

最密集型垫状植物的解剖特征及其与生态环境关系的分析*

王为义 黄荣福

(中国科学院西北高原生物研究所)

摘 要

作者观察了4科5属21种垫状植物营养器官的解剖特征,分别讨论了根、茎和叶结构特点同青藏高原高山生态环境的关系。结果表明该类垫状植物旱生化特性显著加强,不仅分枝多,垫状体最密集,茎生根最发达,叶片大大缩小,而且其内部产生了一系列旱生结构特征,如周皮的广泛形成,轴性器官中细胞呈细长形,茎生根的结构简化,叶表面厚的角质层或蜡质层以及发达的栅栏组织和机械组织等。这种形态结构的旱生性是以高山寒旱为主导条件作用的结果,也是由植物体的一系列生理功能所决定的。

关键词: 垫状植物;解剖特征;生态环境;适应

在《垫状植物对青藏高原高山生境适应性的观察》(王为义等,1989)一文中,作者论述了垫状植物的形态生态学特性,其中根据植物休眠芽的位置、植株高度、分枝密集度和保温特性的差别,将垫状植物大致分成三种类型,最密集型垫状植物是其中最多、最典型的一类。作者将此类垫状植物作为专题讨论,其目的在于探讨青藏高原垫状植物的形态结构对高山生态环境适应的方式和途径,论述植物结构同生理功能间关系的某些方面。摸清这些关系,对于了解高山植物发展演化趋势,植物区系的形成和地理分布,提供某些科学依据。

到目前为止,还未见关于这类垫状植物解剖学方面的报道。

一、材料和方法

供实验观察的植物包括无心菜属 (*Arenaria*)、柔子草属 (*Thylacospermum*)、葶苈属 (*Draba*)、山草莓属 (*Sibbaldia*) 和采花属 (*Acantholimon*)。具体植物种见表1。新鲜材料于野外直接固定在 FAA 中。腊叶标本经凉水浸泡一星期,像新鲜材料一样,分割成切片所需大小,浸入 30% 冰醋酸和 30% 丙

* 国家自然科学基金项目。

本文 1989 年 8 月 28 日收到。

三醇混合液中一星期,使其膨胀、软化。

除部分粗根借助滑走切片机切片外,其余均用石蜡法切片,其厚度为10微米。用番红-龙胆紫二重染色法染色。植物的茎和根分别于10%硝酸和10%铬酸混合液中,在35℃温度下20小时,细胞可完全分离,然后在流水下冲洗除尽离析液。在载玻片上剥去皮部,加苏木精染色2分钟,观察中柱的细胞类型和特征,测量其大小并照相。一些植物的叶表面和根的木质部使用电镜扫描观察。

二、解剖学特征

(一) 根(包括直根和茎生根的横切面):

1. 直根

成长根的结构由周皮和维管柱组成,其中周皮较厚,具8—20层,木栓层细胞因种类不同有一定差异,如狐茅状雪灵芝(*Arenaria festucoides*)的木栓层只有6—8层细胞,四蕊山草莓(*Sibbaldia tetrandra*)34—38层细胞,簇生柔子草(*Thylacospermum caespitosum*)达50—60层细胞。在无心菜属的种类中,由于皮孔的大量形成,木栓层常呈锯齿状或齿轮状。在山草莓属的种类中,木栓层由无色和棕黑色两类细胞组成,并分别组成相间排列的同心层(图版IV:6,见226页)。在所有的种类中,木栓层细胞多呈切向排列,细胞壁显著加厚并栓质化,胞腔中充满稠的内含物。

皮层缺少或狭窄,细胞多切向排列,细胞壁加厚,微木质化,胞腔中充满稠的内含物。

中柱由韧皮部和木质部组成。在无心菜、山草莓和采花属中,韧皮部周边部分多裂隙,筛管群较少见到,韧皮薄壁细胞壁加厚,微木质化,胞腔中有内含物。木质部中导管众多,在无心菜、葶苈和采花属的一些种类中,导管多呈同心层排列(图版IV:4,5,见226页),据此可鉴定植物生长的年龄。在多数种类中,导管分散在木质部中。在绝大多数植物中存在草酸钙簇晶。

根据离析材料观察,根的木质部由导管、管胞和薄壁细胞组成,所有细胞呈细长形(表1)。导管壁厚(图版III:5,6,见225页),多螺旋、梯纹和梯纹-网纹,少数为网纹加厚(图版III:1—4,见225页),在个别种类中有少数纹孔导管。纹孔窄,端壁多倾斜,少平直,单穿孔顶生或在顶端附近。管较多,两端尖,细胞壁加厚多为螺旋,纹孔窄(图版II:7,见224页)。薄壁细胞呈纤维状,两端尖,细胞壁显著加厚,微木质化,胞腔中充满内含物。在八宿雪灵芝(*Arenaria baxoiensis*)和采花属的某些种类的根中观察到大量纤维,细胞壁上有斜生单纹孔,胞腔中缺少内含物。

2. 茎生根

不同于形态学中的不定根和气生根。在绝大多数种类中,茎生根仅生活1个生长期,少数可生长2年。一般长10—30毫米,直径0.1—0.5毫米,多呈绒毛状,大量形成(图版IV:7,8,见226页)。表皮1层,表面有众多的短突起,细胞多切向排列,切向外壁常磨损,缺少内含物。皮层1—3层,多数2层,多胞间隙,细胞较大,呈切向或辐射状排列,薄壁不木质化。中柱鞘1层,细胞切向排列,胞腔中充满稠的内含物。到生长后期,在中柱鞘部位形成2—3层木栓,细胞壁微栓质化。中柱大小不等。生长后期,初生木质部束才显现,其数目因种类不同而异。

表1 最密型垫状植物茎(上栏)和根(下栏)中柱中的细胞类型

Table 1 The cellular types in the stems(upper rank) and the roots (lower rank) of the densest cushion plants

植物名称 Names of plants	导管 Vessels		长与直径之比 Proportions of lengths to diameters
	长度(微米) Lengths (μm)	直径(微米) Diameters (μm)	
<i>Arenaria baxoiensis</i>	149.3(82.5—262.5) 135.0(82.5—180.0)	11.1(3.8—15.2) 16.7(13.3—20.9)	13.5 8.5
<i>A. brevipedata</i>	123.6(52.5—210.0) 120.8(75.0—150.0)	11.1(1.9—17.1) 20.9(11.4—34.2)	5.9 8.1
<i>A. bryophylla</i>	124.5(82.5—240.0) 122.3(60.0—150.0)	17.3(7.6—22.8) 17.1(9.5—28.5)	7.2 7.2
<i>A. qinghaiensis</i>	148.5(90.0—232.5) 145.5(82.5—225.0)	12.4(5.7—19.0) 15.6(9.5—19.0)	12.0 9.3
<i>A. densissima</i>	172.5(120.0—262.5) 165.0(112.5—232.5)	14.3(7.6—19.0) 18.8(9.6—36.1)	13.9 9.3
<i>A. edgeworthiana</i>	108.0(82.5—135.0) 132.0(75.0—232.5)	15.8(11.4—24.7) 17.5(11.4—22.8)	6.9 7.6
<i>A. festucoides</i>	254.3(112.5—345.0) 117.5(75.0—150.0)	8.2(5.7—11.4) 16.2(9.5—22.8)	30.3 7.3
<i>A. kansuensis</i>	106.5(75.0—187.5) 138.0(90.0—262.5)	13.3(7.6—22.8) 17.7(9.5—26.6)	8.1 7.8
<i>A. kansuensis</i> var. <i>acropetalata</i>	112.5(75.0—150.0) 126.5(82.5—172.5)	17.5(7.5—28.5) 20.5(11.4—28.5)	6.4 6.2
<i>A. polytrichoides</i>	191.3(112.5—337.5) 164.3(75.0—232.5)	13.9(9.5—15.2) 19.6(11.4—28.5)	13.8 8.4
<i>A. pulvinata</i>	147.0(97.5—225.0) 181.5(82.5—232.5)	15.2(7.6—19.0) 27.2(13.3—43.7)	9.7 6.7
<i>A. roborowskii</i>	134.0(79.0—247.5) 157.0(82.5—210.0)	14.6(11.4—20.9) 16.8(9.5—36.1)	9.2 9.4
<i>Thylacospermum caespitosum</i>	183.4(127.5—232.5) 227.3(112.5—435.6)	20.7(9.5—28.5) 25.3(15.2—34.2)	8.9 9.0
<i>Acantholimon diapensioides</i>	103.5(75.0—135.0) 114.0(75.0—150.0)	18.3(7.6—24.7) 18.3(9.5—32.3)	5.7 6.1
<i>A. lycopodioides</i>	117.3(60.0—172.5) 89.3(52.5—157.5)	16.9(7.6—30.4) 13.7(7.6—19.0)	6.9 6.5
<i>A. hedinii</i>	112.5(60.0—157.5) 101.5(37.5—142.8)	12.7(5.7—20.5) 16.5(7.6—24.7)	8.9 6.2
<i>A. borodinii</i>	108.7(60.0—135.0)	16.7(9.5—26.6)	6.5
<i>Draba alpina</i>	71.3(45.0—97.5) 100.5(45.0—127.5)	12.6(7.6—15.2) 18.1(9.5—24.7)	5.7 5.6
<i>D.</i> sp.	103.5(52.5—187.5) 181.5(82.5—232.5)	12.4(5.7—19.0) 27.2(13.3—43.7)	8.4 6.7
<i>Sibbaldia tetrandra</i>	158.3(97.5—225.0) 185.3(120.0—232.5)	17.3(13.3—28.5) 27.4(17.1—38.0)	9.2 6.8
<i>S. macropetalata</i>	138.0(105.0—172.8) 132.8(90.0—187.5)	24.7(13.5—34.2) 14.9(9.5—22.8)	5.6 8.9

续表 1 Table 1 (continued)

植物名称 Names of plants	管胞 Tracheids		
	长度 (微米) Lengths (μm)	直径 (微米) Diameters (μm)	长与直径之比 Proportions of lengths to diameters
<i>Arenaria baxoiensis</i>	41.8(32.3—72.2)	8.8(5.7—11.4)	4.8
<i>A. brevipedata</i>	135.8(75.0—247.5)	6.1(3.8—9.5)	21.2
	138.8(97.5—202.5)	8.4(3.8—13.3)	16.5
<i>A. bryophylla</i>	144.0(112.5—172.5)	8.2(4.8—13.3)	17.6
	134.3(90.0—210.0)	10.3(3.8—13.3)	13.1
<i>A. qinghaiensis</i>	159.8(112.5—210.5)	6.3(3.8—9.5)	26.4
	156.8(120.0—202.5)	7.6(3.8—11.4)	20.6
<i>A. densissima</i>	161.3(105.0—225.0)	9.9(3.8—13.3)	16.3
	189.8(157.5—300.0)	11.1(7.5—15.2)	17.1
<i>A. edgeworthiana</i>	114.0(75.0—135.0)	9.9(5.7—13.3)	11.5
	135.6(97.5—157.5)	7.8(3.8—13.3)	17.3
<i>A. festuloides</i>	163.5(172.5—412.5)	7.6(4.8—13.3)	21.5
	118.5(90.0—165.0)	9.7(5.7—13.3)	12.3
<i>A. kansuensis</i>	172.5(112.5—212.5)	8.6(5.7—13.3)	20.1
	138.0(97.5—187.5)	7.0(3.8—9.5)	19.7
<i>A. kansuensis</i> var. <i>acropetala</i>	133.5(82.5—195.0)	8.6(3.8—14.3)	15.5
	145.5(97.5—232.5)	8.6(5.7—11.4)	16.9
<i>A. polytrichoides</i>	144.0(112.5—180.0)	8.9(5.7—13.3)	16.2
	174.0(120.0—225.0)	8.4(3.8—13.3)	20.7
<i>A. pulvinata</i>	138.0(90.0—240.0)	6.5(3.8—11.4)	21.3
	211.5(157.5—277.5)	10.1(5.7—13.3)	26.4
<i>A. roborowskii</i>	138.8(82.5—225.0)	9.7(5.7—15.2)	14.3
	154.5(90.0—412.5)	6.9(3.8—11.4)	22.4
<i>Thylacospermum</i> <i>caespitosum</i>	195.0(135.0—277.5)	9.1(3.8—13.3)	21.4
	209.3(135.0—303.5)	8.6(4.8—15.2)	24.4
<i>Acantholimon</i> <i>diapensioides</i>	193.5(127.5—360.0)	7.8(3.8—11.4)	24.4
	135.8(105.0—172.5)	7.8(5.7—11.4)	17.4
<i>A. lycopodioides</i>	124.5(82.5—142.5)	5.7(3.8—11.4)	21.9
	114.8(75.0—142.5)	6.3(3.8—9.5)	18.3
<i>A. hedinii</i>	127.5(82.5—187.5)	5.6(3.6—7.6)	22.8
	120.0(90.0—165.0)	6.7(3.8—7.6)	17.9
<i>A. borodinii</i>	112.5(90.0—150.0)	6.7(3.5—11.4)	16.8
<i>Draba alpina</i>	122.3(87.5—172.5)	6.9(3.8—11.4)	17.7
<i>D.</i> sp.	211.5(157.5—277.5)	10.1(5.7—13.3)	21.0
<i>Sibbaldia tetrandra</i>	213.0(112.5—375.0)	7.6(5.7—8.5)	30.4
	207.8(120.0—300.0)	11.0(5.7—17.1)	18.9
<i>S. macropetala</i>	298.5(127.5—495.0)	9.7(3.8—19.0)	30.5
	174.0(90.0—300.0)	7.4(3.8—9.8)	23.5

植物名称 Names of plants	纤维状薄壁细胞 Fibrous parenchyma cells		
	长度 (微米) Lengths (μm)	直径 (微米) Diameters (μm)	长与直径之比 Proportions of lengths to diameters
<i>Arenaria baxoiensis</i>	163.5(75.0—195.0) 149.3(75.0—187.5)	9.2(5.7—11.4) 10.3(5.7—15.2)	17.8 14.5
<i>A. brevipedata</i>	123.0(97.5—157.5) 110.3(82.5—157.5)	8.6(3.8—15.1) 11.6(5.7—17.1)	14.3 9.5
<i>A. bryophylla</i>	140.3(97.5—202.5) 150.8(97.5—187.8)	12.6(4.8—19.0) 11.9(5.7—19.0)	17.6 12.7
<i>A. qinghaiensis</i>	165.0(97.5—232.5) 156.8(90.0—195.0)	10.1(5.7—15.5) 13.3(5.7—28.8)	16.4 11.6
<i>A. densissima</i>	183.0(142.5—232.5) 207.5(157.5—262.1)	13.1(3.8—19.0) 13.9(5.7—17.1)	14.0 14.9
<i>A. edgeworthiana</i>	114.8(82.5—158.0) 127.5(97.5—165.0)	12.0(5.7—20.9) 15.1(7.6—22.8)	9.6 8.5
<i>A. festuloides</i>	300.0(135.0—487.5) 129.0(75.0—217.5)	10.3(3.8—17.1) 10.1(5.7—13.3)	29.2 17.8
<i>A. kansuensis</i>	149.3(82.5—225.0) 129.8(97.5—172.5)	10.1(5.7—15.1) 13.9(7.5—17.1)	14.8 9.4
<i>A. kansuensis</i> var. <i>acropetala</i>	173.3(97.5—202.5) 148.0(105.0—180.0)	12.0(5.7—17.1) 14.8(5.7—19.0)	16.5 9.6
<i>A. polytrichoides</i>	185.3(135.0—232.5) 212.3(127.8—337.5)	12.2(5.7—17.1) 13.5(5.7—19.0)	15.2 15.7
<i>A. pulvinata</i>	162.2(112.5—217.5) 209.3(112.5—247.5)	10.6(5.7—15.2) 11.2(7.6—17.1)	15.3 18.9
<i>A. roborowskii</i>	171.0(75.0—270.0) 165.8(105.0—210.0)	10.3(5.7—13.3) 9.3(3.8—19.0)	16.6 17.8
<i>Thylacospermum</i> <i>caespitosum</i>	189.8(112.5—240.0) 217.5(142.5—300.0)	13.1(9.5—19.0) 12.7(3.8—22.8)	14.5 17.2
<i>Acantholimon</i> <i>diapsenioides</i>	110.3(75.0—232.5) 103.5(67.5—127.8)	8.8(5.7—15.2) 9.3(5.7—13.3)	12.5 11.3
<i>A. lycopodioides</i>	135.5(97.5—180.0) 114.8(82.5—157.5)	11.2(3.8—17.1) 10.7(3.8—19.0)	12.1 10.7
<i>A. hedinii</i>	127.5(142.8—397.5) 120.0(75.0—150.0)	17.5(9.5—22.8) 9.5(3.8—15.2)	13.3 12.3
<i>A. borodinii</i>	— 352.5(247.8—562.8)	— 14.1(3.8—19.0)	— 25.0
<i>Draba alpina</i>	86.3(52.5—120.0) 124.5(67.5—172.5)	10.1(5.7—15.3) 9.3(3.8—13.3)	8.6 15.4
<i>D.</i> sp.	102.5(60.0—157.3) 209.3(112.5—247.5)	9.9(3.8—13.3) 11.2(7.6—17.1)	16.4 18.7
<i>Sibbaldia tetrandra</i>	186.0(105.0—285.0) 186.0(112.5—247.5)	8.9(5.7—15.2) 10.4(5.7—15.2)	20.9 17.9
<i>S. macropetala</i>	285.0(158.0—547.8) 247.5(90.0—540.0)	8.0(3.8—11.9) 7.6(3.8—19.0)	35.6 32.6

植物名称 Names of plants	纤维 Fibres		
	长度 (微米) Lengths (μm)	直径 (微米) Diameters (μm)	长与直径之比 Proportions of lengths to diameters
<i>Arenaria baxoiensis</i>	300.0(15.0—502.5) 232.5(127.5—472.5)	14.8(5.7—22.8) 25.9(20.9—36.1)	20.2 9.0
<i>A. brevipetala</i>			
<i>A. bryophylla</i>			
<i>A. qinghaiensis</i>			
<i>A. densissima</i>			
<i>A. edgeworthiana</i>			
<i>A. festuloides</i>	277.5(157.0—345.0)	11.6(5.7—20.9)	23.9
<i>A. kansuensis</i>			
<i>A. kansuensis</i> var. <i>acropetala</i>			
<i>A. polytrichoides</i>			
<i>A. pulvinata</i>			
<i>A. roborowskii</i>	324.8(225.0—450.0)	15.6(7.6—24.0)	20.8
<i>Thylacospermum</i> <i>caespitosum</i>			
<i>Acantholimon</i> <i>diapensioides</i>	246.8(150.0—390.0)	16.0(7.6—24.7)	22.2
<i>A. lycopodioides</i>	219.0(105.0—315) 187.5(127.5—292.8)	16.0(7.6—24.7) 15.2(7.6—24.7)	13.7 12.2
<i>A. hedinii</i>	396.8(157.0—810.0) 194.0(90.0—307.0)	13.3(5.7—20.9) 14.1(5.7—20.9)	29.8 13.8
<i>A. borodinii</i>	192.8(127.5—247.0)	12.5(7.6—20.9)	15.3
<i>Draba alpina</i>			
<i>D.</i> sp.	425.0(225.0—525.0)	9.2(5.7—11.4)	46.2
<i>Sibbaldia tetrandra</i>			
<i>S. macropetala</i>			

(二) 茎

由于周皮的形成, 皮层之外的组织膨裂、皱缩, 同残存的叶柄鞘结合在一起形成很厚的层。周皮的厚度较之根中薄, 具 5—15 层, 木栓层细胞也因种类不同有一定差异, 如青海雪灵芝 (*Arenaria qinghaiensis*) 的木栓层只有 4—6 层细胞, 紫花山草莓 (*Sibbaldia macropetala*) 达 25—30 层细胞。细胞壁多切向排列, 细胞壁加厚, 栓质化; 胞腔中有稠的内含物(图版 IV:2, 见 226 页), 皮孔少见。

皮层缺少或狭窄, 细胞壁加厚, 微木质化, 胞腔中有内含物。中柱由 4 个, 少数 6—8 个外韧管束组成。除葶苈属植物(图版 IV:4, 见 226 页)外, 韧皮部都狭窄, 筛管群不显著。韧皮部薄壁细胞壁加厚, 微木质化, 胞腔中充满稠的内含物。木质部导管较根中少。在无心菜和柔子草属中, 导管呈切向排列(图版 IV:5, 见 226 页)。在八宿雪灵芝(*Arenaria baxoiensis*)、岩梅状刺矶松(*Acantholimon diapensioides*)、石松状刺矶松(*A. lycopodioides*)、哈定刺矶松(*A. hedinii*) 和巴诺地刺矶松(*A. borodinii*) 的茎中存在典型纤维。在无心菜和葶苈属的长花茎种类中, 维管束鞘由纤维组成, 厚壁木质化。但要强调指出, 在同一垫状体中, 甚至在同一茎中由于受热或受光的不同, 木质部发育程度差别很大, 不受光或受热的一边木质部发育很弱或缺少。根据离析材料观察, 茎的木质部主要由导管、管胞和薄壁细胞组成, 所有细胞都呈细长形, 细胞的特征同于根中细胞。纤维只在某些种类中存在(表 1)。

髓中多裂隙腔, 薄壁细胞直径较木质部细胞粗, 细胞壁加厚, 微木质化。除采花属植物外, 髓中都存在草酸钙簇晶。

(三) 叶片

在所观察过的种类中, 叶尖的表皮细胞壁或多或少特化成突起(图版 I:1, 见 223 页)或延长成刺状物(王为义等, 1989)。叶尖表皮细胞 4—6 个排成一环, 细胞壁强烈加厚并栓质化, 覆盖厚的角质层, 表皮内无或仅有很少叶肉细胞。叶片中部表皮细胞切向排列, 细胞壁加厚, 微木质化或栓质化, 覆盖厚的角质层或蜡质层(图版 I:2—4, 见 223 页)。气孔器位于叶片两面, 近轴面较多, 保卫细胞稍突起或平于表面, 在山草莓和采花属的种类中, 保卫细胞低于表面。由于叶片的形状不同, 叶肉的结构也不同。在无心菜、柔子草和采花属的种类中, 叶为针状或圆柱状, 具环列叶肉, 栅栏组织均 2—3 列(图版 II:1—4 见 224 页)。在山草莓和葶苈属的种类中, 叶片扁平, 分别为二面叶和单面叶(图版 II:5, 6, 见 224 页)。维管束都较发达。在无心菜和柔子草属中, 3 个维管束排列成新月形; 在采花属中, 多个内韧维管束排列成不规则的环, 中央为薄壁组织; 在山草莓和葶苈属中, 许多维管束位于叶肉中央。维管束鞘 1 层, 细胞较大, 多数含内含物。维管束中木质部发育情况因种类不同有所差异。机械组织的发育同叶形有关: 在无心菜属中, 维管束帽位于木质部一边, 在中脉常在两边; 在柔子草属中, 位于叶缘和近轴面突起部分; 在采花属中, 位于木质部一边或在大脉处位于内外两边。在扁平叶片中缺少机械组织, 但叶表面密生柱状毛(图版 I:2, 见 223 页)或丛生毛(图版 II:5, 见 224 页)。在无心菜属和柔子草属植物叶肉中存在草酸钙簇晶。

三、结果分析

(1)最密集型垫状植物都为多年生草本,如山居雪灵芝(*Arenaria edgeworthiana*)和团聚雪灵芝(*A. polytrichoides*),其生活期长达80年以上,不仅直根和茎周围形成很厚的周皮,即使当年的幼枝和茎生根也形成木栓层。很厚的周皮是旱生结构特性之一(王为义,1980)。关于很厚周皮形成的原因有过报道(Borger等,1972b)。作者认为,垫状植物中周皮的广泛形成,除长日照同低温的影响外,也同强风引起的“干旱”和强辐射有密切关系。因此,很厚的周皮不仅可以帮助植物抗冻害,阻止地上部分的蒸腾作用,维持植物体内水分相对平衡,而且由于这类植物是生长在无雾或少雾的环境下,周皮可减轻紫外线对内部组织的破坏(克列什宁,1963;杜菱诺夫,1964;Went, 1941)。除皮孔或小裂缝有一定吸收作用外(霍尔,1987; Adoms, 1943; Coile, 1937; Kramer, 1946),厚的周皮阻碍了根的吸收功能。同时,土壤的低温严重影响到深根系功能的生理状态,水分的吸收受到限制。在长期适应过程中,这类垫状植物也发展了一种新的浅根系,即茎生根,其结构简单(图版IV:7,8,见226页),由根毛吸收的水分,经过很薄的皮层进入茎的输导组织系统,然后只经过短距离运输,就可到达光合作用器官。所以,茎生根的发生发展,既打破了强烈蒸腾作用同深根系有限水分供应之间的不平衡状态,也解决了土壤低温同植物功能生理状态之间的矛盾,是垫状植物结构的最显著特点之一。

(2)垫状植物产生适旱变态,有助于抗冻害和减少机械损伤。表1所示,所有细胞,特别是管胞和纤维状薄壁细胞缩小,显著纵向延长,有大的长径比值。小型细胞不仅是植物抵抗寒冷,而且也是抗干旱和其它不良外界因素的特征之一。这是因为,随着细胞体积缩小,相对增加了细胞的表面,减小了溶液的容积,从而提高了细胞的表面生理活性,能够避免植物在冰冻和解冻交替过程中原生质发生机械性损伤(瓦西里耶夫,1958)。同时,细胞中都含有非定形的内含物,可溶性糖和脯氨酸含量高,总含水量和渗出电解质百分率低(张树源,1987;谢尔格也夫,1956),提高了细胞的渗透压,降低了冰点,故增强了抗冻性(Victor, 1973; Daubenmire, 1954)。细胞壁加厚但不或微木质化的纤维状薄壁细胞,同导管、管胞或纤维结合在一起,形成富有可塑性或抗张强度的构架,在强风、频繁冰雹或多积雪的条件,起着特殊建筑术作用(Иванская, 1962)。

(3)叶片结构的多种功能是注意到了。许多垫状植物的叶片呈柱状或类似柱状,直立向上。其表皮细胞,特别是中脉和叶缘的细胞显著延长(图版I:3,4);每个维管束形成圆柱,由密集的维管鞘包围着,木质部比较发达;发达的机械组织同维管束相连,从叶基直达叶尖,也形成柱状。叶片中所有内部的圆柱同表皮一起共同构成了叶片的骨架系统,具有强的支持力,其中的叶肉组织受到良好保护。在山草莓和葶苈属植物中,叶片扁平,叶肉中虽缺少机械组织,但其表面覆盖稠密的柱状毛(图版I:2,见223页)或丛生毛,细胞壁强烈加厚,木质化或栓质化具有同上面骨架系统一样的支撑作用。叶表皮细胞密集排列,细胞壁厚并栓质化,表面具厚的角质层或蜡质层以及稠密的毛状体,共同构成叶片的“防护衣”,阻止蒸腾作用,降低蒸腾强度,并具有保温的作用,也是对寒旱环境的一种适应。叶片也具有一定的吸收作用,其吸收途径是通过气孔、蜡质层下的角质和毛状体完成的(Hu等,1975)。叶肉由多层栅栏组织组成,也是旱生植物的一种特性(王为义,1980;李世英,

1958;谢尔格也夫,1956; Korstion, 1925); 叶肉细胞深绿色,含有更丰富的叶绿素,有助于增强同化作用,以补偿缩小的叶面积(王为义,1985),这也是对生长发育期短的一种适应。

总之,生长在中生环境下的最密集型垫状植物,同其它类型的垫状植物相比,旱生特性显著加强。不仅分枝多,垫状体最密集,茎生根大量发展,叶面积大大缩小,而且其内部产生了一系列旱生结构,如发达周皮的广泛形成;轴性器官中的细胞缩小并呈细长形;叶表面覆盖更厚的角质层或蜡质层;栅栏组织发达,形成环列叶肉,或者叶肉不分化;机械组织发达等。这些旱生特性是在青藏高原隆起过程中,随着低温、风蚀和生理性干旱的逐渐加强,经过漫长的演化、适应过程而积累起来的。所以植物体形态结构的旱生性是以高山寒旱为主导条件作用的结果,也是植物体内一系列功能的生理状态所要求的。

参 考 文 献

- 王为义,1980,沙生槐抗旱性状的观察。植物学报,22(3): 293—294。
王为义,1985,高山植物结构特异性研究。高原生物学集刊,(4): 19—31。
王为义,黄荣福,1989,垫状植物对青藏高原高山环境的形态-生态学适应的研究。高原生物学集刊,(9): 13—26。
李世英,1958,柴达木盆地植被与土壤调查报告,科学出版社,25—52。
张树源、白雪芳、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。
瓦西里耶夫 И. М. (何永集译),1958,植物的越冬,178—185,科学出版社。
克利什宁 А. Ф. (雷宏似译),1963,植物与光,科学出版社,14—40。
杜姜诺夫,И. И. (庄增辉等译),1962,植物的抗性与水分生理问题,科学出版社,10—31。
杜布罗夫,А. П. (韩锦峰、王瑞新译),1964,紫外光辐射对植物的作用,科学出版社,1—74。
谢尔格也夫,Л. И. (罗宗洛、刘富林、张良诚译),1956,植物的忍耐力,科学出版社,55—154。
[英]霍尔,М. А. (姚壁君等译),1987,植物结构、功能和适应,科学出版社,115—120。
Adams, R. M., 1946, Entrance of water into suberized roots of trees, *Plant physiol.* 21: 109—111。
Berger, G. A. and T. T. Kozlowski, 1972b, Effect of temperature on first periderm and xylem development in *Fraxinus pennsylvanica*, *Robinia pseudacacia* and *Ailanthus altissima*, *Can. Jour. Forest. Res.*, 2: 198—205。
Coile, T. S., 1937, Distribution of forest treeroots in North Carolina Piedmont Soil, *Jour. Forestry*, 35: 366—376。
Daubennire, R. F., 1954, Plants and environment, State College of Washington, 135—177。
Hu, H. W., H. L. North, and J. R. Wharrie, 1975, Environmental influence on cuticle development and resultant foliar penetration, *Bot. Rev.*, 41(4): 421—447。
Korstion, C. F., 1925, Some ecological effects of shading coniferous nuresery stuck, *Ecology*, 6: 18—57。
Kramer, P. T., 1946, Absorption of water through suberized roots of trees, *Plant physiol.*, 21: 37—41。
Victor, A. Greulach, 1973, Plant function and structure, The Macmillan Company, New York, 224—264。
Went, F. W., 1941, Effects of light on stem and leaf growth, *Amer. Jour. Bot.*, 28: 83—95。
Иванская, Э. Н., 1962, Анатомические особенности некоторых высокогорных первоцветов центрального кавказа, *Бот. журн.*, 47(9): 1342—1348。

ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF THE DENSEST CUSHION PLANTS AND ANALYSES OF RELATION WITH ECOLOGICAL ENVIRONMENT

Wang Weiyi and Huang Rongfu

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining)

For further discussing the influences of the environmental conditions on the structures of cushion plant, the authors have examined the cross-sections of the roots, the stems and the blades, and cell types of constructing the xylems in the roots and the stems, and have done the SEM of the blade surfaces and the xylems in the roots of a lot of cushion plants. The following structures express the drought characteristics.

1. The thick periderms are widely formed in the peripheries of the roots and the stems or branches. The reasons are mainly for the long-days and the low temperatures, in addition, they are connected with the strong wind and the intensive radiation. So the periderm with suberized secondary cell wall can not only prevent freeze injuries from low temperature, control evapotranspiration, and maintain water equilibrium, but can also greatly lighten the destroy of intensive ultraviolet ray to the internal tissues of plant body. Because of absorption of tap root is greatly restricted under influence of low temperature of soil, the stem root, arised from stem or branch, plays an important role in solving the principal contradiction between limiting function of tap root and excessive evapotranspiration. The stem root is structurally simplified and the water absorbed by root hairs from shallow layer of soil passes through thin cortex into internal tissues of stem or branch, and then transports upwards to the photosynthetic organ.

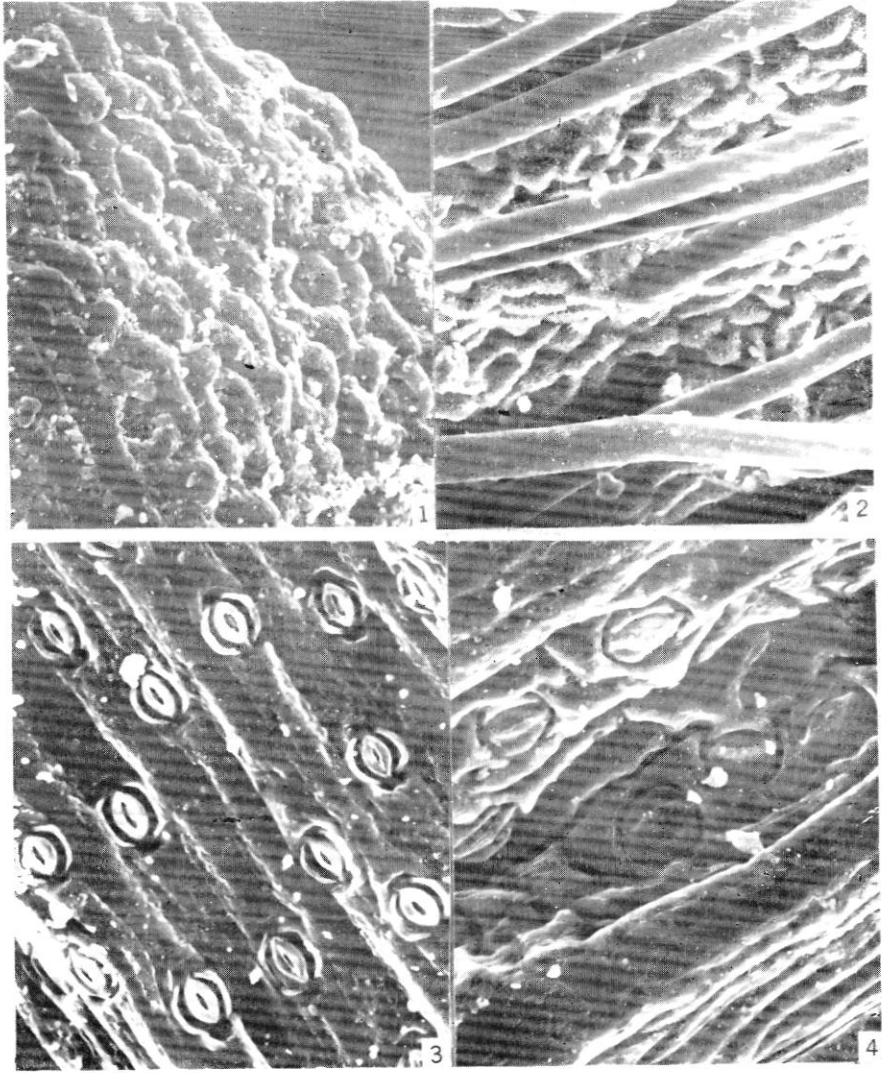
2. The xylem of root and stem are mainly composed of three types of cells: vessel, tracheid and parenchyma cell. They remarkably elongated along the longitudinal axes, in which parenchyma cells with pointed end, strongly thickened and slightly lignified wall and dense inclusion in cell cavity, dovetailing each other. These metamorphic cells are tiled up with vessels, tracheids or fibres, and formed a skeleton with rich elasticity or tensile strength, which has act as an architecture in resisting strong wind, hailstone and snows. Meanwhile, it is also highly important for them to reduce temperature of freeze point and to improve the ability in the defying freeze of injury due to with dense contents.

3. In *Arenaria*, *Thylacospermum* and *Acantholimon*, the leaves are typical organ with narrow or cylindrical blades covered by a thick cutinized and suberized epidermis. The epidermical cells, particularly ones at veins and margins elongated distinctly along the longitudinal axes and the vas. bundles with well-developed xylems enclosed by the bundle sheaths, go through the mesophyll from the base to the apex; and the developmental bundle caps respectively combine with vas. bundles. They construct together with the leaf framework being of great advantage to resisting against a variety of mechanical injuries, in which the centric mesophyll with the intercellular spaces is dispersed. In some species of *Draba* and *Sibbaldia*, the leaves are organ with flat blades covered by a thick cutinized or waxy epidermis. The vas. bundles and sclerenchyma are weak-developed or lacking. However, a lot of simple hairs

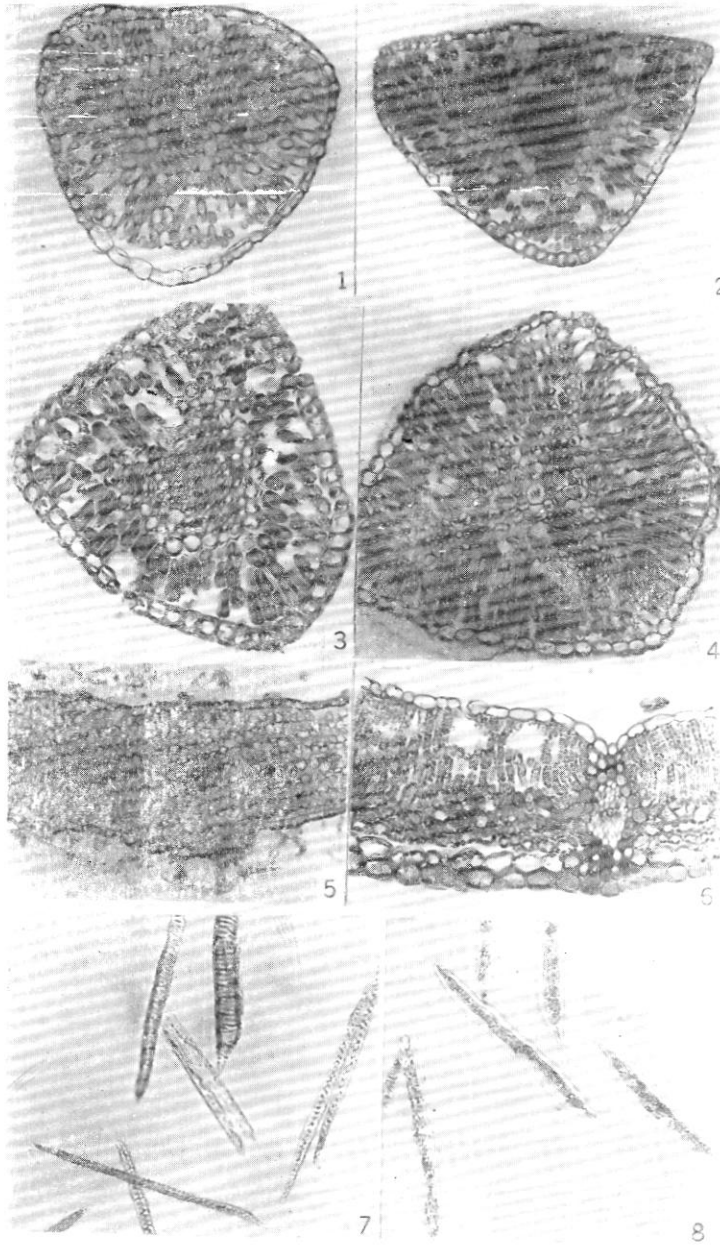
or clustered ones have constructed a framework as in *Arenaria*, *Thylacospermum* and *Acantholimon*.

It must be emphasized that some aspects of the structures of cushion plants possess no drought character, such as fibrous parenchyma cells which have the dense contents, thick wall with no or slight lignin, and the stomatal apparatuses which raise over or level with the leaf surface and always opening in day, as well as the mesophyll with more or less intercellular spaces and no developmental bundle caps etc. The simultaneous existent of drought resistant and non-drought resistant structures in cushion plants not only have relation with cold and dry climate, but also are affected by the composite environmental factors, each of which demands the unity with the relative physiological function. So it is very important to unite both the morphogenesis with the complex environmental factors and to combine structures with functional physiological statuses in researching the morpho-structures of the alpine plants of Qinghai-Xizang Plateau.

Key words: Cushion plant; Anatomical characteristics; Ecological environment; Adaptation

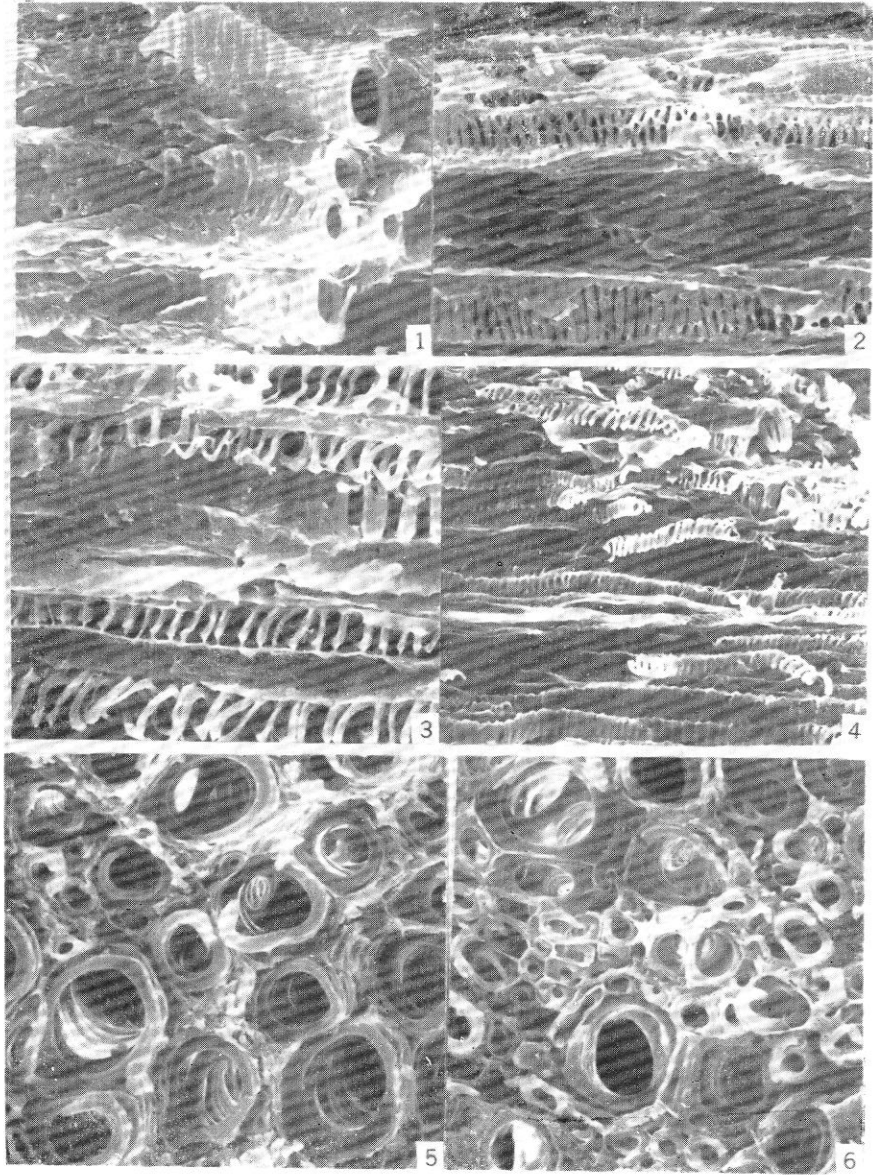


1. 岩梅状刺矶松叶表面的突起；2. 四蕊山草莓叶表面的非腺毛和蜡质；3、4. 藓生雪灵芝和密生雪灵芝叶表皮特征（×400 电镜扫描）
1. The outgrowths of blade surface of *Acantholimon diapensioides*; 2. Simple hairs and wax on blade surface of *Sibbaldia tetrandra*; 3, 4. Blade epidermal features of *Arenaria bryophylla* and *A. densissima* (×400 SEM)

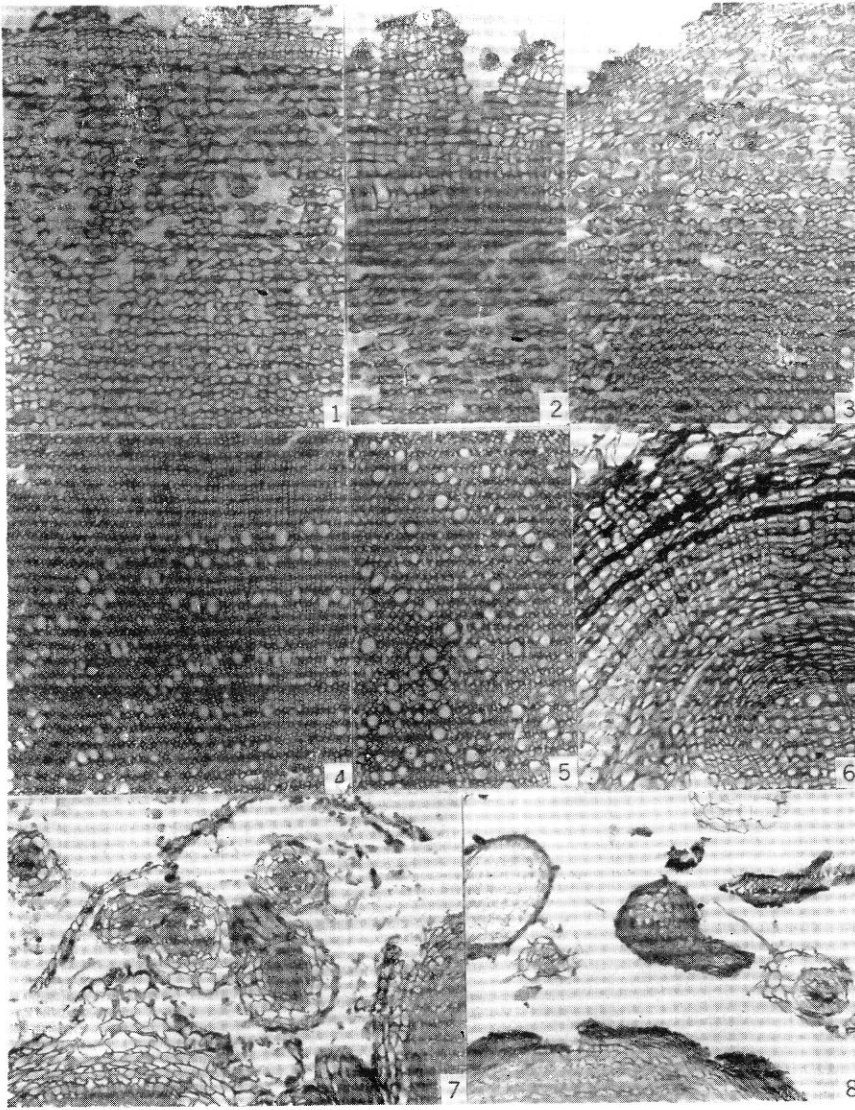


1—6.分别为狐茅状雪灵芝、青海雪灵芝、甘肃雪灵芝、巴诺地刺矶松、高山葶苈和紫花山草莓叶片的横切面；7,8.紫花山草莓和团块雪灵芝根中柱的部分细胞(3,6.56×；7,8.112×；其余28×)。

1—6. The cross-sections of blades of *Arenaria festuloides*, *A. chinghaiensis*, *A. kansuensis*, *Acantholimon borodinii*, *Draba alpina* and *Sibbaldia macropetala*;
7,8. A few kinds of cells in roots of *Sibbaldia macropetala* and *Arenaria polytrichoides* (3,6. 56×; 7,8. 112×; The rest. 28×).



1—4. 分别为四蕊山草莓、团聚雪灵芝、藓生雪灵芝和青海雪灵芝的根木质部纵切面；5,6. 青海雪灵芝和藓生雪灵芝根木质部横切面 (2,4,400×；其余 800×, 电镜扫描)。
1—4. The longitudinal sections of roots of *Sibbaldia tetrandra*, *Arenaria polytrichoides*, *A. bryophylla* and *A. chinghaiensis*; 5,6. The cross-sections of roots of *Arenaria chinghaiensis* and *A. bryophylla* (2,4, 400×; The rest 800×. SEM).



某些垫状植物根、茎、根状茎和茎生根的横切面 1,3. 青海雪灵芝和甘肃雪灵芝的根；2. 藓生雪灵芝的茎；4,5. 高山葶苈和藓生雪灵芝根的木质部；6. 紫花山草莓的根状茎；7,8. 罗氏雪灵芝和密生雪灵芝的茎生根(1—5, 26×；其余 53×)。

The cross-sections of roots, stem, rhizome and stem roots 1,3. Roots of *Arenaria chinghaiensis* and *A. kansuensis*; 2. Stem of *A. bryophylla*; 4,5. Xylems in roots of *Draba alpina* and *A. bryophylla*; 6. Rhizome of *Sibbaldia macrapetala*; 7,8. Stem roots of *A. roborowskii* and *A. densissima* (1—5, 26×; The rest 53×).