

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2021.60600

李雨姗, 肖曼, 张会萍, 邵毅贞, 刘凤琴, 袁志良, 陈云. 不同生长基质对白云山国家森林公园苔藓谱系多样性的影响[J]. 植物科学学报, 2021, 39(6): 600-609

Li YS, Xiao M, Zhang HP, Shao YZ, Liu FQ, Yuan ZL, Chen Y. Effects of different growth substrates on phylogenetic diversity of bryophytes in Baiyunshan National Forest Park[J]. *Plant Science Journal*, 2021, 39(6): 600-609

不同生长基质对白云山国家森林公园苔藓谱系多样性的影响

李雨姗¹, 肖曼¹, 张会萍¹, 邵毅贞¹, 刘凤琴¹, 袁志良¹, 陈云^{1,2*}

(1. 河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002; 2. 中国科学院植物研究所, 北京 100049)

摘要: 本研究分析了洛阳白云山国家森林公园 1 hm² 样地内腐木、岩石、树干和土壤等 4 种不同生长基质上苔藓植物的谱系多样性, 探讨了地形与光照对不同基质苔藓植物谱系多样性的影响, 以及不同生境苔藓植物谱系多样性变化的原因。结果显示: 样地内土壤生苔藓植物的谱系多样性最高, 而树附生苔藓植物的谱系多样性最低; 腐木生苔藓植物谱系多样性与坡度、冠层覆盖度和平均叶倾角显著相关; 土壤生苔藓植物谱系多样性与总透光比、冠层下散射辐射以及冠层下的总直接辐射相关性显著; 岩石生苔藓植物谱系多样性仅与凹凸度显著相关; 而树附生苔藓植物的谱系多样性与地形和光照均无显著相关性。同时, 光照与地形通过复杂的交互共同影响苔藓植物的谱系多样性。

关键词: 苔藓植物; 生长基质; 谱系多样性; 地形; 光照

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2021)06-0600-10

Effects of different growth substrates on phylogenetic diversity of bryophytes in Baiyunshan National Forest Park

Li Yu-Shan¹, Xiao Man¹, Zhang Hui-Ping¹, Shao Yi-Zhen¹, Liu Feng-Qin¹,
Yuan Zhi-Liang¹, Chen Yun^{1,2*}

(1. College of Life Science, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Phylogenetic diversity contains pedigree relationships and evolutionary information among species and can reveal evolutionary differences among species, which is of great significance for studies on bryophyte community diversity at the micro level. In this study, we explored phylogenetic diversity of bryophytes on four different growth substrates (rotten wood, rocks, tree trunks, and soil) in a 1 hm² plot of Baiyun Mountain National Forest Park in Luoyang, Henan, China. We analyzed the effects of topography and light on bryophyte pedigree diversity in different substrates and explored the causes of bryophyte phylogenetic diversity variation in different habitats. Results showed that the phylogenetic diversity of soil bryophytes was the highest, while that of tree epiphytes was the lowest. The phylogenetic diversity of rotten wood bryophytes was significantly correlated with slope, canopy coverage, and average leaf inclination. The phylogenetic diversity of soil bryophytes was significantly correlated with total light transmittance, scattered radiation under the canopy, and total direct radiation under the canopy. The phylogenetic diversity of rock bryophytes was only correlated

收稿日期: 2021-06-01, 修回日期: 2021-11-13。

基金项目: 国家自然科学基金(U1704115)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (U1704115).

作者简介: 李雨姗(1997-), 女, 硕士研究生, 研究方向为森林生态学(E-mail: liyushan23456@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: cyecology@163.com)。

with unevenness. The phylogenetic diversity of epiphytic bryophytes showed no significant correlation with topography or light. At the same time, light and topography showed significant correlations, with both playing a role in bryophyte pedigree diversity through complex interactions. Studying the effects of different growth substrates on phylogenetic diversity can deepen our understanding of the relationship between bryophyte diversity and habitat from the perspective of phylogenetic relationships and provide a reference for future conservation of bryophyte diversity.

Key words: Bryophytes; Growth substrate; Phylogenetic diversity; Topography; Light

苔藓是由水生向陆生过渡的特殊植物类群,在系统进化中处在一个独特的节点。苔藓能够利用孢子进行远距离传播,具有多种营养繁殖方式、对环境十分敏感、对水分和矿质营养吸收方式特殊等特点,使得苔藓植物广泛分布于除海洋以外的绝大部分生境中^[1-4]。在森林生态系统中,相对于其他植物类群而言,苔藓个体小,很难引起人们的注意^[5],但它们的存在不仅增加了森林的物种多样性、生物量和产量^[6],而且对林下土壤温度、湿度以及养分循环均具有重要影响^[7,8]。因此,近年来有关森林生态系统中苔藓植物的报道日趋增多,主要涉及群落结构^[9]、生物量^[10]、重金属吸附^[11]等方面,特别是关苔藓多样性已成为相关领域的研究热点^[12-15]。

生物多样性包括物种多样性、谱系多样性(phylogenetic diversity, PD)和功能性状多样性^[16],是描述群落构建和生态系统功能的重要指标,对群落和生态系统的构建、生产力和稳定性等生态过程起重要作用^[17]。谱系多样性是1992年Faith提出的用于计算系统发育多样性的指数,主要应用于植物多样性分布格局的研究^[18]。谱系多样性大小为群落中各物种系统发育树中所有分支的长度之和,由群落中物种共同祖先的数目来决定,因此,进化差异越大,谱系多样性越高^[18]。

依据经典的生态位理论,生境过滤决定群落内物种的生存^[19-21]。因此,环境因素对群落内物种组成以及谱系结构起着十分重要的作用。近年来,对被子植物的相关研究发现,地形、光照等因素会影响谱系多样性的变化^[22-26],而苔藓植物未见类似报道,不过胡永春等^[27]发现地形、光照对苔藓植物的功能性状可产生显著影响。尽管物种进化具有相对保守性,亲缘关系较近的物种往往具有相似的功能性状^[28],但地形与光照是否也会对苔藓植物的谱系多样性,尤其是对生长于不同基质上的苔藓植物的谱系多样性产生影响,目前尚不清楚。

基于此,本文以河南白云山国家森林公园1 hm²永久监测样地中4种不同生长基质上的苔藓植物为研究对象,分析了其谱系多样性指数,比较了不同基质上苔藓植物谱系多样性的差异,探讨了地形和光照对苔藓植物谱系多样性的影响,以及不同生长基质上苔藓植物谱系多样性变化的原因,以期揭示区域苔藓植物物种多样性形成和维持机制,为进一步加强区域苔藓植物群落和森林生态系统科学管护提供理论支持。

1 研究区域概况

白云山国家森林公园位于河南省洛阳嵩县的伏牛山区(33°33'~33°56' N, 111°48'~112°16' E),地处我国南北地理气候分界线,属于亚热带暖温带气候过渡区,该区域平均海拔为1500 m,森林覆盖率95%以上;土壤类型主要为棕壤和暗棕壤,pH值为5.5~6.5;年平均气温18℃,最高气温26℃;相对湿度70%~78%;年均降水量1200 mm,多集中在7-9月^[29,30]。

2015年,基于美国史密森热带森林研究中心(Center for tropical forest science, CTFS)有关野外大型森林样地监测技术规范^[31],选取白云山典型区域建立了5 hm²永久监测样地,并将每1 hm²划分为100个10 m × 10 m的小样方。本研究选取的1 hm²样地位于白云山样区中部的三岔口,是以锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata* Maxim. ex Wenz.)为优势种的落叶阔叶林,样地内海拔落差较小,地表凹凸不平,光照充足,雨水充沛,适宜苔藓植物生长。样地地形如图1所示。

2 材料与方法

2.1 苔藓标本与环境数据采集

2020年8月,对嵩县白云山1 hm²样地内100个10 m × 10 m子样方的苔藓植物进行了详细

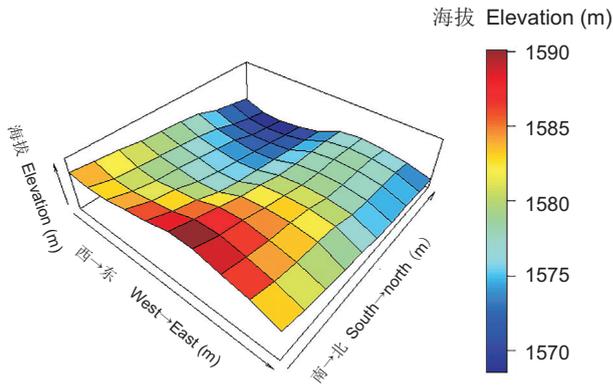


图 1 白云山国家森林公园 1 hm² 固定监测样地地形图

Fig. 1 Topographic map of 1 hm² fixed monitoring plot in Baiyunshan National Forest Park

调查, 对生长于土壤、岩石、树干和腐木等 4 种基质的苔藓植物分别进行采集、标号并记录样方号, 带回实验室备用。

本研究选取地形与光照的 10 个环境因子, 野外调查、标本采集的同时也进行野外环境数据的采集。参照 Yamakura 等^[32]的测量方法收集地形数据, 包括海拔 (Elevation)、坡度 (Slope)、坡向 (Aspect) 和凹凸度 (Convexity)。使用佳能相机 (EOS60D, 日本) 和超广角鱼镜头 (SIGMA, 4.5 mm F2.8EX DC) 在每个样方中心距离地面 1.3 m 处拍摄半球形照片, 通过 HemiView 光分析软件对照片进行分析^[33], 获取光照数据, 包括冠层下散射辐射 (Scattered radiation under canopy, SRUC)、冠层下总直接辐射 (Total direct radiation under canopy, TDRUC)、总透光比 (Total light transmittance, TLT)、冠层覆盖度 (Canopy coverage, CC)、叶面积指数 (Leaf area index, LAI) 和平均叶倾角 (Average leaf angle, ALA) (表 1)。地形

与光照的采集和计算均基于 10 m × 10 m 尺度的子样方。

2.2 标本鉴定与分子测序

采用形态分类与分子测序相结合的方法进行标本鉴定。首先借助解剖镜、显微镜对苔藓植物标本进行初步鉴定, 鉴定后的标本每个物种取 2 g 研磨, 利用改良的 CTAB 法^[34]进行 DNA 提取, 选择 rps4、rbcL 以及 trnL-F 3 对引物, 参照相关 PCR 反应体系进行特异性扩增^[35, 36], 扩增后的产物用 1% 的琼脂糖凝胶进行电泳并观察条带亮度, 将有单一清晰条带的扩增产物送至郑州瑞尤科技生物有限公司进行测序。测序结果用于标本的分子鉴定以及系统发育树的构建。

2.3 数据分析

利用贝叶斯法分析苔藓植物的 DNA 序列, 构建系统发育树。利用系统发育树和 R 软件计算不同基质苔藓物种每个样方的谱系多样性指数: $PD = (N-1) + \text{分支数}$ (分支为 N 的系统发育树)^[18], 利用线性回归分析谱系多样性与物种丰富度的关系, 借助 Mantel 和 Pearson 相关性检验分析群落环境数据对苔藓植物谱系多样性的影响。分别利用 Bioedit、MrBayes-3.6.2、FigTree v1.4.3 和 R 4.0.1 (adiv 包^[37]、picante 包、ggplot2 包和 ggcor 包) 软件进行上述分析。

3 结果与分析

3.1 不同基质苔藓植物的物种组成

样地内共发现苔藓植物 67 种, 隶属于 20 科 49 属, 其中苔类 3 科 3 属 4 种, 藓类 17 科 46 属 63 种 (表 2)。按生境类型划分, 土壤生苔藓 15

表 1 白云山国家森林公园 1 hm² 样地内地形及光照因子概况

Table 1 Overview of topographic factor forest canopy light factors in 1 hm² plot of Baiyunshan National Forest Park

| 变量 Variable | 最小值 Minimum | 最大值 Maximum | 平均值 Average |
|---|----------------|----------------|----------------|
| 坡向 Aspect | 1.67 | 359.99 | 140.03 |
| 坡度 Slope (°) | 4.46 | 41.22 | 21.41 |
| 海拔 Elevation (m) | 1567.23 | 1591.73 | 1578.66 |
| 凹凸度 Convexity (°) | -13.94 | 14.38 | 0.54 |
| 总透光比 Total light transmittance | 0.00 | 0.43 | 0.17 |
| 冠层下散射辐射 Scattered radiation under canopy (mol · m ⁻² · d ⁻¹) | 0.00 | 1221.00 | 522.23 |
| 冠层下总直接辐射 Total direct radiation under canopy (mol · m ⁻² · d ⁻¹) | 0.00 | 9932.00 | 3903.03 |
| 冠层覆盖度 Canopy coverage | 0.00 | 0.93 | 0.67 |
| 叶面积指数 Leaf area index | 0.00 | 4.72 | 1.87 |
| 平均叶倾角 Average leaf angle (°) | 0.00 | 85.00 | 40.12 |

表 2 白云山国家森林公园 1 hm² 样地内苔藓植物种类
Table 2 Bryophytes species in 1 hm² plot of Baiyunshan National Forest Park

| 物种 Species | 频度 Frequency | 物种 Species | 频度 Frequency |
|--|-----------------|---|-----------------|
| 矮锦藓 <i>Sematophyllum subhumile</i> (Müll. Hal.) M. Fleisch. | 3 | 拟附干藓 <i>Schwetschkeopsis fabronia</i> (Schwägr.) Broth. | 10 |
| 暗绿多枝藓 <i>Haplohymenium triste</i> (Ces.) Kindb. | 16 | 拟金灰藓 <i>Pylaisia speciosa</i> Wilson ex Paris. | 13 |
| 波边毛口藓 <i>Trichostomum tenuirostre</i> (Hook. & Tayl.) Lindb. | 4 | 拟真藓 <i>Pseudobryum cinclidioides</i> T. Kop. | 10 |
| 侧出藓 <i>Pleurochaete squarrosa</i> (Brid.) Lindb. | 4 | 偏叶提灯藓 <i>Mnium thomsonii</i> Schimp. | 23 |
| 侧枝匐灯藓 <i>Plagiomnium maximoviczii</i> (Lindb.) T. Kop. | 19 | 平边厚角藓 <i>Gammiella panchienii</i> B. C. Tan & Y. Jia ex B. C. Tan. | 23 |
| 虫毛藓 <i>Boulaya mittenii</i> (Broth.) Cardot. | 1 | 平肋提灯藓 <i>Mnium laevinerve</i> Cardot. | 18 |
| 垂蒴棉藓 <i>Plagiothecium nemorale</i> (Mitt.) A. Jaeger. | 52 | 匙叶毛尖藓 <i>Cirriphyllum cirrosum</i> (Schwägr.) Grout. | 3 |
| 粗枝藓 <i>Gollania clarescens</i> (Mitt.) Broth. | 3 | 鼠尾藓 <i>Myuroclada maximowiczii</i> (G. G. Borshch.) Steere & W. B. Schofield. | 9 |
| 淡枝长喙藓 <i>Rhynchostegium pallenticaulae</i> Müll. Hal. | 2 | 树形疣灯藓 <i>Trachycystis ussuriensis</i> (Maack & Regel) T. J. Kop. | 14 |
| 东亚毛灰藓 <i>Homomallium connexum</i> (Cardot) Broth. | 24 | 四齿异萼苔 <i>Heteroscyphus argutus</i> (Reinw., Blume & Nees) Schiffr. | 24 |
| 东亚小金发藓 <i>Pogonatum inflexum</i> (Lindb.) Sande Lac. | 11 | 同蒴藓 <i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Schimp. | 27 |
| 短叶毛锦藓 <i>Pylaisiadelpha yokohamae</i> (Broth.) W. R. Buck. | 145 | 弯叶刺枝藓 <i>Wijkia deflexifolia</i> Crum. | 33 |
| 短枝燕尾藓 <i>Bryhnia brachycladula</i> Cardot. | 7 | 弯叶毛锦藓 <i>Pylaisiadelpha tenuirostris</i> (Bruch & Schimp. ex Sull.) W. R. Buck. | 67 |
| 多形小曲尾藓 <i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp. | 13 | 溪边青藓 <i>Brachythecium rivulare</i> Schimp. | 10 |
| 多褶青藓 <i>Brachythecium buchananii</i> (Hook.) A. Jaeger. | 4 | 细枝毛灯藓 <i>Rhizomnium striatulum</i> T. J. Kop. | 6 |
| 厚角藓 <i>Gammiella pterogonioides</i> Broth. | 23 | 狭叶厚角藓 <i>Gammiella tonkinensis</i> (Broth. & Paris) B. C. Tan. | 9 |
| 黄边凤尾藓 <i>Fissidens geppii</i> M. Fleisch. | 15 | 狭叶仙鹤藓 <i>Atrichum angustatum</i> (Brid.) Bruch & Schimp. | 2 |
| 灰土对齿藓 <i>Didymodon tophaceus</i> (Brid.) Lisa | 3 | 狭叶小羽藓 <i>Haplocladium angustifolium</i> (Hampe & Müll. Hal.) Broth. | 1 |
| 灰藓 <i>Hypnum cupressiforme</i> L. ex Hedw. | 18 | 小金发藓 <i>Pogonatum aloides</i> (Hedw.) P. Beauv. | 21 |
| 尖叶凤尾藓 <i>Fissidens Taxifolius</i> Hedw. | 10 | 斜枝青藓 <i>Brachythecium campylothallum</i> Müll. Hal. | 42 |
| 尖叶匐灯藓 <i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T. Kop. | 58 | 羊角藓 <i>Herpetineuron toccoae</i> (Sull. & Lesq.) Cardot. | 15 |
| 尖叶牛舌藓 <i>Anomodon girdalii</i> Müll. Hal. | 25 | 仰叶拟细湿藓 <i>Campyliadelphus stellatus</i> (Hedw.) Kanda. | 6 |
| 角状刺枝藓 <i>Wijkia hornschurchii</i> (Dozy & Molk.) Crum. | 24 | 疣灯藓 <i>Trachycystis microphylla</i> Lindb. | 5 |
| 金灰藓 <i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp. | 45 | 羽枝青藓 <i>Brachythecium plumosum</i> (Hedw.) Schimp. | 9 |
| 锦丝藓 <i>Actinothuidium hookeri</i> (Mitt.) Broth. | 8 | 圆叶匐灯藓 <i>Plagiomnium vesicatum</i> T. J. Kop. | 2 |
| 具喙匐灯藓 <i>Plagiomnium rhynchophorum</i> (Harv.) T. J. Kop. | 2 | 长柄绢藓 <i>Entodon macropodus</i> (Hedw.) Müll. Hal. | 21 |
| 卷叶湿地藓 <i>Hyophila involuta</i> (Hook.) A. Jaeger. | 6 | 长喙棉藓 <i>Plagiothecium succulentum</i> (Wilson) Lindb. | 5 |
| 绢藓 <i>Entodon cladorrhizans</i> (Hedw.) Müll. Hal. | 7 | 长肋青藓 <i>Brachythecium populeum</i> (Hedw.) Schimp. | 55 |
| 阔叶美喙藓 <i>Eurhynchium latifolium</i> Cardot. | 45 | 直叶灰石藓 <i>Orthothecium intricatum</i> (Hartm.) Schimp. | 4 |
| 鳞叶藓 <i>Taxiphyllum taxirameum</i> (Mitt.) M. Fleisch. | 25 | 中华耳叶苔 <i>Frullania sinensis</i> Steph. | 23 |
| 毛尖青藓 <i>Brachythecium piligerum</i> Cardot. | 13 | 皱叶粗枝藓 <i>Gollania ruginosa</i> (Mitt.) Broth. | 43 |
| 毛尖紫萼藓 <i>Grimmia pilifera</i> P. Beauv. | 3 | 皱叶耳叶苔 <i>Frullania ericoides</i> (Nees) Nees & Mont. | 11 |
| 美灰藓 <i>Eurohypnum leptothallum</i> (C. Muell.) Ando. | 44 | 皱叶毛口藓 <i>Trichostomum crispulum</i> Bruch. | 5 |
| 南亚瓦鳞苔 <i>Trocholejeunea sandvicensis</i> (Gott.) Mizut. | 12 | | |

科 28 属 34 种，优势种为垂蒴棉藓 (*Plagiothecium nemorale* (Mitt.) Jaeg.); 岩石生苔藓 14 科 28 属 35 种，优势种为尖叶匍灯藓 (*Plagiomnium acutum* T. Kop.); 树干生苔藓 11 科 21 属 25 种，优势种为短叶毛锦藓 (*Pylaisiadelphus yokohamae* (Broth.) Buck.); 腐木生苔藓 10 科 27 属 32 种，优势种为皱叶粗枝藓 (*Gollania ruginosa* (Mitt.) Broth.)。不同生长基质的苔藓优势类群不同，且在同一基质上优势度较大的几个种群亲缘关系也较近(图 2)。

3.2 不同基质苔藓植物谱系多样性

苔藓植物谱系多样性分析表明，土壤生苔藓谱系多样性最高，树干生苔藓谱系多样性最低，岩石生与腐木生苔藓的谱系多样性较为相近(图 3)。样地内岩石生苔藓物种数最多，树干生苔藓物种数最少，土壤与腐木生苔藓植物的物种数较为相近。线性回归分析结果显示，苔藓植物物种丰富度与谱系多样性呈显著正相关(图 4)，故苔藓植物的谱系多样性可以在一定程度上反映其物种多样性。

多度 Abundance

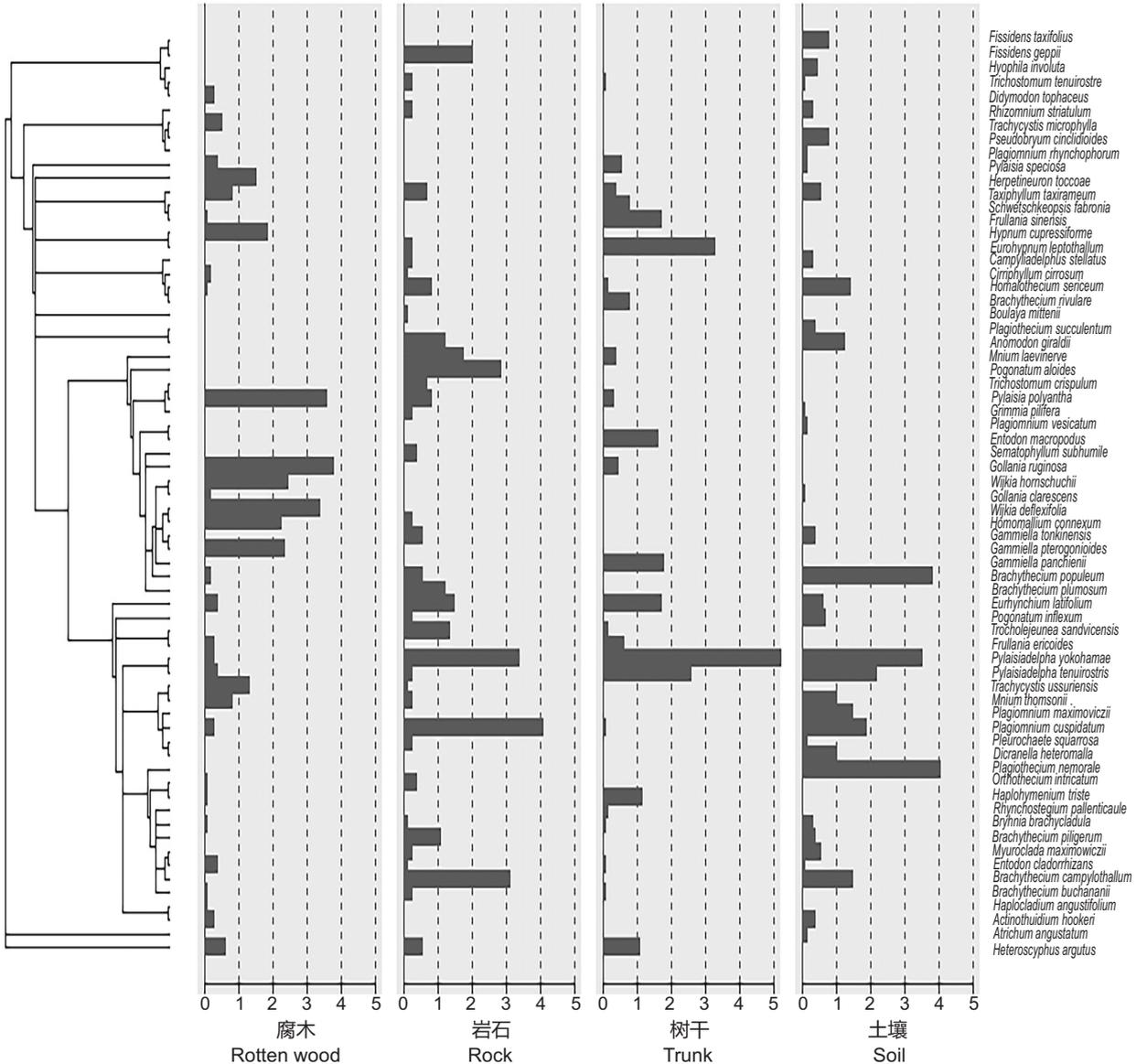


图 2 不同生长基质苔藓亲缘关系及多度

Fig. 2 Genetic relationship and abundance of bryophytes on different growth substrates

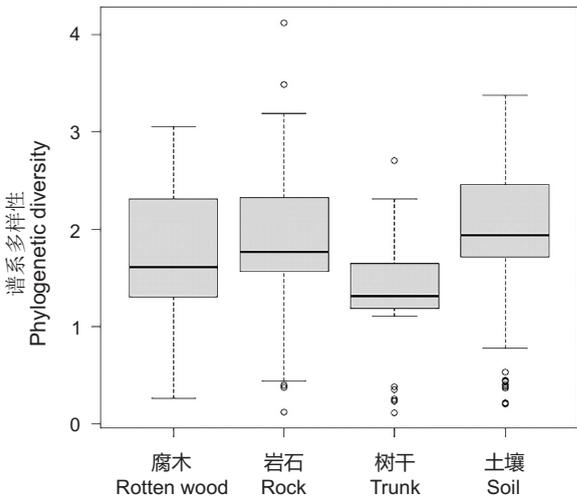


图 3 4 种不同生长基质苔藓植物的谱系多样性指数
Fig. 3 Phylogenetic diversity index of bryophytes on four different growth substrates

3.3 地形与光照对 4 种基质苔藓植物谱系多样性的影响

如图 5 所示，腐木生苔藓植物的谱系多样性与坡度、冠层覆盖度和平均叶倾角显著相关，岩石生苔藓植物的谱系多样性与凹凸度显著相关，土壤生苔藓植物的谱系多样性与总透光比、冠层下散射辐射以及冠层下的总直接辐射的相关性显著，而树干生苔藓植物的谱系多样性与两大类 10 个环境因子均没有显著相关性。

对地形与光照因子的自相关分析发现，总透光比、冠层下散射辐射以及冠层下的总直接辐射随海拔升高而增加，叶面积指数和平均叶倾角随着海拔升高而降低，冠层下总的直接辐射随着坡向的增大而降低(图中符号大小表示相关性强弱)。因此，地

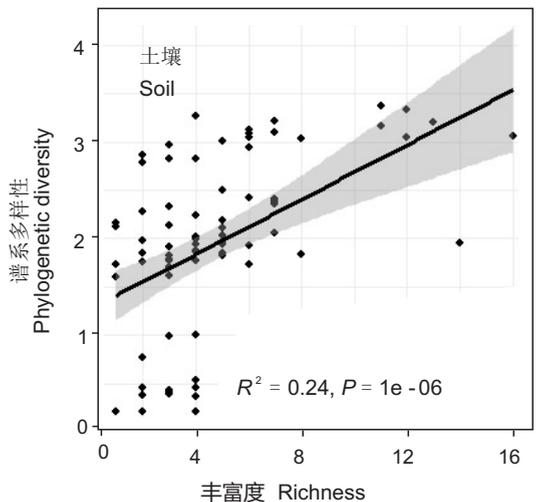
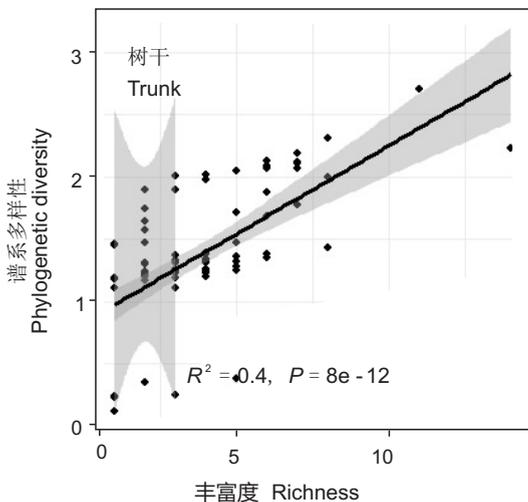
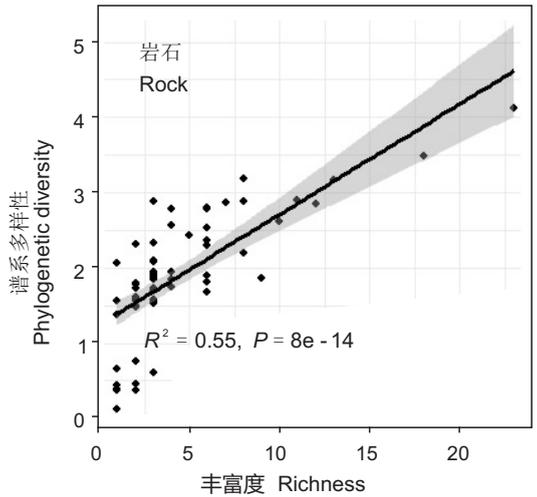
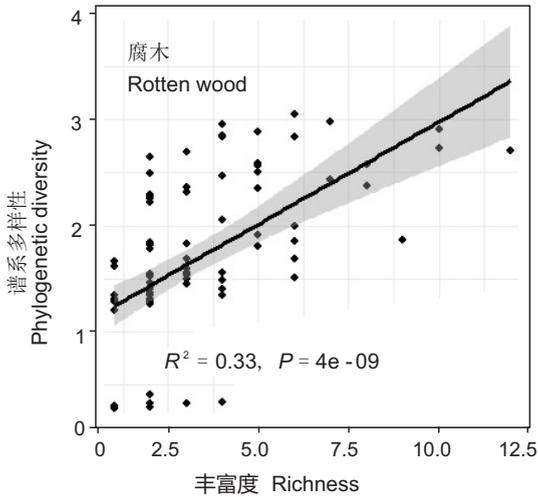


图 4 不同生长基质苔藓植物谱系多样性与物种丰富度的关系
Fig. 4 Relationship between phylogenetic diversity and species richness of bryophytes on different growth substrates

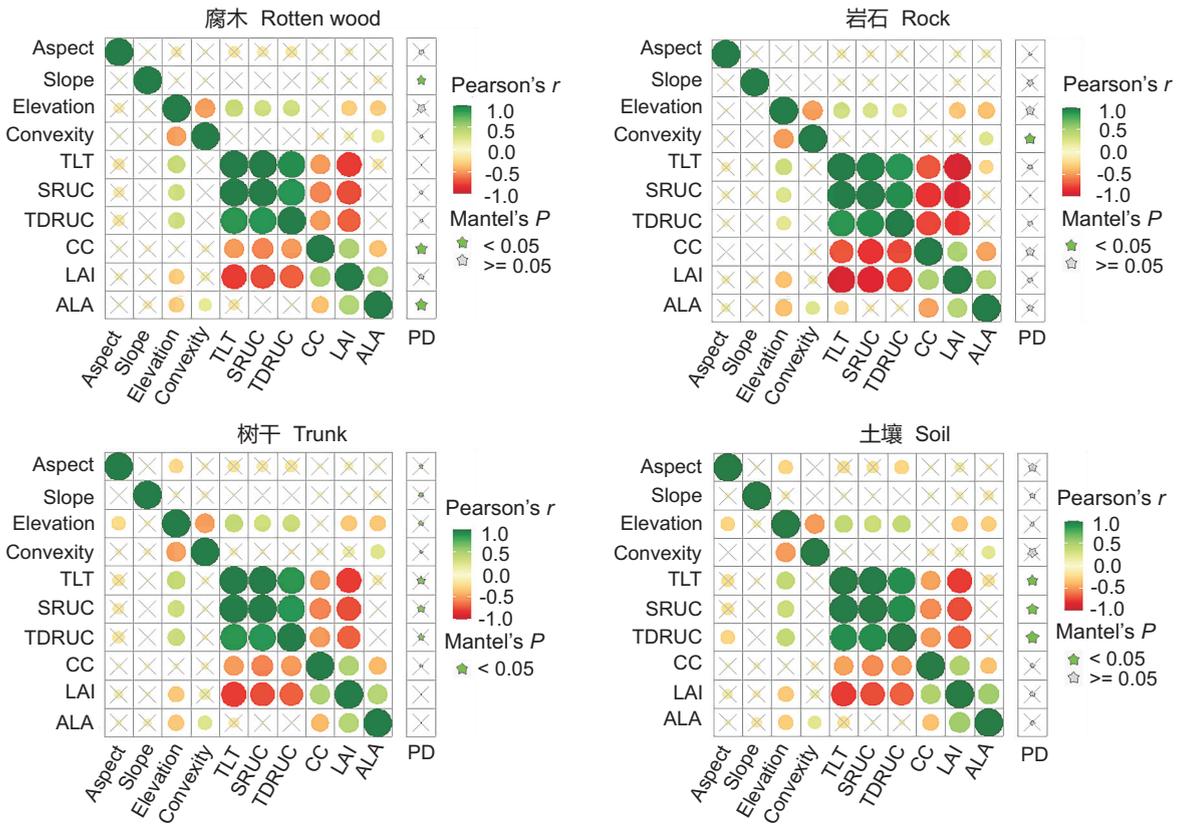


图 5 4 种不同生长基质苔藓植物谱系多样性与环境因子的相关性

Fig. 5 Correlations between bryophyte phylogenetic diversity and environmental factors on four different growth substrates

形因子通过对光因子的影响而间接影响苔藓植物的谱系多样性。

4 讨论

光照与地形因子通过复杂的互作共同影响苔藓植物的谱系多样性。不同基质条件下地形、光照不同，苔藓对其生长环境的适应性也不同^[38]，而亲缘关系相近的苔藓物种常生长于相同的基质，因此苔藓植物的谱系多样性也会发生改变。

土壤生、腐木生与岩石生苔藓植物的谱系多样性都较高。研究发现，海拔不同，气候、水分、光照等环境因子和生境类型、人为干扰等因素对温带地区苔藓植物分布和种类的影响也不同^[39-42]；亚热带地区木本植物的谱系多样性与林窗下光照强弱呈显著正相关^[43]。白云山自然保护区属于亚热带-暖温带气候过渡区，地理位置偏北，湿度偏低^[44]。苔藓植物体表无角质层保护，且叶片多为单层细胞构成，因此受空气湿度的影响较大^[45]，而空气湿度受海拔与光照的直接影响^[46]。样地内海拔差异

不大，土壤生与腐木生苔藓植物多生于开阔的林下，光照充足，其谱系多样性受光照影响较大；岩石生苔藓多生长于潮湿环境以及溪流边，光照较弱，湿度较大，其谱系多样性受地形影响较大；树附生苔藓植物受所附生木本植物位置的影响，其谱系多样性与光照、地形的相关性均不显著。

树附生苔藓的谱系多样性最小，推测可能与苔藓植物的孢子传播距离较短，且易受生长环境影响有关^[47, 48]。苔藓主要靠孢子繁殖，孢子扩散能力直接影响苔藓种群的分布，进而影响苔藓群落谱系多样性的变化。树附生苔藓植物对附生树种具有特定的偏好^[49]，样地中锐齿槲栎为优势林，因此，树附生苔藓植物孢子的传播受木本植物的位置及其所附生树种的限制，导致树附生苔藓的谱系多样性最低。而附生于岩石的苔藓植物，其孢子受地形凹凸度的影响，同样无法进行较远距离的传播。比较而言，腐木和土壤的生长环境更为开阔，地形也较为平坦，更有利于苔藓植物孢子的传播与生长。

前人研究发现，木本植物的物种丰富度与谱系

多样性呈显著正相关^[50],但在进化不平衡或独特物种狭域分布情况下,二者的相关性会降低^[51, 52]。本研究显示4种不同生长基质上苔藓物种丰富度都与其谱系多样性呈正相关,说明苔藓植物的谱系多样性可在一定程度上反映其物种多样性,而谱系多样性有助于从亲缘关系角度理解多样性与环境因子之间的关系,对苔藓多样性研究具有一定的借鉴意义。

参考文献:

- [1] Rambo TR, Muir PS. Forest floor bryophytes of *Pseudotsuga menziesii*-*Tsuga heterophylla* stands in Oregon: influences of substrate and overstory[J]. *Bryologist*, 1998, 101(1): 116-130.
- [2] Foote KG. The Vegetation of lichens and bryophytes on limestone outcrops in the driftless area of Wisconsin[J]. *Bryologist*, 1966, 69(3): 265-292.
- [3] Claudio DM, Angeles CS. Observations on moss succession on Paricutin Volcano, Mexico[J]. *Bryologist*, 1995, 98(4): 606-608.
- [4] Loria M, Herrnstadt I. Moss capsules as food of the harvester ant, *Messor*[J]. *Bryologist*, 1981, 83(4): 524-525.
- [5] 陈云, 冯佳伟, 牛帅, 许宁, 韩军旺, 等. 小秦岭自然保护区苔藓植物群落数分类、排序及多样性垂直格局[J]. *生态学报*, 2017, 37(8): 2653-2664.
Chen Y, Feng JW, Niu S, Xu N, Han JW, et al. Numerical classification, ordination, and species diversity of bryophytes along elevation gradients in Xiaoqingling[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(8): 2653-2664.
- [6] Longton RE. Bryophytes in terrestrial ecosystems[J]. *Bot J Linn Soc*, 1990, 104(1-3): 1.
- [7] Vitt DH. Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients[J]. *Bot J Linn Soc*, 1990, 104(1-3): 35-59.
- [8] Bates JW. Mineral nutrient acquisition and retention by bryophytes[J]. *J Bryol* 1992, 17(2): 223-240.
- [9] 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 YY, Ao YY. Niche and interspecific association of dominant bryophytes on different substrates[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(1): 286-293.
- [10] 汪沁, 杨万勤, 吴福忠, 常晨晖, 曹瑞, 等. 高山森林林窗和粗木质残体对木生苔藓生物量和多样性的影响[J]. *生态学报*, 2019, 39(18): 6651-6659.
Wang Q, Yang WQ, Wu FZ, Chang CH, Cao R, et al. Effects of forest gap and coarse woody debris on biomass and diversity of epixyloous moss in an alpine forest[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(18): 6651-6659.
- [11] 王壮, 杨万勤, 吴福忠, 常晨晖, 李俊, 等. 高山森林粗木质残体附生苔藓植物的重金属吸收特征[J]. *生态学报*, 2017, 37(9): 3028-3035.
Wang Z, Yang WQ, Wu FZ, Chang CH, Li J, et al. Heavy metal absorption characteristics of epiphytic moss on coarse woody debris in an alpine forest[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(9): 3028-3035.
- [12] Ren H, Wang FG, Ye W, Zhang Q, Guo Q. Bryophyte diversity is related to vascular plant diversity and microhabitat under disturbance in karst caves[J]. *Ecol Indic*, 2021, 120: 106947.
- [13] 范新宇, 王楠, 周紫羽, 李雨珊, 胡永春, 等. 白云山国家森林公园不同人为干扰强度的森林群落中苔藓植物多样性研究[J]. *河南农业大学学报*, 2020, 54(6): 978-984.
Fan XY, Wang N, Zhou ZY, Li YS, Hu YC, et al. Bryophyte species diversity in forest communities with different human disturbance intensity in Baiyun Mountain National Forest Park[J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2020, 54(6): 978-984.
- [14] Marline L, Ah-Peng C, Hedderson TAJ. Epiphytic bryophyte diversity and range distributions along an elevational gradient in Marojejy, Madagascar[J]. *Biotropica*, 2020, 52(4): 616-626.
- [15] 张旭. 宝天曼不同生长基质苔藓植物多样性及谱系结构[D]. 郑州: 河南农业大学, 2017.
- [16] Swenson NG. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity[J]. *Am J Bot*, 2011, 98(3): 472-480.
- [17] Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, et al. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment[J]. *Science*, 2001, 294(5543): 843-845.
- [18] Faith DP. Conservation evaluation and phylogenetic diversity[J]. *Biol Conserv*, 1992, 61(1): 1-10.
- [19] 李敏菲, 马煜成, 刘耘华, 盛建东, 程军回. 新疆草地群落谱系多样性变化特征及影响因素[J]. *生态学报*, 2020, 40(7): 2285-2299.
Li MF, Ma YC, Liu YH, Sheng JD, Cheng JH. Pattern and drivers of phylogenetic diversity in Xinjiang grassland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(7): 2285-2299.
- [20] 饶米德, 冯刚, 张金龙, 米湘成, 陈建华. 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育β多样性的影响[J]. *科学通报*, 2013, 58(13): 1204-1212.
Rao MD, Feng G, Zhang JL, Mi XC, Chen JH. Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species and phylogenetic beta diversity in Gutianshan National Nature Reserve[J]. *Chin Sci Bull*, 2013, 58(13): 1204-1212.
- [21] Graham CH, Parra JL, Rahbek C, McGuire JA. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(S2): 19673-19678.

- [22] 黄建雄, 郑凤英, 米湘成. 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响[J]. 植物生态学报, 2010, 34(3): 309–315.
Huang JX, Zheng FY, Mi XC. Influence of environmental factors on phylogenetic structure at multiple spatial scales in an evergreen broad-leaved forest of China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(3): 309–315.
- [23] Chun JH, Lee CB. Diversity patterns and phylogenetic structure of vascular plants along elevational gradients in a mountain ecosystem, South Korea[J]. *J Mt Sci*, 2018, 15(2): 280–295.
- [24] 张文馨. 山东植物群落及其物种多样性分布格局与形成机制[D]. 济南: 山东大学, 2016.
- [25] Cheng XL, Yuan LX, Nizamani MM, Zhu ZX, Friedman CR, *et al.* Correction: Taxonomic and phylogenetic diversity of vascular plants at Ma'anling volcano urban park in tropical Haikou, China; Responses to soil properties[J]. *PLoS One*, 2018, 13(6): e0198517.
- [26] Qian H, Hao ZQ, Zhang J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China[J]. *J Plant Ecol* 2014, 7(2): 154–165.
- [27] 胡永春, 范新宇, 邵毅贞, 陈云, 叶永忠, 等. 地形和光照因子对白云山国家森林公园苔藓植物功能性状的影响[J]. 河南农业大学学报, 2021, 55(1): 89–96.
Hu YC, Fan XY, Shao YZ, Chen Y, Ye YZ, *et al.* Effects of topographic and light factors on bryophytes functional traits in Baiyun Mountain National Forest Park [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2021, 55(1): 89–96.
- [28] Wiens JJ, Graham CH. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology[J]. *Annu Rev Ecol Evol S*, 2005, 36(1): 519–539.
- [29] 李良厚, 杨红震, 王晶, 秦育峰, 付前进. 河南白云山芦花谷植物群落物种结构及物种多样性特征[J]. 湖南农业科学, 2017, (10): 44–47.
Li LH, Yang HZ, Wang J, Qin YF, Fu QJ. Species structure and diversity of plant community of Luhua Valley in Baiyun Mountain of Henan Province[J]. *Hunan Agricultural Sciences*, 2017, (10): 44–47.
- [30] 陈云, 郭凌, 姚成亮, 韦博良, 袁志良, 等. 暖温带-北亚热带过渡区落叶阔叶林群落特征[J]. 生态学报, 2017, 37(17): 5602–5611.
Chen Y, Guo L, Yao CL, Wei BL, Yuan ZL, *et al.* Community characteristics of a deciduous broad-leaved forest in a temperate-subtropical ecological transition zone: analyses of a 5 hm² forest dynamics plot in Baiyunshan Nature Reserve, Henan Province[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(17): 5602–5611.
- [31] Condit R. Research in large, long-term tropical forest plots [J]. *Trends Ecol Evol*, 1995, 10(1): 18–22.
- [32] Yamakura T, Kanzaki M, Itoh A, Ohkubo T, Ashton PS. Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak [J]. *Tropics*, 1995, 5(1–2): 41–56.
- [33] Han B, María NU, Mi X, Liu X, Ma K. The role of transcriptomes linked with responses to light environment on seedling mortality in a subtropical forest, China [J]. *J Ecol*, 2017, 105(3): 592–601.
- [34] 张安世, 邢智峰, 刘永英, 张为民. 苔藓植物 DNA 不同提取方法的比较分析[J]. 河南科学, 2009, 27(5): 559–562.
Zhang AS, Xing ZF, Liu YY, Zhang WM. Comparison and analysis on the different methods of DNA extraction methods from bryophytes[J]. *Henan Science*, 2009, 27(5): 559–562.
- [35] 胡永春, 杨子, 习靓靓, 李雨姗, 周紫羽, 等. DNA 条形码技术在白云山国家森林公园苔藓植物群落研究中的应用[J]. 河南农业大学学报, 2020, 54(5): 836–844.
Hu YC, Yang Z, Xi JJ, Li YS, Zhou ZY, *et al.* Application of DNA barcoding in bryophytes community study in Baiyun Mountain National Forest Park [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2020, 54(5): 836–844.
- [36] 杨鹏, 杨成龙, 王健, 胡贤锋, 成宇, 等. 基于 *rps4* 基因探讨中国丛藓科苔藓植物系统学研究[J]. 分子植物育种, 2017, 15(10): 4282–4288.
Yang P, Yang CL, Wang J, Hu XF, Cheng Y, *et al.* Study on the systematics of Pottiaceae (Musci) in China based on *rps4* gene [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15(10): 4282–4288.
- [37] Pavoine S. Adiv: an R package to analyse biodiversity in ecology[J]. *Methods Ecol Evol*, 2020, 11(9): 1106–1112.
- [38] 张旭, 李培坤, 胡金涛, 杜晓军, 叶永忠, 等. 宝天曼不同生长基质上苔藓植物的多样性[J]. 河南农业大学学报, 2017, 51(3): 377–382.
Zhang X, Li PK, Hu JT, Du XJ, Ye YZ, *et al.* Bryophyte diversity among different substrates in Baotianman [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2017, 51(3): 377–382.
- [39] 徐海清, 刘文耀. 云南哀牢山山地湿性常绿阔叶林附生植物的多样性和分布[J]. 生物多样性, 2005, 13(2): 137–147.
Xu HQ, Liu WY. Species diversity and distribution of epiphytes in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain, Yunnan[J]. *Biodiversity Science*, 2005, 13(2): 137–147.
- [40] 谢小伟, 郭水良. 金华市郊树附生藓类植物生态学研究[J]. 科技通报, 2003, 9(5): 407–412.
Xie XW, Guo SL. Studies on ecology of epiphytic moss species in Jinhua suburb [J]. *Bulletin of Science and Technology*, 2003, 9(5): 407–412.
- [41] 徐晟晔, 曹同, 于晶, 陈怡, 宋国元. 上海市树附生苔藓植物分布格局研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(5): 1053–1058.

- Xu SC, Cao T, Yu J, Chen Y, Song GY. Distribution pattern of epiphytic bryophytes of trees in Shanghai[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(5): 1053–1058.
- [42] 杨艳妮. 内蒙古苏木山森林公园苔藓植物多样性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古师范大学, 2019.
- [43] 陈博, 江蓝, 谢子扬, 李阳娣, 李佳萱, 等. 格氏栲天然林林窗植物物种多样性与系统发育多样性[J]. 生物多样性, 2021, 29(4): 439–448.
- Chen B, Jiang L, Xie ZY, Li YD, Li JX, et al. Taxonomic and phylogenetic diversity of plants in a *Castanopsis kawakamii* natural forest[J]. *Biodiversity Science*, 2021, 29(4): 439–448.
- [44] Zhihua L, Piippo S. Preliminary list of bryophytes of Heishiding Nature Reserve, Guangdong Province, China[J]. *Tropical Bryology*, 1994, 9(1): 35.
- [45] 刘蔚秋, 戴小华, 王永繁, 雷纯义. 影响广东黑石顶树附生苔藓分布的环境因子[J]. 生态学报, 2008, 28(3): 1080–1088.
- Liu WQ, Dai XH, Wang YF, Lei CY. Analysis of environmental factors affecting the distribution of epiphytic bryophyte at Heishiding Nature Reserve, Guangdong Province[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(3): 1080–1088.
- [46] 张起鹏. 地形对高寒草甸植物多样性影响的多层次分析[D]. 南京: 南京师范大学, 2019.
- [47] 孙莉玮. 南亚顶鳞苔 *Acrolejeunea sandvicensis* 地理分布格局研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2019.
- [48] 郭水良, 曹同. 长白山地区森林生态系统树附生苔藓植物群落分布格局研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(4): 442–450.
- Guo SL, Cao T. Studies on community distributive patterns of epiphytic bryophytes in forest ecosystems in Changbai Mountain [J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2000, 24(4): 442–450.
- [49] Király I, Ódor P. The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous-coniferous forests of Western Hungary [J]. *Biol Conserv*, 2010, 143(9): 2063–2069.
- [50] 李梦佳, 何中声, 江蓝, 谷新光, 晋梦然, 等. 戴云山物种多样性与系统发育多样性海拔梯度分布格局及驱动因子[J]. 生态学报, 2021, 41(3): 1148–1157.
- Li MJ, He ZS, Jiang L, Gu XG, Jin MR, et al. Distribution pattern and driving factors of species diversity and phylogenetic diversity along altitudinal gradient on the south slope of Daiyun Mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(3): 1148–1157.
- [51] Eurídice NHC, Kyle GD, R TP, Jérôme C, Simon LL, et al. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities [J]. *Divers Distrib*, 2015, 21(11–12): 1295–1307.
- [52] Mishler BD, Knerr N, González-Orozco CE, Thornhill AH, Laffan SW, Miller JT. Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo-endemism in Australian *Acacia* [J]. *Nat Commun*, 2014, 5: 4473.

(责任编辑: 李惠英)