

文章编号: 1000-4025-(2001)06-1199-05

青海湖盐碱湿地灰绿藜叶的形态解剖学研究^{*}

黄志伟, 彭敏¹, 陈桂琛^{1*}, 史萍²

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; 2 兰州大学化学系, 兰州 730000)

摘要: 利用光学显微镜和透射电镜对生长于青海湖湖滨盐碱湿地的先锋植物灰绿藜 (*Chenopodium glaucum* Linn.) 及生长于甘肃兰州大学校园内中生环境对照灰绿藜叶片的显微、超微结构进行了比较观察研究。结果发现中生环境灰绿藜叶片较薄, 有明显的栅栏与海绵组织分化; 叶绿体呈椭圆形, 基粒片层较发达且普遍含有淀粉粒。与对照相比, 生长于高海拔湖滨盐碱湿地灰绿藜叶为等面叶, 叶片厚, 角质层厚, 栅栏组织发达, 气室明显, 具表皮毛; 线粒体较多, 但嵴不发达, 叶绿体呈扁船型沿着壁的边缘排列, 叶绿体的基粒片层不发达且普遍含有脂质球, 一些细胞中常出现大量的多层膜结构。研究结果表明 2 种生态型灰绿藜的形态结构已发生了深刻的变异, 湖滨灰绿藜表现出适应区域的寒旱化的明显特征。

关键词: 灰绿藜; 盐碱湿地; 结构; 适应

中图分类号: Q 944 **文献标识码:** A

An anatomical study on the leaf structure of salinized wetland *Chenopodium glaucum* of Qinghai Lake

HUANG Zhi-wei¹, PENG Min¹, CHEN Gui-chen^{1*}, SHI Ping²

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; 2 Department of Chemistry, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: The leaf anatomy and ultrastructure of *Chenopodium glaucum*, a pioneer plant on the salinized wetland of Qinghai Lake, were studied and compared with those collected from the mid-surrounding of Lanzhou University under LM and TEM. The thin leaf blades, evident differentiation of palisade and spongy parenchyma and well-developed granum thylakoid and starch grains within the chloroplasts were commonly found in the plant leaves from the mid-surrounding. However, thicker leaf blades, cuticula with epi-

* 收稿日期: 2000-03-15; 修改稿收到日期: 2000-08-31

基金项目: 中国科学院生物技术研究特别支持项目 (STZ97-1-08)。

作者简介: 黄志伟 (1972-), 男 (汉族), 硕士。

* 通讯联系人。Correspondence to: CHEN Gui-chen

demal hairs and more obvious substomatic chamber were observed in the samples from the salinized wetland. The leaves of the salinized surrounding belong to the typical isothermal leaf. In addition, at the ultrastructure scale, more mitochondria with poorly developed cristae, more boat-shaped chloroplasts distributed at the edge of cell wall with poorly developed grana thylloid and sufficient lipid droplets, and more compound annulate lamellae in some cells were detected. The comparison indicated that a great habitat variation did occur between these two ecotypes of *Chenopodium glaucum* and those growing in salinized wetland exist an obvious evolutionary trend to adapt the cold and dry environment.

Key words: *Chenopodium glaucum* L.; salinized wetland; structure; adaptation

藜科植物大部分种类都具有较广的生态适应幅度,广泛分布于中亚、北美和北欧的湿、中、旱和盐碱地中。研究藜科植物对各种恶劣环境的适应特征,对改良环境有重要意义。关于藜科植物某些种的抗旱、抗盐结构特征^[1,2]、生理变化^[3]都有一些报道,然而在高海拔盐碱胁迫下植物的形态结构的变化及其对适应胁迫增强抗性所起作用的报道不多。青海湖地处青藏高原东北部,是我国面积最大的微咸水湖。湖区湿地属青藏高原高寒草甸沼泽区,高海拔,低气压,短波光强辐射,寒旱,多风,温度剧变等环境恶劣。灰绿藜是适应湖滩高盐碱生境而能正常生长为数不多的先锋植物之一。对生物进行形态分析是完全了解一个自然选择的重要一环,叶是进行同化作用、与外界进行物质和能量交流的主要器官,其组织结构对生境的反应最为敏锐^[4]。本研究对高海拔盐碱湿地灰绿藜与中生环境对照灰绿藜叶的生态形态结构观察,阐明灰绿藜对逆境的适应结构特征。

1 材料和方法

1.1 实验材料

供试材料(灰绿藜)于1999年7月在青海湖(36°15′~38°20′N, 97°50′~101°20′E)湖滨盐碱湿地采集,取植株从顶数第三片近枝端的健康叶片。以同样方法取低海拔中生环境(兰州大学校园内生长)灰绿藜的叶作对照。采集植物种名及生境见表1。

表1 实验植物的名称及生境

Table 1 Name and natural habitat of experimental plants

序号 No.	种名 Species	生长型 Life form	生境 Natural habitat	海拔 Altitude
1	灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i> L. in.	一年草本 Herb	盐碱湿地 Salinized wetland	3 200 m
2	灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i> L. in.	一年草本 Herb	中生 Mesophyll	1 520 m

1.2 实验方法

将新鲜灰绿藜叶片横切成1~2 mm²小块迅速放入用0.2 mol/L (pH 7.2)磷酸缓冲液配制的2.5%戊二醛中固定4 h,然后用缓冲液冲洗4次,用同样缓冲液配制的1%锇酸固定,4℃冰箱过夜,后用磷酸缓冲液冲洗4次,常规梯度酒精脱水,环氧丙烷过渡, E-

pon812 包埋, 用 LKB 半薄切片机切片, 厚度 $2\ \mu\text{m}$, 用亚甲基蓝-天青 II 和碱性品红染色, Olympus BH-2 型显微镜观察照相; 经半薄挑选好的包埋块再用 LKB 超薄切片机切片, 醋酸铀和柠檬酸铅染色, 日立 H-600 透射电镜观察照相, 加速电压 70 kV。

2 观察结果

2.1 2 种生态型灰绿藜叶的显微结构

2 种生态型灰绿藜叶的显微结构有明显的差异。生长于高海拔盐碱湿地的灰绿藜叶为等面叶, 上、下表皮都由单层细胞组成, 细胞大小不等, 外壁外凸, 角质层较厚, 上表皮气孔微凹陷于表皮细胞间, 下表皮气孔器平置或略突; 气室较明显, 具表皮毛; 叶肉的栅栏组织和海绵组织分化不明显, 呈栅栏组织状; 近上表皮的细胞排列紧密, 近下表皮排列稍疏松(图版 I, 1)。中生环境灰绿藜叶为异面叶, 角质层薄, 上、下表皮均由一层细胞组成, 表皮细胞较均一, 上表皮中气孔很少, 下表皮气孔较多; 叶肉有栅栏组织和海绵组织的明显分化, 海绵组织发达, 排列疏松(图版 I, 2)。

2.2 中生灰绿藜叶的超微结构

中生环境灰绿藜叶肉细胞内, 叶绿体呈椭圆形或近梭形多贴壁分布, 占细胞的体积比较大, 叶绿体的外膜完整、清晰, 叶绿体内的类囊体排列整齐, 基粒片层数目多且界限分明, 垛叠整齐; 叶绿体内普遍含有 1~3 颗淀粉粒, 但没有发现脂质球(图版 I, 6 和图版 II, 2)。通常在质体的附近有丰富的内质网和线粒体, 线粒体的内外膜清晰, 嵴的数目较多, 排列规则(图版 II, 4)。

2.3 高海拔盐碱地灰绿藜叶的超微结构

与中生型相比, 高海拔盐碱地灰绿藜叶的超微结构有明显的不同。叶肉细胞内线粒体的数目较多, 常有大量聚集或与叶绿体伴生, 多数线粒体的结构清晰, 但嵴的数目较少(图版 I, 3, 5); 多数叶绿体有些变形, 呈扁船形贴壁分布, 占细胞的体积较小(图版 I, 4); 叶绿体内普遍含有脂质球, 有些含有大量脂质球的叶绿体内外膜已破裂, 类囊体结构扭曲、排列杂乱、界限不清(图版 I, 3, 5), 含有少量脂质球的叶绿体, 脂质球所在的部位类囊体模糊不清, 在远离脂质球的部位类囊体结构清晰, 基粒片层清晰, 排列整齐, 但类囊体明显膨胀(图版 II, 1)。有些叶肉细胞内出现许多复合膜状结构, 常大量聚集, 其附近常有一些具膜或不具膜的脂质球或蛋白体(图版 II, 3)。

3 讨论

寒冷、多风、强光、盐胁迫通常会抑制植物的生长发育, 造成植物的矮化和旱生化^[5,6]。青海湖地处青藏高原, 空气稀薄透明度大, 太阳辐射强烈, 湖-陆风强劲, 湖滨土壤盐渍严重。野外考察, 湖滨灰绿藜的株高均不超过 20 mm, 叶片肥厚小型化且较硬脆, 呈红色或紫色, 造成灰绿藜形态上的这种变异可能因为一方面盐胁迫条件下植物叶绿素的合成受到抑制^[6], 另一方面 UV-B 对叶绿素具有直接的破坏作用, 在 UV-B 辐射强度增加时, 叶绿素含量呈下降趋势, 类胡萝卜素含量升高^[7]。

与中生型相比高原湖滨灰绿藜叶片角质层明显增厚, 具有表皮毛, 它们形成一层天然覆盖层, 可以防止强光对叶片的伤害并具有保温和降低蒸腾的作用^[5]。叶片增厚, 栅栏组

织发达。已有报道光照强度或钠盐对栅栏组织分化都有促进效应^[8,9],可见湖滨灰绿藜叶片结构的变化不仅是因为海拔升高光强度增大的结果,同时也是对高海拔低温及土壤盐渍化所造成的生理干旱和高原大风造成的强蒸腾,在结构上的适应。湖滨灰绿藜叶上表皮气孔微凹陷,气室明显,表皮细胞大小不等,外壁外凸,这都是植物抗旱的特征,但叶的下表皮气孔平置或略凸分布于表皮细胞间,这与曲桂敏等^[11]研究水涝胁迫造成的现象一致。推测是由于湖水浪潮对植物的短期浸淹引起的。

线粒体的活动是植物对环境适应的基础^[11]。同种植物在低温或海拔升高胁迫下能引起线粒体呼吸速率升高,数量增多,体积增大,内嵴增多^[12,13];在盐分胁迫下线粒体的数量增加,但破坏敏感性细胞的线粒体结构,使嵴的数目减少^[14]。观察发现湖滨灰绿藜叶肉细胞中线粒体数量明显增多,但内嵴减少。因而认为湖滨灰绿藜线粒体数量和结构的变化主要是由寒冷和盐胁迫2种环境因子共同作用的结果,盐胁迫在线粒体结构变化中起了主导作用。

叶绿体是对环境反映最敏感的细胞器^[15]。正常情况下,叶绿体是椭圆形或近梭形,内部结构清晰,基粒数目多且排列整齐。低温使叶绿体片层减少,温度升高使叶绿体片层增多并出现淀粉粒^[15],盐胁迫能使叶绿体内整个内囊体膨大,基粒消失,脂质球增多,内外膜瓦解,叶绿体变形^[16]。实验中也观察到了类似的结果。同时我们认为叶绿体脂质球的出现不仅是对盐胁迫的表现,可能也是对高海拔低温的一种适应。有人曾发现,植物在低温处理后质体内有大量的脂质球出现,若在处理前加入冷冻保护剂,处理后没有这种现象,因而脂质球被认为与提高植物的抗寒有关^[17]。

寒害首先损伤的是细胞的膜体系,质膜的损伤使细胞的溶质外渗,丧失膨压,从而导致液胞膜反卷和内陷或滚动式内陷的现象^[18,19],形成多层膜结构。也有报道干旱胁迫下油菜叶肉细胞中出现许多特殊的管泡状结构^[20]。在我们的观察中,湖滨灰绿藜叶肉细胞中也出现了多层膜结构的复合体,其周围的质体和线粒体结构模糊,正处于退化解体中。因而推测由于高海拔寒害或(和)盐胁迫引起植物生理干旱,导致液胞膜的反卷内陷,或由于环境胁迫引起部分细胞器的解体,细胞器膜结构重新组合而成。

另外,从系统关系上很多学者都认为 C_4 植物是由 C_3 植物经过 C_3 - C_4 居间型进化而来,而且推动这一演变的主要环境因子是干旱与高温^[21]。从我们的观察与研究,高海拔灰绿藜是典型的 C_3 植物,而低海拔对照灰绿藜是 C_4 植物或 C_3 - C_4 居间型植物。这一结果也支持了高山植物一般属于 C_3 植物的观点,为研究植物从 C_3 向 C_4 的演变提供了一种好材料。

参考文献:

- [1] 黄振英,吴 鸿,胡正海 新疆10种沙生植物旱生结构的解剖学研究[J].西北植物学报,1995,15(6):56-61.
- [2] 郑文菊,王勋陵,沈禹颖 几种盐地生植物同化器官的超微结构研究[J].电子显微学报,1999,18(5):507-512.
- [3] HANSON A D, MAY A M. Betaine synthesis in chenopods: localization in chloroplasts[J]. *Pro Natl Acad Sci USA*, 1985, 85(1): 3678-3695.
- [4] 卡特 E G 著 植物解剖学[M]. 李正理译 北京:科学出版社,1976.
- [5] 曲仲湘,吴玉树,王焕校,等 植物生态学[M]. 北京:高等教育出版社,1990.
- [6] 赵可夫 植物抗盐生理[M]. 北京:科学出版社,1973.
- [7] SINGH A. Growth, physiological and biochemical responses of three tropical legumes to enhanced UV-B radiation.

- tion[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1996, 74(1): 135-139.
- [8] DAUBENMIRE R F. Plant and Environment[M]. U SA, 1948
- [9] HAYWARD H E, LONG E M. A anatomical and physiological response of the tomato to varying concentrations of sodium chloride, Sodium sulphate and nutrient solution[J]. *Botanical Gazette*, 1941, 102: 437-461.
- [10] 曲桂敏, 李兴国, 赵 飞, 等. 水分胁迫对苹果叶片和新根显微结构的影响[J]. *园艺学报*, 1999, 26(3): 147-151.
- [11] BILLINGS W D, GODFREY P J, CHABOT B F, *et al* Metabolic acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypes of *Oxyria digyna*[J]. *Arctic Alpine Research*, 1971, 3: 277-289.
- [12] KLOFF L C. Temperature dependence of mitochondria oxidative rates of several plant species of the *Sierra Nevada*[J]. *Botanical Gazette*, 1986, 129: 227-230.
- [13] 简令成. 植物冻害和抗冻性的细胞生物学研究[J]. *植物生理生化进展*, 1987, 5: 1-16.
- [14] SMITH M M, HODSON M J. Salt-induced ultrastructural damage to mitochondria in root tips of a salt-sensitive ecotype of *Agrostis stolonifera*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1982, 33(136): 886-895.
- [15] ENDRESS A G, SJOLUND R D. Ultrastructural cytology of callus cultures of *Streptanthus tortuosus* as affected by temperature[J]. *American Journal Botany*, 1976, 63(9): 1213-1224.
- [16] BLUMENTHAL-GOLDSCHMIDT S, POLJAKOFF-MAYER A. Effect of salinity on growth and submicroscopic structure of *Atriplex* leaves[J]. *Aust J Bot*, 1968, 16: 469-478.
- [17] HATANO S, KABATA K, YOSHIMOTO M, *et al* Accumulation of free fatty acids during hardening of chlorophylla ellipsoidea[J]. *Plant Physiol*, 1982, 70: 1173-1177.
- [18] 许 玲, 张惟一. 低温冷害对哈密瓜外部形态和细胞结构的影响[J]. *植物学报*, 1990, 32(10): 772-776.
- [19] 李 琪, 王 双. 沙冬青叶肉细胞中液泡膜内陷特征的电镜观察[J]. *电子显微学报*, 1993, 12(1): 101.
- [20] 韩善华. 油菜叶肉细胞中特殊泡状结构的形成及其与干旱的关系[J]. *西北植物学报*, 1989, 11(1): 75-78.
- [21] BAUWE H. Comparative phylogenetic age of C₃-C₄ in intermediate species of *Morinda* determined by isoelectric focusing and amino acid composition of small subunit of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase[J]. *Photosynthetica*, 1983, 17: 442-449.

图版说明:

C. 叶绿体 M. 线粒体 L. 质脂球 CAL. 复合膜结构 P. 质体 S. 淀粉粒 ER. 内质网 CW. 细胞壁

图版 I 1. 盐碱湿地灰绿藜叶横切。×132; 2. 对照, 中生灰绿藜叶横切。×132; 3. 盐碱湿地灰绿藜示叶肉细胞中线粒体大量聚集。×20 000; 4. 盐碱湿地灰绿藜示叶绿体呈扁船形, 分布于细胞壁边缘。×4 000; 5. 盐碱湿地灰绿藜示叶肉细胞中含有大量质脂球。×17 000; 6. 对照, 示叶绿体呈椭圆形, 较大。×10 000

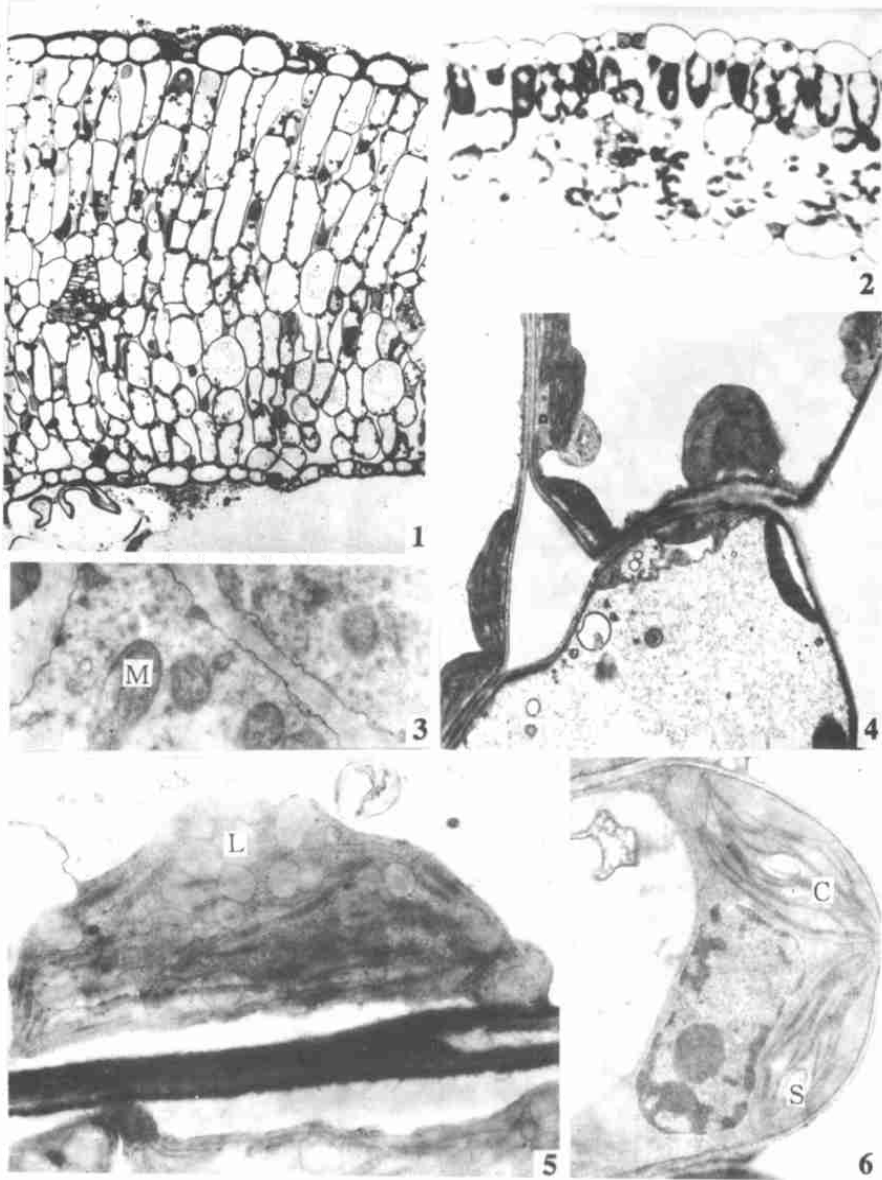
图版 II 1. 盐碱湿地灰绿藜示类囊体膨胀。×50 000 2. 对照, 示叶绿体基粒片层及淀粉粒。×20 000 3. 盐碱湿地灰绿藜示复合膜状结构。×17 000 4. 对照, 示质体、线粒体、内质网。×25 000

Explanation of Plates:

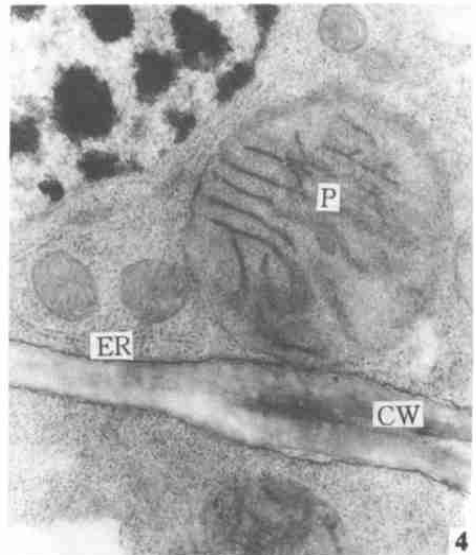
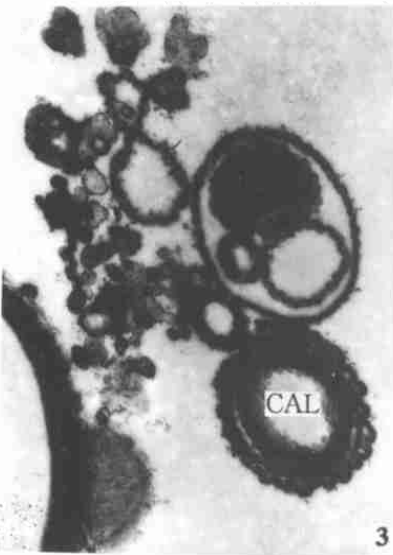
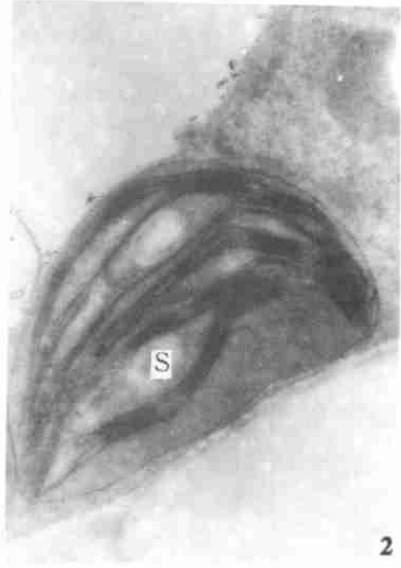
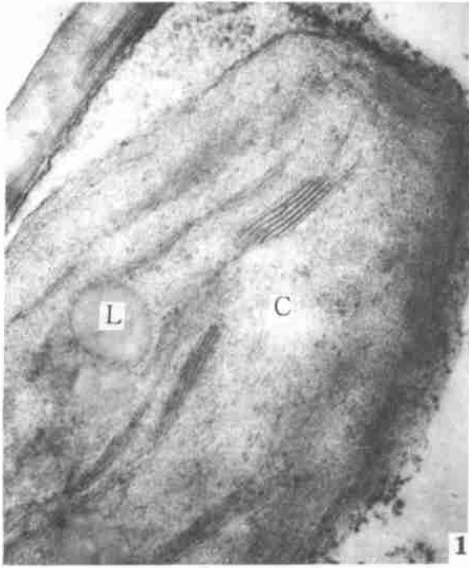
C. chloroplast M. mitochondria L. Lipid-droplets CAL. compound annulate lamellae P. plastid S. Starch grain ER. endoplasmic reticulum CW. Cell wall

Plate I Fig. 1. The salinized wetland *Chenopodium glaucum*. Showing the transverse sections of leaves ×132 Fig. 2. The control Showing the transverse sections of leaves ×132 Fig. 3. The salinized wetland *Chenopodium glaucum*. Showing the gather of many mitochondria in the mesophyll ×20 000 Fig. 4. The salinized wetland *Chenopodium glaucum*. Showing the boat-shaped chloroplasts, distributing at the edge of the cell wall ×4 000 Fig. 5. The salinized wetland *Chenopodium glaucum*. Showing a great number of lipid droplets in the chloroplast ×17 000 Fig. 6. The control Showing the elliptical chloroplasts ×10 000

Plate II Fig. 1. The salinized wetland *Chenopodium glaucum*. Showing the swelling of lamellae in chloroplast ×50 000 Fig. 2. The control Showing the grana thylloid and starch grains in the chloroplast ×20 000 Fig. 3. The salinized wetland *Chenopodium glaucum*. Showing the compound annulate lamellae ×17 000 Fig. 4. The control Showing the plastid, mitochondria and endoplasmic reticulum. ×25 000



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text