

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2018.60775

李燕, 詹玲, 郭水良. 缺齿蓑藓(*Macromitrium gymnostomum*)的形态和遗传变异及其地理因素分析[J]. 植物科学学报, 2018, 36(6): 775~783Li Y, Zhan L, Guo SL. Genetic and morphological variation patterns of *Macromitrium gymnostomum* and their geographical backgrounds [J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(6): 775~783

缺齿蓑藓(*Macromitrium gymnostomum*)的形态和 遗传变异及其地理因素分析

李 燕, 詹 玲, 郭水良 *

(上海师范大学生命与环境科学学院, 上海 200234)

摘要: 缺齿蓑藓(*Macromitrium gymnostomum* Sull. & Lesq.)广布于我国东南部, 形态变异较大, 与近缘种关系模糊。为了正确鉴定缺齿蓑藓形态变异范围, 以及形态、遗传和地理因素三者的关系, 对缺齿蓑藓 11 个地理居群 106 个样本配子体的 13 个形态性状进行了测定。结果显示, 根据形态数据可将 106 份样本聚类成 8 个形态组。用 13 对 ISSR 引物获得了 150 个位点, 其中 148 个为多态位点, 多态位点百分率为 98.67%; Nei's 基因多样性在居群内占 62.22%, 在居群间占 37.78%; 居群间基因流(N_m)为 0.8235, 遗传分化指数(G_{st})为 0.3778。11 个地理居群的遗传距离在 0.0873~0.2363 之间, 平均为 0.1508。基于 148 个多态位点可将 106 份样本聚成 8 个遗传组。缺齿蓑藓的形态变异有一定的遗传背景($r = 0.159$, $n = 106$, $P < 0.2$), 地理因素对形态($r = 0.309$, $n = 106$, $P < 0.01$)和遗传($r = 0.251$, $n = 106$, $P < 0.01$)分化产生了极显著影响。

关键词: 缺齿蓑藓; 形态变异; 遗传多样性; 遗传分化; 地理因素中图分类号: Q949. 35⁺²

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)06-0775-09

Genetic and morphological variation patterns of *Macromitrium gymnostomum* and their geographical backgrounds

Li Yan, Zhan Lin, Guo Shui-Liang *

(College of Life and Environmental Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China)

Abstract: *Macromitrium gymnostomum* Sull. & Lesq. is widely distributed in southeastern China, with high morphological variation and confusion with allied species. To correctly define the morphological variation range of *M. gymnostomum* and the relationship among morphological patterns, genetics, and geographical factors, 13 morphological traits based on 106 samples from 11 populations of *M. gymnostomum* were determined. The 106 samples were preliminarily clustered into eight groups based on the 13 morphological traits. Using 13 pairs of ISSR primers, 150 ISSR bands were amplified, of which 148 (98.67%) were polymorphic. The intra-population genetic diversity accounted for 62.22%, whereas the inter-population value accounted for 37.78%. Gene flow existed among populations, with a N_m index of 0.8235 and a G_{st} of 0.3778. The genetic distance among the 11 geographical populations varied from 0.0873 to 0.2363, with an average of 0.1508. Based on information from the 148 loci, the 106 samples were clustered into eight groups. The morphological variations

收稿日期: 2018-04-28, 退修日期: 2018-06-09。

基金项目: 国家自然科学基金项目(30970184, 31370233, 31860162); 上海植物种质资源工程技术研究中心项目(S17DZ2252700)。This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (30970184, 31370233, 31860162), and Shanghai Engineering Research Centre of Plant Germplasm Resources (S17DZ2252700)。

作者简介: 李燕(1992-), 女, 硕士研究生, 研究方向为苔藓植物学(E-mail: 17353154115@163.com)。

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

of *M. gymnostomum* were genetically controlled to an extent ($r = 0.159$, $n = 106$, $P < 0.2$). Distinctive geographical influences on morphological ($r = 0.309$, $n = 106$, $P < 0.01$) and genetic differentiation ($r = 0.251$, $n = 106$, $P < 0.01$) were also found.

Key words: *Macromitrium gymnostomum*; Morphological variation; Genetic diversity; Genetic differentiation; Geographical factors

缺齿蓑藓(*Macromitrium gymnostomum* Sull. & Lesq.)为木灵藓科(Orthotrichaceae)蓑藓属(*Macromitrium*)植物。该物种主茎匍匐、侧枝短,枝叶中上部细胞近方形、密被多疣,细胞间界线模糊;下部和基部细胞光滑无疣,细胞壁直;孢蒴蒴口下皱缩,蒴口下有纵棱,蒴齿退化;蒴帽兜形,光滑无毛。主要分布于我国华东、华南和西南地区,在亚洲的日本、朝鲜半岛、中南半岛也有分布^[1]。

缺齿蓑藓种内形态变异较大, Thériot^[2] 和 Brotherus^[3] 分别报道了该种的两个变种 var. *brevisetum* Ther. 和 var. *robustum* Brotherus。另外, *Macromitrium rupestre* Mitt.^[4]、*Macromitrium brevituberculatum* Dixon 和 *Macromitrium robinsonii* R. S. Williams^[5]也先后被归并入缺齿蓑藓。为了鉴别缺齿蓑藓及其近缘种, 李丹丹等^[6]筛选出了鉴别缺齿蓑藓与近缘种的DNA条形码, 发现 *trnL-rps4*、*trnL-trnG-rps4*、*trnL-psbT-rps4*、*trnG-psbT-rps4* 和 *trnL-trnG-rps4-psbT* 等组合能较好地识别蓑藓属植物。

近年来, 我们先后在浙江和台湾等地采集到缺齿蓑藓11个地理居群的106份样本, 发现不同地理居群在叶形、叶尖和叶片细胞疣、蒴柄长短等有一定变异。为了进一步探讨缺齿蓑藓形态和遗传变异特点, 正确鉴定该物种的变异范围, 了解形态变异可能的遗传和地理因素, 我们对缺齿蓑藓的形态

和遗传式样及其与地理因素的关系进行了研究。

1 材料和方法

1.1 材料来源

我们先后在浙江天目山、大盘山、台州大神仙居、温州雁荡山、温州乌岩岭、温州龙湾潭、天台山、嵊泗列岛和台湾宜兰县、南投县、新北市等地, 采集到缺齿蓑藓11个地理居群(图1)的106份样本。11个居群的地理信息详见表1。从每个

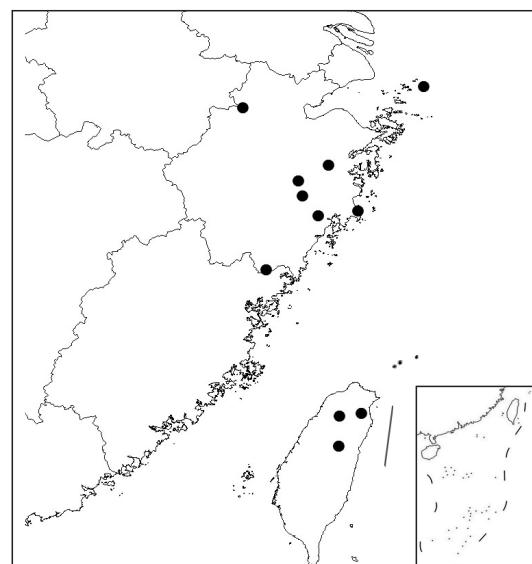


图1 缺齿蓑藓11个居群在中国东南地区分布示意图

Fig. 1 Locations of 11 populations of *Macromitrium gymnostomum* in southeastern China

表1 缺齿蓑藓11个居群采集地信息
Table 1 Collection localities of 11 populations of *M. gymnostomum*

居群 Population	地点(代号) Locality (Code)	经纬度 Latitude & longitude	样本数 Sample number
1	浙江天目山 Zhejiang, Tianmushan (T)	30.32°N, 119.51°E	12
2	浙江嵊泗列岛 Zhejiang, Shengsi Islands (SS)	30.72°N, 122.82°E	6
3	台湾宜兰县 Taiwan, Yilan County (Y)	24.72°N, 121.68°E	10
4	台湾南投县 Taiwan, Nantou County (NT)	24.12°N, 121.26°E	5
5	台湾新北市 Taiwan, New Taipei City (XB)	24.67°N, 121.28°E	8
6	浙江大盘山 Zhejiang, Dapanshan (DP)	28.98°N, 120.52°E	5
7	浙江大神仙居 Zhejiang, Dashenxianju Reserve (DSJ)	28.71°N, 120.60°E	6
8	浙江雁荡山 Zhejiang, Yandang Mts. Reserve (YD)	28.43°N, 121.61°E	12
9	浙江乌岩岭 Zhejiang, Wuyanling Reserve (WYL)	27.35°N, 119.93°E	20
10	浙江龙湾潭 Zhejiang, Longwantan (LWT)	28.34°N, 120.89°E	12
11	浙江天台山 Zhejiang, Tiantaishan (TT)	29.27°N, 121.08°E	10

地理居群中随机选取位于 4~9 个不同树干上的藓丛, 各树间的距离在 50 m 以上, 以避免重复取样。将各藓丛中分出的枝条作为不同个体, 放入装有变色硅胶的封口袋中, 带回实验室冷冻保存、备用。凭证标本保存于上海师范大学标本馆(SHNU)。

1.2 缺齿蓑藓形态观察及性状测量

主要观察缺齿蓑藓的枝叶形态和细胞性状, 并参照 Yu 等^[7]的方法进行测量。缺齿蓑藓配子体枝叶 13 个形态性状具体见表 2。

表 2 缺齿蓑藓配子体枝叶 13 个形态指标

Table 2 Thirteen morphological traits of *M. gymnostomum*

编号 Number	性状及赋值 Traits & assignment
C1	叶尖(急尖 2、钝尖 1、渐尖 0)
C2	叶长(mm)
C3	叶下部长宽比(mm)
C4	叶中部长宽比(mm)
C5	叶上部长宽比(mm)
C6	下部细胞长宽比(mm)
C7	下部细胞疣(光滑 0、微疣 1、多疣 2)
C8	中部细胞疣(光滑 0、微疣 1、多疣 2)
C9	上部细胞疣(光滑 0、微疣 1、多疣 2)
C10	基部细胞(光滑 0、微疣 1、多疣 2)
C11	叶下部 1/3 处中肋粗细(μm)
C12	中肋长短(几达尖 0、过尖 1、达尖 2)
C13	叶形(披针形 0、卵状披针形 1、椭圆状披针形 2)

1.3 DNA 提取、PCR 扩增和位点信息记录

采用植物 DNA 提取试剂盒(天根: Cat. DP305-2)提取基因组 DNA。从已公布的 100 条 ISSR 常用引物中选取退火温度在 50~55℃的引物(由上海生物工程有限公司合成)进行多态性引物筛选, 共筛选出条带清晰、重复性好、稳定性好的 13 对引物。

PCR 反应体系采用康为公司提供的 Mix 50 μL。扩增程序参考汪琛颖等^[8]的方法。扩增产物经含 EB 核酸染料的 2% 琼脂糖凝胶电泳(电压为 80 V)检测后, 应用全自动数码凝胶成像分析系统(Tanon 2500)进行观察、拍照。

按照凝胶电泳图谱同一位置有 DNA 条带记为 1, 无带记为 0, 建立一个 0/1 二元数据矩阵。

1.4 数据分析

以 106 份样本的 13 个形态性状为指标, 采用 Bray-Curtis 距离系数和离差平方和法聚类策略, 建立缺齿蓑藓的形态聚类图。原始数据用最大值标准化处理, 同时以平均形态性状为指标, 建立 11

个地理居群的形态距离系数矩阵。同时计算藓类枝叶的连续变量性状在 106 份样本间的变异系数。

采用 Popgene 1.32 软件计算缺齿蓑藓 11 个地理居群的遗传多样性参数, 获得多态位点百分率(PPB)、Nei's 基因多样性(H)以及各居群间的遗传分化系数(G_{st})和基因流(N_m)等。

基于 148 个多态位点有、无的二元数据矩阵, 采用 Jaccard 系数和离差平方和法策略, 对 106 份样本进行聚类分析。

基于 11 个居群的形态、遗传和地理距离系数矩阵, 运用 R 语言的 cor() 函数, 计算三者间的相关系数, 探讨形态、遗传分化间的关系及其可能的地理因素。

2 结果与分析

2.1 缺齿蓑藓形态性状分析

2.1.1 形态变异分析

缺齿蓑藓 106 份样本的 13 个形态性状见附表。106 份样本 6 个数量性状的变异情况见表 3。从表 3 可看出, 缺齿蓑藓 6 个数量性状在不同的样本间存在一定的变异, 变异程度在 18.01%~24.02%。6 个数量性状的变异系数从大到小依次为: 下部细胞长宽比、叶上部长宽比、叶长、叶下部长宽比、叶中部长宽比和中肋粗细。

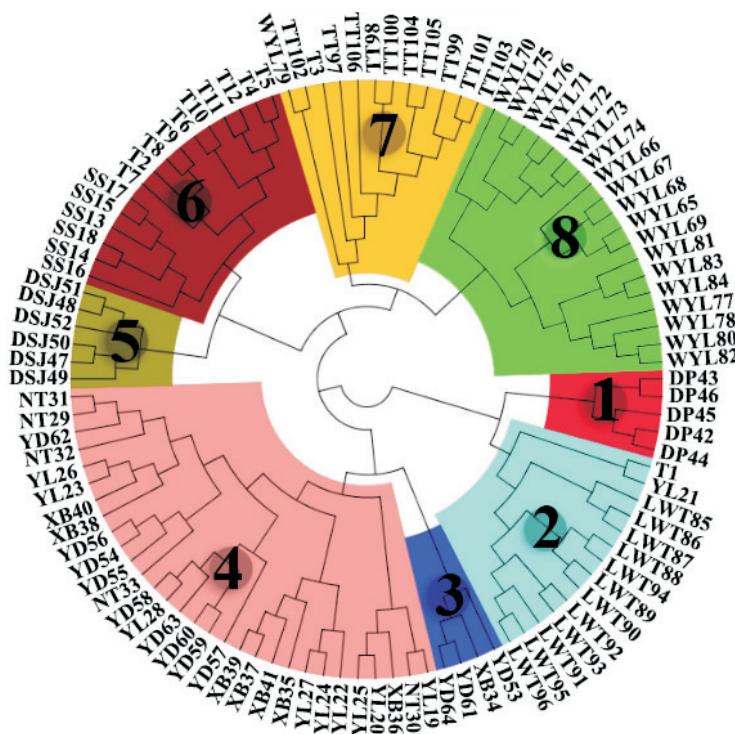
表 3 106 份缺齿蓑藓样本的数量性状指标统计

Table 3 Descriptive statistics of morphological traits of 106 *M. gymnostomum* specimens

叶片性状 Trait	最大值 Maximum	最小值 Minimum	均值 Average	变异系数 Coefficient of variation (%)
叶长 Length(mm)	3.48	1.68	2.38	19.48
叶下部长宽比 Length/width at lower part	3.00	1.04	1.70	18.96
叶中部长宽比 Length/width at middle lower	5.54	2.10	3.76	18.90
叶上部长宽比 Length/width at upper part	4.28	1.45	2.63	20.88
下部细胞长宽比 Cell length/width at lower part	4.00	1.29	2.30	24.02
中肋粗细 Costa thickness(μm)	55.83	25.40	41.13	18.01

2.1.2 形态性状的聚类分析

基于 13 个形态数据的聚类分析, 将 106 份样本分成了 8 个组(图 2, 表 4)。方差分析表明, 除



图中代号分别表示 11 个居群的 106 份样本, 采集地点见表 4; 图中同一背景色表示一个聚类组。下同。
Code numbers in the figure represent 106 samples of 11 populations, with collection locations shown in Table 4; Same background color represents a cluster group. Same below.

图 2 基于 13 个形态性状将缺齿蓑藓 106 份样本聚成 8 组
Fig. 2 Clustering dendrogram of 106 samples based on 13 morphological features

表 4 缺齿蓑藓 8 个聚类群的地理来源和性状特征
Table 4 Morphological features and geographic localities of eight populations of *M. gymnostomum*

居群 Population	采集地(样本数) Locality (Sample number)	样本 Specimen	形态描述 Morphological description
1	浙江大盘山(5)	DP42~DP46	叶尖渐尖, 叶片细长
2	龙湾潭(12); 西天目山(1); 台湾宜兰(1)	LWT85~LWT96; T1; YL21	叶先端渐尖, 叶狭长, 下部细胞偏狭, 中上部细胞疣极明显
3	雁荡山(3); 台湾新北市(1)	YD53、YD61、YD64; XB34	叶片明显偏短, 叶形较宽阔, 上部细胞疣不强烈
4	台湾南投县(5); 台湾新北市(7); 雁荡山(9); 台湾宜兰县(9)	NT29~NT33; XB35~XB41; YD54~YD60, YD62~YD63; YL19~YL20, YL22~YL28	叶片中等长度, 叶形较狭窄, 中部细胞的疣不明显, 中肋较短
5	浙江大神仙居(6)	DSJ47~DSJ52	叶片偏短, 叶形较宽阔, 中部和上部疣比较发达
6	浙江嵊泗(6); 浙江西天目山(10)	SS13~SS18; T10~T12, T2, T4~T9	嵊泗居群的枝叶偏短, 叶片上部和中部明显偏窄, 基部细胞微疣, 不同于天目山样本
7	浙江天台山(10); 西天目山(1); 浙江乌岩岭(1)	TT97~TT106; T3; WYL79	叶片偏短, 叶片狭窄, 叶先端钝尖, 中上部疣发达
8	浙江乌岩岭(19)	WYL65~WYL78, WYL80~WYL84	叶较长而偏狭, 中上部尤其长而狭, 叶先端渐尖

中肋长度外的 12 个性状均存在组间极显著差异 ($P < 0.001$), 同时与地理来源有较强对应性。

由表 4 可看出, 基于 13 个形态指标划分的缺齿蓑藓 8 个聚类群枝叶均为长条形, 先端渐尖至锐尖, 少数钝尖, 枝叶中上部疣发达, 基部光滑无疣。但方差分析结果显示, 各聚类群在叶片长度、叶形、上中部细胞疣的发达程度、基部细

胞是否微疣、中肋是否突出叶尖等方面存在明显分化 ($P < 0.01$)。

2.2 缺齿蓑藓 ISSR-PCR 扩增结果

利用筛选出的 13 对引物, 对缺齿蓑藓 11 个居群 106 份样品进行 PCR 扩增, 获得了 150 个位点, 其中 148 个为多态位点。11 个居群的多态位点百分率为 45.95% ~ 81.08%, 其中最高的是浙

江温州乌岩岭居群, 最低的是浙江金华大盘山居群, 物种总多态位点百分率为 98.67%。

2.3 缺齿蓑藓遗传多样性及分化

11个居群 Nei's 基因多样性 (H) 为 0.1435 ~ 0.2542, 其中 Nei's 基因多样性最高的是浙江温州雁荡山居群, 最低的是浙江天台山居群。居群内 Nei's 基因多样性为 0.1925, 居群总的 Nei's 基因多样性为 0.3094。遗传分化系数 (G_{st}) 为 0.3778, 表明 37.78% 的遗传变异存在于居群间、62.22% 的遗传变异存在于居群内。

2.4 居群间的遗传距离及聚类分析

缺齿蓑藓 11 个地理居群的遗传距离在 0.0873 ~ 0.2363 之间, 平均为 0.1508。浙江天目山居群和浙江温州乌岩岭居群遗传距离最小, 浙江嵊泗列岛居群和台湾南投县居群的遗传距离最大。

基于 148 个多态位点对 106 份样本的聚类结果显示(图 3), 106 个样本被聚成 8 组, 分别为浙江天台山居群、龙湾潭居群、乌岩岭景区路居群、台湾宜兰县-南投县-新北市-浙江大盘山居群、浙江台州大神仙居居群、温州雁荡山居群-乌岩岭飞天瀑居群、天目山居群和嵊泗-宜兰县居群。

2.5 形态、遗传及其与地理因素的关系

计算形态、遗传和地理 3 个距离系数矩阵间的相关性发现, 缺齿蓑藓的形态变异有一定的遗传背景 ($r = 0.159, n = 106, P < 0.2$), 地理因素对形态分化 ($r = 0.309, n = 106, P < 0.01$) 和遗传分化 ($r = 0.251, n = 106, P < 0.01$) 均产生了极显著影响。

3 讨论

3.1 缺齿蓑藓的形态变异

吴鹏程等^[1]对缺齿蓑藓枝叶的描述是: 1.3 ~ 2.0 mm、宽 0.2~0.3 mm, 龙骨状, 锐尖或渐尖, 叶片上部和中部细胞不透明, 基部细胞平滑。我们基于 11 个地理居群 106 份标本的统计发现, 缺齿蓑藓枝叶为椭圆状披针形、披针形至线状披针形, 长 1.68~3.48 mm、宽 0.2~0.5 mm; 叶片先端钝尖、锐尖、渐尖至狭渐尖; 显微镜下中上部常有不规则暗黑色斑块, 细胞多疣, 细胞界限模糊; 由中部向基细胞疣变少变弱, 叶基细胞光滑无疣, 偶有微疣(嵊泗列岛居群)。标本检测发现, 采自海岛的群体常有棕色杆状多细胞芽孢。

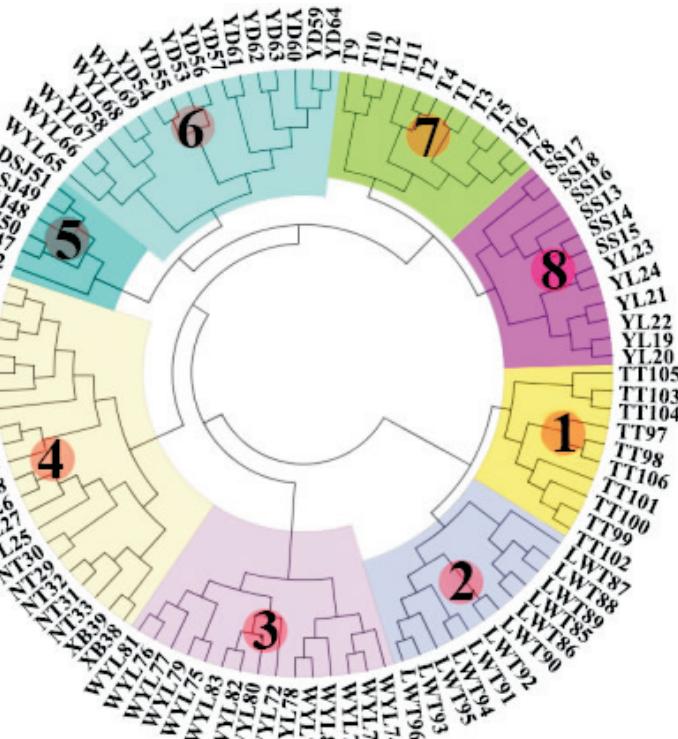


图 3 基于 ISSR 数据应用 Jaccard 系数和组平均法策略对 106 份样本的聚类图

Fig. 3 Clustering dendrogram of 106 samples based on ISSR data using Jaccard coefficient and UPGMA

蓑藓属植物的不少种类形态变异强烈, 郭水良等^[9]基于RAPD数据探讨了中华蓑藓(*Macromitrium cavaleriei* Card. & Thér.)的形态变异及其遗传基础。同样在没有孢子体的情况下, 缺齿蓑藓和中华蓑藓中有些中上部多疣、基部细胞无疣或微疣的标本容易混淆。但是, 光镜下缺齿蓑藓中上部细胞界线模糊、疣更为强烈, 并有不规则暗黑色斑块, 叶片基部近中肋细胞与周围细胞无明显分化; 而中华蓑藓叶片基部近中肋细胞常常变大而透明, 形成“cancellina”状的细胞群。

3.2 缺齿蓑藓的遗传多样性和分化

Spagnuolo等^[10]和Shaw等^[11]的研究均显示, 苔藓植物具有较高的遗传多样性。本研究中, 缺齿蓑藓的遗传多样性为 $H_t = 0.3094$ 、 $H_s = 0.1925$, 低于鼠尾藓(*Myuroclada maximowiczii*) ($H_t = 0.3326$, $H_s = 0.2228$)^[12], 但明显高于尖叶拟船叶藓(*Dolichomitriopsis diversiformis*) ($H_t = 0.2223$, $H_s = 0.0813$)^[13]、狭叶小羽藓(*Haplocladum angustifolium*) ($H_t = 0.2682$)^[14]、狭边大叶藓(*Rhodobryum ontariense*) ($H_t = 0.2184$, $H_s = 0.1529$)^[8]、东亚砂藓(*Racomitrium canescens*) ($H_t = 0.2510$, $H_s = 0.1686$)和毛尖紫萼藓(*Grimmia pilifera*) ($H_t = 0.2833$, $H_s = 0.1490$)^[15], 说明缺齿蓑藓具有较高的遗传多样性。

植物遗传分化在大地理分布和微生境水平上都能发生, 对不同小生境的适应会导致居群间遗传结构的差异^[16]。由于苔藓植物种类差异、样本来源的地理范围不同以及微生境的差异, 导致不同苔藓植物在居群间和居群内遗传多样性特点的不同。例如: 李倩影^[17]、孙鹏雁^[18]和魏青永等^[19]研究发现, 小羽藓属(*Haplocladum*)、节茎曲柄藓(*Campylopus umbellatus*)和卷叶凤尾藓(*Fissidens dubius*)居群间的变异大于居群内。但本研究发现, 仅37.78%的遗传变异存在于居群间, 而高达62.22%的遗传变异存在于居群内, 这与狭边大叶藓(*Rhodobryum ontariense*)的情况相似^[8]。缺齿蓑藓较高的基因流($N_m = 0.8235$)表明, 居群间遗传变异小、遗传多样性较低; 同一居群内常常因附生阔叶树种、树龄不同, 树皮含水量以及采集部位等微生境的异质性使得居群内缺齿蓑藓遗传变异增大, 其遗传多样性较高。

3.3 缺齿蓑藓形态变异、遗传分化及其与地理因素的相关性

汪琛颖等^[8]研究发现, 狹边大叶藓遗传分化与地理距离的相关性不强($P = 0.980$), 但是, 王莹莹^[20]研究发现, 东亚小金发藓(*Pogonatum inflexum*)的遗传分化明显受地理因素的影响($P < 0.05$)。石蕾^[21]研究发现, 大灰藓8个形态性状的变异与遗传背景($P < 0.5$)和地理距离($P > 0.5$)均不对应, 但遗传分化一定程度上却受地理背景影响($P < 0.2$)。本研究结果表明, 缺齿蓑藓不同居群的形态和遗传分化受地理因素的影响显著($P < 0.01$)。虽然地理因素的差异导致了遗传和形态上的分化, 但是各居群内不同个体有可能对局部小生境的适应产生了形态上可塑性变化, 使形态与遗传分化的对应性并不明显。

参考文献:

- [1] 吴鹏程, 贾渝. 中国苔藓志: 第5卷[M]. 北京: 科学出版社, 2011: 86–99.
- [2] Wu PC, Jia Y. Flora Bryophytorum Sinicorum: Vol. 5[M]. Beijing: Science Press, 2011: 86–99.
- [3] Potier de la Varde R. Recoltes bryologiques en Afrique Equatoriale Francaise [J]. Ann Cryptog Exot, 1932, 5: 53–67.
- [4] Brotherus VF. Musci novi Japonici [J]. Öfvers Finska Vetensk.-Soc Förh, 1919–1920, 62A(9): 1–55.
- [5] Mitten W. On some species of Musci and Hepaticae, additional to the floras of Japan and the coast of China [J]. J Proc Linn Soc Bot, 1864, 8: 148–162.
- [6] Guo SL, Cao T, Tan BC, Song GY. Taxonomic notes on Asian species of Orthotrichaceae (Bryopsida): *Macromitrium* with gymnostomous capsules [J]. Gard Bull Singapore, 2007, 58(2): 155–178.
- [7] 李丹丹, 郭水良, 于晶, 李莎, 曹同. 基于4个叶绿体基因识别蓑藓属(*Macromitrium*)植物的可行性研究[J]. 植物科学学报, 2013, 31(1): 23–33.
- [8] Li DD, Guo SL, Yu J, Li S, Cao T. Feasibility study on the Identification of genus *Macromitrium* based on four chloroplast genes [J]. Plant Science Journal, 2013, 31(1): 23–33.
- [9] Yu J, Guo SL, Ma YH, Cao T. Taxonomic and morphometric comments on *Macromitrium tosae* Besch. (Orthotrichaceae), with its four new synonyms [J]. Bryologist, 2012, 115(3): 388–401.
- [10] 汪琛颖, 赵建成. 狹边大叶藓(*Rhodobryum ontariense*)遗传多样性的ISSR分析[J]. 贵州师范大学学报: 自然科学版, 2010, 28(4): 33–40.

- Wang CY, Zhao JC. Genetic diversity in a medicinal plant species: *Rhodobryum ontariense* (Bryaceae), detected by ISSR[J]. *Journal of Guizhou Normal University: Natural Sciences*, 2010, 28(4): 33–40.
- [9] 郭水良, 郑园园, 娄玉霞, 沈蕾. 基于 RAPD 数据探讨中华蓑藓(*Macromitrium cavaleriei* Card. & Thér.)形态变异的遗传基础[J]. 植物科学学报, 2011, 29(3): 312–318.
- Guo SL, Zhen YY, Lou YX, Shen L. Genetic background of morphological variation in *Macromitrium cavaleriei* Card. & Thér. based on RAPD[J]. *Plant Science Journal*, 2011, 29(3): 312–318.
- [10] Spagnuolo V, Terracciano S, Cobianchi RC. Taxonomy of the *Hypnum cupressiforme* complex in Italy based on ITS and *trnL* sequences and ISSR markers[J]. *Trans British Bryolog Society*, 2013, 30(4): 283–289.
- [11] Shaw AJ, Andrus RE, Shaw B. *Sphagnum beringiense* sp. nov. (Bryophyta) from Arctic Alaska, based on morphological and molecular data[J]. *Syst Bot*, 2008, 33(3): 469–477.
- [12] 刘丽, 朱永青, 王幼芳. 鼠尾藓不同居群间形态及 RAPD 分析[J]. 云南植物研究, 2006, 28(6): 570–574.
- Liu L, Zhu YQ, Wang YF. Morphological and RAPD analyses of different *Myuroclada maxlowiczii* (Brachytheciaceae) populations[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2006, 28(6): 570–574.
- [13] 李朝阳, 李菁, 田向荣, 姜业芳, 陈军. 梵净山尖叶拟船叶藓的遗传多样性分析[J]. 云南植物研究, 2008, 30(2): 168–172.
- Li ZY, Li J, Tian XR, Jiang YF, Chen J. Analysis on genetic diversity of *Dolichomitriopsis diversiformis* (Lembophyllaceae) in Fanjing Mountain [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2008, 30(2): 168–172.
- [14] 李倩影, 曹同, 于晶, 俞鹰浩. 不同种群狭叶小羽藓(*Haplocladium angustifolium*)重金属含量及遗传多样性[J]. 上海师范大学学报: 自然科学版, 2010, 39(2): 194–199.
- Li QY, Cao T, Yu J, Yu YH. Genetic diversity and heavy metal contents of different populations of the moss *Haplocladium angustifolium* [J]. *Journal of Shanghai Normal University: Natural Sciences*, 2010, 39(2): 194–199.
- [15] 张晗, 高永超, 沙伟, 李汝玉, 戴双. 紫萼藓科植物 DNA 提取及遗传多样性的分析[J]. 山东农业科学, 2006(1): 7–9.
- Zhang H, Gao YC, Sha W, Li RY, Dai S. Study of DNA extraction and genetic diversity in Grimmiaceae [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2006(1): 7–9.
- [16] 戴智慧, 龙骏, 俞雷民, 倪穗. 宁波地区野生换锦花遗传多样性的 ISSR 分析[J]. 核农学报, 2016, 30(10): 1898–1905.
- Dai ZH, Long J, Yu LM, Ni S. Genetic diversity of wide *Lycoris sprengeri* populations from different habitats of Ningbo based on ISSR analysis[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2016, 30(10): 1898–1905.
- [17] 李倩影. 小羽藓属(*Haplocladium*)植物遗传多样性及其与环境因子关系分析[D]. 上海: 上海师范大学, 2010: 41–42.
- Li QY. Genetic biodiversity of moss genus *Haplocladium* and its relationship with the environmental factors [D]. Shanghai: Shanghai Normal University, 2010: 41–42.
- [18] 孙鹏雁. 中国曲柄藓属(*Campylopus*)植物的形态与系统学研究[D]. 上海: 上海师范大学, 2015: 66.
- Sun PY. A morphological and phylogenetic study on *Campylopus* of China [D]. Shanghai: Shanghai Normal University, 2015: 66.
- [19] 魏青永, 郭水良, 曹同, 于晶. 基于 ISSR 数据探讨卷叶凤尾藓(*Fissidens dubius* P. Beauv.)遗传多样性[J]. 植物科学学报, 2016, 34(2): 238–245.
- Wei QY, Guo SL, Cao T, Yu J. Genetic diversity of *Fissidens dubius* P. Beauv. based on ISSR data[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(2): 238–245.
- [20] 王莹莹. 浙江千岛湖生境片断化对苔藓植物物种及遗传多样性的影响[D]. 上海: 华东师范大学, 2011: 36.
- Wang YY. Effects of habitat fragmentation on bryophytes richness and genetic diversity in Thousand — Island Lake region, Zhejiang [D]. Shanghai: East China Normal University, 2011: 36.
- [21] 石蕾. R 语言在藓类形态与遗传变异研究中的应用——以大灰藓为例[D]. 上海: 上海师范大学, 2015: 47.
- Shi L. Application of R in studies of morphological and genetic variation of plant populations — A case of *Hypnum plumaeforme* Wilson [D]. Shanghai: Shanghai Normal University, 2015: 47.

附表：缺齿蓑藓 106 份样本的 13 个形态性状指标
Supplementary Table: Morphological traits of 106 *M. gymnostomum* specimens

样本	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12	C13
T1	0	0	2.175	1.571	3.655	1.571	3.560	2	2	0	1	38.046	2
T2	1	2	1.800	1.620	3.455	1.985	2.500	2	2	0	1	36.593	2
T3	0	2	1.808	1.825	3.500	2.010	3.670	2	2	0	1	37.494	2
T4	1	2	1.841	1.507	3.550	1.467	1.660	2	2	0	1	25.390	2
T5	1	2	1.789	1.942	3.671	1.653	1.750	2	2	0	1	37.502	2
T6	1	2	1.785	1.959	3.714	3.955	2.000	2	2	0	1	32.479	2
T7	1	2	1.845	1.402	3.420	2.440	3.670	2	2	0	1	31.850	2
T8	1	2	1.792	1.912	3.615	2.000	2.500	2	2	0	1	32.504	2
T9	1	2	1.808	1.820	3.695	2.100	2.330	2	2	0	1	31.637	2
T10	1	2	1.850	1.411	3.520	3.330	2.000	2	2	0	1	35.828	2
T11	1	2	1.845	1.438	3.555	2.280	1.500	2	2	0	1	32.513	2
T12	1	2	1.867	1.409	3.500	2.817	1.520	2	2	0	1	30.838	2
SS13	1	2	1.958	1.135	2.223	2.200	2.010	2	2	1	1	31.263	2
SS14	1	2	1.900	1.071	2.498	1.448	2.260	2	2	1	1	37.502	2
SS15	1	2	1.989	1.167	2.420	2.280	2.120	2	2	1	1	31.629	2
SS16	0	2	2.000	1.221	2.602	2.633	2.220	2	2	1	1	30.821	2
SS17	1	2	1.959	1.185	2.330	2.020	2.110	2	2	1	1	32.487	2
SS18	1	2	1.875	1.044	3.000	1.576	1.400	2	2	1	1	32.496	2
YL19	0	2	2.608	2.067	4.497	2.681	2.980	2	2	1	0	42.500	0
YL20	0	1	2.125	1.667	3.688	2.833	1.940	2	2	0	0	40.001	0
YL21	0	0	2.250	1.787	3.487	2.788	1.770	2	1	0	1	49.997	2
YL22	0	2	2.082	1.791	4.198	2.616	2.556	2	1	0	1	35.751	2
YL23	0	2	2.092	2.067	4.694	2.978	1.680	2	1	0	0	43.257	2
YL24	0	2	2.375	1.677	3.567	2.677	2.230	2	1	0	1	49.997	2
YL25	0	2	2.600	1.722	3.500	2.500	2.445	2	1	0	0	42.500	0
YL26	0	2	2.150	1.687	4.215	2.725	1.987	2	1	0	0	42.500	2
YL27	0	2	2.400	1.570	3.625	2.550	2.887	2	1	0	0	41.013	2
YL28	0	2	2.533	1.560	3.586	2.186	2.460	2	1	0	0	51.672	2
NT29	0	2	2.375	2.197	3.947	2.725	2.282	2	1	0	0	35.003	2
NT30	0	2	2.250	2.185	4.224	2.420	2.267	2	1	1	0	37.502	2
NT31	0	2	2.383	2.213	4.491	3.250	2.276	2	1	0	0	38.327	2
NT32	0	2	2.125	2.089	4.450	3.067	2.167	2	2	0	0	38.327	2
NT33	0	1	2.142	1.906	3.946	2.406	2.167	2	1	0	0	39.177	2
XB34	2	1	1.817	1.632	2.962	1.767	1.290	2	1	0	0	55.752	0
XB35	0	2	2.208	1.917	4.115	2.667	1.573	2	0	0	1	44.175	2
XB36	0	2	2.379	1.923	3.955	2.750	1.470	2	0	0	1	55.250	0
XB37	0	2	2.438	1.930	3.890	2.667	1.310	2	1	0	1	53.550	2
XB38	0	2	2.542	1.923	4.082	2.978	1.310	2	1	0	0	55.004	2
XB39	0	2	2.248	1.900	4.000	2.950	1.367	2	1	0	1	55.250	2
XB40	0	2	2.175	1.850	3.920	2.500	1.445	2	1	0	0	46.750	2
XB41	0	2	2.513	2.000	4.010	3.000	1.500	2	1	0	1	44.999	2
DP42	1	0	2.133	1.575	3.807	2.442	2.260	2	2	0	0	43.325	2
DP43	1	0	2.250	2.215	3.080	2.750	2.160	2	2	0	0	42.500	2
DP44	1	0	2.150	1.538	2.923	2.000	2.220	2	2	0	0	42.687	2
DP45	1	0	3.000	1.571	3.830	2.200	2.330	2	2	0	0	43.350	2
DP46	1	0	3.125	2.458	4.284	2.694	2.130	2	2	0	0	44.175	2
DSJ47	0	2	1.883	1.331	2.297	2.500	2.160	2	2	0	0	32.122	2
DSJ48	0	2	1.875	1.200	2.390	2.399	2.000	2	2	0	0	31.272	2
DSJ49	0	2	1.958	1.221	2.420	2.633	2.220	2	2	0	0	31.629	2
DSJ50	0	2	1.950	1.299	2.400	2.430	2.190	2	2	0	0	31.153	2
DSJ51	0	2	1.873	1.201	2.398	2.240	2.200	2	2	0	0	31.408	2
DSJ52	0	2	1.919	1.198	2.100	2.330	2.230	2	2	0	0	30.575	2
YD53	2	1	1.875	1.650	3.670	1.970	2.200	0	0	0	0	44.175	2

续附表

样本	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12	C13
YD54	0	2	1.788	1.670	4.320	1.870	2.190	2	1	0	0	37.502	2
YD55	0	2	2.042	1.740	4.550	2.010	2.290	2	1	0	0	30.821	2
YD56	0	2	1.875	1.650	3.975	1.972	2.090	2	1	0	0	38.250	2
YD57	0	2	2.750	1.610	3.200	1.960	2.290	2	1	0	0	39.177	2
YD58	0	2	2.550	1.500	3.395	2.000	2.390	2	1	0	0	51.000	2
YD59	0	2	2.503	1.470	3.670	2.000	2.230	2	1	0	0	48.833	2
YD60	0	2	2.454	1.520	3.850	1.980	2.330	2	1	0	0	48.170	2
YD61	2	2	2.438	1.397	2.790	2.000	1.970	2	1	0	0	50.150	2
YD62	0	2	3.475	1.830	4.480	3.200	2.330	2	1	0	0	43.325	2
YD63	0	2	2.575	1.580	3.420	2.320	2.410	2	1	0	0	48.323	2
YD64	2	2	2.450	1.490	2.780	2.070	2.110	2	2	0	0	55.828	2
WYL65	0	2	2.850	2.369	5.040	3.527	3.330	2	2	0	1	40.826	2
WYL66	0	2	2.750	3.000	4.920	3.205	4.000	2	2	0	1	37.400	2
WYL67	0	2	2.775	2.308	4.310	3.280	3.000	2	2	0	1	42.500	2
WYL68	0	2	2.813	2.220	3.800	3.099	3.000	2	2	0	1	42.500	2
WYL69	0	2	2.725	2.000	5.000	3.467	3.330	2	2	0	1	42.500	2
WYL70	0	2	2.792	1.937	4.770	3.367	2.204	2	2	0	2	40.826	2
WYL71	0	2	2.625	2.000	4.500	3.450	1.789	2	2	0	1	39.670	2
WYL72	0	2	2.650	1.967	4.667	3.278	1.667	2	2	0	1	38.250	2
WYL73	0	2	2.750	1.867	4.310	3.350	1.889	2	2	0	1	40.001	2
WYL74	0	2	2.825	1.867	4.889	3.250	1.755	2	2	0	1	40.800	2
WYL75	0	2	2.583	1.857	5.545	3.250	1.778	2	2	0	1	40.001	2
WYL76	0	2	2.600	1.875	5.150	3.205	1.650	2	2	0	1	37.502	2
WYL77	0	2	2.725	1.937	4.000	2.690	3.170	2	2	0	1	41.829	2
WYL78	0	2	2.675	1.667	3.770	2.910	3.500	2	2	0	1	42.245	2
WYL79	0	2	2.650	1.875	3.710	2.890	2.000	2	2	0	1	41.251	2
WYL80	0	2	2.750	1.667	3.697	2.750	3.000	2	2	0	1	42.203	2
WYL81	0	2	2.825	1.500	3.724	2.710	3.220	2	2	0	1	42.500	2
WYL82	0	2	2.550	1.662	3.770	2.875	3.000	2	2	0	1	40.001	2
WYL83	0	2	2.600	1.470	3.710	2.800	3.330	2	2	0	1	42.500	2
WYL84	0	2	2.583	1.490	3.710	2.725	3.170	2	2	0	1	41.676	2
LWT85	1	0	2.583	2.035	5.020	4.000	2.500	2	2	0	1	39.177	2
LWT86	1	0	3.125	1.665	4.110	4.280	2.330	2	2	0	1	54.995	2
LWT87	1	0	3.050	1.417	3.890	4.140	2.330	2	2	0	1	52.496	2
LWT88	1	0	3.025	1.760	3.410	2.460	2.000	2	2	0	1	49.997	2
LWT89	1	0	3.000	1.148	2.860	2.430	2.670	2	2	0	1	51.230	2
LWT90	1	0	3.100	1.288	2.980	2.830	2.000	2	2	0	1	52.496	2
LWT91	1	0	3.125	1.833	4.182	2.921	2.500	2	2	0	1	52.233	2
LWT92	1	0	3.050	1.455	4.600	2.910	2.350	2	2	0	1	52.700	2
LWT93	1	0	3.000	1.420	4.500	2.890	2.600	2	2	0	1	52.420	2
LWT94	1	0	3.250	1.760	4.670	2.790	2.000	2	2	0	1	50.958	2
LWT95	1	0	3.025	1.665	4.250	3.000	2.833	2	2	0	1	51.000	2
LWT96	1	0	3.408	1.648	4.360	3.060	2.815	2	2	0	1	53.329	2
TT97	0	2	1.832	1.967	4.510	2.591	2.343	2	2	0	1	35.828	2
TT98	0	2	1.874	1.600	4.000	2.500	2.556	2	2	0	1	33.329	2
TT99	0	2	2.000	1.800	3.645	2.610	2.556	2	2	0	1	34.995	2
TT100	0	2	2.250	1.600	3.720	2.500	2.490	2	2	0	1	36.678	2
TT101	0	2	1.800	1.727	3.812	2.490	2.470	2	2	0	1	37.502	2
TT102	0	2	2.317	1.935	3.640	2.482	2.259	2	2	0	1	38.318	2
TT103	0	2	1.800	1.714	3.200	2.667	2.500	2	2	0	1	35.828	2
TT104	0	2	1.750	1.600	3.670	2.667	2.343	2	2	0	1	34.995	2
TT105	0	2	1.763	1.636	3.710	2.667	2.350	2	2	0	1	37.494	2
TT106	0	2	1.683	1.563	3.660	2.706	2.573	2	2	0	1	28.322	2

注: C1~C13 分别表示缺齿蓑藓配子体枝叶 13 个形态指标, 其性状及赋值详见正文表 2。

(责任编辑: 张平)