005, 40(S1): 118-127.
- [25] 邱东, 张静, 吴楠, 陶冶. 微生境对耐旱石生毛尖紫萼藓水分保持与散失特性的影响. 植物研究, 2021, 41(2): 180-190.
- [26] 任伟, 高慧娟, 王润娟, 吕昕培, 何傲蕾, 邵坤仲, 汪永平, 张金林. 高等植物适应干旱生境研究进展. 草学, 2020(3): 4-15.
- [27] Clare D, Terry T B. Dispersal of *Bryum argenteum*. *Transactions of the British Bryological Society*, 1960, 3(5): 748.
- [28] Oliver M J, Payton P R. Evolutionary linkage between water-deficit responses and desiccation tolerance. *South African Journal of Botany*, 2007, 73(3): 491.
- [29] Zhuo L, Liang Y Q, Yang H L, Li X S, Zhang Y H, Zhang Y G, Guan K Y, Zhang D Y. Thermal tolerance of dried shoots of the moss *Bryum argenteum*. *Journal of Thermal Biology*, 2020, 89: 102469.
- [30] Pan Z, Pitt W G, Zhang Y M, Wu N, Tao Y, Truscott T T. The upside-down water collection system of *Syntrichia caninervis*. *Nature Plants*, 2016, 2: 16076.
- [31] 陶冶, 张元明. 叶片毛尖对齿肋赤藓结皮凝结水形成及蒸发的影响. 生态学报, 2012, 32(1): 7-16.
- [32] 卓露, 管开云, 李文军, 段士民. 不同生境下细叶鸢尾表型可塑性及生物量分配差异性. 生态学杂志, 2014, 33(3): 618-623.
- [33] 贺金生, 王勋陵, 陈伟烈. 试用多元分析方法研究植物形态结构与生态环境的关系. 应用生态学报, 1994, 5(4): 378-384.
- [34] 石勇, 赵昕, 贾荣亮, 李新荣. 逐渐干旱胁迫下生物土壤结皮中真藓和土生对齿藓的活性氧清除机制. 中国沙漠, 2012, 32(3): 683-690.
- [35] 张显强, 曾建军, 谌金吾, 罗正伟, 孙敏. 石漠化干旱环境中石生藓类水分吸收特征及其结构适应性. 生态学报, 2012, 32(12): 3902-3911.
- [36] 史刚荣, 蔡庆生. 白三叶叶片解剖可塑性及其对光强的响应. 草地学报, 2006, 14(4): 301-305.
- [37] 朱广龙, 魏学智. 酸枣叶片结构可塑性对自然梯度干旱生境的适应特征. 生态学报, 2016, 36(19): 6178-6187.
- [38] 王勇, 梁宗锁, 龚春梅, 韩蕊莲, 于靖. 干旱胁迫对黄土高原 4 种蒿属植物叶形态解剖学特征的影响. 生态学报, 2014, 34(16): 14.
- [39] 张显强. 贵州石生藓类对石漠化干旱环境的生态适应性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2012.
- [40] 孙守琴, 田维莉. 苔藓植物对气候变化的响应研究进展. 贵州师范大学学报: 自然科学版, 2010(4): 103-107.