

青藏高原东部嵩草属植物叶解剖结构的生态适应研究

赵庆芳^{1,2}, 崔艳¹, 马世荣¹, 李巧峡¹, 王刚²

(1. 西北师范大学生命科学院, 兰州 730070; 2. 兰州大学生命科学院, 兰州 730000)

摘要: 利用扫描电镜技术和石蜡切片法对青藏高原东部嵩草属 13 种植物叶结构进行了研究, 对其生态适应特性进行了探讨。结果表明, 诸物种在解剖结构方面明显具有耐低温、抗干旱、御强风等适应性特征, 其主要特征如植物表皮细胞壁增厚, 具有一定程度的角质化, 具有厚的角质层, 外有蜡质; 都具有发达的机械组织; 气腔发育良好, 多数大而明显; 栅栏组织常为多层, 有利于物质在水平方向的运输。各物种还有其生态适应上的独特性状, 如近轴面有乳突; 减小叶片面积; 具有下皮层; 叶肉薄壁细胞发达等。总之, 13 种嵩草均具有适应青藏高原独特生态环境的结构特征。

关键词: 嵩草属; 叶; 解剖结构; 生态适应; 青藏高原

中图分类号: Q944.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2007)06-0821-05

Ecological adaption study on anatomical structure of *Kobresia* leaf from East Qinghai-Tibet Plateau

ZHAO Qing-Fang^{1,2}, CUI Yan¹, MA Shi-Rong¹,

LI Qiao-Xia¹, WANG Gang²

(1. College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China;

2. College of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: The leaf structure of 13 species in *Kobresia* were comparatively studied with the help of scanning electron microscope and paraffin section method in order to illustrate the characters of adapting to the environment. (1) Their leaves, the epidermis cell wall and cuticle are thick. Their palisade tissues are developed, which can settle the transportation of nutrient substance in horizon. The developed mechanical tissues can support them when lack of water and evading the damage from strong wind. Air cavity is well-developed, big and distinct. They have typical structure to adapt to the arid environment. (2) Some species have their own characteristics besides these. There are 7 species that have papillae in adaxial side, which can prevent them from strong ultraviolet radiation. The species of *K. pygmaea* and *K. vidua* have decrescent leaf area. There are hypodermis for 5 species, which can reserve water and can keep the plants active. In short, 13 species have particular structure to adapt to the frigid and arid environment.

Key words: *Kobresia*; leaf; anatomical structure; ecological adaption; Qihai-Tibet Plateau

嵩草属 (*Kobresia*) 属于莎草科 (Cyperaceae), 为多年生草本。根状茎短或长而匍匐; 秆密丛生, 基部具有或疏或密的宿存叶鞘。叶基生, 平张或边缘外卷呈线形。全世界 70 余种, 主要分布在北半球的温带至寒带, 特别适生于高山寒冷生境, 在平原和低

地罕见其踪。中国产 59 种 4 变种, 集中分布于青藏高原和横断山区。该属植物既是青藏高原高寒草甸生态系统的重要组成部分, 也是优良的牧草资源。从 19 世纪至今, 很多专家学者对其进行了研究 (Ivanova, 1939; Timonen, 1985; 周兴民, 1979; 张树仁, 2001a,

收稿日期: 2006-02-03 修回日期: 2006-08-24

基金项目: 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室基金 [Supported by the Foundation of Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Ministry of Education, Lanzhou University]

作者简介: 赵庆芳 (1962-), 女, 山东莱芜人, 教授, 博士, 主要从事植物生理生态学及生态遗传学研究。

b),包括嵩草属的形态解剖、系统分类、繁育系统、胚胎发育、地理分布等多个方面,但对嵩草属植物生态适应性的研究却鲜有报道。

本文采用石蜡切片法和扫描电镜技术对产于青藏高原东部的嵩草属 13 种植物叶片进行解剖研究,旨在从解剖学角度揭示嵩草属植物对高原严酷环境的生态适应机制,为合理利用嵩草属牧草资源提供理论支持,并为该属的系统进化研究提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料

研究材料的来源及凭证标本见表 1。

表 1 研究材料及凭证标本
Table 1 The specimens and vouchers

种名 Species	采样地 Locality	凭证标本 Voucher
嵩草组 sect. <i>Kobresia</i>		
喜马拉雅嵩草 <i>K. royleana</i>	青海拉脊山	崔艳 20040712
甘肃嵩草 <i>K. kansuensis</i>	甘肃玛曲	马世荣 20040727
单穗嵩草组 sect. <i>Elyna</i>		
截形嵩草 <i>K. cuneata</i>	西倾山	李巧峡 20030811
线叶嵩草 <i>K. capiliifolia</i>	青海海北站	马世荣 20030840
嵩草 <i>K. myosuroides</i>	青海拉脊山	崔艳 20040718
西藏嵩草 <i>K. tibetica</i>	甘肃玛曲	李巧峡 20030825
藏北嵩草 <i>K. littledalei</i>	青海野马滩	马世荣 20030810
矮生嵩草 <i>K. humilis</i>	甘肃玛曲	崔艳 20040720
粗壮嵩草 <i>K. robusta</i>	甘肃玛曲	马世荣 20030704
四川嵩草 <i>K. setchuanensis</i>	甘肃玛曲	李巧峡 20040734
异穗嵩草组 sect. <i>Hemicarex</i>		
高山嵩草 <i>K. pygmaea</i>	甘肃玛曲	李巧峡 20030829
短轴嵩草 <i>K. vidua</i>	西倾山	马世荣 20030711
禾叶嵩草 <i>K. graminiifolia</i>	西倾山	崔艳 20040701

1.2 方法

(1)石蜡切片:取新鲜成熟叶片中部,切成约 5 mm 长,FAA 固定后带回实验室,系列酒精脱水,石蜡包埋,Leitz 旋转式手摇切片机切片,厚 10~12 μm,番红-固绿对染,中性树胶封片。Nikon 显微镜下观察并拍照。(2)扫描电镜制片:取新鲜成熟叶片中部,切成 3~5 mm 小块,经 FAA 固定后带回实验室,用 KB-250 超声波清洗机振荡 15 min,系列酒精脱水,叶片自然干燥后用双面胶布粘贴在样品台上,镀膜喷金后在 HITACHI S-450 扫描电镜下观察并拍照。描述术语参照相关文献所用术语(潘开玉等,1990;张志耘等,1998;张树仁等,1998)。

2 观察结果

2.1 解剖结构

横切面外形一般为 V 字形(图版 I:1-13),其中高山嵩草和短轴嵩草为弓形(图版 I:7,10),禾叶嵩草为近扁平形(图版 I:12);叶表皮细胞壁增厚,并有一定程度的角质化,外面被厚的角质层,叶肉薄壁组织发达,为多层栅栏组织结构,无海绵组织的分化,为典型的旱生植物结构;多数种类的叶肉内气腔发育良好,大而明显;机械组织很发达,分布于表皮内方,有些分布在叶的末端;甘肃嵩草、截形嵩草、嵩草、粗壮嵩草具有连续或不连续的下皮层(图版 I:2,3,9,图版 I:13,如箭头所示)。所观察的 13 种植物叶片横切面的性状见表 2。

2.2 表皮特征

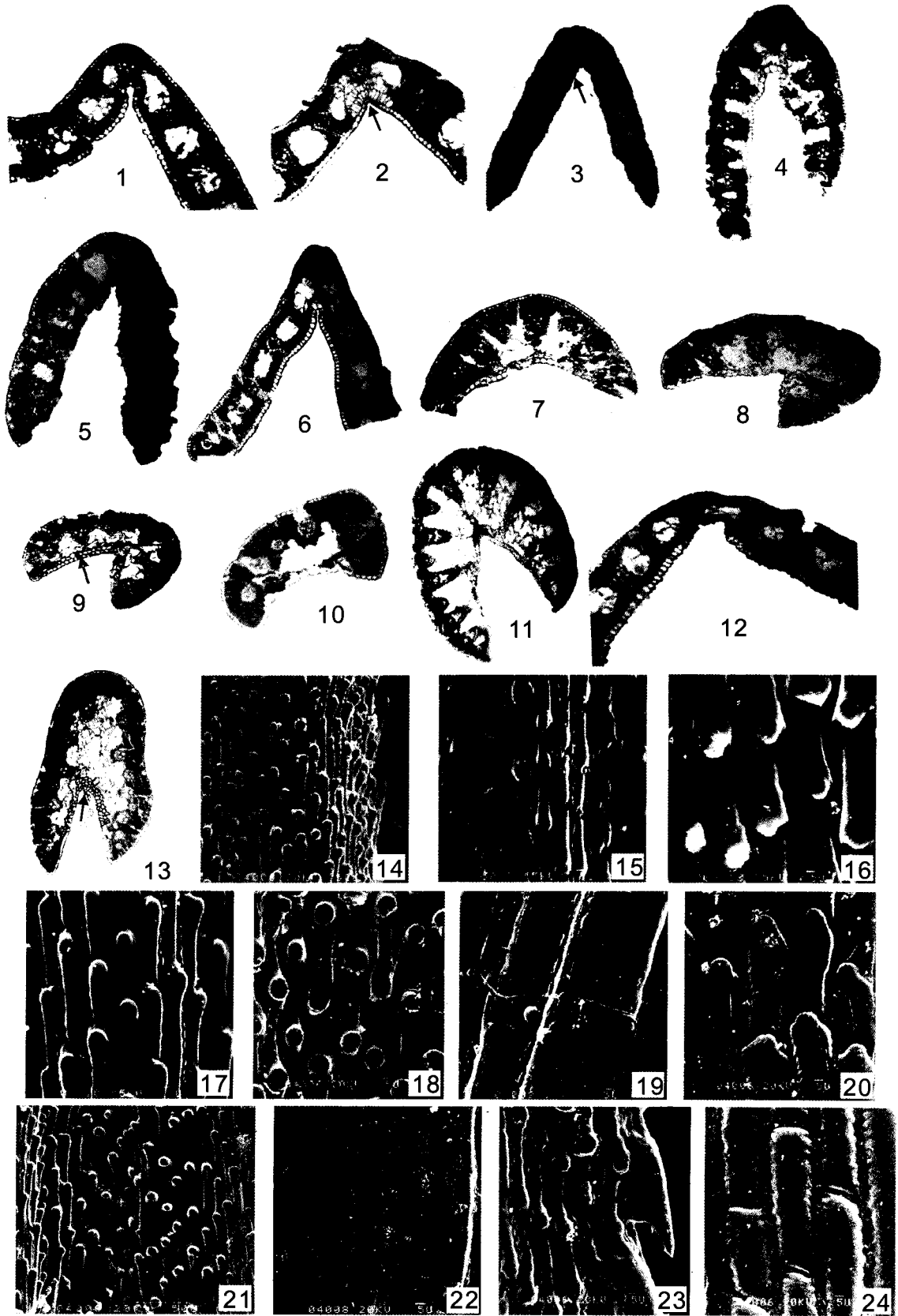
从扫描结果看,除嵩草、西藏嵩草、粗壮嵩草和短轴嵩草外,其余 9 种嵩草的近轴面均有大小不等的乳突(图版 I:14-18,21,23,图版 I:25);表皮覆盖厚的角质层,细胞间的角质层为蠕虫状,表皮上零星地分布着蜡质;气孔稍下陷。13 种植物叶的扫描结果见表 3。

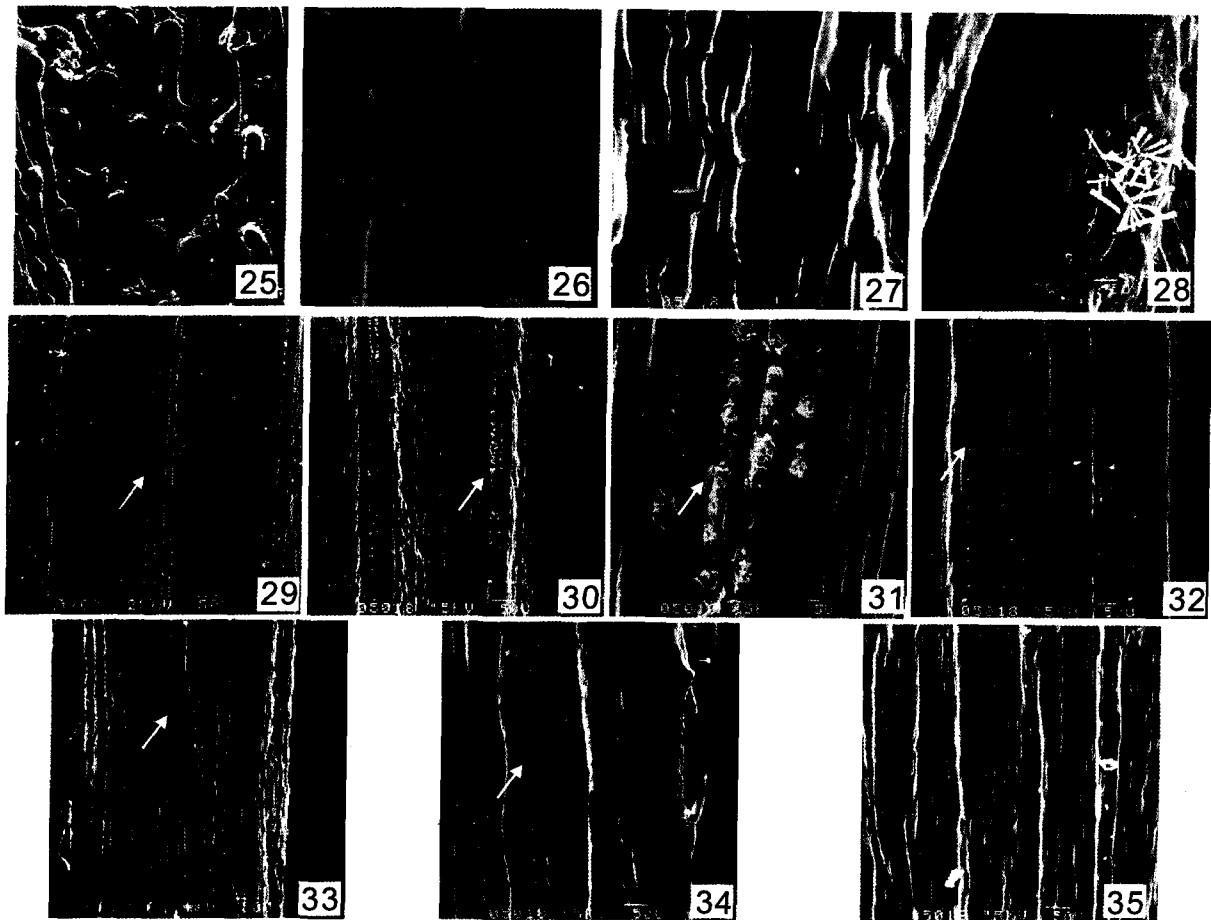
3 讨论与结论

3.1 叶片解剖结构对青藏高原环境的适应

根据对 13 种嵩草属植物的解剖结构分析,以下性状特点反映了该属植物对青藏高原环境的适应:植物表皮细胞壁增厚,有一定程度的角质化,并伴有较厚的角质层,这些结构可以降低水分的蒸发,还可以保温;都具有发达的机械组织,可以支持植物在缺水的情况下仍然不萎缩变形,还可以抵御大风对植物的损伤,同时保温、保水、遮光,有效的保护了植物;栅栏组织非常发达,常为多层,这有利于防止水分的过分蒸腾,从而保持正常的代谢(费松林等,1999),同时增加了单位时间内的光合作用量,另一方面有利于物质在叶片内水平方向的运输。

有些种类除具有上述共同特点外,还有自身抵抗严酷环境的特点。高山嵩草和短轴嵩草的维管束半环状排列,叶片横切面呈弓形,叶片面积与其它种类相比明显减小,这进一步减小了强风对植物的伤害。甘肃嵩草、截形嵩草、嵩草和粗壮嵩草等种类具有由薄壁细胞构成的下皮层,薄壁细胞具有贮藏水





图版 I 1-13. 13种嵩草属植物横切面结构图($\times 125$); 14-27. 13种嵩草属植物的扫描电镜照片(近轴面, $\times 1K$) 1, 14. 喜马拉雅嵩草; 2, 15. 甘肃嵩草; 3, 16. 截形嵩草; 4, 17. 四川嵩草; 5, 18. 线叶嵩草; 6, 22. (2 800 m), 23. (4 000 m)矮生嵩草; 7, 26. 短轴嵩草; 8, 20. 西藏嵩草; 9, 19. 嵩草; 10, 25. 高山嵩草; 11, 21. 藏北嵩草; 12, 27. 禾叶嵩草; 13, 24. 粗壮嵩草; 28. 示矮生嵩草的晶体; 29. 示喜马拉雅嵩草的硅质体(箭头所示)($\times 200$); 30. 示甘肃嵩草硅质体(箭头所示)($\times 200$); 31. 示嵩草硅质体(箭头所示)($\times 1\ 000$); 32. 示四川嵩草硅质体(箭头所示)($\times 200$); 33. 示高山嵩草硅质体(箭头所示)($\times 200$); 34. 示短轴嵩草硅质体(箭头所示)($\times 200$); 35. 示截形嵩草硅质体(箭头所示)($\times 1\ 000$).

Plate I 1-13. Structure at transverse section of thirteen species of *Kobresia* Willd($\times 125$); 14-27. Photos of thirteen species of *Kobresia* under scanning electron microscope(adaxial side, $\times 1K$) 1, 14. *K. royleana*; 2, 15. *K. kansuensis*; 3, 16. *K. cuneata*; 4, 17. *K. setchuanensis*; 5, 18. *K. capillifolia*; 6, 22. (2 800 m), 23. (4 000 m) *K. humilis*; 7, 26. *K. vidua*; 8, 20. *K. tibetica*; 9, 19. *K. myosuroides*; 10, 25. *K. pygmae*; 11, 21. *K. littledalei*; 12, 27. *K. graminifolia*; 13, 24. *K. robusta*; 28. quadrate crystalloids of *K. humilis*; 29. Showing the phytolith of *K. royleana*(showed with arrow)($\times 200$); 30. the phytolith of *K. kansuensis*(showed with arrow)($\times 200$); 31. the phytolith of *K. myosuroides*(showed with arrow)($\times 1\ 000$); 32. the phytolith of *K. setchuanensis*(showed with arrow)($\times 200$); 33. the phytolith of *K. pygmae*(showed with arrow)($\times 200$); 34. the phytolith of *K. vidua*(showed with arrow)($\times 200$); 35. the phytolith of *K. cuneata*(showed with arrow)($\times 1\ 000$).

分的功能,这使得植物在干旱缺水时仍能保持活性,另外,这些薄壁细胞还具有遮光的作用。截形嵩草、嵩草、西藏嵩草、藏北嵩草、粗壮嵩草、高山嵩草和短轴嵩草等7种嵩草的叶肉薄壁细胞发达,排列成半环状,有的发生解体成通气组织。这几种嵩草产地,往往有一段时期降水较为丰沛且集中,以致土壤中水分较多甚至近于饱和,而使土壤通气状况降低,它们叶中形成这类组织是对此自然条件的适应。相对应的是,通常生长于土壤水分条件较差的生境中线叶嵩草(常见于丘顶,凸形坡面等),其气腔就很小。

3.2 叶片表皮特征对青藏高原环境的适应

13种嵩草的扫描结果也反映了该属植物具有适应青藏高原独特生境的特点。角质层外堆有蜡质,可以很好地防止水分蒸发,维持正常代谢。喜马拉雅嵩草、甘肃嵩草、截形嵩草、线叶嵩草、藏北嵩草、四川嵩草、高山嵩草、禾叶嵩草近轴面具乳突,矮生嵩草在高海拔处也具乳突。大小不等的乳突可反射强烈的紫外线,防止强辐射对植物的灼伤。于卓等(2001)认为充斥于叶片中的硅质也可保温、保水,同时可增强植物体对病虫害的抵抗力。气孔多数分布在远轴面,并

表 2 嵩草属植物叶片横切面特征
Table 2 Leaf characteristics of *Kobresia* at transverse section

种名 Species	栅栏组织 Palisade tissue	维管束 Vascular bundles	叶肉薄壁组织 Parenchyma	气腔 Air-cavity	下皮层 Hypodermis
喜马拉雅嵩草 <i>K. royleana</i>	上下表皮均有分布, 4~8 层	较大的维管束和上下表皮间有发达的机械组织	和维管束相间排列	大, 矩形	无
甘肃嵩草 <i>K. kansuensis</i>	上下表皮均有分布, 4~8 层	较大的维管束和上下表皮间有发达的机械组织	和维管束相间排列	大, 椭圆形	由 2 层椭圆形薄壁细胞构成, 集中分布于中脉
截形嵩草 <i>K. cuneata</i>	只分布在远轴面, 3~5 层	近远轴面和表皮间均有发达的机械组织	和维管束相间排列	大, 矩形	由 2 层近圆形薄壁细胞构成, 分布于整个叶脉线
叶嵩草 <i>K. capili folia</i>	上下表皮均有分布, 5~7 层	较大的维管束和上下表皮间有发达的机械组织	和维管束相间排列	小, 不规则	无
嵩草 <i>K. myosuroides</i>	分布在远轴面, 4~8 层	远轴面和下表皮间有发达的机械组织, 近轴面有发达的薄壁组织	集中分布于近轴面, 被栅栏组织包围	薄壁细胞集中在近轴面, 不形成气腔	由 1 层近圆形薄壁细胞构成, 分布于整个叶脉
西藏嵩草 <i>K. tibetica</i>	分布在远轴面, 3~7 层	较大的维管束和下表皮间有发达的机械组织, 和上表皮间有发达的薄壁组织	集中分布在近轴面, 被栅栏组织包围	大, 矩形和近圆形	无
藏北嵩草 <i>K. littledalei</i>	分布在远轴面, 4~6 层	较大的维管束和下表皮间有发达的机械组织, 和上表皮间有发达的薄壁组织	集中分布在近轴面, 被栅栏组织包围	薄壁细胞集中在近轴面, 不形成气腔	无
矮生嵩草 <i>K. humilis</i>	上下表皮均有分布, 3~6 层	较大的维管束和上下表皮间有发达的机械组织	和维管束相间排列	大, 矩形	无
粗壮嵩草 <i>K. robusta</i>	分布在远轴面, 3~7 层	较大的维管束和下表皮间有发达的机械组织	集中分布在近轴面, 被栅栏组织包围	薄壁细胞集中在近轴面, 不形成气腔	由 3~4 层薄壁细胞构成, 分布于表皮下方
四川嵩草 <i>K. setchwanensis</i>	上下表皮分布, 5~7 层	较大的维管束和下表皮间有发达机械组织	中脉处被栅栏组织包被	小, 矩形	无
高山嵩草 <i>K. pygmae</i>	分布在远轴面及两侧, 3~6 层	呈半环状围绕薄壁细胞群	集中分布在近轴面, 被栅栏组织成环状包被	薄壁细胞集中在近轴面, 不形成气腔	无
短轴嵩草 <i>K. vidua</i>	分布在远轴面及两侧, 3~4 层	呈半环状围绕薄壁细胞群	在近轴面比较发达	薄壁细胞集中在近轴面, 不形成气腔	无
禾叶嵩草 <i>K. gramini folia</i>	上下表皮均有分布, 4~8 层	较大的维管束和上下表皮间有发达的机械组织	和维管束相间排列	大, 规则, 矩形	无

表 3 嵩草属植物叶片扫描特征
Table 3 Leaf characteristics of *Kobresia* under SEM

种名 Species	乳突 Papillae	表皮附属物 Accessary	硅质体 Phytolith
喜马拉雅嵩草 <i>K. royleana</i>	有	线形细胞分泌物	白色, 成行排列, 有时盖住了气孔
甘肃嵩草 <i>K. kansuensis</i>	有	无	白色, 成行排列
截形嵩草 <i>K. cuneata</i>	有	无	白色, 成行排列
线叶嵩草 <i>K. capili folia</i>	有	线形细胞分泌物	颗粒状, 零星分布
嵩草 <i>K. myosuroides</i>	无	线形细胞分泌物	白色, 成行排列
西藏嵩草 <i>K. tibetica</i>	无	线形细胞分泌物	颗粒状, 零星分布
藏北嵩草 <i>K. littledalei</i>	有	片状和线形细胞分泌物	颗粒状, 零星分布
矮生嵩草 <i>K. humilis</i>	低海拔时无, 高海拔时有	棒状晶体	颗粒状, 零星分布
粗壮嵩草 <i>K. robusta</i>	无	无	颗粒状, 零星分布
四川嵩草 <i>K. setchwanensis</i>	有	无	白色, 成行排列
高山嵩草 <i>K. pygmae</i>	有	无	成行排列
短轴嵩草 <i>K. vidua</i>	无	无	成行排列
禾叶嵩草 <i>K. gramini folia</i>	有	无	颗粒状, 零星分布

且多下陷, 这样能减少水分自气孔的蒸发。

植物对特定生态环境的适应机制综合且复杂,

此机制之基础来自多个角度, 涉及分子、细胞、形

(下转第 835 页 Continue on page 835)

来,而在二倍体中丢失(图 2 中的三个二倍体种:长花、卷喙毛茛及苗苗蒜)。因此,复合体成员间是通过短 m 型染色体组作纽带而构成一个完整的复合体。复合体种间可能亲缘关系可用图 3 表示。

参考文献:

- 洪德元. 1990. 植物细胞分类学[M]. 北京:科学出版社
- Arano H. 1963. Cytological studies in subfamily carduoideae (Compositae) of Japan, IX. The karyotype analysis and phylogenetic considerations on *Pertya* and *Ainsliea*(2)[J]. *Bot Mag Tokyo*, **76**:32-39
- Chigusa Takahashi. 2003. Physical mapping of rDNA sequences in four karyotypes of *Ranunculus sileriifolius* (Ranunculaceae)[J]. *Plant Res*, **116**:331-336
- He XH(何新华), Li YR(李杨瑞), Guo YZ(郭永泽), et al. 2007. Identification of closely related mango cultivars by ISSR (ISSR 鉴定亲缘关系非常近的芒果栽培品种)[J]. *Guihaia* (广西植物), **27**(1):44-47
- Li MX(李懋学), Chen RY(陈瑞阳). 1985. A suggestion on the standardization of karyotype analysis in plants (关于植物核型分析的标准化问题)[J]. *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), **3**(4):297-302
- Liao L(廖亮), Xu LL(徐玲玲), Chen Y(陈晔), et al. 1995. Studies of karyotype of *Ranunculus cantoniensis* polyploidy complex and its allied species(禹毛茛多倍体复合体及其近缘种核型研究)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **33**(3):230-239
- Liao L(廖亮), Xu LL(徐玲玲). 1996b. A study on pollen morphology of sect. *Ranunculus* from China(国产毛茛组植物孢粉形态学研究)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*(西北植物学报), **16**(3):255-261
- Okada H. 1984. Polyphyletic allopolyploid origin of *Ranunculus cantoniensis*(4x) from *R. sileriifolius*(2x) × *R. chinensis*(2x)[J]. *Pl Syst Evol*, **148**:89-102
- Okada H. 1989. Cytogenetical changes of offsprings from the induced tetraploid hybrid between *Ranunculus sileriifolius* (2n=16) and *R. chinensis* (2n=16) (Ranunculaceae)[J]. *Pl Syst Evol*, **167**:129-136
- Tamura M. 1978. *Ranunculus cantoniensis* group in Japan[J]. *Geobot*, **26**:34-40
- Yi YJ(伊艳杰), Huang Y(黄莹), Shang FD(尚富德). 2005. Identifying *Osmanthus fragrans* cultivars in Guilin City and evaluating their genetic relationships by RAPD markers (利用 RAPD 研究桂林桂花品种间的亲缘关系)[J]. *Guihaia*(广西植物), **25**(2):129-133
- (上接第 825 页 Continue from page 825)
- 态、生态诸多层次。本研究表明,嵩草属植物在长期进化过程中,其叶片内部结构和表皮特征发生了较大程度的特化,对该类群在青藏地区的适应与繁荣有重要意义。嵩草属植物叶结构的一系列特征,是高原植物物种在解剖学层次适应严酷生境的典型代表。
- microstructure among 12 perennial grasses(12 种牧草叶表面微细结构的差异)[J]. *Grassland of China*(中国草地), **23**(5):1-7
- Zhang R, Liang Songyun, Dai Lunkai. 1995. A study on the geographical distribution of the genus *Kobresia*[J]. *Acta Phytotax Sin*, **33**(2):144-160
- Zhang R. 2001a. A preliminary revision of the supraspecific classification of *Kobresia* (Cyperaceae)[J]. *Bot J Linnean Society*, **135**:289-294
- Zhang R. 2001b. Culmanatomy of *Kobresia* (Cyperaceae) from China[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, **21**(4):706-710
- Zhang ZY(张志耘), Lu BR(卢宝荣), Wen J(温洁). 1998. The structural features of leaf epidermis in opyza and their systematic significance(稻属叶表皮结构特征及其系统学意义)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **36**(1):8-18
- Zhang SR(张树仁), Liang SJ(梁松筠), Dai LK(戴伦凯). 1998. Leaf anatomy of fourteen species in *Carex* subg. *Indocarex* (Cyperaceae)(苔草属复序苔草亚属十四种植物的解剖学研究)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **36**(4):333-340
- Zhou XM(周兴民). 1979. A preliminary study of morphological ecological characteristics of eight species of genus *Kobresia* in Qinghai-Tibet Plateau (青藏高原嵩草属八种植物的形态—生态学特性的初步研究)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **21**(2):135-142
- Fei SL(费松林), Fang JY(方精云), Fan YJ(樊拥军), et al. 1999. Anatomical characteristics of leaves and woods of *Fagus lucida* and their relationship to ecological factors in Mountain Fanjingshan, Guizhou, China(贵州梵净山亮叶水青冈叶片和木材的解剖学特征及其与生态因子的关系)[J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **41**(9):1 002-1 009
- Ivanova NA. 1939. The genus *Kobresia* Willd., its morphology and systematics[J]. *Botaniceskij Zurnal SSSR*, **24**:255-503
- Pan KY(潘开玉), Lu AM(路安民), Wen J(温洁). 1990. Characters of leaf epidermis in Hamamelidaceae(S. L.) (金缕梅科(广义)的叶表皮特征)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **28**(1):10-26
- Timonen T. 1985. Synflorescence morphology and anatomy in *Kobresia laxa* (Cyperaceae)[J]. *Ann Bot Fennici*, **22**:153-171
- Yu Z(于卓), SAIGE Suguru. 2001. Differences of leaf epidermal