

垫状植物对青藏高原高山环境的 形态-生态学适应的研究*

王为义 黄荣福

(中国科学院西北高原生物研究所)

一、前 言

青藏高原有世界屋脊之称,又称地球第三极。气候多变,生态环境特殊,生长着许多高山植物。根据有关资料(吴征镒,1985—1987; Polumin 等,1984; Шишкин 等, 1952)和标本统计,其中仅垫状植物就达 70 余种,包括藜科(*Chenopodiaceae*)、石竹科(*Caryophyllaceae*)、十字花科(*Cruciferae*)、景天科(*Crassulaceae*)、虎耳草科(*Saxifragaceae*)、蔷薇科(*Rosaceae*)、豆科(*Leguminosae*)、岩梅科(*Diapensiaceae*)、报春花科(*Primulaceae*)、蓝雪科(*Plumbaginaceae*)、紫草科(*Boraginaceae*)、菊科(*Compositae*)和莎草科(*Cyperaceae*),共有 17 个属: 驼绒藜属(*Ceratoides*)、无心菜属(*Arenaria*)、繁缕属(*Stellaria*)、柔子草属(*Thyllacospermum*)、葶苈属(*Draba*)、丛菴属(*Solms-Laubachia*)、红景天属(*Crassulaceae*)、虎耳草属(*Saxifraga*)、山草莓属(*Sibbaldia*)、黄芪属(*Astragalus*)、棘豆属(*Oxytropis*)、岩梅属(*Diapensia*)、点地梅属(*Androsace*)、刺矾松属(*Achantholimon*)、垫紫草属(*Chionocharia*)、风毛菊属(*Saussurea*)和嵩草属(*Kobresia*)。其中无心菜属 21 种,虎耳草属 15 种,点地梅属 9 种,共占青藏高原垫状植物的 64% 以上。

有关垫状植物的研究,国外有过一些记载,主要集中在生活型方面(阿略兴, 1957; 霍尔,1976; Daubenmire, 1959; Billings, 1979; Raunaiker, 1934)。在国内,近几年关于青藏高原一些地区垫状植物的植被类型、植物形态和生理生态方面有一些报道(李淳生等, 1985; 周兴民等,1987; 张树源,1987; 秦志业等,1980)。

青藏高原为何会有如此众多科、属的被子植物沿着垫状习性的方向演化,是一个值得研究的问题。本文主要报道其形态-生态学特性,分析其形成因素,为研究垫状植物的内部结构、生理功能的适应机制和开发利用,提供科学依据。

* 国家自然科学基金(NSFC)资助项目。

本文 1988 年 9 月 26 日收到。

表1 青藏高原垫状植物的根型、茎型、生活型和繁殖方式

Table 1 The root type, stem type, life form and propagation pattern of 45 species of cushion plants on Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau.

植物名称 Names of species	根型 Root type			茎型 Stem type			生活型 Life form			繁殖方式 Propagation pattern	
	轴根 Axial	不定根 Adventitious	茎生 不定根 Stem	根茎 Rhizome	短匍茎 Short creep.	直立茎 Erect	地上芽 植物 C	地面芽 植物 H	地下芽 植物 G	有性 生殖 S	无性 繁殖 V
1. <i>Ceratoides compacta</i>	+		+			+	+			+	
2. <i>Arenaria baxoiensis</i>	+		+			+	+			+	
3. <i>A. brevipedata</i>	+		+			+	+			+	
4. <i>A. bryophylla</i>	+		+			+	+			+	
5. <i>A. chinghaiensis</i>	+		+		+	+	+			+	+
6. <i>A. densissima</i>	+		+			+	+			+	
7. <i>A. edgeworthiana</i>	+		+			+	+			+	
8. <i>A. festuloides</i>	+	+	+	+		+	+		+	+	+
9. <i>A. kansuensis</i>	+		+			+	+			+	
10. <i>A. kansuensis</i> var. <i>acropetala</i>	+		+			+	+			+	
11. <i>A. lichiangensis</i>	+	+	+		+	+	+	+		+	+
12. <i>A. polytrichoides</i>	+		+			+	+			+	
13. <i>A. pulvinata</i>	+		+			+	+			+	
14. <i>A. roborowskii</i>	+		+			+	+			+	
15. <i>Stellaria decumbens</i>	+	+	+		+	+	+	+		+	+
16. <i>S. decumbens</i> var. <i>pulvinata</i>	+	+	+		+	+	+	+		+	+
17. <i>Thylacospermum caespitosum</i>	+		+			+	+			+	
18. <i>Draba alpina</i>	+		+			+	+			+	
19. <i>Solms-Laubachia eurycarpa</i>	+	+	+	+		+	+		+	+	+
20. <i>Solms-Laubachia</i> sp.	+	+	+	+		+	+		+	+	+
21. <i>Rhodiola juparensis</i>	+		+			+	+			+	
22. <i>Rh. quadrifida</i>	+		+			+	+			+	
23. <i>Saxifraga lichiangensis</i>	+		+		+	+	+	+		+	+
24. <i>S. tibetica</i>		+				+	+			+	+
25. <i>S. zhiduensis</i>	+		+		+	+	+	+		+	+
26. <i>Sibbaldia macropetala</i>	+		+	+		+	+		+	+	+
27. <i>S. tetrandra</i>	+		+	+		+	+		+	+	+
28. <i>Astragalus mustan</i>	+		+			+	+			+	
29. <i>Oxytropis densa</i>	+		+			+	+			+	
30. <i>Androsace akbaitalensis</i>	+	+	+		+	+	+	+		+	+
31. <i>A. muscoidea</i>	+	+	+		+	+	+	+		+	+
32. <i>A. selago</i>	+		+			+	+			+	
33. <i>A. squarrosula</i>	+	+	+		+	+	+	+		+	+
34. <i>A. tangulashanensis</i>	+		+			+	+			+	
35. <i>A. tapete</i>	+		+			+	+			+	
36. <i>A. yargongensis</i>	+		+		+	+	+	+		+	+
37. <i>A. zambolensis</i>	+	+	+		+	+	+	+		+	+
38. <i>A. chantholimon alatavicum</i>	+	+				+	+			+	
39. <i>A. diapensioides</i>	+		+			+	+			+	
40. <i>A. hedinii</i>	+					+	+			+	
41. <i>A. lycopodioides</i>	+					+	+			+	
42. <i>A. borodinii</i>	+					+	+			+	
43. <i>Saussurea eopygmaea</i>	+		+			+	+	+		+	+
44. <i>S. subulata</i>	+	+	+			+	+	+		+	+
45. <i>Kobresia pygmaea</i>		+				+		+		+	+

注: H—Hemicryptophytes; C—Chamaephytes; G—Geophytes; S—Sexual; V—Vegetative.

二、材料和方法¹⁾

作者通过长期对青藏高原有关地区,包括西昆仑山的考察,共收集到垫状植物 45 种(表 1),分属于 11 科的 15 属。这些植物自青藏高原的东北向西南,分布在海拔 3 800—5 600 米之间的高寒草甸、高寒草原和高寒荒漠,生长在山坡或流石坡、台地、滩地(图版 I)²⁾和草地等。绝大多数是多年生草本植物,个别为小灌木。

供观察的材料为垫状植物的地下和地上部分,多数种类在野外就地拍照,并记载有关形态,然后固定在 FAA 溶液中备用,同时备有风干的整株材料,供作进一步的观察。考察中,测定了大气、植物体、土壤温度和水分,为进一步分析问题提供数据。

三、高山环境概况

青藏高原高山地区,空气稀薄,氧分压低,气压多变,常形成大风,大风加剧了蒸腾作用,空气变得干燥(万克尔·沃德,1974)。稀薄的大气层,增加了紫外光的辐射强度。日温差大,晴雨、冰雹或雪频繁发生,特别是夜间,冰雹、雪或霜冻非常盛行,植物体表面常常被霜冻或冰雪凝固,变硬。生长期短,一年中只有 2—3 个月。昼夜生长节律的变化大。

垫状植物生长的地区,一般为原始高山粗骨土、土层厚 20—30 厘米,常含有大量碎石和粗砂。许多种类生长在流石坡,石缝间只有很少土壤,有机质和腐殖质含量非常低。植物种类稀少。

四、垫状植物的形态-生态学适应性

分布在冰缘地带的垫状植物,能充分利用周围的营养、水分、光照或热量;保证其顺利通过生育和传播,维持种族;为植物体提供多种多样的保护,以防止高原高山不利因素的危害,形成了独具一格的植物形态学和生态学特性。

(一) 垫状植物是一类特殊的生长型

垫状植物是生长在高原高山,分枝繁多、密集、节间极度缩短,叶片小、密集、簇生、宿存、裹茎,含地面芽、地上芽、地上芽和地面芽及地上芽和地下芽,耐寒耐旱、抗强风、抗辐射,遗传特性稳定,具唯一同化表面的一类呈座垫状的多年生中旱生或旱生的草本或小灌木植物。垫状植物至少具备以下 3 方面的共同的形态学特征:

1. 植物体地上部分矮化成扁平状、倒置盘状、馒头状或斑块状。除特殊情况外,株高不过 10 厘米,紧贴地面,冬天不枯死。

2. 分枝多而密集,每年茎枝生长的长度为 3—10 毫米,节间长度为 1—3 毫米。茎枝上枯叶残存,叶柄基扩展,呈鳞皮状外被,紧裹茎枝。

3. 新生叶簇生于茎枝顶,直立或稍斜生,在垫状体表面形成覆盖层。每片叶子的一部

1) 杨永昌副研究员鉴定有关标本,吴玉虎工程师提供部分西昆仑标本,在此一道表示感谢。

2) 本文图版在第 264—266 页。

分形成同化表面。

垫状植物矮化,分枝有一致的顶端,形成流线型外表。这样,当风吹过地表时,受到一系列阻力,风速降低,使植物体处于最小风速区内,如拔地高度(米)分别为0.2,0.5,1.0,2.0,5.0时,风速(米/秒)分别为2.5,3.1,3.2,3.8,4.4(秦志业等,1980)。同时降低了植物体的蒸腾强度,减少了热量扩散,达到最大限度地保温(表2)。

表2 离开地面不同高度的温度

Table 2 Temperatures in different heights from ground.

植物标本编号 Lists of specimens	地点 Location	海拔高度(米) Altitu. above sea lev. (m)	植被类型 Veget. types	植物体表面温度(°C) Temp. of surfaces in plants	不同高度的温度(°C) Temp. in different layers over ground		
					5厘米 (cm)	10厘米 (cm)	20厘米 (cm)
CO-45	昌马河 Changmahe River	4 500	高寒草甸 Alpine meadow	17.2	16.0	11.0	10.8
CO-18	扎陵湖 Gyaring Lake	4 250	高寒草原化草甸 Alpine steppe meadow	16.8	13.4	12.6	12.2
CO-26	巴颜喀拉山 Bayan Har Mount.	5 100	流石坡 Mount. slope of slipping rocks	16.2	5.0	3.8	3.5
CO-47	尼卓玛山 Anyemaqen	4 760	高寒沼泽化草甸 Alpine marsh meadow	12.8	9.5	9.3	9.0

(二) 垫状植物的保温特性

在同联邦德国的联合冰川考察中,作者在阿尼马卿山和西祁连山、海拔4 600—4 800米的冰川附近获得的数据表明,在上午太阳光照射以前,单个雪灵芝体内或分枝内的温度,较之其表面温度高1.2—2.5°C。白天太阳光照射时“吸热”,夜间“放热”的循环过程,使垫状植物体内的温度,始终保持相对稳定的状态,一个垫状植物相当于一个“热容器”。

垫状植物的保温特性取决于自身组成的结构特点。根据休眠芽的位置、植株的相对高度及分枝密度的不同,将垫状植物分成3种类型,比较其保温特性。

1. 具地上芽的最密集的垫状植物(1型): 这一类型包括的种类很多,均为直根系,只具地上芽。它们是八宿雪灵芝(*Arenaria baxoiensis*)、短瓣雪灵芝(*A. brevipetala*)、藓生雪灵芝(*A. bryophylla*)、密生雪灵芝(*A. densissima*)、山居雪灵芝(*A. edgeworthiana*)、甘肃雪灵芝(*A. kansuensis*)、尖瓣雪灵芝(*A. kansuensis* var. *acropetala*)、青海雪灵芝(*A. chinghaiensis*)、团块雪灵芝(*A. polytrichoides*)、垫状雪灵芝(*A. pulvinata*)、苔状雪灵芝(*A. roborowskii*)、柔子草(*Thylacospermum caespitosum*)、紫花点地梅(*Androsace selago*)、唐古拉山点地梅(*A. tangulashanensis*)、垫状点地梅(*A. tapete*)、岩梅状刺矶松(*Achantholimon diapensioides*)、哈定刺矶松(*A. hedinii*)、石松状刺矶松(*A. lycopodioides*)、巴诺地刺矶松(*A. borodinii*)和高山葶苈(*Draba*

alpina) 等植物,同时也包括具地上芽和地下芽的紫花山草莓 (*Sibbaldia macropetala*) 和四蕊山草莓 (*S. tetrandra*), 构成最典型的垫状体,有极强的可塑性。如果将其挖起,经敲打后,植株不分散开,密集。在 1 立方厘米内有分枝 25—40 条,节间短,一般长 1.0—1.5 毫米。在植物分枝的间隙中,由于经常吹风,或多或少灌有泥沙,把某些茎枝“粘”起来,使植物地上部分形成具有间隙的“海绵状体”,其表面是新叶构成的密集覆盖层,最大程度地限制了植物体同外界气体交换,是良好的“保温体”(图版 I:2)。

2. 具地上芽和地面芽的扁平状垫状植物(2型): 这一类型种类很少,也属于直根系,包括茵垫黄芪 (*Astragalus muttan*) 和密丛棘豆 (*Oxytropis densa*) 等。它们具有缩短的根颈 (*corona*), 其周围着生的芽,即地面芽,形成地上茎,作放射状排列。随着茎的延长,在其两侧产生较多的多级分枝,且贴近地面,不同层次的分枝彼此交叉重叠。羽状复叶仅生在茎枝两侧和上边,其前端像幼枝一样,斜生或向上翘起,排列较疏松,保温特性较差(图版 II: 4)。

3. 具地上芽和地面芽的更密集的垫状植物(3型): 这一类型种类较多,都具有短匍茎,其中包括帕米尔点地梅 (*Androsace akbaitalensis*)、粗糙点地梅 (*A. squarrosula*)、雅江点地梅 (*A. yargongensis*)、康巴点地梅 (*A. zambolensis*)、丽江虎耳草 (*Saxifraga likiangensis*)、治多虎耳草 (*S. zhidoensis*)、平卧繁缕 (*Stellaria decumbens*) 和垫状繁缕 (*S. decumbens* var. *pulvinata*) 等。这一类型植株的高度和分枝密度都介于 1 型与 2 型之间,但分枝和节间细柔(图版 II:1—3),富有一定的可塑性。但如果将它们挖起,经敲打后,植株便松散开。在 1 立方厘米内有分枝 10—15 条,节间长 2—10 毫米,植物体内间隙稍加大,某些茎枝也被泥沙“粘”起来,但决不形成“海绵状体”。虽然植物的幼枝和新叶也彼此靠拢,但不形成密集的覆盖层。因此,其保温特性也介于 1 型与 2 型之间。

表 3 两种垫状植物吸热速度的差别

Table 3 The differences of heat-absorbing speed in types 1 and 2.

植物名称 Names of species	从叶表面到植物体内的记录项目 Items recorded from leaf surface to plant body					
	叶表面 Leaf surfaces (°C)	叶丛内 Leaf fascicles (°C)	1 厘米 (cm) (°C)	2 厘米 (cm) (°C)	3 厘米 (cm) (°C)	5 厘米 (cm) (°C)
<i>Oxytropis densa</i>	14.9	14.6	14.0	11.8	11.0	9.5
<i>Arenaria kansuensis</i>	12.6	13.6	12.3	11.0	8.8	8.0

总之,像表 3 显示的,在同一地点和同一时间内,两种垫状植物的温度不同。2 型植物吸热快,散热也快,“热容器”的作用差,主要靠土壤的辐射热或雪的覆盖来保护,易遭极端环境的影响,数量少,分布面窄。1 型植物则相反,热量交换速度低。虽然有好的保温特性但由于植物内部过于密集,热量交换速度慢,相对影响了根系的生理活动,降低了植物体的生长速度。如直径 25—30 厘米的密生雪灵芝,生长的年龄为 70—90 年。3 型植物既具有好的保温特性,太阳光又较容易透过叶簇间隙,进到植物体内部,甚至可以抵达土壤表面。这样可以较快地提高植物体和土壤温度,促进根系的生理活动,相对延长了光合作用的时间。这在高寒多风环境下,具有特殊的适应性,植物生长速度加快,数量多,

分布面广。

(三) 茎生不定根(简称茎生根)

热带雨林中,许多植物产生气生根。生长在温带和寒温带的隐芽植物(hidden plants),它们的变态茎上产生大量不定根。青藏高原的垫状植物,特别是那些用短匍茎和分蘖方式繁殖的植物也产生大量不定根。但是,在高原上的垫状植物的直立茎枝系统上也常可观察到不定根,笔者称这类不定根为茎生不定根(stem adventitious root),同所有其他类型的不定根相区别。

不同类型的垫状植物,其茎生根的数量、大小、形状和分布部位都有所不同,但原则上发生在较老茎枝的节上,其长度2—3厘米,直径0.1—0.5毫米,成绒毛状,寿命短。少数植物的茎生根长达7—10厘米,直径0.2—1.0毫米,多弯曲,表面光滑或多突起,幼时白而透明或微黄色,老时呈黄褐色或深褐色,多数只生长一个季节。在少数种类中,可成为多年生根。

茎生根,根据它们的主要功能,可分成两类。

1. 具一般根功能的茎生根: 土壤层中温度的变化,直接影响到根系的形态和功能。长的根系通常斜向分布,或者向下到一定深度后则弯曲成水平状,或者其根端向上翘起到土壤表层。而且随着海拔高度的增加,温度的递减梯度变化愈明显(表4),生理干旱越加强,根表面的木栓组织层越厚,老根系的生理功能渐减弱。然而,植物体地上部分无休止的蒸腾作用,必然导致水分亏损。为了保持植物体内水分的基本平衡,植物在演化过程中发展了这类茎生根,由茎枝向下深入土表层1—3厘米的“高温层”内,能提高水分的吸收和利用效率,缩短水分的输送距离,延长了光合作用的时间。这对高寒地区生长期短的植物来说,是进化途中的一次重大飞跃。有些植物,如唐古拉山点地梅、雅江点地梅、垫状繁缕和四蕊山草莓的许多茎生根,分布在垫状体的周边。因为周边的茎枝常常反复分枝,形成分枝簇,极易被风吹翻、扭曲,造成机械损伤。这些茎生根主要起着固定作用(图2)。

表4 不同土层中温度的变化

Table 4 The temperatures of different soil horizons.

标本编号 Lists of specimens	地点 Location	海拔高度(米) Altitu. above sea level (m)	地下不同土层的温度(°C) The temperatures in different layers under ground (°C)			
			5厘米 (cm)	10厘米 (cm)	15厘米 (cm)	20厘米 (cm)
CO-24	巴颜喀拉山 Bayan Har Mount.	5100	7.2	5.0	2.5	3.1(?)
CO-30	六盘山 Liupan Mount.	4900	9.6	6.2	5.9	1.8
CO-40	马嶺雪山 Anyemaqen	4750	10.0	8.5	7.5	1.7
CO-21	星宿海 Kingshuhai Lakes	4280	11.3	8.8	8.2	3.8

2. 只具吸收功能的茎生根: 前面提到,在1型植物中,植株较高,容积增大,形成“海绵状体”,其底部同地面接触,土壤中的水分沿着海绵体中的间隙上升,使植物体内形成巨大的“毛细调节”系统,垫状体茎枝上的茎生根,都成绒毛状,直接分布在毛细调节系统中,吸收水分并将它输送到光合作用器官,无固定支持作用。在另一些垫状植物,如四裂红景

天 (*Rhodiola quadrifida*) 和垫状驼绒藜 (*Ceratoides compacta*) 中,其粗壮的直根扎入土层中,地上茎枝中均有发达的机械组织,然而它们的根颈或老的茎枝上也产生较多的茎生根。显然这种茎生根的功能是吸收,固定支持的功能就无意义了。

(四) 叶子的高度特化

叶子在垫状植物表面形成覆盖层,所有的茎枝都隐藏在它的下面。它既是光合作用器官,也具有特别的保护功能,通常受到雪层的压挤,冰雹的敲打,霜冻的伤害,强风的袭击,干旱的威胁,紫外光的强烈辐射,以及有关动物的啃食。因此,在上述破坏性的环境

表5 某些垫状植物叶片数和光合面积的比较

Table 5 The comparisons between numbers of leaf blades and assimilating areas (upper surfaces) in some cushion plants.

植物名称 Names of specimens	叶簇数/厘米 ² Leaf fascicles in 1 cm ²	新叶数/簇 Young leaves in 1 fascicles	新叶数/厘米 ² Young leaves in 1 cm ²	新叶数/直径5厘米 ² 的植株 Young leaves of a plant 5cm ² in diameter	新叶数/直径20厘米 ² 的植株 Young leaves of a plant 20 cm ² in diameter	光合面积/直径20厘米 ² 的植株 Photosynthetic areas (upper surfaces) of a plant 20 cm ² in diameter
<i>Sibbaldia tetrandra</i>			37	622	11618	68
<i>Androsace yargongensis</i>	7	11	77	1502	24178	87
<i>A. tapete</i>	18	16	288	5707	97432	109
<i>A. tangula-shanensis</i>	25	12	300	5940	102300	113
<i>Arenaria bryophylla</i>	20	11	248	4900	77715	124
<i>A. densissima</i>	11	7	70	1386	21980	49
<i>Stellaria decumbens</i>	13	11	150	2960	46943	71

下,每个植株上的叶片数多得惊人(表5),而且叶片大都缩小,特化成鳞片状、条状、柱状或针状。但无论哪一种垫状植物的叶子,都特化成3部分:

(1) 中央绿色区,约占叶片面积的2/3或4/5,由进行光合作用的绿色薄壁组织组成。由于叶片的简化,其光合作用的总面积减小,达不到正常植物的光合强度,影响到植物的生长速度。

(2) 叶片的周围区,即环绕中央绿色区的部分,非绿色,常角质化和木质化,形成软骨质状,富有韧性,有利于支撑,减少蒸发,阻止干旱。

(3) 叶柄区,显著延长,基部加宽,构成鳞皮状外被,成为“永久性”的保护层,除防冻保温外,又可强烈吸水,保护茎枝免受暂时的干旱。

叶片上的附属物多种多样,有各种毛状体、刺状物(图1,图版III)、角质层和蜡质层,特别是有许多植物的叶尖特化成多细胞的扁化的刺(thorn)或者有些刺再分枝。有些植物的叶尖形成一束非腺毛,然后硬化成刺。这些刺状物除防止动物啃食外,具有机械保护



图1 部分垫状植物的毛状体。A—C. 紫花点地梅、唐古拉山点地梅和治多虎耳草叶尖的刺毛。D—E. 高山葶苈和垫状驼绒藜叶面的簇生毛和星状毛。F—G. 密生雪灵芝和平卧繁缕叶缘的毛状体。H—I. 藓生雪灵芝和丽江雪灵芝叶上的刺或刺状突起。J—K. 点地梅属植物和砧叶风毛菊叶上的腺毛。L—N. 点地梅属植物, 山草莓属植物和密生棘豆叶上的非腺毛。(A, ×280; 其余, ×100)

Fig. 1 The trichomes of some cushion plants. Thorn-like hairs of: A: *Androsace selago* Hook. f. et Thomes; B: *A. tangulashanensis* Yang et Huang; C: *Saxifraga zhidoensis* Pan; D: Clustered hair of *Draba alpina* L.; E: Stellate hair of *Ceratoides compacta* (Losinsk.) Tsieh et C. G. Ma; Trichomes of: F: *Arenaria densissima* Edgew. et Hook. f.; G: *Stellaria decumbens* Edgew.; H: Prickle of *Arenaria bryophylla* Fernald; I: Thorn-like project of *A. lichiangensis* W. W. Smith; Glands of: J: *Androsace* spp; K: *Saussurea subulata* C. B. Clarke; Hairs of: L: *Androsace* spp; M: *Sibbaldia* spp. and N: *Oxytropis densa* Benth. ex Baker. (A, ×280; the rest, ×100)

作用。

(五) 垫状植物的繁殖

所有垫状植物都能开花,不同种类成年植株开花数量不等,一般都较多(表6;图版II:1—3)。花的直径一般不超过10毫米,颜色都比较鲜艳,具有特殊香味。花通常接近植物体表面,或藏在叶丛中,有些植物的花伸到植物体的上方,花柄上不同程度地覆盖附属物。

花部的温度随天气变化而变化。阴雨天伴随刮风时,花部温度较之叶簇高出0.2—1.0℃,晴天或间云时,较之叶簇低0.5—1.5℃。花部温度随天气变化而波动,是生殖器官的生理反应,在一定程度上保护了有性生殖。然而,植物体对低温的调控能力是有限的,容易受到高原高山多变的、超过植物体能忍受的条件的影响。因此,垫状植物都能开花,却不能保证结实,或结实率很低,而且其种子是一些小鸟的食物。这些可能是许多垫状植物不能大量繁殖或传播的主要原因。

在长期的适应过程中,许多垫状植物发展了有性生殖和无性繁殖两种方式。当外界条件适宜时,垫状植物同时进行有性生殖和无性繁殖,增加植物的数量,扩大分布面。当条件不适合有性生殖时,通过无性繁殖方式,如用短匍茎、根茎和分蘖,进行繁殖。因此,兼具有性生殖和无性繁殖的植物,更能适应多风、寒冷、干旱的生态环境,是一更为特化的类型。

表6 不同植物成年植株开花数和花柄高度的比较

Table 6 The comparisons between numbers of flower and heights of flower stalks in different adult plants.

植物名称 Names of specimens	9厘米 ² 内的花数 Numbers of flower in 9cm ²	花柄的高度 Heights of flower stalks
<i>Stellaria decumbens</i>	50—70	花柄矮,花隐藏在叶簇中 Stalks short, flowers hidden in leaf fascicles
<i>Arenaria polytrichoides</i>	45—60	同上 Similar to the upper
<i>A. densissima</i>	15—29	花柄稍高,花贴近植物体表面 Stalks slightly taller, flowers closed to surface of plant body
<i>A. bryophylla</i>	10—20	同上 Similar to the upper
<i>A. kansuensis</i>	10—18	花柄高,花伸到植物体上方 Stalks tall, stretch above plant body
<i>Androsace zambolensis</i>	3—6	同上 Similar to the upper
<i>Astragalus muttan</i>	0—1	花较大,花柄稍高于叶簇 Flowers larger, stalks slightly higher than leaf fascicles

1. 用短匍茎繁殖: 短匍茎 (short creeping stem) 是不同于匍匐茎的另一种类型。匍匐茎是伏贴于地面生长的茎, 一般节间较长, 秋后连同地上茎叶系统枯死。而短匍茎是平卧于土表层下, 由枯枝落叶覆盖的茎, 节间特别缩短, 长 2—10 毫米, 个别达 15 毫米, 冬天不枯死。具这种短匍茎的植物包括点地梅属、虎耳草属、无心菜属和繁缕属的一些种。如雅江点地梅(图 2), 种子根的顶部膨大, 向周围伸出 3—5 条短匍茎, 节间长 3—10 毫米, 节部有明显的叶残存物。短匍茎延长 1—2 个节, 少数 3 个节后, 每条短匍茎前端的腋芽向下产生 1—3 条不定根, 向前形成几条新的短匍茎, 其中的 1—2 条粗壮, 继续向前生长, 前端的腋芽又向下产生不定根, 向前形成 3—5 条短匍茎, 以后又重复这种生长和分枝方式。所有较细弱的短匍茎较早停止生长, 随后枯死。同时, 短匍茎节部向上形成地上茎叶系统, 其茎作拟二叉分枝, 分枝再分枝, 愈向植物体周边, 分枝愈多。这样, 全部的短匍茎同地上茎叶系统共同组成垫状体。

根据实地观察, 在垫状植物的短匍茎中, 节与节之间并不彼此断开。这样, 每个节上的茎叶系统连同下面的不定根, 在营养和生殖上组成独立的单位, 在生理上又和整个植株密切相关。

2. 用分蘖方式繁殖: 分蘖是禾本科某些分类群中的一种分枝方式, 其茎的节间非常短, 最基部的节上产生不定根和腋芽, 由腋芽形成的枝条称之为分蘖。高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 和西藏虎耳草 (*Saxifraga tibetica*) 等就具有这种分枝方式。如高山嵩草, 其茎的节间非常短, 长 1—1.5 毫米, 节部稍膨大, 并由厚的叶鞘紧裹着。在最下面的节部形成腋芽, 外被厚的芽鞘。当夏天到来时, 腋芽基部向下产生 1—2 条不定根, 白色, 向上形

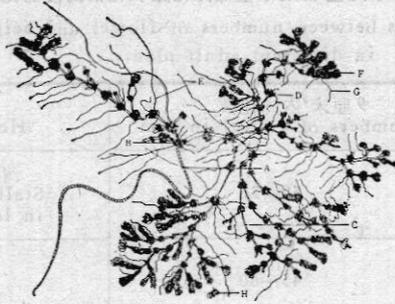


图2 雅江点地梅 (*Androsace yargongensis*) 植株一部分的简图。
A. 种子根; B. 根颈; C. 短匍茎; D. 短匍茎节部; E. 不定根; F. 地上直立的茎; G. 气生不定根; H. 花。

Fig. 2 A part of *Androsace yargongensis*. A: seed root; B: crown; C: short creeping stem; D: node of short creeping stem; E: adventitious root; F: erect ground stem; G: stem adventitious root; H: flower.

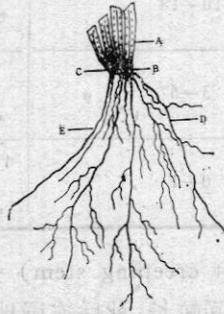


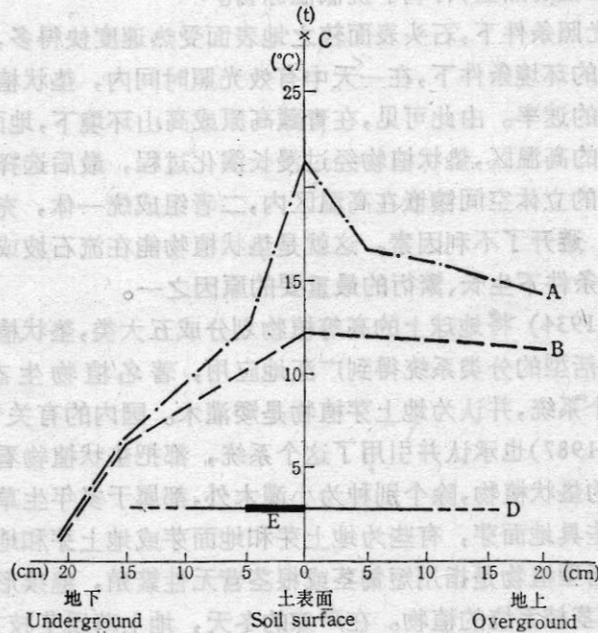
图3 高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 分蘖简图。
A. 叶; B. 茎节; C. 新的分蘖; D. 老的不定根; E. 新的不定根。
Fig. 3 Tillering diagram of *Kobresia pygmaea*. A: leaves; B: node of stem; C: young tiller; D: old adventitious root; E: young adventitious root.

成分蘖。新的分蘖基部节上又形成新的腋芽，腋芽又形成不定根和分蘖(图3)。这种分蘖在一个生长季节里，进行2—3次。一个垫状体的所有分蘖彼此密集，叶片相互交叉；不定根长5—13厘米，多分枝，表面粗糙，弯曲成各种形状，斜生、水平或向上翘起，彼此盘根错结，形成富有弹性和韧性的“草皮”，即使拖拉机翻、耙，也不易分开或捣碎。

五、讨 论

1. 青藏高原有垫状植物70余种，分属于13科的17属，种类之多为其他地区所罕见。导致如此多科属的植物形成“垫状”习性的原因，作者认为，随着青藏高原的隆起，海拔高度的增高，原有的环境条件变得越来越残酷，对植物体的形态建成，无疑产生越来越深刻的影响。不同类群的被子植物，正是生活在这种不断加剧、基本类型一致的环境条件下，经历过无数次的自然选择，其中的不适者逐渐被淘汰，暂时的幸存者随着环境条件的改变，不断发生变异，积累新的形态学、生态学特征，沿着有利于在残酷环境条件生存、繁衍的方

向发展。在经过漫长的演变过程后,达到与周围环境协调和统一,最后形成“趋同适应”,在外貌、内部生理和发育,甚至某些结构上,表现出一致性或相似性,形成相同或相似的“生活型”。“垫状”习性的形成,就是在青藏高原或高山上,植物趋同适应的一例,是残酷的、综合自然因素长期作用的结果,其中低温、强风作为主导因素起着决定性作用。当然,紫外光的重要作用值得重视,超过了一定强度范围对植物体会产生毁灭性的破坏(克列什宁,1963;杜布罗夫,1964)。在一般强度下,紫外光能促进花青苷的形成,抑制生长激素的活泼性,阻碍茎的延长 (Daubenmire, 1959; Went, 1941)。



图解1 四蕊山草莓 (*Sibbaldia tetrandra*) 周围的温度和单个植株的高度。
A.晴天时地上地下温度; B.云或雨天时地上地下温度; C.晴天时石头表面温度; D.单个植株的高度; E.茎生不定根在土壤中的深度。

Graph 1 Temperatures around *Sibbaldia tetrandra* and a single plant height. A: temperature of over- and underground in sun; B: temperature of over- and underground in cloudy or rainy day; C: temperature of stone surface in sun; D: a single plant height; E: stem advertitious root depth in soil.

2. 垫状植物多生长在流石坡,或者多碎石的台地、滩地,植被稀疏的多风环境下,而其自身又尽可能矮化,一般高不过 10 厘米,有些只有 3 厘米,生长在石头缝中的少数植物可达 15—20 厘米,贴近地面生长,多为浅根系,即使是轴根系,通常斜向分布,或者向下 10 厘米,少数 15 厘米后,向上弯曲,再作水平分布,或者根尖向上翘起。广泛发展的茎生不定根多扎入土层 2—3 厘米。有些植物的茎生根较长,也像轴根系一样分布。这就是说,垫状植物生长的立体空间是在 20—30 厘米之间,茎生不定根的深度是在地下 5 厘米以内。垫状植物的立体空间分布是否具有统一的规律,同周围环境间的关系等,图解 1 是作者在祁连山东段海拔 3 900 米的阴坡、不同天气条件下测得四蕊山草莓周围的温度变化曲线。从图解中看出:

(1) 不论晴天(A)或阴雨天(B),地面温度高于地下温度,地下10(15)厘米到地上10(15)厘米温度较高,称之“较高温区”,正好是垫状植物分布的空间,其中地上和地下各5厘米以内,属于“高温区”,是最适宜垫状植物生长发育的温度范围,特别有利于茎生根的生长发育和活跃的生理功能。15厘米以下属于“低温区”,即使在最热的7月份,到20厘米时,温度也可降至-1—-1.5℃。低温严重影响到根系的活动,特别是茎生根的发育和生理功能。因此,垫状植物的根一般不分布到15厘米以下。

(2) 不论晴天、阴雨天还是夜间,地表面温度最高,垫状植物贴近地面生长,即可以源源不断地从地面获得辐射热量,有利于抗低温冻害。

(3) 在相同的光照条件下,石头表面较之地表面受热速度快得多,温度(℃)也高得多。这样,在多石头的环境条件下,在一天中有效光照时间内,垫状植物可以获得更多的热量,提高光合作用的速率。由此可见,在青藏高原或高山环境下,地面上下20—30厘米之间,形成了一相对的高温区,垫状植物经过漫长演化过程,最后选择了这一最适宜的生活环境,使自身生存的立体空间镶嵌在高温区内,二者组成统一体,充分利用了残酷自然环境中的有利因素,避开了不利因素。这就是垫状植物能在流石坡或多石头的台地、滩地,植被稀疏的多风条件下生长、繁衍的最重要的原因之一。

3. Raunkaier (1934) 将地球上的高等植物划分成五大类,垫状植物包括在地面芽植物中。这个植物生活型的分类系统得到广泛地应用,著名植物生态学家 Daubenmire (1959)也引用了这个系统,并认为地上芽植物是矮灌木。国内的有关专著(云南大学生物系,1981;周兴民等,1987)也承认并引用了这个系统,都把垫状植物看作多年生地上芽植物。凡作者研究过的垫状植物,除个别种为小灌木外,都属于多年生草本植物,其中有些植物具地上芽,有些具地面芽,有些为地上芽和地面芽或地上芽和地下芽的“双生活”型植物(表1)。双生活型植物是指用短匍茎或根茎营无性繁殖,继续形成新的短匍茎或根茎,并形成地上直立茎枝系统的植物。在严寒的冬天,地上草质茎枝并非枯死,而是处于休眠状态下。翌年夏天,地上茎枝的腋芽继续生长,分枝或开花结实,繁殖后代。因此,青藏高原垫状植物包括了多种生活型植物。

4. 垫状植物在改善高山生态环境和服务于人类方面的重要性,值得重视。垫状植物由于前面提到的那些固有的形态-生态学特性,同其他类型的植物相比,对残酷的综合自然环境,具有更强的适应能力。在温度变化剧烈,强风侵袭,干旱贫瘠等条件下,其他类型的植物不宜生长,而垫状植物则生长繁茂。它们的生存、繁衍,为其他类型植物的迁入改造了土壤,积累了有机质,甚至为其他植物在其上面生长发育,提供了一种温床(Hovermann, 1987)。一旦新的植被开始形成,垫状植物则退化、消失。因此,垫状植物为改善高山生态环境,特别是那些少植被或植被稀疏地区的生态环境,维持生态平衡具有重要意义。同时,许多垫状植物是牧草,如丽江雪灵芝(*Arenaria likiangensis*),常常生长在高寒草甸或高寒沼泽化草甸,同嵩草植物一道,形成优良牧草。有些植物是藏药材(卫生部药品生物制品检定所等,1984;毛继祖等,1986),如多种雪灵芝可治心血管病。许多植物为观赏植物(图版 II:1—3)。英国牛津大学出版的“Flowers of the Himalaya”中列举了点地梅属和虎耳草属等的20多种垫状植物,有些植物作为盆栽花卉。

综合以上所述,垫状植物是一类适应高寒低温(Вальтер, 1975)、强风、“干旱”和强辐射环境条件的生长型,由不同类群的被子植物组成,包括了几种生活型植物。所有的垫状

植物有一系列几乎是一致的形态-生态学特征。这些特征是在青藏高原隆起过程中,随着海拔的升高,环境条件的不断加剧,不适者被淘汰,适者生存并逐渐产生变异,通过自然选择而积累起来的。因而能保证植物体更充分更有效地利用周围的营养、水分、光照或热量,忍受或抵御青藏高原高山极端的环境条件,特别是低温、强风和强辐射,保证植物的个体发育和种族延续。

垫状植物的生存发展为其他类型植物的生存发展,改善了土壤,提供了热量条件。因此,在改善高山生态环境,维持生态平衡以及服务于人类方面,具有重要意义,值得深入研究。

参 考 文 献

- 卫生部药品生物制品检定所、云南省药品检验所等编著,1984,中国民族药志,第一卷,161—164,人民卫生出版社。
- 云南大学生物系,1981,植物生态学,157—162,人民教育出版社。
- 毛继祖、罗达尚、王振华、马世林,1986,晶珠本草,107—143,上海科学技术出版社。
- 李淳生、张经纬,1985,西藏高山垫状植物,植物学报,27(2): 311—317。
- 吴征镒主编,1985—1987,西藏植物志,1—6卷,科学出版社。
- 周兴民、王质彬、杜庆,1987,青海植被,34—36,青海人民出版社。
- 张树源、白雪茅、马章英,1987,三种垫状植物基础抗寒生理的比较,高原生物学集刊(6): 165—169。
- 秦志业、谢文忠,1980,藏北土门地区垫状植物的形态与生态观察,植物学报,22(2): 177—181。
- 迈克尔·沃德著,1974,高山医学——高寒地带的临床研究,1—50,人民卫生出版社。
- 霍尔 M·A·主编,1976,植物结构、功能和适应,279—289,科学出版社。
- 克列什宁 A·Ф·著,1963,植物与光,科学出版社。
- 杜布罗夫, A. П. 著,1964,紫外光辐射对植物的作用,科学出版社。
- 阿略兴, B. B. 著,1957,植物地理学(上册),人民教育出版社。
- Billings, W. D., 1979, High Mountain Ecosystems; evolution, structure, operation and maintenance in high altitude geocology by Patrick J. Webber edited. 92—122.
- Daubenmire, R. F., 1959, Plants and environment. Printed in the United States of America. 195—196.
- Hovermann, J. and Wenying, W., 1987, Reports on the Northeast part of the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau. Science Press, Beijing, China, 438—500.
- Polumin, O. and Staintor, A., 1984, Flowers of the Himalaya. Oxford University Press.
- Raunkaier, C., 1934, The life form of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford, 632.
- Went, F. N., 1941, Effect of light on stem and leaf growth. *Amer. Jour. Bot.* 28: 83—95.
- Вальгер, Т., 1975, Растительность земного шара, М. ПР. 178.
- Шишкин, Б. К. и Бобров, Е. Г., 1952, Флора СССР. 293—370 Изд. Москва, Ленинград.

STUDIES ON MORPHO-ECOLOGICAL ADAPTABILITIES TO THE ALPINE ECOLOGICAL ENVIRONMENTS IN CUSHION PLANTS ON QINGHAI-XIZANG PLATEAU

Wang Weiyi Huang Rongfu

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

The cushion plant is a growth form adapted to the alpine cold-drought climate. There are about seventy species derived from 17 genera included in 13 families, of which *Arenaria*, *Androsace* and *Saxifraga* are most common. These plants mainly belong to the perennial herbaceous angiosperm, dispersing in the alpine meadow, steppe and desert at an altitude of 3900—

5600 metres from Northeast to the Southwest of Qinghai-Xizang Plateau.

In order to study the adaptabilities of the cushion plants to the extreme ecological conditions, the morphoecological characters of the above- and underground vegetative organs of about 45 species belonging to 15 genera of 11 families have been observed. Based on the positions of the dormant buds, and the degrees of the compactness of the shoots, the authors have generally classified them into three types: the densest cushion-like body with Chamaephytes, the denser one with both Chamaephytes and Hemicryptophytes and the flat dense one with both Hemicryptophytes and Hemicryptophytes. The regularities of appearances, constructions, root systems, foliage leaves, and propagating ways of the different types have been demonstrated. The results have showed that the cushion plants have been maintaining a high degree of coordinating with environments. They can sufficiently utilize the favorable factors, and avoid the unfavorable ones under the severe conditions.

The following morpho-ecological characters which ensure the plants resisting the unfavorable factors must be noted.

1. All cushion plants are almost distributed over the mountain slope of slipping rock, the tableland, and the flood land, etc, where the wind speed is often very high. They have a streamlined body, and situate at a place of the lowest wind speed, the surface against the wind can be greatly reduced, and the evaporation and the diffusion of heat are limited, and in the meantime they can obtain more heat from ground surface.

2. In every species of the densest Chamaephytes, the compactness of the shoot is piled up closely together. The cushion-like body seems to be a sponge, being full of spaces and rich in plasticity. It plays a marked role in the capillary adjustment and maintaining a relatively steady temperature and humidity.

3. Most plants, particularly the ones growing on the highest part of Plateau, have developed the stem adventitious roots from the nodes of the elder stems or branches. Among them, some disperse within the cushion-like body, some penetrate downwards into soil layer, playing an important role in both anchor and absorption, and some situate at the periphery of the cushion-like body, protecting stems or branches from shaking, turning, and damaging by strong wind.

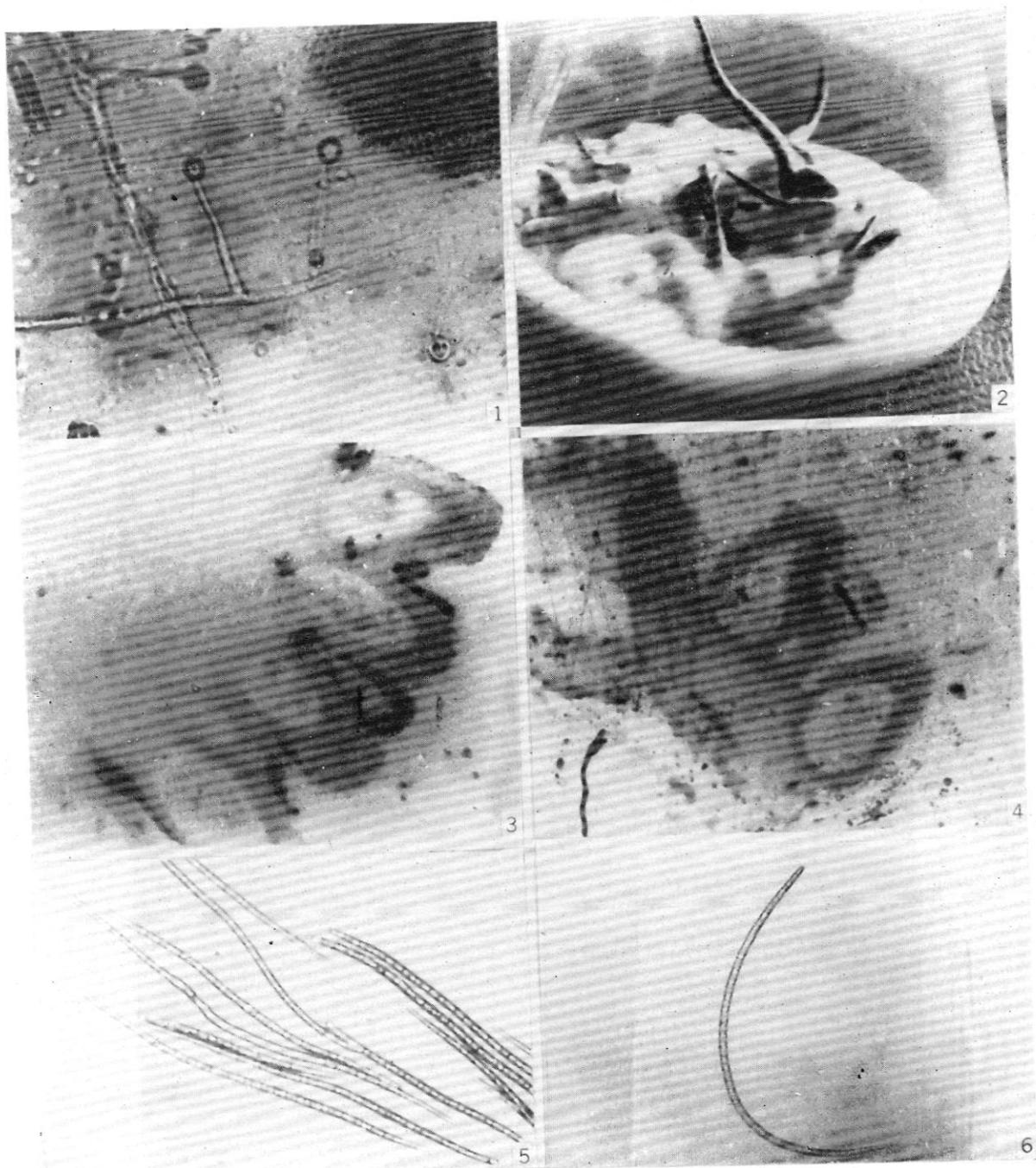
4. Both Chamaephytes and Hemicryptophytes propagate by the short creeping stems. The herbaceous aerial stems or branches are not frozen and perished in winter, and the axillary shoots develop duplicatedly into young stems or branches in summer.

5. The foliage leaf is a photosynthetic organ, having protecting and supporting functions: Chlorenchyma is surrounded by nongreen tissue, and has assimilation function, while the non-green part at apex and margin has supporting one. The petioles, as a protector and supporter, is markedly elongating, broadening, and wrapping stem or branch up.

6. Some plants, for example *Kobresia pygmaea* and *Saxifraga tibetica*, accomplish the vegetative propagation by tillering like some taxons in Gramineae. This propagating way may derive from further shortening of the short creeping stem.

As to the formation of cushion habit, "the convergent adaptation" should be taken into consideration. To understand the process leading to cushion habit, the cruel environmental factors, such as low temperature, frequent strong wind, excessive evaporation, drought atmosphere, intensive radiation and short growth season, etc, should be stressed. The different groups of angiosperm developed, following such a uniform ecological environments mentioned above, have taken a convergent evolution both in morphotype and in reproduction. The most unfitness were being eliminated.

印象初、沈南英：冬虫夏草菌 *Cordyceps sinensis* (Berk.) Sacc. 的无性世代——中华束丝孢
Synnematium sinense Yin et Shen sp. nov.



图版 I:1, plate I:1 中华束丝孢 *Synnematium sinense* sp. nov.

分生孢子梗和分生孢子 Sporophores and conidia;

图版 I:2-6, Plate I:2-6 冬虫夏草 *Cordyceps sinensis* (Berk.) Sacc.;

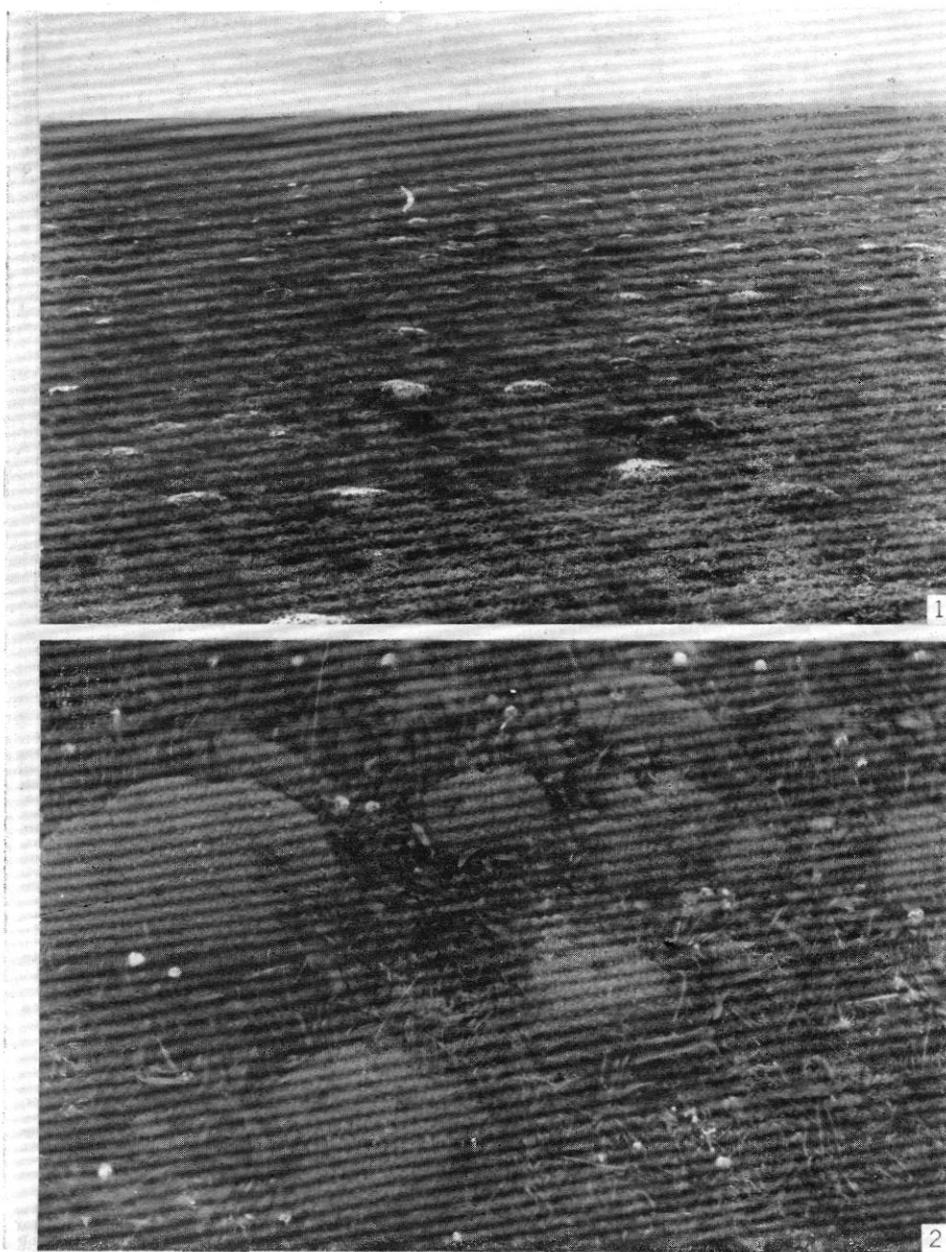
2 由中华束丝孢培养的子座 Cultured stroma from *Synnematium sinense* sp. nov.;

3 天然子囊壳(纵切面) Natural ascocarp (longitudinal section);

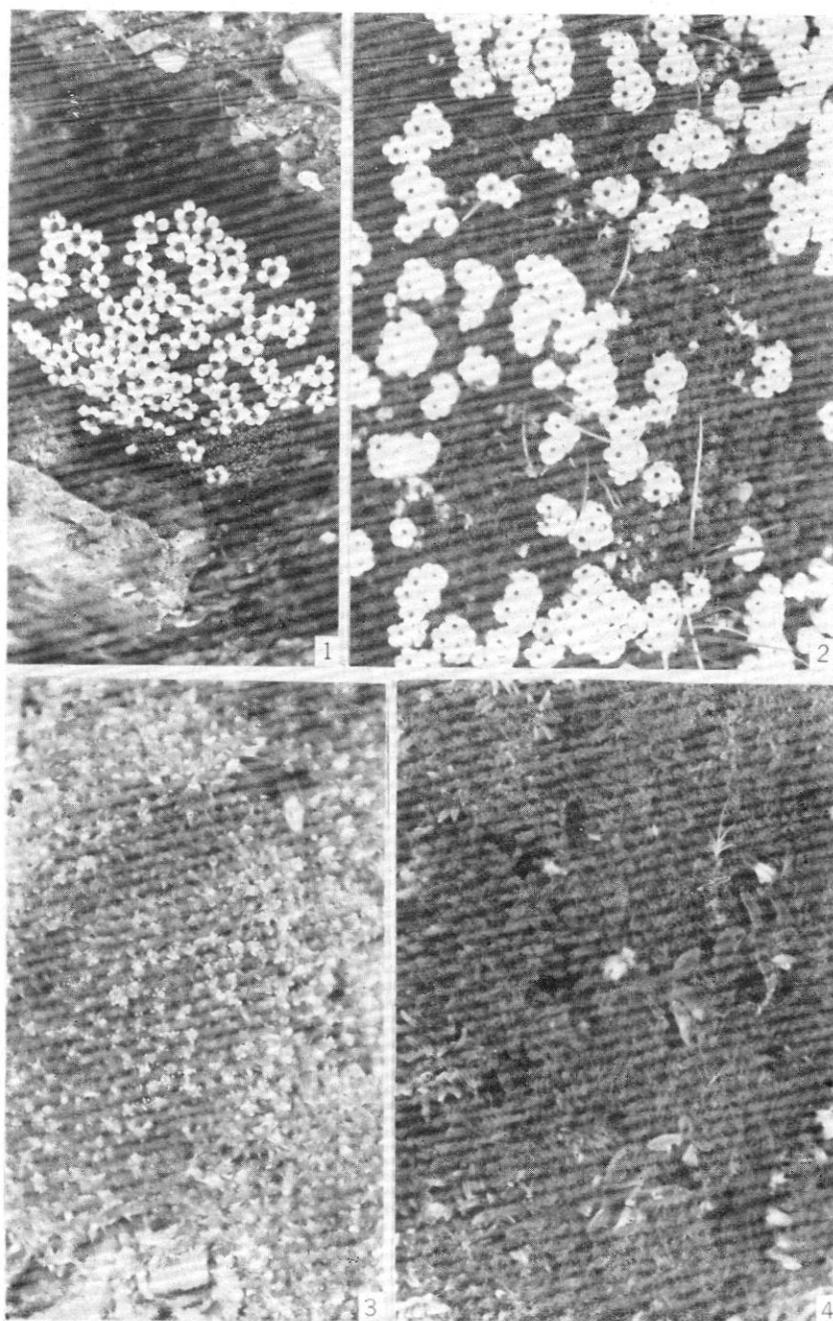
4 由中华束丝孢培养的子囊壳(纵切面) Cultured ascocarp from *Synnematium sinense* sp. nov. (longitudinal section);

5 天然子囊孢子 Natural ascospores;

6 由中华束丝孢培养的子囊孢子 Cultured ascospore from *Synnematium sinense* sp. nov.



1. 垫状植物植被景观
2. 最密集的垫状植物(山居雪灵芝)
1. The landscape of the vegetation of cushion plants
2. The densest space cushion plant (*Arenaria edgeworthiana*)

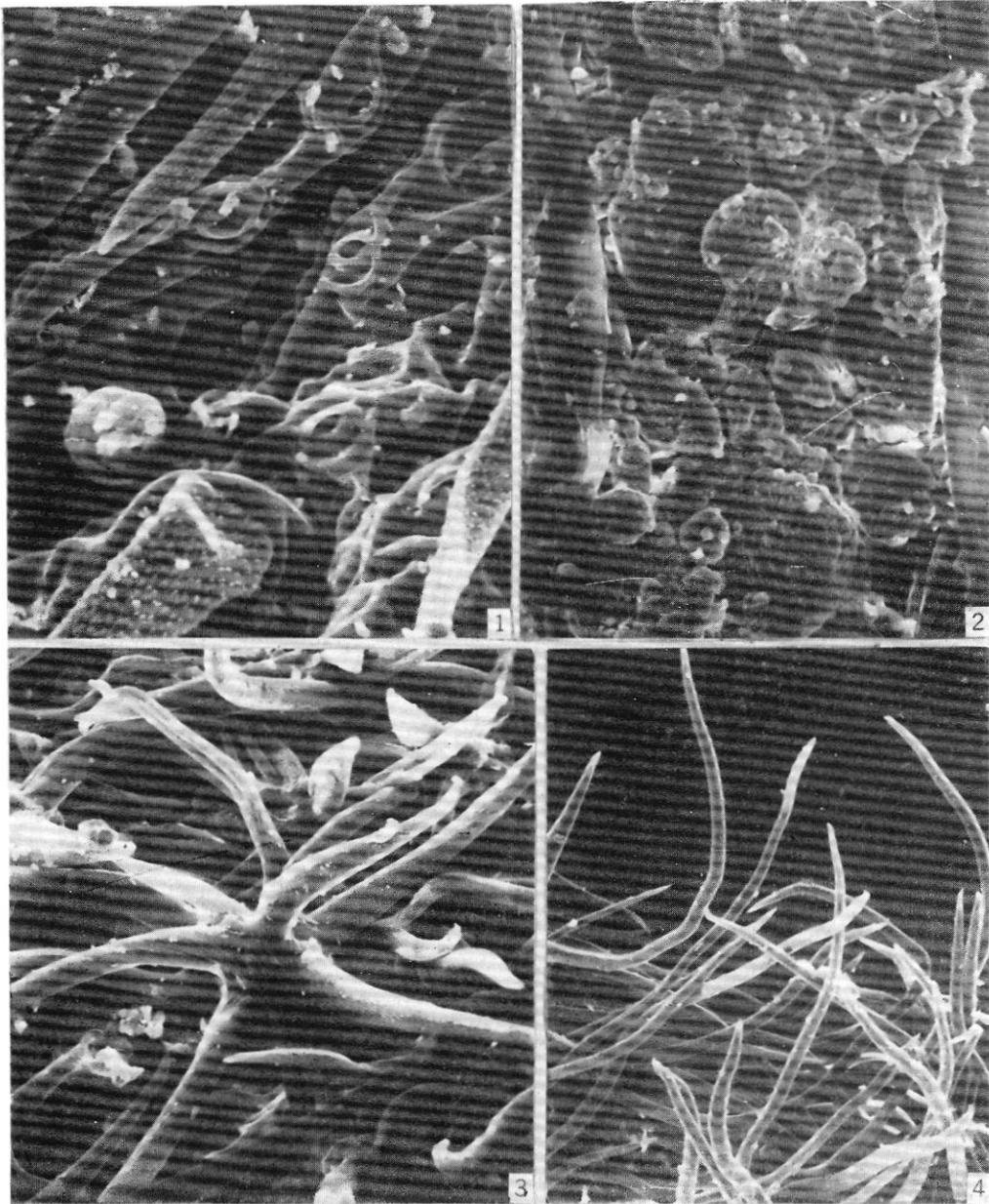


1—3. 具短匍茎的密集的垫状植物(丽江虎耳草、雅江点地梅和平卧繁缕)

4. 具短根颈的密集的扁平状垫状植物(茵垫黄芪)

1—3. the denser cushion plants with short creeping stems (*Saxifraga lichiangensis*, *Androsace yargongensis* and *Stellaria decumbens*)

4. the dense flat cushion plant with short crown (*Astragalus mutian*)



部分垫状植物叶片上的毛状体。

1. 康巴点地梅的腺毛和非腺毛； 2. 砧叶风毛菊的腺毛； 3. 垫状驼绒藜的簇生毛；
4. 密生棘豆的非腺毛 (D, ×200；其余, ×500, 电镜扫描)

Trichomes on leaf blades of a few of cushion plants.

1. glands and simple hairs—*Androsace zambolensis*; 2. large glands—*Saussurea subulata*; 3. clustered hairs—*Ceratoides compacta*; 4. simple hairs—*Oxytropis densa* (D, ×200; the rest, ×500, SEM)