江西农业大学学报　2024,46(3)　　http://xuebao.jxau.edu.cn
Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis　　https://doi.org/10.3724/aauj.2024065

代玲,张梦玉,邱东,等.不同微生境毛尖紫萼藓形态结构性状差异性与协变特征[J].江西农业大学学报,2024,46(3):726-735.
DAI L,ZHANG M Y,QIU D,et al.Differences in morphological traits and covariation characteristics of *Grimmia pilifera* in different microhabitats[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2024,46(3):726-735.

不同微生境毛尖紫萼藓形态结构性状差异性与协变特征

代　玲[1,2],张梦玉[3],邱　东[2],马晓东[1*]

(1.新疆师范大学 生命科学学院/新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室,新疆 乌鲁木齐 830054;2.中国科学院新疆生态与地理研究所 荒漠与绿洲生态国家重点实验室/干旱区生态安全与可持续发展重点实验室,新疆 乌鲁木齐 830011;3.安庆师范大学 生命科学学院/皖西南生物多样性研究与生态保护安徽省重点实验室,安徽 安庆 246133)

摘要:【目的】毛尖紫萼藓(*Grimmia pilifera*)是典型的石生耐旱藓类,广布于我国南北各省,其生长往往受到干旱和贫瘠生长环境的限制,是自然界的拓荒者之一。研究不同微生境中毛尖紫萼藓形态结构性状的差异性与协变特征,为开展藓类植物耐旱机理研究及深入揭示石生耐旱藓类在不同微环境的适应机制提供基础数据。【方法】以3种不同遮荫程度微生境(竹林开放式遮蔽岩石S_1、向阳裸岩E、薜荔完全遮蔽岩石S_2)下的毛尖紫萼藓为研究对象,通过测定15个形态结构性状,即7个单株性状(中部叶片夹角、中部叶长度、中部毛尖长度、上部毛尖长度、植株高度、带毛尖的植株宽度、不带毛尖的植株宽度)和8个茎叶微结构性状(茎横截面长、茎横截面宽、茎中部细胞长、茎中部细胞宽、茎细胞密度、叶中肋宽、叶细胞长、叶细胞宽),计算各性状的变异系数,探究其形态结构性状在不同微生境间的差异性与协变特征。【结果】在单株性状中,株高、植株宽度、植株宽度(带毛尖)、叶片夹角和中部叶长最大值均出现在S_1生境,最小值多出现在E生境,而中部毛尖长为S_2>E>S_1。无论何种微生境,毛尖长度的变异性均较高。在茎叶微结构性状中,茎细胞长、叶细胞长及叶细胞宽均表现为S_1生境显著高于E生境,其他5个茎叶微结构性状在3个微生境间无显著差异(P>0.05)。叶细胞在S_1生境中最大,S_2生境中次之,E生境中最小。所有性状均属于中等以下程度变异,具有一定的可塑性。主成分分析表明,不同微生境下毛尖紫萼藓15个性状间的协变特征不完全一致,且呈现较明显的分异特征,其中S_1生境的毛尖紫萼藓综合生长性能相对较好。【结论】在3种不同微生境下,毛尖紫萼藓形态结构性状所反映的生长性能表现为:S_1>S_2>E。毛尖紫萼藓功能性状间具有一定的协变趋势,但出现了微生境间的差异化,这是对不同微环境长期响应和适应的结果。该研究结果可为进一步探讨藓类植物这类特殊植物类群对不同微生境的响应与适应提供理论依据。

关键词:毛尖紫萼藓;微生境;功能性状;茎;叶;协变
中图分类号:Q948　　**文献标志码:**A　　**开放科学(资源服务)标识码(OSID):**
文章编号:1000-2286(2024)03-0726-10

Differences in morphological traits and covariation characteristics of *Grimmia pilifera* in different microhabitats

DAI Ling[1,2],ZHANG Mengyu[3],QIU Dong[2],MA Xiaodong[1*]

收稿日期:2023-10-25　　**修回日期:**2024-03-31
基金项目:国家自然科学基金项目(42201072)和新疆维吾尔自治区自然科学基金项目(2022D01A355)
Project supported by the National Natural Science Foundation of China(42201072)and Natural Science Foundation Project of Xinjiang Uygur Autonomous Region(2022D01A355)
作者简介:代玲,硕士生,orcid.org/ 0009-0003-7642-4395,1754271497@qq.com;*通信作者:马晓东,教授,博士,主要从事干旱区植物生理生态学研究,orcid.org/0009-0000-5851-9268,mxd1107@126.com。
©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取CC BY-NC-ND协议

(1. College of Life Sciences/Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China; 2. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; 3. Province Key Laboratory of the Biodiversity Study and Ecology Conservation in Southwest Anhui, College of Life Sciences, Anqing Normal University, Anqing, Anhui 246133, China)

Abstract: [**Objective**] *Grimmia pilifera* is a typical drought-tolerant saxicolous moss species, which is widely distributed in northern and southern provinces of China. Its growth is often limited by drought and barren growth environment, and it is one of the pioneers in nature. To study the differences and covariant characteristics of morphological and structural traits of *G. pilifera* in different microhabitats, so as to provide basic data for the study of the drought tolerance mechanism of mosses and the in-depth revelation of the adaptation mechanism of drought-tolerant saxicolous mosses in different microenvironments. [**Method**] *G. pilifera* individuals were used to study the differences and covariant characteristics of various traits in three microhabitats with different shading degrees. Habitat S_1 was bare rock shaded openly by bamboo individuals, habitat E was exposed rock, and habitat S_2 was bare rock shaded completely by Ficus pumila individuals. The 15 studied morphological and structural traits were 7 single plant traits (including middle blade angle, middle leaf length, middle hair length, up hair length, plant height, plant width with hairs, plant width without hairs.) and 8 stem and leaf microstructure traits (including stem length, stem width, cell length in stem, cell width in stem, stem cell density, thickness of leaf midrib, cell length in leaf, cell width in leaf.). The variable coefficient of each trait was measured and calculated. [**Result**] Among the single plant traits, the maximum values of plant height, plant width, plant width (with leaf hairs), leaf angle, and middle leaf length all appeared in habitat S_1. Moreover, the minimum values were found mostly in habitat E, whereas the middle hair length showed the order of S_2>E>S_1. No matter what kind of microhabitat, the variability of hair length is higher than other traits. Among the stem and leaf microstructure traits, the cell length in stem, cell length in leaf, and cell width in leaf were significantly higher in habitat S_1 than that in habitat E, whereas the other five stem and leaf microstructural traits did not significantly differ among the three microhabitats (P>0.05). Leaf cells were the largest in habitat S_1, followed by habitat S_2, and the smallest in habitat E. All traits belonged to moderate to low degree of variation, with a certain plasticity. Principal component analysis revealed that the covariation characteristics of all 15 traits of *G. pilifera* were not completely consistent in various microhabitats and demonstrated obvious differentiation. The comprehensive growth performance of *G. pilifera* in habitat S_1 was relatively good. [**Conclusion**] Under three different microhabitats, the growth performance reflected by the morphological and structural traits of *G. pilifera* was as follows: S_1>S_2>E. A certain covariant trend existed among the functional traits, but differences existed among microhabitats, which result from long-term response and adaptation to different microenvironments. The results of this study can provide a theoretical basis for further exploring the response and adaptation of special plant groups such as mosses to different microhabitats.

Keywords: *Grimmia pilifera*; microhabitat; functional trait; stem; leaf; covariation

【研究意义】苔藓植物(藓类植物占绝大部分)结构简单,是一群小型的多细胞绿色孢子植物,属于高等植物范畴中最低等的植物类群,不具维管束,但它们是自然界的拓荒者之一,能在一些其它陆生植物难以生存的极端环境中生长繁衍,其生态位较宽且其分布范围广,这也意味着它们具有较强的环境适应能力[1]。相对而言,生于山地裸岩环境中的藓类植物生存环境极其残酷,干燥裸岩上缺少土壤成分,太阳辐射强烈,温度日变幅大,而耐旱石生藓类自身特殊的形态构造(如具有叶片毛尖)及相应的生理机制是其适应这些极端环境的重要保障[2]。石生藓类抗旱能力极强,能分泌酸性物质,降低岩面硬度、溶解岩

面、显著改善生态环境，并加速生态演替[3]，在生态系统水土保持和涵养水源、植被恢复与重建等生态功能中具有重要作用[4]。然而，石生藓类植物却比其他类型的藓类植物面临着更多变温度、水分、光照等环境条件。通常，由遮荫导致的水、光、温等变化所引起的微生境（micro-habitat）差异，会造成藓类植物物种丰富度差异和生存策略的差异，也会影响藓类植物群落演替模式[5-6]。【前人研究进展】已有研究[7-9]表明，微生境差异对荒漠耐旱藓类如齿肋赤藓（*Syntrichia carninervis*）植株的生长、生理生化、叶形态和结构特征等均有显著影响，如遮荫环境下齿肋赤藓的盖度和生长状况好于裸露环境下的植株，在整个冻融过程中裸露地齿肋赤藓抗氧化酶活性均显著高于灌丛下的植株，而灌丛下遮荫的植株叶长、叶片中肋宽以及叶片毛尖长都显著高于裸露地的植株。如上所述，微环境对耐旱藓类植物形态和生理等多种功能性状有显著影响，但微生境是否影响藓类植物功能性状协变关系尚不清楚。因此，探究藓类植物多功能性状变异及其之间的协变关系，对于揭示其环境适应策略和生存策略具有重要意义。

【本研究切入点】毛尖紫萼藓（*Grimmia pilifera*）广泛分布于我国南北各省及东亚地区，是典型的石生耐旱藓类，是开展藓类植物耐旱机理研究的模式物种之一[10]。目前针对于毛尖紫萼藓的研究多集中于基因（分子）层面[11]及逆境胁迫对其生理生化特性的影响[12]，对不同微生境下毛尖紫萼藓水分利用特征也开展了研究，证实微生境显著影响其水分利用策略[13]，而不同微生境下毛尖紫萼藓多种形态结构性状的差异性及协变特征尚不清楚。【拟解决的关键问题】研究以3种不同遮荫程度微生境下生长的毛尖紫萼藓为材料，通过室内测定15个单株及茎叶微结构性状，比较分析了形态结构性状及性状协变特征在微生境间的差异性。研究结果将为深入揭示石生耐旱藓类对不同微环境的适应机制提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于安徽省安庆市宜秀区大龙山国家森林公园（30.62°~30.69°N，116.99°~117.09°E）。安庆市地处北亚热带湿润季风气候区，属暖温带落叶阔叶林与亚热带常绿阔叶林自然分布的过渡地带，四季分明，雨量充沛，光照充足，年平均气温16.5 ℃，年均降水量1 389 mm，年平均无霜期247 d。大龙山国家森林公园总面积为40.18 km^2，为大别山南麓余脉，地形复杂陡险，多裸岩。最高峰海拔693.4 m，森林覆盖率达89%。山体坡度多在20°~45°，部分地段在45 °以上。植被以马尾松（*Pinus massoniana*）林和杂阔林为主，土壤以红壤、黄壤和黄棕壤为主[13]。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集与处理

于2021年3月初开展毛尖紫萼藓野外调查和样品采集。选择竹林边缘开放式荫蔽岩石（记为S_1）、向阳裸岩（记为E）及薜荔（*Ficus pumila*）完全遮蔽岩石（记为S_2）3个典型微生境，测量记录藓类斑块面积、植株密度、坡面的坡向、坡度等背景参数，随后用小型取样铲辅助采集适量藓类植物样品，装入封口袋内标记保存。3个微生境在气温、空气湿度和光照强度方面均存在显著差异（表1）。每个生境选取6个斑块进行采样、分装。藓类植物样品带回实验室后，用多级筛网过滤杂质，平铺于报纸上，置于实验台自然干燥。

表1 不同微生境生态因子特征

Tab.1 Characteristics of ecological factors in different micro-habitats

生境 Habitat	气温/℃ Temperature	空气湿度/% Relative humidity	光强/lx Light intensity
E	34.88±2.11^a	38.25±2.31^c	174 000.00±13 461.05^a
S_1	27.05±0.72^b	48.88±2.90^b	64 543.75±23 977.72^b
S_2	24.71±1.37^c	54.00±2.62^a	6 901.13±871.18^c

S_1：竹林开放式遮蔽岩石；E：向阳裸岩；S_2：薜荔完全遮蔽岩石；不同小写字母表示差异显著（P<0.05）。

S_1: Rocks shaded openly by bamboo individuals; E: Exposed rocks; S_2: Rocks shaded completely by *Ficus pumila* individuals; Different lowercase letters indicated significant at P<0.05.

1.2.2　形态性状测定

每个微生境(6个斑块)随机选择40株大小相近的藓类植物进行功能性状测定。将植株水合2 h,固定焦距后在体视显微镜(江南永新,JSZ6)下拍照(以坐标纸为背景获得精确的比例尺),进而获得清晰的整株照片。随后采用Photoshop软件对毛尖紫萼藓的中部叶片夹角(middle blade angle,MB,(°))、中部叶长度(middle leaf length,ML,mm)、中部毛尖长度(middle hair length,MHL,mm)、上部毛尖长度(up hair length,UHL,mm)、植株高度(plant height,PH,cm)、植株宽度(带毛尖)[plant width(with hairs),PWH,mm]和植株宽度(不计毛尖)(plant width,PW,mm)共7个单株性状进行测定。将植株进行切片处理、拍照,采用Photoshop软件测定毛尖紫萼藓茎横截面长(stem length,SL,mm)、茎横截面宽(stem width,SW,mm)、茎中部细胞长(cell length in stem,CLS,μm)、茎中部细胞宽(cell width in stem,CWS,μm)、茎细胞密度(stem cell density,SCD)、叶中肋宽(thickness of leaf midrib,TLM,mm)、叶细胞长(cell length in leaf,CLL,μm)及叶细胞宽(cell width in leaf,CWL,μm)共8个茎叶微结构性状。测定细胞(茎)长度和宽度时,先确定最长轴为细胞长,随后在中心点垂直该轴测定细胞(茎)宽;中肋宽度以叶中部中肋基部最宽处宽度为测定对象;在叶细胞大小测定时,以叶片中部中肋与叶边缘中间的细胞为测定对象。

1.2.3　统计分析方法

对数据进行描述统计分析和正态性检验,对3种生境毛尖紫萼藓各个功能性状的差异性进行单因素方差分析,采用Duncan法进行多重比较。计算各性状的变异系数(CV=标准差/平均值;CV≤0.25为弱变异,0.25<CV<0.75为中等程度变异,CV≥0.75为强变异),以分析不同生境下毛尖紫萼藓功能性状的离散程度或可塑性。用主成分分析(PCA)探究不同微生境中毛尖紫萼藓功能性状的协变关系,若特征向量值(或绝对值)大于0.5且符号相同,则说明这些功能性状的协变趋势相同[14-15]。上述统计分析均在SPSS 26.0统计软件中完成,数据常规统计及作图均在Excel 2016中完成。文中数据为平均值±标准差。

2　结果与分析

2.1　不同微生境间毛尖紫萼藓单株性状的差异性

分别测定3个微生境中毛尖紫萼藓的7个单株性状,结果显示MB在S_1生境中最大,为(70.98±2.94)°,E生境(58.34±2.25)°和S_2生境(60.83±1.87)°显著小于S_1,且二者无显著差异(图1a)。ML也以S_1生境最高(4.51±0.10)mm,E生境最低(4.08±0.11)mm,S_2生境居中(4.25±0.12)mm(图1b)。MHL以S_1生境最高(0.90±0.06)mm,E生境次之(0.67±0.04)mm,S_2生境最低(0.54±0.03)mm(图1c)。UHL(分别为(0.93±0.08)、(0.84±0.06)、(1.00±0.07)mm)在3个生境中无显著差异(图1d)。PH以S_1生境最高(2.98±0.09)cm,E生境次之(2.70±0.12)cm,S_2生境最矮(2.63±0.09)cm(图1e)。PWH(分别为(5.92±0.12)、(3.86±0.25)、(4.44±0.28)mm)和PW(分别为(5.51±0.12)、(3.53±0.22)、(3.89±0.24)mm)在3个生境间的变化趋势与MB相同(图1f、g)。总体而言,毛尖紫萼藓MB、ML、PH、PWH和PW的最大值均出现在S_1生境中,MHL和UHL的最大值均出现在S_2生境中;MB、ML、UHL、PWH和PW的最小值均出现在E生境中,MHL的最小值在S_1生境中,PH的最小值在S_2生境中。

在S_1生境中,毛尖紫萼藓功能性状变异系数(CV)范围在0.132~0.552(表2),其中UHL变异系数最高(0.552),其与MHL及MB均属于中等程度变异,其他4个性状均属于弱变异(CV<0.25)。在E生境中,毛尖紫萼藓功能性状CV范围在0.178~0.436,其中UHL、PW、PWH、MHL及PH属于中等程度变异,MB和ML为弱变异。在S_2生境中,CV范围在0.184~0.469,UHL、MHL、PW及PWH属于中等程度变异,其余3个性状为弱变异。可见,无论何种微生境,毛尖长度的变异性均较高。

2.2　不同微生境毛尖紫萼藓茎叶微结构性状差异性

毛尖紫萼藓8个茎叶微结构性状中,SL分别为(0.41±0.04)、(0.41±0.003)、(0.38±0.02)mm,SW分别为(0.28±0.03)、(0.27±0.02)、(0.29±0.01)mm,SCD分别为(20.50±1.18)、(17.67±1.43)、(17.50±1.12)个/0.01 mm^2、CWS分别为(34.66±1.05)、(35.08±1.17)、(37.99±1.24)μm、TLM分别为(0.36±0.02)、(0.35±0.02)、(0.35±

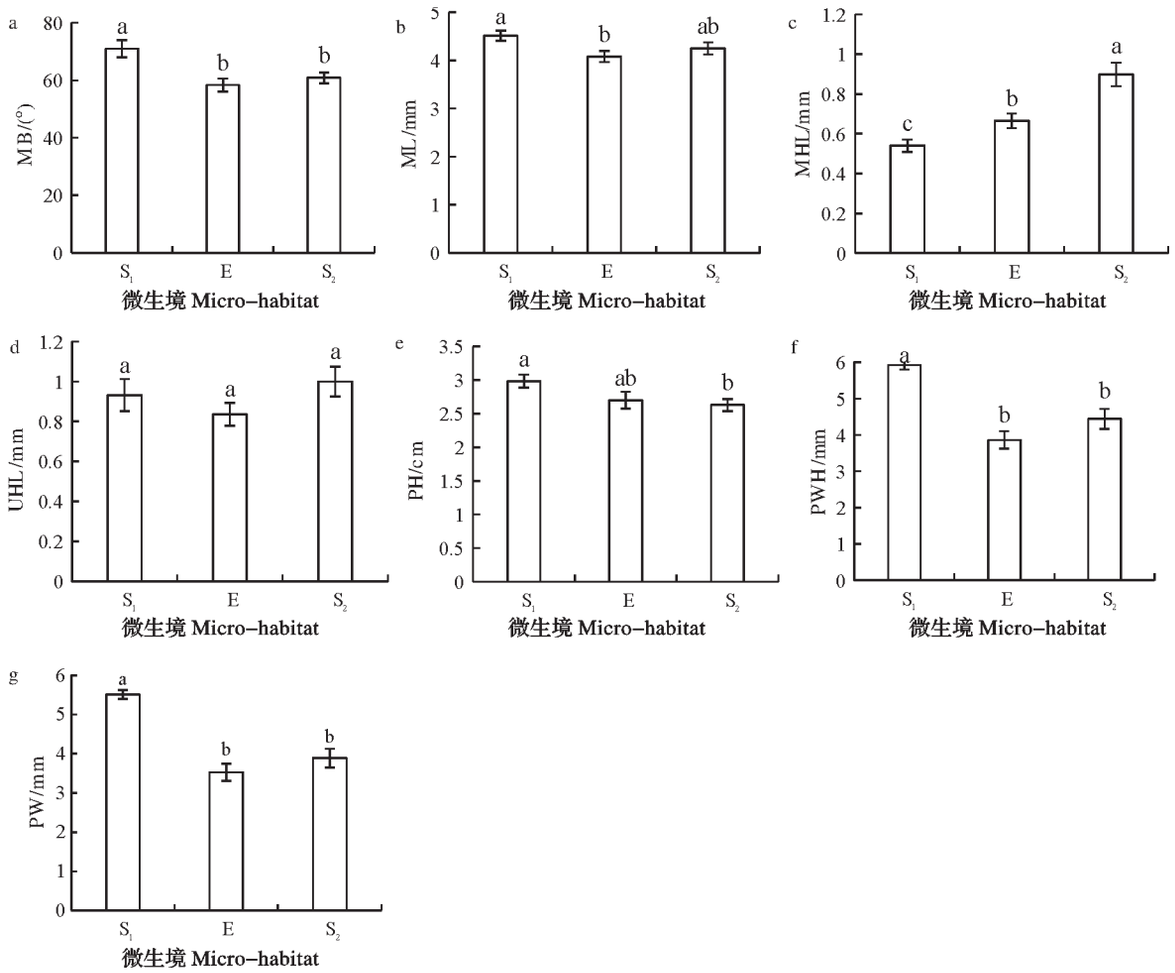


图 1　不同微生境毛尖紫萼藓单株性状的差异性

Fig.1　Differences in individual traits of *Grimmia pilifera* in different micro-habitats

表 2　不同微生境毛尖紫萼藓个体性状的变异系数

Tab.2　Coefficients of variation of individual traits of *Grimmia pilifera* in different micro-habitats

生境 Habitat	MB	ML	MHL	UHL	PH	PWH	PW
S_1	0.262	0.147	0.363	0.552	0.201	0.133	0.132
E	0.244	0.178	0.347	0.436	0.293	0.401	0.404
S_2	0.194	0.184	0.416	0.469	0.216	0.392	0.394

0.01)mm，在生境 S_1、E、S_2 中均无显著差异（图 2a~2e）。CLS 在 S_1 生境中最长（58.85±1.33）μm，E 生境中最短（55.15±1.24）μm，S_2 生境居中（55.70±1.08）μm。CLL 分别为（32.34±1.71），（26.10±1.55），（30.81±2.52）μm，CWL 分别为（18.46±1.29）、（13.81±1.01）、（16.37±1.85）μm 在 3 个生境间的变化趋势与 CLS 相同（图 2f~2h）。可见，在 3 个不同的微生境中，毛尖紫萼藓茎、叶微结构性状存在一定的差异性，且叶细胞差异表现更明显，叶细胞在 S_1 生境中最大，S_2 生境中次之，E 生境中最小。

在 S_1 生境中，毛尖紫萼藓茎叶微结构性状变异系数（CV）范围在 0.141~0.343（表 3）；在 E 生境中，毛尖紫萼藓茎叶微结构性状 CV 范围在 0.016~0.360；在 S_2 生境中，CV 范围在 0.084~0.554。在 3 种不同微生境中，CV 最大值均出现在叶细胞宽度这一性状中，在 S_1 生境中 CV 最小值出现在茎细胞密度这一性状中，E 生境出现在茎长这一性状中，S_2 生境出现在茎宽这一性状中。因此，叶细胞宽和叶细胞长均属于中等程度变异，而其他大部分性状均属于弱变异（CV<0.25）。

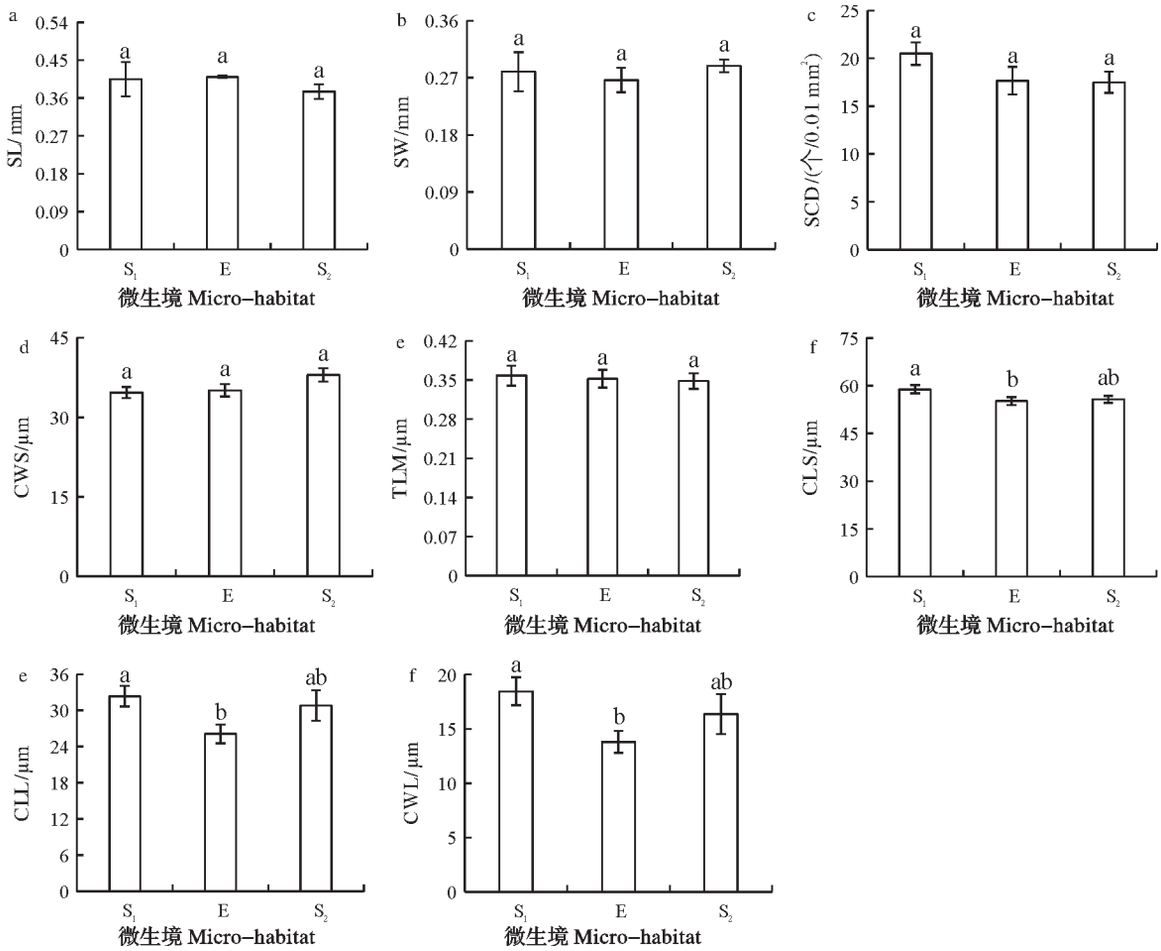


图2　不同微生境毛尖紫萼藓茎叶微结构性状的差异性

Fig.2　Differences in the microstructural traits of stems and leaves of *Grimmia pilifera* in different micro-habitats

表3　不同微生境毛尖紫萼藓茎叶微结构性状的变异系数

Tab.3　Coefficients of variation of microstructural traits of stems and leaves of *Grimmia pilifera* in different micro-habitats

生境 Habitat	SL	SW	SCD	CLS	CWS	TLM	CLL	CWL
S_1	0.247	0.270	0.141	0.157	0.210	0.246	0.258	0.343
E	0.016	0.179	0.198	0.155	0.231	0.221	0.291	0.360
S_2	0.114	0.084	0.156	0.134	0.225	0.197	0.401	0.554

2.3　不同微生境毛尖紫萼藓功能性状的协变特征

在 S_1 生境中,PCA 分析前 2 轴累积解释量为 67.85%。在 PCA 第一主成分中,MB、ML、UHL、PH、PWH、PW 和 SL 共 7 个性状的特征向量值均>0.5 且符号相同,说明这些功能性状的协变趋势相同(表 4);而 CWS、CLL 的特征向量绝对值>0.5,与上述 7 个性状的协变趋势相反。在 PCA 第二主成分中,MHL、PH、TLM、CWL 的特征向量值均>0.5 且符号相同,体现以上 4 个性状同向协变趋势;而 UHL、SW、CLS 的特征向量绝对值>0.5,与上述 4 个性状的协变趋势相反。

在 E 生境中,PCA 前 2 轴累积解释量为 73.88%。在第一主成分中,MB、ML、UHL、PH、PWH、PW、TLM 共 7 个性状的特征向量值均>0.5 且符号相同,即这些功能性状的协变趋势相同(表 4);而 MHL、SL、SW、CLS、CWL 的特征向量绝对绝对值>0.5,与上述 7 个性状的协变趋势相反。在 PCA 第二主成分中,SL 和 CLL 的特征向量值均>0.5 且符号相同,说明这 2 个功能性状的协变趋势相同;而 MB、SCD、CWS 的特征向量绝对值>0.5,与上述 2 个性状的协变趋势相反。

在S_2生境中，PCA前2轴累积解释量为61.25%。在第一主成分中，ML、PWH、PW、CLL、CWL共5个性状的特征向量值均>0.5且符号相同，表明这些功能性状的协变趋势相同（表4）；而SW、CLS、TLM特征向量绝对值>0.5，与上述5个性状的协变趋势相反。在PCA第二主成分中，PWH、PW、CLS、CWS、TLM共5个性状的特征向量值均>0.5且符号相同，说明这些功能性状的协变趋势相同；而MB、UHL、SCD特征向量绝对值>0.5，与上述5个性状的协变趋势相反。

以PCA第一主成分为例，3个生境中毛尖紫萼藓具有正的协变趋势的功能性状仅有3个是一致的（ML、PWH和PH），而与正协变趋势相反的性状无一相同，第二主成分也是如此。可见，不同微生境下毛尖紫萼藓15个形态结构性状间的协变特征不完全一致，且呈现较明显的分异特征。

表4 不同微生境下毛尖紫萼藓功能性状主成分分析特征向量

Tab.4 Eigenvalues in principal component analysis of functional traits of *Grimmia pilifera* in different micro-habitats

性状 Trait	S_1		E		S_2	
	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2
MB	**0.625**	0.469	**0.644**	−0.694	−0.237	−0.915
ML	**0.540**	0.226	**0.886**	−0.141	**0.777**	0.119
MHL	−0.064	**0.621**	−0.558	0.117	0.098	−0.131
UHL	**0.536**	−0.658	**0.814**	0.406	0.233	−0.679
PH	**0.518**	**0.727**	**0.805**	0.438	0.133	−0.401
PWH	**0.929**	0.204	**0.969**	0.142	**0.691**	**0.635**
PW	**0.923**	0.316	**0.972**	0.149	**0.695**	**0.661**
SL	**0.984**	−0.145	−0.527	**0.624**	−0.064	0.335
SW	0.200	−0.958	−0.846	−0.300	−0.559	−0.118
SCD	−0.234	0.353	−0.329	−0.568	−0.480	−0.574
CLS	0.408	−0.843	−0.649	−0.234	−0.798	**0.564**
CWS	−0.843	0.207	0.405	−0.776	0.126	**0.680**
TLM	0.404	**0.614**	**0.933**	−0.016	−0.592	**0.721**
CLL	−0.588	0.023	0.148	**0.749**	**0.903**	−0.276
CWL	−0.204	**0.881**	−0.807	0.462	**0.937**	−0.281

粗体表示具有正协变关系的性状，下划线表示与正协变趋势相反的性状。

Bold numbers indicated traits with positive covariation, while underscore numbers indicated traits with the opposite covariation trends.

3 讨论与结论

3.1 不同微生境对毛尖紫萼藓形态结构性状的影响

在不同生境下，由于土壤含水量、空气湿度、光照强度、营养状况等的差异，同一种植物在形态结构及生长方面会存在一定差异，以此来适应环境的胁迫。因此，植物会根据环境的不同进行资源优化配置，而植物形态结构和生长状况反过来又反映了其对环境胁迫适应能力的强弱[16]。毛尖紫萼藓生境S_1是在竹林边缘，呈开放式，乔灌层郁闭度相对较小，散射光较多，空气湿度较裸岩高；E生境为直接向阳的裸岩，光照强度最大、岩面温度最高，而空气湿度最低；生境S_2是在薜荔下，薜荔叶直接完全遮挡，光照强度最弱，但空气湿度相对最高。植物长期生存在某一环境中时，必然会形成适应环境的内部生理生化及外部形态结构的改变[17]。植物功能性状直接关系到植物体各种功能的发挥，进而表现在植物综合生长性能上。本研究中，毛尖紫萼藓在不同微生境中产生了明显的形态结构变异，其MB、CLL、PH、PW、CLS及CWL均以S_1荫蔽环境中最大、E裸岩生境最小，而毛尖长度在S2荫蔽生境最大，其他多个指标在S_1和S_2

之间无显著差异。很多藓类植物叶尖常具有突出的白色透明状毛尖结构,其可以反射入射的光线来减少水分蒸发,可以帮助植株吸收空气中的水分,因此毛尖长度的不同将在很大程度上影响植株水分获取。有研究表明,具毛状叶尖的垫丛状紫萼藓(*Grimmia pulvinata*)比不具此类结构的苔藓垫丛可以少失30%的水分[18]。而荒漠耐旱藓类齿肋赤藓叶片毛尖尽管只占植株质量的5%,但可以增加近25%的含水量[19]。顾名思义,毛尖紫萼藓便具有明显的叶片毛尖,这也是其能够适应极端干燥岩面的重要原因之一[20]。

前期对3种生境毛尖紫萼藓水分利用特征的研究表明,荫蔽生境毛尖紫萼藓拥有比向阳裸岩生境更高的内、外含水量,但向阳裸岩生境毛尖紫萼藓比荫蔽生境具有更强的脱水耐受性,这体现了不同微生境毛尖紫萼藓对水分吸收和保持的权衡策略[13],该结果与本研究中不同生境毛尖紫萼藓形态结构性状差异相印证。叶片张开角度可以增大受光面积[20],S_1生境毛尖紫萼藓叶倾角显著高于E和S_2,表明前者可能具有更高的光合效率。综合来看,在3种不同微生境下,毛尖紫萼藓形态结构性状所反映的生长性能可表现为:竹林开放式遮蔽生境S_1>薜荔完全遮蔽生境S_2>向阳裸岩生境E,该结果与不同微环境下荒漠耐旱藓类齿肋赤藓的生长状况相似,即灌丛遮荫条件下齿肋赤藓具有更好的综合生长性能[7-9]。由于多数苔藓植物喜阴,光照会影响某些藓类植物生长,适度遮荫会增加叶绿素含量而过度遮荫会降低其含量[21],进而影响藓类植物的光合速率,影响个体生长发育。因此,不同生活型藓类植物对微生境变化可能存在不同的响应,这也是藓类植物长期进化适应的表现。

3.2　不同微生境对毛尖紫萼藓形态结构性状的协变特征

不同微生境下毛尖紫萼藓的形态结构性状变异是表型可塑性的重要体现。在一定范围内,大多藓类植物的光合速率随组织含水量的增加而提高[22],这体现了水分固持、光合生理及形态结构性状之间的密切关系。无论何种生境,毛尖紫萼藓叶片毛尖及叶片细胞长和宽均具有较高的变异性,使其面对变化环境时能更灵活地作出调整,进而增强适应能力。当然,毛尖紫萼藓不仅具有特殊的形态结构特征来面对干旱高温胁迫,其自身也具有内在的调节、修复系统及多级功能性状权衡机制[12]。性状协变是生物由于遗传、功能以及发育过程中性状之间相互作用而协同变化或权衡的现象[23],它影响着植物对环境的功能反应[24]。不同的性状组合可以产生不同的性状协变格局,而不同的环境也可以产生不同的协变格局[25]。

本研究表明,不同生境中毛尖紫萼藓功能性状变异趋势不完全一致,但在S_1生境和向E生境中,毛尖紫萼藓MB、ML、UHL、PH、PWH、PW共6个性状间具有明显的协同性。然而,仅ML、PWH、PW这3个性状在3个生境表现出一致的协变格局,且茎叶微结构中有若干性状呈现出与单株性状相反的协变趋势,表明不同微生境下毛尖紫萼藓已经出现了明显的功能性状关系的分化。可见,由于不同性状的变异程度不同,这种相对稳定的表型性状与可塑性较高的表型性状的有机组合可以增强其环境适应能力。

总之,微生境对于毛尖紫萼藓各功能性状的影响不尽相同,其中S_1生境中藓类植物具有相对较好的生长性能(形态性状值相对较高)。各微生境下毛尖紫萼藓各功能性状均具有一定的可塑性和差异化的功能性状权衡关系,以维持植株在不同裸岩环境下的正常生存和繁衍。研究结果可为进一步探讨藓类植物这类特殊植物类群对不同微生境的响应与适应提供理论依据。

参考文献 References:

[1] 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[J].生态学报,2019,39(1):286-293.
LIU Y,ZHENG Y Y,AO Y Y.Niche and interspecific association of dominant bryophytes on different substrates[J].Acta ecologica Sinica,2019,39(1):286-293.

[2] 张天汉,代玉,王智慧,等.贵州关岭县喀斯特峰丛石漠区苔藓群落生态特征[J].中国岩溶,2014,33(2):192-200.
ZHANG T H,DAI Y,WANG Z H,et al.Ecological characteristic of bryophyte communities from karst peak cluster rock desertification in Guanling County,Guizhou[J].Carsologica Sinica,2014,33(2):192-200.

[3] 从春蕾,刘天雷,孔祥远,等.贵州普定喀斯特受损生态系统石生藓类植物区系及物种多样性研究[J].中国岩溶,2017,36(2):179-186.
CONG C L,LIU T L,KONG X Y,et al.Flora and species diversity of epilithic mosses on rock desertification in the Puding karst area[J].Carsologica Sinica,2017,36(2):179-186.

[4] 田维莉,孙守琴.苔藓植物生态功能研究新进展[J].生态学杂志,2011,30(6):1265-1269.
TIAN W L,SUN S Q.Ecological functions of bryophyte:recent research progress[J].Chinese journal of ecology,2011,30(6):1265-1269.

[5] 尹本丰,张元明.冻融过程对荒漠区不同微生境下齿肋赤藓渗透调节物含量和抗氧化酶活力的影响[J].植物生态学报,2015,39(5):517-529.
YIN B F,ZHANG Y M.Impacts of freeze-thaw processes on antioxidant activities and osmolyte contents of *Syntrichia caninervis* under different desert microhabitats[J].Chinese journal of plant ecology,2015,39(5):517-529.

[6] 庞嘉鹏,王智慧,张朝晖.喀斯特白云岩石漠化区域不同生境条件下苔藓植物群落特征及演替模式研究[J].生态科学,2018,37(3):59-66.
PANG J P,WANG Z H,ZHANG Z H.Characteristics of bryophyte communities and their successional patterns in different habitats from karst dolomite rocky desertification areas[J].Ecological science,2018,37(3):59-66.

[7] 李茜倩,尹本丰,张元明.不同微生境下齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)生理生化特性对不同季节的响应[J].生态学报,2018,38(6):2092-2100.
LI X Q,YIN B F,ZHANG Y M.The response of *Syntrichia caninervis* physiological and biochemical characteristics to different microhabitats and seasons[J].Acta ecologica Sinica,2018,38(6):2092-2100.

[8] 朱秉坚,尹本丰,张元明.不同微生境下齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)非结构性碳水化合物含量的季节动态[J].中国沙漠,2017,37(2):268-275.
ZHU B J,YIN B F,ZHANG Y M.Seasonal dynamics of nonstructural carbohydrates contents of *Syntrichia caninervis* among different microhabitats[J].Journal of desert research,2017,37(2):268-275.

[9] 许红梅,尹本丰,李进,等.采自不同微生境的齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)沙培植株生长与叶形态差异[J].中国沙漠,2015,35(2):373-379.
XU H M,YIN B F,LI J,et al.Comparison of growth and leaf morphological characters of sand-cultivated shoots of *Syntrichia caninervis* sampled from two different microhabitats[J].Journal of desert research,2015,35(2):373-379.

[10] LI M M,LI Y H,ZHAO J Y,et al.GpDSR7,a novel E3 ubiquitin ligase gene in *Grimmia pilifera* is involved intolerance to drought stress in Arabidopsis[J].Plos one,2016,11(5):e0155455.

[11] 沙伟,张梅娟,刘博,等.毛尖紫萼藓抗旱相关基因Gp-LEA的克隆与表达分析[J].西北植物学报,2013,33(9):1724-1730.
SHA W,ZHANG M J,LIU B,et al.Cloning and expression analysis of drought-tolerance related gene Gp-LEA in *Grimmia pilifera*[J].Acta botanica boreali-occidentalia Sinica,2013,33(9):1724-1730.

[12] 王曼,沙伟,张梅娟,等.高温胁迫对毛尖紫萼藓生理生化特性的影响[J].基因组学与应用生物学,2015,34(6):1290-1295.
WANG M,SHA W,ZHANG M J,et al.Effects of high temperature stress on the physiological and biochemical characteristics in *Grimmia pilifera*[J].Genomics and applied biology,2015,34(6):1290-1295.

[13] 邱东,张静,吴楠,等.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[J].植物研究,2021,41(2):180-190.
QIU D,ZHANG J,WU N,et al.Effects of micro-habitats on water retention and loss of a drought-tolerant saxicolous moss *Grimmia pilifera*[J].Bulletin of botanical research,2021,41(2):180-190.

[14] 乐也,王青,杨韫嘉,等.植物性状整合的不同软件PCA比较分析[J].中南林业科技大学学报,2015,35(9):59-64.
LE Y,WANG Q,YANG Y J,et al.Comparative analysis on plant traits by using two soft-wares of PCA method[J].Journal of central south university of forestry & technology,2015,35(9):59-64.

[15] ALONSO C,HERRERA C M.Patterns made of patterns:variation and covariation of leaf nutrient concentrations within and between populations of *Prunus mahaleb*[J].New phytologist,2001,150(3):629-640.

[16] 王艳莉,齐欣宇,杨昊天,等.不同生境下砂蓝刺头(*Echinops gmelini*)形态结构及生物量分配特征[J].中国沙漠,2018,38(4):756-764.
WANG Y L,QI X Y,YANG H T,et al.Morphological structure and biomass allocation of *Echinops gmelini* in different habitats[J].Journal of desert research,2018,38(4):756-764.

[17] 缪丽华,王莹莹,乔东东,等.香菇草匍匐茎及叶结构对不同水湿生境的生态适应性[J].湿地科学与管理,2018,14(3):45-49.
MIAO L H,WANG Y Y,QIAO D D,et al.Ecological adaptability of stolon and leaf anatomical structure of *Hydrocotyle vulgaris* to various water conditions[J].Wetland science & management,2018,14(3):45-49.

[18] PROCTOR M C F.Physiological ecology:water relation,light and temperature response,carbon balance[M].Berlin:Springer netherlands,1982:333-382.

[19] TAO Y,ZHANG Y M.Effects of leaf hair points of a desert moss on water retention and dew formation:implications for desiccation tolerance[J].Journal of plant research,2012,125(3):351-360.

[20] WU N,ZHANG Y M,DOWNING A,et al.Rapid adjustment of leaf angle explains how the desert moss,*Syntrichia caninervis*,copes with multiple resource limitations during rehydration[J].Functional plant biology,2014,41(2):168-177.

[21] 莫惠芝,骆华容,刘建华,等.不同光照条件对三种苔藓植物光合特性的影响[J].北方园艺,2018(15):85-91.
MO H Z,LUO H R,LIU J H,et al.Photosynthetic characteristics influence of three species bryophytes under different light intensities[J].Northern horticulture,2018(15):85-91.

[22] 吴玉环,黄国宏,高谦,等.苔藓植物对环境变化的响应及适应性研究进展[J].应用生态学报,2001,12(6):943-946.
WU Y H,HUANG G H,GAO Q,et al.Research advance in response and adaptation of bryophytes to environmental change[J].Chinese journal of applied ecology,2001,12(6):943-946.

[23] KLINGENBERG C P.Morphological integration and developmental modularity[J].Annual review of ecology,evolution,and systematics,2008,39:115-132.

[24] GIANOLI E,PALACIO-LOPEZ K.Phenotypic integration may constrain phenotypic plasticity in plants[J].Oikos,2009,118(12):1924-1928.

[25] GARCíA-VERDUGO C,GRANADO-YELA C,MANRIQUE E,et al.Phenotypic plasticity and integration across the canopy of Olea europaea subsp. guanchica(Oleaceae)in populations with different wind exposures[J].American journal of botany,2009,96(8):1454-1461.