



•综述• 纪念第19届国际植物学大会召开5周年专题周年

中国苔藓植物多样性研究进展

朱瑞良^{1, 2, 3, 4*}, 马晓英¹, 曹畅¹, 曹子寅¹

1. 华东师范大学生命科学学院, 上海 200241; 2. 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241; 3. 自然资源部大都市区国土空间生态修复工程技术创新中心, 上海 200062; 4. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200241

摘要: 苔藓植物是生物多样性的重要组成部分, 包括角苔植物、苔类植物和藓类植物三大类群, 其物种数量仅次于被子植物, 是高等植物的第二大类群。我国是世界苔藓植物多样性最丰富的国家。自2017年以来, 我国苔藓学者在世界范围发现了10个新属, 40个新种, 建立了新的地钱纲分类系统; 更新了我国苔藓植物物种名录, 完成了数本分类学专著, 并在苔藓系统发育基因组、苔藓植物多样性与环境关系、苔藓植物多样性保护等领域取得了可喜的进展。对未来的研究, 我们提出5点建议: (1) 加强对重要生态系统、国家公园和关键类群的物种多样性调查; (2) 加快基于基因组的苔藓植物多样性研究; (3) 加强苔藓植物保护研究; (4) 加强西北地区苔藓植物多样性研究人才的培养; (5) 进一步加强国际合作, 努力构建“一带一路”国家苔藓植物多样性平台。

关键词: 新分类群; 多样性和分布; 系统发育基因组学; 环境适应; 气候变化; 保护

朱瑞良, 马晓英, 曹畅, 曹子寅 (2022) 中国苔藓植物多样性研究进展. 生物多样性, 30, 22378. doi: 10.17520/biods.2022378.

Zhu RL, Ma XY, Cao C, Cao ZY (2022) Advances in research on bryophyte diversity in China. Biodiversity Science, 30, 22378. doi: 10.17520/biods.2022378.

Advances in research on bryophyte diversity in China

Ruiliang Zhu^{1, 2, 3, 4*}, Xiaoying Ma¹, Chang Cao¹, Ziyin Cao¹

1 School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

2 Tiantong National Station for Forest Ecosystem Research, East China Normal University, Shanghai 200241

3 Technology Innovation Center for Land Spatial Eco-restoration in Metropolitan Area, Ministry of Natural Resources, Shanghai 200062

4 Shanghai Key Lab for Urban Ecological Processes and Eco-Restoration, Shanghai 200241

ABSTRACT

Background & Aims: Bryophytes, the second largest group of higher plants, are an important component of biodiversity. China is the country with the richest bryophyte diversity. In this review, we aim to summarize the direction of the research on bryophyte diversity since 2017, and appropriately prospect the direction of future research.

Progress: Since 2017, Chinese bryologists have described 40 new species and 10 new genera in the world, completed several taxonomic monographs, established a new classification of Marchantiopsida, updated the species catalogue of Chinese bryophytes, and made encouraging progress in the studies of bryophyte phylogenomics, the relationships between bryophyte diversity and environment, and bryophyte diversity conservation, etc.

Prospects: Five suggestions for future research on bryophyte diversity in China are proposed, including (1) strengthening the investigation of species diversity of important ecosystems, national parks and key groups; (2) accelerating genome-based bryophyte diversity research; (3) strengthening the research on bryophyte conservation; (4) strengthening the training of bryophyte diversity research talents in Northwest China; and (5) further strengthening international cooperation and building the bryophyte diversity platform of the “the Belt and Road” countries.

Key words: new taxa; diversity and distribution; phylogenetic genomics; environmental adaptation; climate change; conservation

收稿日期: 2022-07-04; 接受日期: 2022-07-20

基金项目: 国家自然科学基金(31970215)和华东师范大学“幸福之花”先导研究基金项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: rlzhu@bio.ecnu.edu.cn

苔藓植物是生物多样性的的重要组成部分, 全世界共有约21,000种, 其物种数量仅次于被子植物, 是高等植物的第二大类群。作为自然界的先锋物种, 苔藓植物在生态系统平衡、全球碳封存、活性成分的挖掘及药物开发, 以及独特的基因资源储备方面具有不可替代的作用(朱瑞良, 2022)。2017年第19届国际植物学大会在深圳召开, 极大地激发了我国苔藓学家的研究热情, 国际合作得到了加强。近年来我国苔藓植物学研究取得了重要进展, 本文就2017年以来我国学者在苔藓植物分类与多样性编目、苔藓植物系统发育基因组学、苔藓植物多样性与环境关系、苔藓植物对气候变化的响应等研究领域取得的进展作简要综述。

1 苔藓植物分类与多样性编目

由于苔藓植物个体小, 形态难以观察, 其分类较为困难, 但近年来随着我国苔藓学家的不断努力, 尤其是借助不断发展的分子系统学和系统发育基因组学研究方法, 我国在苔藓植物分类与多样性编目方面取得了相当的成绩。

1.1 我国学者建立了10个新属, 我国境内新增8个新属

属是分类学最重要的分类等级之一, 属的界定是确切揭示物种多样性的基础之一。随着野外调查的深入和分子系统学的飞速发展, 自2017年以来, 我国学者建立了10个新属, 其中高鳞苔属(*Gaolejeunea*)、华萼苔属(*Sinomylia*)、苏氏苔属(*Soella*)、拟花萼苔属(*Asterellopsis*)和溪藓属(*Rheoshevockia*)都是以我国产的物种为模式建立。高鳞苔属有2个种, 模式种为我国广西特有, 该属2021年增加的第二个物种仅分布在新加坡(Ye & Zhu, 2018; Ye & Wei, 2021); 华萼苔属是单种属, 产于云南贡山县和西藏察隅县的高海拔云雾林(Wu et al, 2018); 苏氏苔属只有1种, 分布中心在我国广西, 在泰国和日本琉球也有分布(Zhu et al, 2018c); 拟花萼苔属是我国第一个基于基因组和形态证据建立的新属, 分布于我国青海、四川和云南以及尼泊尔(Xiang et al, 2022); 溪藓属是云南产的水生单种属, 具有两栖的特征。穆鳞苔属(*Mohamedia*)有2种, 分布于热带亚洲(Zhu et al, 2019)。雷鳞苔属(*Reinerantha*)、蒂鳞苔属(*Thiersianthus*)、矢野苔属

(*Yanoella*)和积油苔属(*Cumulolejeunea*)都为单种属。雷鳞苔属产于厄瓜多尔中部的山地雨林(Gradstein et al, 2018), 蒂鳞苔属产于马来西亚沙巴州的低地雨林(Zhu et al, 2017a), 矢野苔属分布在巴西大西洋沿岸森林保护区(Zhu et al, 2018a), 积油苔属目前只在澳大利亚和新西兰有记录(Zhu & Shu, 2018)。除了华萼苔属还有待进一步确认以外, 其余9个新属都已得到分子系统学的支持。

自2017年以来, 国外学者在我国云南发现了3个单种的新属, 分别是原镰萼苔属(*Protoharpanthus*) (Bakalin et al, 2021a)、康氏苔属(*Konstantinovia*) (Bakalin et al, 2021b)和岸边藓属(*Mawenzhangia*) (Enroth et al, 2018)。除了这些新属以外, 我国学者新发现了我国苔藓植物的3个新记录属, 分别是拟缺齿藓属(*Haplodontium*) (王晓蕊等, 2018), 鞭羽苔属(*Chiastocaulon*) (Ma & Shevock, 2018)和囊果苔属(*Sphaerocarpos*) (Xiang & Zhu, 2019)。

1.2 我国学者世界范围内发现了40个新种, 我国境内新增新种51个, 其中31个为我国学者发表

自2017年以来, 国内外学者在我国境内发现的苔藓植物新种有51个, 其中我国学者命名(包括参与命名)的有31个(占61%), 国外学者命名的有20个(占39%)。在国外学者命名的20个新种中, 俄罗斯学者最为活跃, 命名了14个物种, 其次是美国(6个)和英国(4个)。在新种的地域分布方面, 16个省或自治区至少有1个新种被发现, 新种数目排在前5位的分别是: 四川(14个)、云南(14个)、西藏(10个)、贵州(7个)和新疆(4个)。国外学者发表的新种主要产于四川(10个)、云南(8个)、贵州(2个)和台湾(2个) (附录1)。由于独特的气候和地理位置, 我国的西南山区不仅是苔藓多样性的热点地区, 在未来几十年仍是发现更多新种的关键地区。可以预期的是, 随着交通条件的改善, 西藏将是更值得苔藓学者探秘的苔藓植物多样性宝地。值得注意的是, 位于我国西北的新疆和青海各有4个和1个新种被发现。新疆和青海的地域面积分别约占全国的1/6和1/13, 不仅拥有巨大的地理面积, 而且具有复杂的地貌、独特的自然环境条件和极度多样化的生境, 但苔藓多样性本底调查贫乏, 更加值得关注。

我国学者发现的31个产于我国境内的新种, 隶属于15科20属, 其中丛藓科(Pottiaceae)就有12个新

种, 隶属于4属, 占比超过1/3。丛藓科的对齿藓属(*Didymodon*)是我国学者发现新种最多的属, 在我国境内就发现了9个新种 (Feng et al, 2022a, b)。丛藓科是藓类植物最大的科, 且全球广布, 期待在我国境内发现更多的新种。大帽藓属(*Encalypta*)目前全世界有44种, 我国学者近期在河北、新疆和西藏相继发现了3个新种。迄今为止在我国发现的大帽藓属新种已有8个, 我国已经成为世界大帽藓属植物多样性的热点地区(Shen et al, 2022)。地钱纲是我国研究比较薄弱的类群, 也是《中国苔藓志》未完成的一大困难类群。可喜的是, 继2016年在云南发现我国特有种云南地钱(*Marchantia longii*)后, 我国学者在四川四姑娘山又发现了一个囊果苔目的新种即四姑娘囊果苔(*Sphaerocarpos siguniangensis*), 为我国苔藓植物新增了一个目(Xiang et al, 2016; Xiang & Zhu, 2019)。角苔植物门是苔藓植物中种数最少的一个门, 约有200–250种, 继2014年在云南西双版纳发现一个新的短角苔物种即云南短角苔(*Notothylas yunnanensis*) (Peng & Zhu, 2014)后, 我国学者在贵州又发现了一个短角苔属的新种即贵州短角苔(*N. guizhouensis*) (Zhang et al, 2018)。

国外学者命名的20个新种隶属于15科16属, 其中合叶苔科(Scapaniaceae)最多, 有2属3种(Bakalin et al, 2019; Bakalin et al, 2020)。

2017年以来, 我国学者也描述了国外产的9个新种, 其中7个属于细鳞苔科(Lejeuneaceae), 1个属于扁萼苔科(Radulaceae), 1个属于木灵藓科(Orthotrichaceae)。在这9个新种中, 1个产于南美洲的厄瓜多尔(Gradstein et al, 2018), 1个产于大洋洲的巴布亚新几内亚(Wei et al, 2018), 其余7个种产于日本(1个) (Li et al, 2017), 马来西亚(2个) (Zhu et al, 2017a; Sangrattanaprasert et al, 2019), 文莱(2个) (Zhu et al, 2017b; 2018b), 泰国(1个) (Promma et al, 2018), 和新加坡(1个) (Ye & Wei, 2021)。

除了新属和新种以外, 通过深入的调查研究, 2017年以来, 国内外学者新增了30余个我国苔藓植物新记录种, 如Tang等(2019)在广西发现了日本濒危物种——螺柄藓(*Hypnodontopsis apiculata*), Yin等(2021)报道硬枝片叶苔(*Riccardia vitrea*)在我国和北美有分布。

1.3 专科专属和分类系统修订成果显著

专科专属的现代分类修订一直是苔藓植物分类学的重任。藓类植物门的真藓属(*Bryum*)和木灵藓属(*Orthotrichum*)是分类困难的类群。2021年基于形态学和分子系统学研究的我国广义真藓属的分类专著出版(赵建成和刘永英, 2021), 这为真藓属相关类群的分类鉴定和物种多样性保护提供了重要基础资料。我国木灵藓属的分类修订确认了我国有27种(Wang & Jia, 2020)。此外, Han和Jia (2021)基于形态特征和5个分子标记对广义锦藓科(Semato-phyllaceae)做了系统发育研究, 提出了新的亚科分类系统。Shu等(2021)采用全面证据法解决了世界薄鳞苔属(*Leptolejeunea*)的系统发育关系, 提出了一个新的亚属分类系统。基于叶绿体基因组的分析, Xiang等(2022)把半月苔目(Lunulariales)合并到地钱目, 把假钱苔科(Oxymitracae)合并到钱苔科(Ricciaceae), 并提出最新的世界地钱纲分类系统。

1.4 物种多样性编目和苔藓志书编研取得了进展

20世纪90年代发表的两本我国苔藓植物名录 *Annotated catalogue of Chinese Hepaticae and Anthocerotae* 《中国苔类和角苔类植物注释名录》(Piippo, 1990)和 *A newly updated and annotated checklist of Chinese mosses* 《中国藓类植物最新注释名录》(Redfearn et al, 1996), 为我国苔藓学者开展物种多样性研究提供了巨大的便利。近年来, 随着数字化的飞速发展, 《中国生物物种名录》的苔藓植物部分日渐完善。依据2022年公布的数据, 我国目前有苔藓植物160科632属3,108种(The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences, 2022)。科、属和物种数比2018年的印刷版(贾渝和何思, 2013; 王利松等, 2018)分别增加了9科21属和23种。考虑到《中国生物物种名录》依旧存在遗漏, 加上今后野外调查的深入和整合分类学研究方法的运用, 保守估计我国苔藓的物种数有可能达到3,500种。

与维管植物相比, 我国苔藓植物在省一级的物种多样性编目和志书编研仍然比较匮乏。但欣慰的是, 安徽、广西和辽宁近年来出版了最新的苔藓植物物种名录。安徽目前有苔藓植物95科253属777种, 其中角苔植物3种, 苔类植物185种, 藓类植物

589种(师雪芹和王健, 2021)。广西目前记录有苔藓植物103科326属1,230种, 其中角苔植物6种, 苔类植物411种, 藓类植物813种(Wei et al, 2018)。辽宁目前有苔藓植物83科205属491种, 其中角苔植物4种, 苔类植物114种, 藓类植物373种(张淑梅等, 2022)。2018年贵州苔藓志出版了第三卷(熊源新和曹威, 2018)。至此, 山东、内蒙古、澳门、香港、台湾、云南、贵州等省有了苔藓志或图鉴。区域性(非行政区)的植物志也相继出版, 主要侧重于保护区, 如: 李明等(2017)的《昆崙山苔藓志》收录了山东昆崙山苔藓植物64科144属381种; 白学良和赵东平(2018)的《五大连池火山熔岩地貌苔藓植物图志》收录了黑龙江五大连池火山熔岩地貌国家级自然保护区苔藓植物231种; 马文章(2020)的《金平分水岭大型真菌、苔藓和蕨类植物多样性》收录了该保护区苔藓植物523种; 赵遵田和任昭杰(2020)的《蒙山苔藓志》收录了山东蒙山地区苔藓植物55科122属332种; 贾渝和吴锦平(2021)的《福建梅花山国家级自然保护区苔藓植物多样性》报道了该保护区408种苔藓植物; 贾渝等(2021)的《秦岭地区苔类和角苔类植物志》记载了该地区苔类和角苔类47科86属273种。

传统的苔藓植物本底调查主要依赖分类学的采样方法, 但由于苔藓植物个体太小, 容易导致采集的疏漏而低估被调查地区的多样性。为了解采样方式是否对苔藓植物多样性造成影响, 戴尊等(2022)以浙江乌岩岭国家级自然保护区为调查区域, 对叶附生苔类植物开展了系统的采样及比较研究。他们发现沿海拔梯度的系统调查和取样, 并结合传统分类采样能获得较高叶附生苔类植物物种多样性。由此建议在今后我国苔藓多样性本底调查中开展类似的工作, 以便更全面且高效地摸清我国苔藓植物的物种多样性。

2 苔藓植物基因组和系统发育基因组学研究成为当前热点

由于受到化石、取样、形态和分子数据以及分析方法的制约, 陆地植物的起源和进化一直是进化生物学研究的一个难题。苔藓植物作为陆地植物早期演化中的重要分支, 是揭示植物系统发育和进化的关键类群。随着基因组测序成本的降低, 最近几

年苔藓植物系统发育基因组学已经成为研究热点方向。

Cheng等(2019)利用比较进化基因组学研究显示链形藻类双星藻纲(Zygnematophyceae)的*Spirogloea muscicola*可能是所有陆地植物最近缘的共同祖先, 苔藓植物和维管植物极可能由它们演化而来。Zhang等(2020)基于芽胞角苔(*Anthoceros angustus*)的全基因组序列, 通过系统发育基因组学分析进一步确定了苔藓植物的单系性, 并支持角苔植物是苔类植物+藓类植物的姐妹类群。Yu等(2020a)发表了水生藓类植物——水藓(*Fontinalis antipyretica*)的全基因组序列, 该种的基因组大小为385.2 Mbp。这是继芽胞角苔后我国公布的第2个苔藓植物全基因组序列。Liu等(2019)选取142种藓类代表, 基于每个物种122个质体基因和150个单拷贝核基因的数据, 成功地在目级别水平上重建了藓类植物系统发育关系, 对其他植物大类群的生命之树重建具有借鉴意义。最近, Yu等(2022)发布了2个侧蒴藓类植物兜叶绢藓(*Entodon seductrix*)和曲叶灰藓(*Hypnum curvifolium*)染色体水平的基因组, 发现侧蒴藓基因组高度的共线性关系。

Gao等(2022)对5,000多个基因家族进行了系统发育基因组学分析, 发现苔藓植物经历古老的大规模基因加倍事件后, 产生的大量抗逆相关的新基因成员得到了保留, 以适应各类极端环境。R基因(NBS-LRR蛋白)是一类与植物疾病抗性相关的基因, Gao等(2018)研究了此类基因在藻类、苔藓和其他陆地植物中的演化过程, 发现R基因在整个进化过程中多次丢失和起源, 并在苔藓植物中显示出适应性进化。

Yu等(2020b)基于35个叶绿体基因组数据重新构建了苔类植物关键支系间的系统发育关系, 结果支持苔类植物三大谱系(裸蒴苔纲、地钱纲和叶苔纲)单系起源以及大多数类群的主干关系, 并揭示GC含量在陆生植物质体基因组进化中起着至关重要的作用。Dong等(2021)根据42个新测序和24个已发表的叶绿体基因组分析表明苔类植物叶绿体基因组的结构在苔类的系统发育中是保守的。上述两篇论文都重点关注了毛叶苔目(Ptilidiales)的系统位置, Yu等(2020b)支持毛叶苔目与叶苔目(Jungermanniales)的姐妹关系, 而Dong等(2021)支持毛叶苔目与

光萼苔目(Porellales)的姐妹关系。Dong等(2022)在苔类植物线粒体系统发育基因组学分析中发现RNA编辑位点修订与否对毛叶苔目的系统位置起到决定性的影响。作者指出,在系统发育基因组学分析中,单纯地使用细胞器基因组数据而不考虑RNA编辑位点的影响可能产生误导性的结果。Dong等(2019b)通过比较47个完整的苔类线粒体基因组,发现苔类线粒体基因组结构十分保守,但存在低频基因组重组现象,苔类核基因组中与双链断裂修复相关基因家族出现了扩张,解释了线粒体基因组保守的原因。据推测,RNA编辑位点可能影响系统学分析结果。

陆地植物细胞器基因组普遍存在RNA编辑现象,Dong等(2019a)对42个苔类细胞器基因组进行了分析,发现苔类中除地钱纲外均存在RNA编辑,且苔类植物中RNA编辑数量与GC含量以及核基因组PPR基因家族的拷贝数量呈正相关。Xiang等(2022)对地钱纲几乎所有的属开展了叶绿体比较基因组学的研究,结果表明相比叶苔纲(Jungermannio-psida),地钱纲的叶绿体基因组大小和GC含量整体更加保守,但光苔属(*Cyathodium*)的质体GC含量较高,简单重复序列(SSRs)较少,结构变异较多,推测该属可能具有RNA编辑位点。除此之外,丰富的重复元件和6个高度分化的序列区域被认为适合于未来地钱纲科以下的分类学研究。

Su等(2021)新测了4个链形藻类的转录组数据,基于植物界各大类群直系同源基因的系统发育分析,进一步支持了苔藓植物为单系类群,并使用22个化石标定点,3种不同的化石校准策略估算苔藓植物起源于9.02–6.14亿年前的新元古宙(前寒武纪),比先前广泛报道的苔藓植物起源时间前推了约3亿年。但此结论还有待更多研究的支持。

3 我国苔藓植物多样性与环境关系研究颇具特色

苔藓植物的生长、分布状况及多样性与所处的环境有关。探究物种与环境的关系有助于了解物种分布的空间特征,为人们制定物种多样性保护对策及进一步管理、利用植物资源提供理论依据。我国陆地面积广阔,不同地区间气候和生境差异显著,特别是青藏高原、喀斯特地区和岛屿为苔藓植物多

样性与环境关系研究提供了独特的研究场所。

3.1 青藏高原苔藓植物多样性与分布

青藏高原地形地貌复杂,区域气候和植被组成多样。Song等(2021)编制了我国现存苔藓植物的省级分布,探讨了当前环境和近期物种多样性分化速率对我国苔藓植物丰富度地理格局的影响,结果表明我国西藏、云南、台湾、福建等省份湿润的热带和亚热带山地不仅是苔藓植物多样性的热点地区,还是苔类近期高度多样化的摇篮和藓类植物单种属和寡种属的避难所。色季拉山是西藏半干旱区到湿润区的过渡地带,马和平等(2019)利用色季拉山生态站监测数据,发现海拔梯度作为许多环境因子的综合反映影响着植物群落的分布及物种多样性,是影响色季拉山藓类植物分布的主要环境因子。

Wang等(2019b)对西藏干旱半干旱地区真藓(*Bryum argenteum*)的形态特征与环境的关系进行了研究,发现苔藓植物的形态特征与环境变异密切相关,不同基质下环境变化对苔藓植物的影响差异较大,表明苔藓植物的各种功能性状密切相关,这些性状的组合共同响应环境的变化。

3.2 特殊生境下苔藓植物多样性及分布特征

天坑主要分布于降雨量充沛的热带和亚热带喀斯特山区,环境湿度较大,温度较低并且相对封闭,因此形成了有别于周围区域小气候且适合苔藓植物生存的独特生境。Li等(2021)在天坑森林记录到的苔藓植物类群明显多于高原地表森林,研究表明光照是影响天坑森林苔藓植物分布的最主要因素。Li等(2019)发现天坑中下部环境异质性最强,底部苔类植物多样性最高,受光照、温度、湿度等环境因素的影响,群落在不同深度存在明显分化。天坑底部由于水分充足,受人为干扰少,苔藓植物多样性最高,是生物避难所的中心(李小芳等, 2020)。然而破坏性的人类活动对天坑生物多样性造成了威胁, Li等(2020)共记录贵州古达天坑苔藓植物29科50属75种,其中我国特有物种13种,认为与处于良好状态的天然天坑相比,退化的天坑仍然为我国特有苔藓植物提供了避难所,对生物多样性保护具有重要意义。

生境片断化是导致生物多样性丧失的主要因素之一,岛屿作为天然的片断化生境,是探讨破碎生境对苔藓植物多样性影响的理想场所。Yu等

(2019)调查了东海嵎泗列岛18个大陆岛的苔藓植物物种多样性及分布特点,发现岛屿海拔、隔离度、面积和人为干扰强度均在岛屿水平上显著影响苔藓植物的物种组成。岛屿面积是苔藓植物物种丰富度最重要的决定因素,海拔高度和人为干扰强度对物种丰富度也具有显著影响。Yu等(2020c)通过舟山群岛的66个大陆岛屿的5类苔藓植物物种数量的数据,确定了适用于揭示物种-面积关系和检测小岛效应的模型,对不同种类苔藓植物的小岛效应阈值检测发现:资源需求低和扩散能力高的物种组的小岛效应阈值较低,对生境条件高度敏感的物种组的小岛效应阈值较高,表明对生境敏感的物种的保育面积应该相对较大。

3.3 附生苔藓植物与环境关系

附生苔藓研究历来受到苔藓学界的重视,这源于影响附生苔藓分布因子的复杂性。树附生苔藓植物是森林生态系统的重要组成部分,其体积小且结构简单,对外界水分的依赖使其对环境极为敏感,是环境健康、森林质量和植被类型的良好指标。Shen等(2018)首次利用林冠塔吊调查了云南142棵树从基部到外冠层的整个垂直梯度的附生苔藓植物,发现亚热带山地生境的物种多样性较高,冠层物种多样性高于低层,强调了林冠塔吊对研究复杂森林附生苔藓植物区系的完整取样具有重要价值。苔藓植物的种类与功能性状往往沿林内垂直梯度变化而变化,Fan等(2020)研究了云南哀牢山垂直生境下18种苔藓植物的28个功能性状,发现与地生苔藓和林下树干附生苔藓植物相比,冠层附生苔藓形态与功能性状的组合倾向于减少对冠层强光的拦截,使其免受强光辐射的伤害,适应森林冠层湿度变化频繁的生境。在林冠强光环境下,冠层附生苔藓植物的功能性状变异幅度较林下层苔藓植物小,应对高辐射水平的生态策略也更为单一,表明环境过滤构建了苔藓植物功能性状在垂直梯度空间分布的组合,光保护策略在塑造亚热带山地云雾林生态系统苔藓植物的光合能力和分布格局方面有重要作用。水分是我国西南山地物种多样性形成和维持的关键因素,但近年来西南地区降水明显减少,干旱风险持续增加,Liu等(2021)研究了哀牢山旱季不同类群附生植物的水分利用模式和效率,结果表明附生植物的水分来源和利用率存在显著的类群

间和种间差异,与附生种子植物和地衣不同的是,附生苔藓既依赖于雾水又依赖于腐殖质,证实了在旱季中雾水对附生植物的重要性。苔藓植物固氮酶活性也和水分变化有关,Fan等(2022)对哀牢山不同附生苔藓植物的蓝细菌定殖率、固氮酶活性及其季节变化,以及不同水分条件下苔藓固氮酶活性的变化进行了研究,结果表明苔藓植物-蓝细菌联合共生体的固氮酶活性在应对水分可用性的即时和长期变化上具有不同的水分响应策略,预测长期干旱或极端降水均会降低山地云雾林生态系统附生苔藓植物的固氮能力,进而影响到生态系统的氮循环。

附生植物与附主的相互作用是林冠物种相互作用的主要组成部分,Hu等(2021)提出森林管理和保护应重点关注对附生苔藓植物多样性和群落稳定性有重要贡献的附主物种,一旦这些关键物种消失,可能会导致森林冠层生物多样性急剧下降。一些仅在特定的垂直区域记录到苔藓植物种类可能对环境变化很敏感,可作为生物指示器,如鳞叶藓(*Taxiphyllum taxirameum*)、大羽藓(*Thuidium cymbifolium*)、暗绿耳叶苔(*Frullania fuscovirens*)及陈氏耳叶苔(*Frullania chenii*)。

4 苔藓植物对气候变化的响应研究初见端倪

苔藓植物是生态系统结构和功能的重要组成部分,在热带地区、温带阔叶林、北方针叶林和苔原地区发挥着森林的初级生产、养分循环、碳平衡等生态功能。苔藓植物属于变水植物,对温度降水变化十分敏感,在全球变暖的背景下,识别气候变化对物种分布的影响对生物多样性风险管理具有重要意义。

Wu (2022)探究了我国115种苔藓植物在气候变暖下栖息地缩减的危险性和不确定性,结果表明在气候变化条件下,我国部分特有苔藓植物面临着较高的灭绝风险,部分非特有苔藓植物也可能面临着局部灭绝风险。这些苔藓植物的生态功能与其范围减少有关,必须采取适当措施应对气候变暖风险。

在所有陆地生境中,热带地区拥有最高的生物多样性(Dowle et al, 2013),三分之二的苔藓植物生长在热带地区。随着全球变暖,在不采取有力缓解

措施的情况下,到本世纪末,热带地区的地表温度预计将增加约3℃ (Müller et al, 2017),因此热带地区的苔藓植物对气候变化响应备受我国学者关注。

Hao和Chu (2021)通过实验发现温度上升1.5℃和3℃对苔藓植物的健康状况、光合性能和生长均有显著的负面影响。过高和低的光合有效辐射会损害它们的光化学效率和生长,长时间的增温和过强/弱光照会损害苔藓植物的健康,还会降低光合作效率,最终导致其死亡。Wang等(2019a)对海南岛的苔藓植物多样性进行了重新调查,提出8种特有种为潜在易危物种,中部山区为海南岛苔藓植物热点区域,水分可利用性是苔藓植物最重要的气候预测因子,研究结果支持热带苔藓植物作为气候变化敏感的标志器。

青藏高原是全球气温变化最敏感的地区之一。

Kou等(2020)利用最大熵模型模拟了红叶藓属(*Bryoerythrophyllum*)和对齿藓属在未来不同气候情景下在西藏的潜在分布区,结果表明相比红叶藓属,未来气候情景下对齿藓属对气候变化表现出更明显和规律性的响应,建议将对齿藓属分布格局的变化作为西藏地区气候变化的指示。Sun等(2017)以我国青藏高原东坡为样地,探讨了全球变暖和氮沉降对苔藓植物群落和物种水平的影响,结果表明在亚高山地区,气候变暖和氮沉降速率的增加对苔藓植物的影响具有物种特异性,在一定程度上也具有生态系统特异性,这说明苔藓植物不是作为一个单一的功能类群来响应全球变化,气候变暖和氮沉降引起的物种替换可能会影响生态系统过程。

5 苔藓植物多样性保护和科普教育工作得到快速推进

由于个体微小、大多远离大都市,苔藓植物的重要性仍然很难被公众所完全认识。近年来,我国学者十分注重苔藓植物的科普教育。科普图书《苔藓之美》(张力等, 2019)以及微电影作品《苔藓》等向人们普及苔藓知识,以唤起人们保护苔藓植物多样性的意识。《苔藓》以其独特的科普视角,完美呈现了微电影美学以及科学与光影的结合,获得第五届上海国际科普微电影大赛最高奖——“评委会大奖”,同时该作品也获得2019年“绿叶科抖”全国植物科学科普短视频大赛的金奖及最佳策划奖。

随着人们对苔藓植物生态价值、经济价值和研究价值认识的不断提高,在2021年9月国家林草局和农业农村部联合发布的《国家重点保护野生植物名录》(2021年第15号)中,泥炭藓科的多纹泥炭藓(*Sphagnum multifibrosum*)和粗叶泥炭藓(*S. squarrosum*),白发藓科的桧叶白发藓(*Leucobryum juniperideum*),以及藻苔科的藻苔(*Takakia lepidozoides*)和角叶藻苔(*T. ceratophylla*)被列入其中。这一举措无疑有助于拯救濒危的野生苔藓植物,保护苔藓植物多样性以及充分发挥它们的生态功能。

6 人才培养成效显著

据不完全统计,自2017年第19届国际植物学大会以来,我国相关大学和研究所培养了31位主要研究对象为苔藓植物的博士研究生,研究范围涉及分子生物学、环境污染和监测、植物生理学、基因组学等,其中从事苔藓植物多样性研究的约占三分之一。两位从事苔藓植物分类和多样性研究的留学生(泰国的Chachatba Promma和马来西亚的Paul Chua)分别获得华东师范大学和中国科学院大学的博士学位。清华大学、华东师范大学、东北师范大学、南京林业大学、首都师范大学、河北师范大学等单位在此期间共招收了9名主要研究对象为苔藓植物的博士后,他们正成为我国苔藓植物学研究的主力军。但与苔藓植物的物种数量、在植物界的地位以及重要性相比,高层次的苔藓植物学人才培养仍然不足,阻碍了学科的高水平发展,要引起相关部门的重视。

7 展望

自2017年第19届国际植物学大会以来,我国学者在植物多样性研究领域取得了一系列的成果。作为对环境十分敏感、执行保水和土壤修复等生态功能的苔藓植物,其生长和多样性发展对植被恢复与重建、全球变化、生态系统健康有着十分重要的影响。我国是苔藓植物多样性最丰富的国家,在全球变暖和生物多样性急剧丧失的大背景下,确切地揭示我国苔藓植物多样性本底和有效地保护苔藓植物多样性是今后首要的研究任务。为了充分发掘苔藓植物资源,进一步发挥其生态功能、经济和科学价值,未来可着重从以下5方面开展探讨:

(1)加强对重要生态系统、国家公园和关键类群的物种多样性调查。长期以来,森林生态系统中的苔藓植物多样性受到广泛的关注,然而一些特殊的生态系统,如湿地生态系统,却常被忽视。泥炭地是碳封存能力最强的一种湿地生态系统,其储存的碳约占全球土壤碳的1/3 (Crump, 2017),被认为是减缓全球变暖最有效的陆地生态系统,泥炭地的存在与否事关碳中和目标的实现。泥炭地的优势植物是苔藓(特别是泥炭藓),但全国范围内的湿地和泥炭地苔藓植物多样性本底调查严重缺乏,建议有关部门制定计划时优先考虑。

随着我国以国家公园为主体的自然保护地体系的建立和完善,针对苔藓植物多样性本底调查匮乏这一现状,建议进行国家公园苔藓植物多样性本底数据调查。有“中华水塔”“亚洲水塔”之称三江源国家公园是我国面积最大的国家公园,苔藓植物多样性呈现的生态功能格外重要,建议今后加强关键国家公园苔藓植物多样性本底调查,为提升国家公园的生态服务功能积累基础信息。

叶附生苔类植物、树附生苔藓植物、泥炭藓等是对环境十分敏感的类群(白杨等, 2020; 朱瑞良, 2022),随着国家野外科学观测研究站和野外大样地网络建设的不断完善,建议加强基于这些类群的大尺度环境监测和生态安全预警研究。

(2)加快基于基因组的苔藓植物多样性研究。尽管基于基因片段的分子系统发育研究极大地改变了我们对苔藓植物多样性的认识,但随着基因组时代的到来,我国学者迫切需要强化基于基因组的整合分类学人才培养,以期在基因组系统发育多样性研究领域走在国际前沿。

(3)加强苔藓植物保护研究。尽管2021年我国首次把桧叶白发藓等5个苔藓植物列为国家重点保护野生植物,但苔藓植物的保护工作还远远落后于其他高等植物,建议今后扩大宣传,重视并加强苔藓植物保护研究。

(4)加强西北地区苔藓植物多样性研究人才的培养。我国西北地区地域辽阔,约占全国陆地面积1/3,具有多样性的地貌和生境,但这一地区是目前苔藓植物多样性调查最薄弱的地区。迄今为止,宁夏、甘肃、青海和陕西从事苔藓植物相关研究的人员极其匮乏。今后应该采取多种途径,出台相应政

策,以填补相关省份研究队伍的空白。

(5)进一步加强国际合作,努力构建“一带一路”国家苔藓植物多样性平台。苔藓植物是靠孢子繁殖的类群,大多种类广泛分布于世界各地,要确切地揭示我国和世界苔藓植物多样性离不开全球学者的合作和努力。我国学者近年来与亚洲、欧洲、美洲和大洋洲相关国家有较多的交流和合作,但合作最少的是非洲国家,今后有必要加强对非洲苔藓植物多样性的研究,并率先构建“一带一路”国家苔藓植物多样性平台,促进苔藓植物多样性的保护。

致谢:感谢卜兆君、曹威、陈浩东、方炎明、冯超、郭水良、胡勇、贾渝、寇瑾、刘永英、买买提明、马文章、邵小明、王健、王晓蕊、吴玉环、熊源新、衣艳君、张力、张朝晖、赵建成、周金川等提供部分文献和信息。

ORCID

朱瑞良  <https://orcid.org/0000-0002-0163-8255>

参考文献

- Bai XL, Zhao DP (2018) Illustrated Bryophyte Flora of Wudalianchi Volcanic Landform. Inner Mongolia University Press, Hohhot. (in Chinese) [白学良, 赵东平 (2018) 五大连池火山熔岩地貌苔藓植物图志. 内蒙古大学出版社, 呼和浩特.]
- Bai Y, Chen SW, Qian HY, Yu SH, Xu YM, Zhang ZX, Shen C, Chen YQ, Zhang MQ, Yu JP, Zhu RL (2020) Species diversity of epiphyllous liverworts in Qianjiangyuan National Park, Zhejiang. Biodiversity Science, 28, 231–237. (in Chinese with English abstract) [白杨, 陈声文, 钱海源, 余顺海, 徐谊明, 张芷昕, 沈超, 陈雨奇, 张美琪, 余建平, 朱瑞良 (2020) 钱江源国家公园叶附生苔类植物的物种多样性. 生物多样性, 28, 231–237.]
- Bakalin VA, Fedosov VE, Fedorova AV, Ma WZ (2021b) Obtusifoliaceae, a new family of leafy liverworts to accommodate *Konstantinovia*, newly described from the Hengduan Mts. (South China) and *Obtusifolium* (Cephaloziineae, Marchantiophyta). Plant Systematics and Evolution, 307, 1–16.
- Bakalin VA, Fedosov VE, Long DG, Fedorova AV, Maltseva YD (2021a) *Protoharpanthus* gen. nov. (Harpanthaceae)—a relict relative of *Harpanthus* from the Sino-Himalaya. The Bryologist, 124, 218–229.
- Bakalin VA, Vilnet AA, Klimova KG, Ma WZ, Nguyen VS (2020) *Diplophyllum purpurascens* (Scapaniaceae, Marchantiophyta)—a new species from Sino-Himalaya

- (China). *Phytotaxa*, 447, 116–126.
- Bakalin VA, Vilnet AA, Ma WZ, Klimova KG (2019) The differentiation and speciation of *Scapania javanica* and *S. undulata* complexes in the Eastern Sino-Himalayas and perimeters for *Scapania* sect. *Stephania* (Scapaniaceae, Hepaticae). *Phytotaxa*, 400, 123–144.
- Cheng SF, Xian WF, Fu Y, Marin B, Keller J, Wu T, Sun WJ, Li XL, Xu Y, Zhang Y, Wittek S, Reder T, Günther G, Gontcharov A, Wang SB, Li LZ, Liu X, Wang J, Yang HM, Xu X, Delaux PM, Melkonian B, Wong GKS, Melkonian M (2019) Genomes of subaerial Zygnematophyceae provide insights into land plant evolution. *Cell*, 179, 1057–1067.
- Crump J (2017) Smoke on Water: Countering Global Threats from Peatland Loss and Degradation. United Nations Environment Programme and GRID, Global Perspectives Initiative, Arendal, Nairobi, and Arendal.
- Dai Z, Chen X, Zhang JH, Zhu MJ, Song K, Xing SC, Tu SW, Zou L, Lei ZP, Li HQ, Wang J (2022) Species diversity of epiphyllous liverworts and host plants in the Wuyanling National Nature Reserve, Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, 30, 21229. (in Chinese with English abstract) [戴尊, 陈星, 张建行, 朱毛洁, 宋坤, 邢诗晨, 涂淑雯, 邹璐, 雷祖培, 李宏庆, 王健 (2022) 浙江乌岩岭国家级自然保护区叶附生苔类及附主植物多样性. 生物多样性, 30, 21229]
- Dong SS, Li HL, Goffinet B, Liu Y (2022) Exploring the impact of RNA editing on mitochondrial phylogenetic analyses in liverworts, an early land plant lineage. *Journal of Systematics and Evolution*, 60, 16–22.
- Dong SS, Zhang SZ, Zhang L, Wu H, Goffinet B, Liu Y (2021) Plastid genomes and phylogenomics of liverworts (Marchantiophyta): Conserved genome structure but highest relative plastid substitution rate in land plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 161, 107171.
- Dong SS, Zhao CX, Zhang SZ, Wu H, Mu WX, Wei T, Li N, Wan T, Liu H, Cui J, Zhu RL, Goffinet B, Liu Y (2019a) The amount of RNA editing sites in liverwort organellar genes is correlated with GC content and nuclear PPR protein diversity. *Genome Biology and Evolution*, 11, 3233–3239.
- Dong SS, Zhao CX, Zhang SZ, Zhang L, Wu H, Liu H, Zhu RL, Jia Y, Goffinet B, Liu Y (2019b) Mitochondrial genomes of the early land plant lineage liverworts (Marchantiophyta): Conserved genome structure, and ongoing low frequency recombination. *BMC Genomics* 20, 953.
- Dowle EJ, Morgan-Richards M, Trewick SA (2013) Molecular evolution and the latitudinal biodiversity gradient. *Heredity*, 110, 501–510.
- Enroth J, Shevock JR, Ignatov MS (2018) *Mawenzhangia thamnobryoides* (Bryophyta, Lembophyllaceae), a new moss genus and species from the Shangri-la region of Yunnan Province, China. *Phytotaxa*, 346, 237–246.
- Fan XY, Liu WY, Song L, Liu S, Shi XM, Yuan GD (2020) A combination of morphological and photosynthetic functional traits maintains the vertical distribution of bryophytes in a subtropical cloud forest. *American Journal of Botany*, 107, 761–772.
- Fan XY, Yuan GD, Liu WY (2022) Response strategies of N-fixation by epiphytic bryophytes to water change in a subtropical montane cloud forest. *Ecological Indicators*, 135, 108527.
- Feng C, Kou J, Wu TT, Wang JL, Zhang GL (2022a) *Didymodon sinicus* (Pottiaceae, Musci), a new species from China and its phylogenetic position based on molecular data. *Nordic Journal of Botany*, 2022, e03424.
- Feng C, Zhang GL, Wu TT, Kou J (2022b) *Didymodon manhanensis* (Pottiaceae, Bryophyta), a new species from Inner Mongolia steppe, China and its phylogenetic position, based on molecular data. *PhytoKeys*, 197, 41–57.
- Gao B, Chen MX, Li XS, Liang YQ, Zhang DY, Wood AJ, Oliver MJ, Zhang JH (2022) Ancestral gene duplications in mosses characterized by integrated phylogenomic analyses. *Journal of Systematics and Evolution*, 60, 144–159.
- Gao YX, Wang WQ, Zhang T, Gong Z, Zhao HY, Han GZ (2018) Out of water: The origin and early diversification of plant R-genes. *Plant Physiology*, 177, 81–89.
- Gradstein SR, Zhu RL, Shu L, Pérez ÁJ (2018) *Reinerantha foliicola*, a new genus and species of Lejeuneaceae subtribe Cololejeuneinae (Marchantiophyta) from Ecuador. *Journal of Systematics and Evolution*, 56, 67–75.
- Han W, Jia Y (2021) Phylogeny and classification of the Sematophyllaceae s.l. (Hypnales, Bryophyta). *Journal of Systematics and Evolution*, 59, 524–540.
- Hao JW, Chu LM (2021) Short-term detrimental impacts of increasing temperature and photosynthetically active radiation on the ecophysiology of selected bryophytes in Hong Kong, southern China. *Global Ecology and Conservation*, 31, e1868.
- Hu HX, Shen T, Quan DL, Nakamura A, Song L (2021) Structuring interaction networks between epiphytic bryophytes and their hosts in Yunnan, SW China. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 716278.
- Jia Y, He Q, Wu PC, Wang MZ (2021) Flora of the Liverworts and Hornworts of Qinling Mountains, China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [贾渝, 何强, 吴鹏程, 汪楣芝 (2021) 秦岭地区苔类和角苔类植物志. 科学出版社, 北京.]
- Jia Y, He S (2013) Species Catalogue of China (Vol. 1) Plants: Bryophytes. Science Press, Beijing. (in Chinese) [贾渝, 何思 (2013) 中国生物物种名录 (第一卷) 植物: 苔藓植物. 科学出版社, 北京.]
- Jia Y, Wu JP (2021) Bryophyte Diversity in Mt. Meihua National Nature Reserve, Fujian. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [贾渝, 吴锦平 (2021) 福建梅花山国家级自然保护区苔藓植物多样性. 中国林业出版社, 北京.]
- Kou J, Wang TJ, Yu FY, Sun YW, Feng C, Shao XM (2020)

- The moss genus *Didymodon* as an indicator of climate change on the Tibetan Plateau. *Ecological Indicators*, 113, 106204.
- Li CY, Zhang ZH, Li XF, Wu J, Wang ZH (2019) Vertical distribution of liverwort communities and their relationship with environmental factors in a karst sinkhole in south-western China. *Journal of Natural History*, 53, 2975–2989.
- Li CY, Zhang ZH, Wang ZH, Wu QM (2020) Bryophyte diversity, life-forms, floristics and vertical distribution in a degraded karst sinkhole in Guizhou, China. *Brazilian Journal of Botany*, 43, 303–313.
- Li DD, Yu J, Cao T, Guo SL (2017) *Macromtrium longipapillosum* sp. nov. (Bryophyta, Orthotrichaceae) from Japan, with comments on *M. comatum*. *Nordic Journal of Botany*, 35, 711–718.
- Li M, Ren ZJ, Yang XY (2017) Bryophyte Flora of Mt. Kunyu. Shandong Friendship Publishing House, Jinan. (in Chinese) [李明, 任昭杰, 杨晓燕 (2017) 崑崙山苔蘚志. 山東友誼出版社, 濟南.]
- Li XF, Zhang ZH, Wang ZH (2020) Distribution of bryophyte communities along the vertical gradient of oversize sinkhole of Xiaozhai Tiankeng of Chongqing City, China. *Ecological Science*, 39, 18–24. (in Chinese with English abstract) [李小芳, 張朝暉, 王智慧 (2020) 苔蘚植物群落在重慶小寨天坑垂直梯度上的分布規律. 生態科學, 39, 18–24.]
- Li XF, Zhang ZH, Wang ZH, Shi KZ (2021) Forest in Karst Mountain Sinkhole of Southeastern China provides refugium for the preservation of bryophyte diversity. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 89, 8944.
- Liu LL, Yang B, Lu HZ, Wu Y, Meng XJ, Zhang YJ, Song L (2021) Dry-season fog water utilization by epiphytes in a subtropical montane cloud forest of Southwest China. *Water*, 13, 3237.
- Liu Y, Johnson MG, Cox CJ, Medina R, Devos N, Vanderpoorten A, Hedenäs L, Bell NE, Shevock JR, Aguero B, Quandt D, Wickett NJ, Shaw AJ, Goffinet B (2019) Resolution of the ordinal phylogeny of mosses using targeted exons from organellar and nuclear genomes. *Nature Communications*, 10, 1485.
- Ma HP, Zheng WL, Shi YL, Dong Z (2019) Relationship between the moss and environment in Sygera Mountains of Tibet, China. *Journal of Plateau Agriculture*, 3, 231–238, 287. (in Chinese with English abstract) [馬和平, 鄭維列, 石玉龍, 東主 (2019) 西藏色季拉山蘚類植物與環境關係的研究. 高原農業, 3, 231–238, 287.]
- Ma WZ (2020) Diversity of Macrofungi, Mosses and Ferns in the Fenshuiling of Jinping County. Yunnan People's Publishing House, Kunming. (in Chinese) [馬文章 (2020) 金平分水嶺大型真菌、苔蘚和蕨類植物多樣性. 雲南人民出版社, 昆明.]
- Ma WZ, Shevock JR (2018) *Chistiocaulon fimbriatum* (Plagioclilaceae) a morphologically variable species new for China, with a description of sporophytes discovered in Yunnan. *Cryptogamie Bryologie*, 39, 309–316.
- Müller LLB, Albach DC, Zotz G (2017) 'Are 3°C too much?': Thermal niche breadth in Bromeliaceae and global warming. *Journal of Ecology*, 105, 507–516.
- Peng T, Zhu RL (2014) A revision of the genus *Notothylas* (Notothyladaceae, Anthocerotophyta) in China. *Phytotaxa*, 156, 156–164.
- Piippo S (1990) Annotated catalogue of Chinese Hepaticae and Anthocerotae. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 68, 1–192.
- Promma C, Zhang LN, Shu L, Chantanaorrapint S, Renner MAM, Zhu RL (2018) *Radula deflexilobula* (Radulaceae, Marchantiophyta) from Thailand, a new species based on morphological and molecular data. *Cryptogamie Bryologie*, 39, 481–497.
- Redfearn PLJ, Tan BC, He S (1996) A newly updated and annotated checklist of Chinese mosses. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 79, 163–357.
- Sangrattanaprasert J, Chantanaorrapint S, Zhu RL (2019) The genus *Colura* section *Gamolepis* (Lejuneaceae, Marchantiophyta) in Malesian region, with the description of *Colura sigmoidea*. *Phytotaxa*, 387, 40–54.
- Shen FJ, Li L, Shi S, Zhao JC (2022) *Encalypta sylvatica*, a new species of Encalyptaceae from northern China. *The Bryologist*, 125, 343–351.
- Shen T, Corlett RT, Song L, Ma WZ, Guo XL, Song Y, Wu Y (2018) Vertical gradient in bryophyte diversity and species composition in tropical and subtropical forests in Yunnan, SW China. *Journal of Vegetation Science*, 29, 1075–1087.
- Shi XQ, Wang J (2021) Bryophyte checklist of Anhui Province, China. *Biodiversity Science*, 29, 798–804. (in Chinese with English abstract) [師雪芹, 王健 (2021) 安徽省苔蘚植物名錄. 生物多樣性, 29, 798–804.]
- Shu L, Jin XJ, Zhu RL (2021) Novel classification and biogeography of *Leptolejeunea* (Lejeuneaceae, Marchantiophyta) with implications for the origin and evolution of the Asian evergreen broad-leaved forests. *Journal of Systematics and Evolution*, doi: 10.1111/jse.12798.
- Song XT, Fang WZ, Chi XL, Shao XM, Wang QG (2021) Geographic Pattern of bryophyte species richness in China: The influence of environment and evolutionary history. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 680318.
- Su DY, Yang LX, Shi X, Ma XY, Zhou XF, Hedges SB, Zhong BJ (2021) Large-scale phylogenomic analyses reveal the monophyly of bryophytes and Neoproterozoic origin of land plants. *Molecular Biology and Evolution*, 38, 3332–3344.
- Sun SQ, Wang GX, Chang SX, Bhatti JS, Tian WL, Luo J (2017) Warming and nitrogen addition effects on bryophytes are species- and plant community-specific on the eastern slope of the Tibetan Plateau. *Journal of Vegetation Science*, 28, 128–138.
- Tang QM, Ho BC, Wei YM (2019) An IUCN threatened moss species, *Hypnodontopsis apiculata* (Rhachithecaceae,

- Bryophyta), new to China. *Herzogia*, 32, 369–374.
- The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences (2022) Catalogue of Life China: 2020 Annual Checklist. Beijing. <http://www.sp2000.org.cn/CoLChina/>. (accessed on 2022-06-27)
- Wang LL, Zhao L, Song XT, Wang QG, Kou J, Jiang YB, Shao XM (2019b) Morphological traits of *Bryum argenteum* and its response to environmental variation in arid and semi-arid areas of Tibet. *Ecological Engineering*, 136, 101–107.
- Wang LS, Jia Y, Zhang XC, Qin HN (2018) Species Catalogue of China (Vol. 1) Plants: A Synoptic Checklist. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王利松, 贾渝, 张宪春, 覃海宁 (2018) 中国生物物种名录 (第一卷) 植物: 总名录. 科学出版社, 北京.]
- Wang QH, Jia Y (2020) A taxonomic study of the genus *Orthotrichum* (Orthotrichaceae, Musci) in China. *Acta Bryolichenologica Asiatica*, 9, 1–166.
- Wang XR, Li M, Niu YL, Zhao JC (2018) The taxonomic study of *Haplodontium* Hampe (Bryaceae, Bryophyta) in China. *Bulletin of Botanical Research*, 38, 168–181. (in Chinese with English abstract) [王晓蕊, 李敏, 牛玉璐, 赵建成 (2018) 中国拟缺齿藓属 *Haplodontium* Hampe (真藓科) 的分类学研究. 植物研究, 38, 168–181.]
- Wang ZM, Ye W, Xing FW (2019a) Bryophyte diversity on a tropical continental island (Hainan, China): Potential vulnerable species and environmental indicators. *Journal of Bryology*, 41, 350–360.
- Wei YM, Tang QM, Ho BC, Wei QQ (2018) An annotated checklist of the bryophytes of Guangxi, China. *Chenia*, 13, 1–132.
- Wu JG (2022) The danger and indeterminacy of forfeiting perching space of bryophytes from climate shift: A case study for 115 species in China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 194, 233.
- Wu, PC, Jia Y, Wang MZ (2018) *Sinomylia*, a new genus of Myliaceae in China, and its systematic relationship. *Chenia*, 13, 15–19.
- Xiang YL, Jin XJ, Shen C, Cheng XF, Shu L, Zhu RL (2022) New insights into the phylogeny of the complex thalloid liverworts (Marchantiopsida) based on chloroplast genomes. *Cladistics*, doi: 10.1111/cla.12513.
- Xiang YL, Shu L, Zhu RL (2016) *Marchantia longii* (Marchantiaceae), a new species from northwestern Yunnan, China. *The Bryologist*, 119, 280–289.
- Xiang YL, Zhu RL (2019) *Sphaerocarpos* (Marchantiophyta) new to China, with special references to a new species of *Sphaerocarpos* from Hengduan Mountains. *The Bryologist*, 122, 586–596.
- Xiong YX, Cao W (2018) Bryophyte Flora of Guizhou, China, Vol. 3. Guizhou Science and Technology Publishing House, Guiyang (in Chinese) [熊源新, 曹威 (2018) 贵州苔藓志 (第三卷). 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Ye W, Wei YM (2021) *Gaolejeunea hoi* (Lejeuneaceae), a new species and generic record from Singapore. *The Bryologist*, 124, 600–609.
- Ye W, Zhu RL (2018) *Gaolejeunea*, a new genus from China and new member of subtribe Echinolejeuneinae (Lejeuneaceae, Marchantiophyta). *The Bryologist*, 121, 41–48.
- Yin XB, Lamara M, Liyanage NS, Zhu RL, Fenton NJ (2021) *Riccardia vitrea* (Aneuraceae), a liverwort species new to China and North America. *Herzogia*, 34, 279–285.
- Yu J, Cai YQ, Zhu YX, Zeng YY, Dong SS, Zhang KX, Wang SB, Li LZ, Goffinet B, Liu H, Liu Y (2022) Chromosome-level genome assemblies of two Hypnales (mosses) reveal high intergeneric synteny. *Genome Biology and Evolution*, 14, evac020.
- Yu J, Li DD, Zhang ZY, Guo SL (2020c) Species–area relationship and small - island effect of bryophytes on the Zhoushan Archipelago, China. *Journal of Biogeography*, 47, 978–992.
- Yu J, Li LZ, Wang SB, Dong SS, Chen ZQ, Patel NR, Goffinet B, Chen HF, Liu H, Liu Y (2020a) Draft genome of the aquatic moss *Fontinalis antipyretica* (Fontinalaceae, Bryophyta). *Gigabyte*, doi: 10.46471/gigabyte.8.
- Yu J, Shen L, Zang C, Cai JR, Guo SL (2019) Geographical, anthropogenic and climatic determinants of bryophyte species composition and richness in the Shengsi Archipelago, East China Sea. *Journal of Bryology*, 41, 107–120.
- Yu Y, Yang JB, Ma WZ, Pressel S, Liu HM, Wu YH, Schneider H (2020b) Chloroplast phylogenomics of liverworts: A reappraisal of the backbone phylogeny of liverworts with emphasis on Ptilidiales. *Cladistics*, 36, 184–193.
- Zhang J, Fu XX, Li RQ, Zhao X, Liu Y, Li MH, Zwaenepoel A, Ma H, Goffinet B, Guan YL, Xue JY, Liao YY, Wang QF, Wang QH, Wang JY, Zhang GQ, Wang ZW, Jia Y, Wang MZ, Dong SS, Yang JF, Jiao YN, Guo YL, Kong HZ, Lu AM, Yang HM, Zhang SZ, Van de Peer Y, Liu ZJ, Chen ZD (2020) The hornwort genome and early land plant evolution. *Nature plants*, 6, 107–118.
- Zhang L, Zuo Q, Li JY, Peng T (2018) A new species of *Notothylas* (Notothyladaceae) from southwest China. *Phytotaxa*, 367, 191–195.
- Zhang L, Zuo Q, Mao LH (2019) The Magic and Enchantment of Bryophytes (Extended Edition). Phoenix Science Press, Nanjing. (in Chinese) [张力, 左勤, 毛俐慧 (2019) 苔藓之美 (增订本). 江苏凤凰科学技术出版社, 南京.]
- Zhang SM, Li W, Li DN (2022) Inventory of species diversity of Liaoning higher plants. *Biodiversity Science*, 30, 22038. (in Chinese with English abstract) [张淑梅, 李微, 李丁男 (2022) 辽宁省高等植物多样性编目. 生物多样性, 30, 22038].
- Zhao JC, Liu YY (2021) A Taxonomic Study of the Family Bryaceae (*Sensu Lato*, Bryopsida) in China. *Hebei Science*

- and Technology Press, Shijiazhuang. (in Chinese) [赵建成, 刘永英 (2021) 中国广义真藓科植物分类学研究. 河北科学技术出版社, 石家庄.]
- Zhao ZT, Ren ZJ (2020) Bryophyte Flora of Mt. Meng. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵遵田, 任昭杰 (2020) 蒙山苔藓志. 科学出版社, 北京.]
- Zhu RL (2022) Peat mosses (*Sphagnum*): An ecologically, economically, and scientifically important group of carbon sequestration plants. Chinese Bulletin of Botany, doi: 10.11983/CBB22031. (in Chinese with English abstract) [朱瑞良 (2022) 泥炭藓: 一类具有重要生态、经济和科学价值的碳封存植物. 植物学报, doi: 10.11983/CBB22031.]
- Zhu RL, Bi XF, Shu L (2019) *Mohamedia*, a new genus of Lejeuneaceae (Marchantiophyta) from Oceania and tropical Asia. The Bryologist, 122, 84–97.
- Zhu RL, Mohamed H, Promma C, Shu L, Zhao CX, Cheng XF (2017b) *Drepanolejeunea glimeae* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae), a new species from the lowland rainforests of Brunei Darussalam. Bryophyte Diversity & Evolution, 39, 38–43.
- Zhu RL, Shu L, Bastos CJP, Bôas-Bastos SBV (2018a) *Yanoella* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae), a new genus from the Brazilian Atlantic Forest. The Bryologist, 121, 264–274.
- Zhu RL, Shu L, He Q, Wei YM (2018c) *Soella* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae) a new genus from China and Japan. The Bryologist, 121, 324–339.
- Zhu RL, Shu L, Mohamed H (2018b) *Vitalianthus lamyii* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae), a new species from the lowland rainforests of Brunei Darussalam. Cryptogamie Bryologie, 39, 293–299.
- Zhu RL, Shu L, Mustapeng AMA, Suleiman M (2017a) *Thiersianthus* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae), a new genus from lowland rainforests in Borneo. The Bryologist, 120, 511–520.
- Zhu, RL, Shu L (2018) The systematic position of *Microlejeunea ocellata* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae), an extraordinary species endemic to Australia and New Zealand. The Bryologist, 121, 158–165.

(责任编辑: 严岳鸿 责任编辑: 李会丽)

附录 Supplementary Material

附录1 2017年以来我国16个省和自治区发现的苔藓植物新种数目

Appendix 1 Number of new species of bryophytes found in 16 provinces and autonomous regions of China since 2017
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022378-1.pdf>

附录1 2017年以来我国16个省和自治区发现的苔藓植物新种数目
Appendix 1 Number of new species of bryophytes found in 16 provinces and autonomous regions of China since 2017

省份 Province	四川 Sichuan	云南 Yunnan	西藏 Xizang	贵州 Guizhou	新疆 Xinjiang	内蒙古 Nei Monggol	福建 Fujian	甘肃 Gansu	广西 Guangxi	台湾 Taiwan	浙江 Zhejiang	广东 Guangdong	河北 Hebei	黑龙江 Heilongjiang	青海 Qinghai	山东 Shandong
新种总数 Total number of new species	14	14	10	7	4	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1
我国学者 命名的新 种数目 Number of new species named by the Chinese	4	6	9	5	4	3	1	2	2	0	2	1	1	1	0	1
国外学者 命名的新 种数目 Number of new species named by the foreigners	10	8	1	2	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0