

青藏高原高山植物的形态和解剖结构及其对环境的适应性研究进展

何 涛¹ 吴学明² 贾敬芬^{1,*}

(1. 西北大学生命科学学院, 西安 710069 2. 青海师范大学生物系, 西宁 810008)

摘要 高山植物是一类生长于树线以上至雪线的山地植物。揭示高山植物适应环境的形态和结构特征及其内在机制, 对研究全球气候变化下, 植物对环境的响应和适应具有重要的理论意义。然而, 国内在高山植物功能生态学的研究上相对薄弱, 已有研究主要集中在对青藏高原高山植物的报道上。结合国外高山植物的相关研究报道, 从形态和解剖结构两个方面对青藏高原高山植物的研究进展进行了综述, 重点阐述了高山植物的形态、解剖结构及其与环境的适应性关系。植株矮小(有的呈垫状)、叶片小而厚、具有通气组织、栅栏组织多层、机械组织发达、虫媒花性状、线粒体数量多和叶绿体基粒片层少等是这一地区高山植物普遍具有的形态和结构特征。高山植物形成上述结构的特异性是高山特殊综合生态环境长期作用的结果。同时, 也是高山植物对高山环境的高度适应。最后, 对这一领域存在的问题以及未来研究的重点和方向进行了探讨。目的是引起国内研究者的关注, 促进我国高山植物功能生态学的研究与发展。

关键词 青藏高原 高山植物 形态 解剖结构 环境 适应性

文章编号: 1000-0933 (2007) 06-2574-10 中图分类号: Q142, Q945, Q948 文献标识码: A

Research advances in morphology and anatomy of alpine plants growing in the Qinghai-Tibet Plateau and their adaptations to environments

HE Tao¹, WU Xue-Ming², JIA Jing-Fen^{1,*}

¹ College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China

² Department of Biology, Qinghai Normal University, Xining 810008, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (6) 2574 ~ 2583.

Abstract :Alpine plants distribute mainly in regions between tree lines and snow lines and are regarded as some of the most sensitive plants to environmental changes. It is theoretically significant for understanding the responses and adaptations of plants to global climatic changes through investigating the morphological characteristics and anatomical differences as well as adaptive mechanisms in alpine plants. However, these researchs are still rudimentary on functional ecology of alpine plants in China, and most of them have been mainly focused on the plants growing in the Qinghai-Tibet Plateau.

This article reviews the researchs on functional ecology of alpine plants distributing in the Qinghai-Tibet Plateau, including the morphology and anatomy of the plants and their adaptations to environments, on the basis of relevant studies overseas. The plants respond to the alpine environments (1) by producing dwarf growth forms, smaller and thicker leaves, well-developed aerenchyma in roots, stems and leaves, two layers of palisade cells or more than in the leaves, anthophilous

基金项目 陕西省教育厅重点科研资助项目 (05JS48)

收稿日期 2006-05-24; 修订日期 2006-11-28

作者简介: 何涛 (1972 ~), 男, 四川南充市人, 博士生, 主要从事植物细胞及基因工程研究. E-mail: heyexzn@sohu.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jjaj38@nwu.edu.cn

Foundation item The project was financially supported by Key item of education department of Shaanxi Province (No. 05JS48)

Received date 2006-05-24; **Accepted date** 2006-11-28

Biography HE Tao, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant cell and gene engineering. E-mail: heyexzn@sohu.com

characteristics in flowers, as well as abundant mitochondria in cells, (2) by increasing thicknesses of cell walls of collenchyma or sclerenchyma cells in the stems, and (3) by reducing numbers of grana, particularly of granum thylakoids in chloroplasts. All of the characteristics of the plants described above result from long-term stresses of extremely ecological conditions, such as high irradiance, cold temperature, low air pressure in the Qinghai-Tibet Plateau, and adaptations of the plants to the alpine environments.

In addition, some problems in the field are summarized, and propositions are proposed for further studies. This review aims to arouse people's concern to the researchs on functional ecology of alpine plants and to promote their developments in China.

Key words: Qinghai-Tibet Plateau; alpine plant; morphology; anatomy; environment; adaptation

环境是植物生存和发展的条件^[1]。高山环境具有昼夜温差大、气压低和太阳辐射强等不利于植物生长的环境因子^[2]。由于海拔高、气温低,植物的生长季节十分短促,期间经常出现霜冻以及雪、雹和大风等天气^[3]。能够在如此极端的环境中生存的植物一定有其特殊的结构特征及生理、生态适应机制^[4]。为此,阐明高山植物适应环境的形态、结构特征及其内在机制,对认识和保护高山脆弱的生态系统,对揭示高山植物与环境相互作用的奥秘以及对人类合理的保护与持续利用高山植物资源具有重要的理论和实践意义。

早在 19 世纪末,学者 Kerner 就对分布在欧洲北部地区的高山植物性状和原生地各环境因素间的关系进行了研究^[5]。此后,随着研究技术和手段的不断改进和完善,对高山植物形态、结构、生理和生态的研究陆续展开^[6]。尤其是近年来,随着全球气候的变暖和臭氧层的减弱,研究高山植物对环境变化的响应与适应则成为了热点^[6]。目前,国外有关这方面的报道比较多,并形成了一些成熟的理论^[7,8]。在我国,对高山植物功能生态学的研究相对薄弱^[9]。多年来,有关这方面的报道比较少,而且大部分集中在对青藏高原高山植物的报道上^[2,3,10-18]。作者结合自己的一部分工作,就掌握的国内外关于高山植物的研究资料,从形态、结构及其与环境的适应性关系方面对青藏高原高山植物的研究进展进行了综述,以期引起国内相关研究人员的重视,促进我国高山植物功能生态学的研究与发展。

1 形态、解剖结构与环境

对青藏高原高山植物形态及解剖结构的研究,开始于 20 世纪 80 年代,王为义、周广泰和吴学明等对分布于该地区的 100 多种高山植物进行了形态及解剖学观察,并取得了一定进展^[3,10-12]。

1.1 根

高山植物大都为浅根系,根沿地表近水平分布,即使是长根向下到一定深度后也会弯曲成水平状,或其根端向上翘起到土壤表层^[5,11]。出现这一现象的原因可能是土壤的低温严重影响到根系的生理功能,使水分的吸收受到限制^[10]。另外,在某些高山垫状植物中还存在不定根现象,这些不定根发生在较老茎枝的节上,其长度 2~3 cm,直径 0.1~0.5 mm,成绒毛状,寿命短,多数只生长一个季节^[3]。在唐古拉山点地梅 (*Androsace tangulashanensis*) 中,不定根分布在垫状体周边,由于周边的茎枝反复分枝,形成分枝簇,极易被风吹翻,造成机械损伤。因此,这类不定根可能起固定作用。在另一些垫状植物中,如四裂红景天 (*Rhodiola quadrifida*),其粗壮的直根扎入土层中,而且地上茎枝中均具有发达的机械组织,显然这类植物中的不定根与固定无关,可能具有吸收功能。

与低海拔植物相比,高山植物根的结构比较简单,输导组织和机械组织发育较弱^[10,11]。王为义认为,在高山地区,温度相对较低,土壤中自由水含量降低,使得主根的吸收功能减退,输导分子的结构简化^[10]。此外,有研究发现,在一些垫状植物中,主根非常发达,其周围常形成很厚的周皮,厚的周皮阻碍了根的吸收功能,水分的吸收主要由茎生根或不定根完成^[3]。观察表明,在大部分高山植物根中存在草酸钙结晶^[3]。陈维培指出,根中草酸钙结晶的积累可以造成细胞的解体,重复出现的这种细胞破坏形式导致气道的形成和扩大^[9]。周广泰等的观察证实了这一结果,在 120 种高山植物中,约有 82.2% 的植物根中存在不规则的空腔,

这些结构主要分布在皮层、髓部或中柱中^[11]。研究表明,植物根系的厌氧环境会促进乙烯的生成和积累,其浓度变化可调节通气组织的形成^[20]。Saab 和 Sachs 在厌氧处理的玉米根中克隆了一个木葡聚糖转葡萄糖苷酶(Xyloglucan endotransglycosylase)基因,这是一种细胞壁疏松酶,该基因的表达受乙烯的调节,其 mRNA 在根尖部积累,随后有通气组织的形成^[21]。王桂芹等对高山红景天(*Rhodiola sachalinensis*)进行了解剖学研究,在植物根的薄壁细胞内,发现有大量的固体蛋白质,为高山植物中可能存在抗冻蛋白的观点提供了结构证据^[22]。根细胞内丰富的蛋白质构成了植物较强抗冻能力的物质基础,可能是高山植物适应寒冷的一种特殊结构。

1.2 茎

高山上的强风常能降低植物的生长量^[23]。其间生长的植物普遍低矮、近地,有的呈垫状或绒毡状^[3,10~12]。“垫状”习性的形成,是极端环境条件长期作用的结果,其中低温、强风作为主导因素起着决定性作用^[3]。当然,紫外光的重要作用也值得重视,紫外光能促进花青素的形成,抑制生长素的活性,阻碍茎的延长^[24]。然而,Rauh 研究认为,“垫状”型植株是由植物芽基因控制的分枝规律的结果,而不是一种对应于环境胁迫因素的表现型^[25]。植株低矮、近地、垫状,使植物牢固地固着在土壤或石缝中,有效地抵御强风,避免被吹走^[11]。同时,“垫状”型植株也是对极端寒冷环境的一种高度适应。四蕊山草莓(*Sibbaldia tetrandra*)和紫花山草莓(*Sibbaldia macropetala*)是最典型的垫状植物,其植株在 1cm³内有分枝 25~40 条,节间短,一般长 1~1.5mm。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的交换,是良好的“保温体”^[3]。Körner 和 De Moraes 对阿尔卑斯山无萼无茎蝇子草(*Silene acaulis*)“垫状”结构内部温度和外界气温进行了测量和比较,证实垫状植物内部温度要比同时期的气温高出 10℃左右^[26]。Kleier 认为,升高内部温度是垫状植物防止其茎结冰的一种适应策略^[27]。同其他类型的植物相比,垫状植物对残酷的综合自然环境具有更强的适应能力,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^[28]。因此,垫状植物对改善高山生态环境,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。

在高山植物中,草本植物居多数^[10,11]。研究表明,在这些草本植物中支持结构普遍发达,其中厚角组织是一类分布最广的机械组织,直接在表皮下或离开表皮 2-多层细胞,沿着轴的周围形成连续的环,在脊处常形成束或沿中柱维管束的内外两侧分布^[10,23]。发达的机械组织给低矮的高山植物增加了刚性和韧性,可以抵抗萎蔫、雪、冰雹和大风引起的各种机械损伤。王为义指出,在高山植物茎中,保护组织也起一定的支持作用,其形式是表皮细胞壁加厚,这种加厚的细胞壁坚硬且富有弹性,自身含水量低,但持水力很强,是高山植物的一种特化结构特征^[10]。此外,有研究表明,在高山植物茎的髓部和皮层中也存在一些不规则的呈空洞状的结构,并认为这也是一种通气组织^[10~12]。该结构可极大地降低空气在植物体内的扩散阻力,是 O₂ 由地上部运输到地下部的主要通道。同时,通气组织中始终充满气体,增加了植物体的浮力,减轻了植物体的比重,这对植物体又起到了良好的支撑作用^[11]。

1.3 叶

叶片是植物进化过程中对环境变化较敏感且可塑性较大的器官,其结构特征最能体现环境因子的影响或植物对环境的适应^[23]。长期生长在高山地区的植物,叶片大都缩小且加厚,有的还特化成鳞片状、条状、柱状或针状^[10~12]。Mendes 等认为,叶片小而且厚是植物对干旱和强辐射(包括 UV-B)胁迫的一种响应,UV-B 辐射影响细胞分裂和细胞壁发生,从而形成较小的细胞,限制了叶面积的发展^[29]。Shi 等将美丽风毛菊(*Saussurea superba*)和麻花苣(*Gentiana straminea*)暴露在 UV-B 下一个生长季,结果这两种植物的叶片均不同程度加厚,这从一个侧面说明,在高山地区,植物叶片较厚与环境中的强辐射有一定关系^[30]。叶片小相应减少了光合作用面积,为了弥补这一不利影响,大多数高山植物的叶片数多的惊人。据统计,在藓生雪灵芝(*Arenaria bryophylla*)的每平方厘米植株上,新叶数可达 248 片^[3]。此外,高山植物的叶片上还存在各种附属

物,有毛状体、刺状物、角质层和蜡质层^[10-12]。表皮附属物能够反射阳光,减少叶片表面空气的流动,降低蒸腾作用,防止水分过渡丧失,有利于维持植物的正常生理代谢。然而,表皮附属物反射的太阳 UV-B 辐射不超过到达叶表面的 10%,从而使叶肉解剖结构对 UV-B 辐射增强的响应显得非常重要^[1]。

与旱生植物类似,在高山植物中,气孔多分布在叶片下表皮^[10-12]。Sam 等认为,气孔的分布特征、密度和面积等受环境中水分状况的影响^[32]。缺水条件下,气孔的这一分布模式既可促进植物与外界环境的气体交换,又能保持水分。在早期的研究中,王勋陵和王静指出,高山植物的气孔大多下陷并形成气孔窝,这一现象的出现是由于低温带来的“生理干旱”所致^[23]。近年来的研究表明,高山植物的气孔略向外突出,气孔面积减小,而密度与孔下室变大^[21]。气孔外突现象可使其开口增大,能够减小因外被附属物所引起的气孔阻力,从而提高叶片与外界环境的气体交换能力,增强叶片对 CO₂ 的摄入,以提高光合作用速率,是植物对高山环境中低 CO₂ 和 O₂ 分压的适应。

栅栏组织与海绵组织的分化程度可间接反映环境中的水分状态^[33]。在旱生条件下,植物的栅栏组织常有多层,海绵组织减少^[23]。类似的现象也存在于高山植物中,所不同的是,高山植物的海绵组织存在大的细胞间隙^[10-12]。根据对 120 种高山植物的观察,栅栏组织细胞只 1 层的有 26 种,占 21.7%;有 2 层的为 66 种,占 55.0%;3 层以上的为 20 种,占 16.7% (表 1)。在高山植物中出现旱生结构的原因,王为义认为可能与低温有关^[10]。低温使土表以下的冻土层加厚,水常以固态的形式存在,不易被植物的根系吸收,即使在 7~8 月份,白天土表解冻,温度一般也只有 1~2℃,晚间又降到 -10℃ 以下,于是,只有白天土壤中有部分水分可供植物吸收。因此,使植物体难以补偿由于根系吸收水分减少和蒸腾过程中所失水分过多的亏损状态,逐渐形成了这类旱生的结构特征。而 Mendes 等认为,栅栏组织发达是植物对强光生境的适应^[29]。在高山地区,低温和强辐射同时存在,栅栏组织层数增加可能是环境中低温和强辐射共同胁迫的结果。然而,也有研究指出,与栅栏组织细胞层数增加相反,在某些高山植物叶片中没有栅栏组织和海绵组织的分化或为等面叶,这些植物占所研究植物的 7%,表现了高山植物对环境适应方式的多样性^[11]。

表 1 青藏高原高山植物的形态及解剖结构特征^[10-12]

Table 1 Morphological and anatomical characteristics of alpine plants growing in the Qinghai-Tibet Plateau^[10-12]

形态及解剖结构特征 Morphological and anatomical characteristics	具该结构特征植物数/研究植物总数 Number of plants possessed the characteristics / Sum of plants tested (%)	
“垫状”植株 Cushion plant	22.9	
通气组织 Aerenchyma	根 Root	82.2
	茎 Stem	74.0
	叶 Leaf	85.8
栅栏组织 Palisade tissue	1 层 One layer	21.7
	2 层 Two layers	55.0
	3 层以上 Three layers or more than	16.7

1.4 花

高山地区有利于植物生长的季节很短,开花则被限制在一个更短的时期内,但大多数高山植物仍能开花^[34]。与植株相比,高山植物的花相对较大,花的颜色都比较鲜艳,具有虫媒花的典型特征^[35]。研究表明,在安第斯山脉,虫媒植物占该地区植物的 95.62%,而专性自交或风媒传粉等植物的比例较低^[34]。Mani 在一项早期的研究中指出,高山恶劣的气候降低了传粉昆虫的多样性,昆虫的访花频率和活动能力随海拔的升高而降低^[36]。于是,研究高山植物对传粉昆虫缺乏的繁育对策则成了人们关注的问题^[37-40]。Arroyo 等发现,与低海拔的同种植物相比,生长于高海拔地区的植物花寿命普遍延长。如在安第斯山一带海拔 2 310m 处,许多种花的寿命平均值为 4.1d,而在海拔 3 550m 处则为 9.0d^[37]。Bingham 和 Orthner 认为,花寿命的延长可以抵消由于活动昆虫少和频率低造成的不利影响^[38]。在高山植物中,柱头寿命的延长是植物提高传粉效率的一种有效对策,但同时,花寿命的无限延长可能会增加植物对花的维持代价。Jones 和 Cruzan 发现,在一些高

山植物中存在“老花存留”的现象,并认为植物的这种对策在一定程度上节约了能量,减少了花的维持代价^[9]。何亚平和刘健全在对龙胆科 (*Gentianaceae*)植物的研究中发现,当环境温度降低时,这类植物的花冠将闭合,在温度回升后又可开放,在完成受精后,花冠将永久性闭合,这种闭合阻止了花冠的继续开放,节约了花维持的能量。同时,这种机制缩短了种子成熟的时间,提高了植物对低温环境的适应^[40]。

苞片是植物花的组成部分,但在一些植物中经常缺少。在部分高山植物中,如蓼科 (*Polygonaceae*)大黄属 (*Rheum*)、菊科 (*Compositae*)风毛菊属 (*Saussurea*)植物的苞片却极为发达^[41]。结构显示,苞片中无栅栏组织和海绵组织的分化,不含有叶绿体。Ohba 推测,在这些植物中,苞片可以提高花序内部的温度,加速花序的发育,同时也避免了紫外线对配子体的伤害^[42]。为了证实这一推测,Omori 和 Ohba 对塔黄 (*Rheum nobile*)苞片进行了光学特性研究,结果表明,苞片对光合作用激活光 (PA)和红外线辐射 (IR)的透射率要远大于紫外线,同时对漫射光的透射率大于直射光,从而肯定了苞片的“温室效应”作用^[43]。长期以来,人们注意到多年生高山植物的种子发育时间要明显长于两年生植物。Wagner 和 Mitterhofer 从胚胎学上为这种差异提供了结构证据^[44]。观察表明,两年生龙胆科植物的反足细胞膨大且宿存,这种结构可以加速胚胎的早期发育,缩短种子的成熟时间,而在多年生龙胆科植物中,尽管也存在反足细胞宿存,但只有少数情况才增殖到 4 个,在合子分裂前已退化干净,对胚胎的早期发育无影响。

在长期的适应过程中,许多高山植物都发展了有性生殖和无性繁殖两种生殖方式。当外界条件适宜时,高山植物同时进行有性和无性繁殖,增加植物数量,扩大分布面积。当条件不适合有性生殖时,通过无性繁殖方式,如匍匐茎、根茎或分蘖等进行繁殖。因此,在高山植物中,多年生植物占绝大多数,包括一些小草,如虎耳草属 (*Saxifraga*)、金腰子属 (*Chrysosplenium*)等都是多年生的^[11]。兼具有性生殖和无性繁殖的高山植物,更能适应高山残酷的生态环境,是一更为特化的植物类群。

2 超微结构与环境

对青藏高原高山植物超微结构的研究起步比较晚。目前,国内外有关这方面的报道也比较少(表 2)。同时,在超微结构上也仅限于对叶绿体和线粒体的研究,对其它细胞器的研究尚未见报道。

2.1 叶绿体

正常条件下,高等植物的叶绿体大多呈椭球形或梭形,沿细胞壁分布^[45]。然而,在部分高山植物中,随着海拔的升高,叶绿体由规则的椭球形变为球形或近似球形,同时,在分布上趋向于向细胞中央移动^[2,13]。资料显示,在高温干旱和水分胁迫下,叶绿体也会出现形状变圆、位置内移的现象,并认为叶绿体的这种变化是对逆境胁迫的一种反映^[46]。Anderson 和 Aro 指出,光照是影响叶绿体发育的一个重要条件,叶绿体形状变圆,可能与强辐射有关^[47]。在高山地区,太阳辐射强烈,光能相对丰富甚至过剩,例如,位于青藏高原东北部的达坂山地区,其年太阳辐射总量可达 $6.46 \times 10^9 \text{ Jm}^{-2}$ ^[13]。因此,叶绿体位置内移,对于减少光线的直接穿透,避免强辐射的灼伤是有益的,这可能是高山植物对强辐射环境的一种适应。

被膜保持完整是叶绿体完成正常生理功能的前提条件。研究发现,生长于海拔 3980 m 处的珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*)的叶绿体被膜模糊不光滑,部分区域膜解体,且膜间隙肿胀,而海拔 2300m 处的珠芽蓼的叶绿体膜却结构完整^[2]。与此相反,贾晓红和姜昱丞在对矮嵩草 (*Kobresia humilis*)的观察中发现,矮嵩草的叶绿体膜随海拔高度变化不明显,表明矮嵩草对高山环境有较强的适应能力^[4]。在高山环境下,叶绿体被膜部分遭受破坏,这与严寒和强辐射有关^[15]。此外,也有人认为,出现这种现象的原因可能是低温冻土导致的“生理干旱”胁迫所致^[16]。

与低海拔植物相比,高山植物的叶绿体基粒片层数普遍较低,往往不超过 20 层,并且随着海拔的升高,基粒垛叠程度呈下降趋势^[2,13-16]。学者认为,叶绿体具有较少的基粒片层可能与环境中的低温和强辐射有关^[47]。一方面,低温可以改变类囊体膜上 LHC II (光系统 II 捕光天线色素复合物)结合脂及其脂肪酸的组成,使 LHC II 寡聚体解聚,而 LHC II 在类囊体膜垛叠的调节方面起重要作用^[48]。同时,低温使水的粘度升高,根细胞的渗透性下降,使植物体对水分的吸收量减少,从而导致了“生理干旱”^[10]。有研究证实,水分胁迫降

低了植物的光合磷酸化过程,是叶绿体基粒片层叠垛程度降低的原因之一^[46]。另一方面,强辐射对叶绿体基粒的发育起负效应,强辐射使叶绿体中 LHC II 减少,导致叶绿体基粒片层叠垛程度降低^[47]。由此看来,具有较少的基粒片层可能是高山植物对低温和强辐射环境的一种适应,基粒片层少可以避免捕获过多光能而对叶绿体造成潜在伤害。

表 2 青藏高原高山植物的超微结构特征

Table 2 Ultrastructural characteristics of alpine plants growing in the Qinghai-Tibet Plateau

生长型 Growth forms	种名 Specific names	生境 Habitats	超微结构特征 Ultrastructural characteristics	参考文献 References
多年生草本 Perennial herbaceous plants	达坂山蚤缀 <i>Arenaria</i> <i>tapanshanensis</i>	高山草甸 Alpine meadow	叶绿体基粒片层少、类囊体膨大,且和线粒体邻近 Reduced numbers of granum thylakoids and swollen thylakoids in chloroplasts located near mitochondria	[16]
	唐古特乌头 <i>Aconitum</i> <i>tanguticum</i>		叶绿体基粒片层少、类囊体膨大、含丰富淀粉粒 Reduced numbers of granum thylakoids and swollen thylakoids in chloroplasts with abundant starch grains	[15, 17]
	单花翠雀 <i>Delphinium</i> <i>monanthum</i>		叶绿体中含丰富淀粉粒 Abundant starch grains in chloroplasts	[17]
	裸茎金腰 <i>Chrysosplenium</i> <i>nudicaule</i>		叶绿体基粒片层少、类囊体膨大,且和线粒体邻近 Reduced numbers of granum thylakoids and swollen thylakoids in chloroplasts located near mitochondria	[16, 18]
	珠芽蓼 <i>Polygonum</i> <i>viviparum</i>	高山草甸或灌丛 Alpine meadow or shrubland	叶绿体近似为球形、基粒片层少、类囊体膨大、含丰富淀粉粒 Reduced numbers of granum thylakoids and swollen thylakoids in spherical shape chloroplasts with abundant starch grains	[2, 17]
	祁连龙胆 <i>Gentiana przewalskii</i>		叶绿体中含丰富淀粉粒 Abundant starch grains in chloroplasts	[17]
	盘花垂头菊 <i>Cremanthodium</i> <i>discoideum</i>		叶绿体基粒片层少、类囊体膨大 Reduced numbers of granum thylakoids in chloroplasts with swollen thylakoids	[15]
	乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>		线粒体数量多、且和叶绿体邻近 Abundant mitochondria located near chloroplasts	[18]
	火绒草 <i>Leontopodium</i> <i>leontopodioides</i>		叶绿体近似为球形、基粒片层少、类囊体膨大 Reduced numbers of granum thylakoids in spherical shape chloroplasts with swollen thylakoids	[13]
	矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>		线粒体数量多 Abundant mitochondria	[14]
1 年生或 2 年生草本 Annual or biennial herbaceous plants	大唇马先蒿 <i>Pedicularis</i> <i>rhinanthoides</i>		线粒体数量多、且和叶绿体邻近 Abundant mitochondria located near chloroplasts	[18]
	甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i>		叶绿体中含丰富淀粉粒 Abundant starch grains in chloroplasts	[17]

类囊体膨大作为植物对逆境胁迫的一种反应已在多种植物中被报道^[46, 49]。同样,在部分高山植物中也存在叶绿体类囊体膨大的现象^[2, 13-16]。吴学明指出,高山植物类囊体的膨大有别于人为胁迫条件下植物类囊体的膨大^[15]。在人为胁迫条件下,类囊体膨大是逆境对植物伤害的一种表现,其结果是类囊体解体,细胞趋向于死亡,这是植物对外界不良环境的一种“被动”反应^[46]。而在高山植物中,尽管类囊体也出现了膨大,但其叶绿体结构仍保持完整,因此,高山植物的类囊体膨大可能是对特殊环境的一种适应,是长期自然选择的结果,这一点与盐生植物类囊体的膨大相似^[49]。生长于高山地区的植物,最初其类囊体的膨大也是一种伤害性表现,由于长期受高山特殊环境的胁迫,为了生存,它们在结构和功能上沿着适应这一环境而选择,逐渐达

到与环境的统一,类囊体膨大由最初的伤害逐渐演变成抵抗高山逆境的标志^[13]。有人推测,“这种膨大的类囊体可以作为 CO₂和 O₂的储库,在一定程度上弥补了高山地区大气中 CO₂和 O₂的不足,保证了光合作用和呼吸作用的正常进行^[15,16]。”但这一观点缺乏直接的实验证据。

淀粉是在叶绿体内合成的,它是大多数高等植物的主要光合产物。淀粉粒在叶绿体中的分布和存在数量可间接反映植物所处的环境状况。长期生长在高山地区的植物,其叶绿体内淀粉粒往往较多,而且在个别植物中,还存在巨大淀粉粒的现象^[2,17]。Chaterton 等认为,淀粉粒在叶绿体中的积累可能与低温导致的光合产物运输受阻有关^[50]。在正常条件下,植物白天进行光合作用所累积的淀粉,在夜间将被水解和运出叶绿体。青藏高原由于大气透明度高,太阳直接辐射强(一般占总辐射的 60%~70%),地面接收的太阳入射及热辐射的反射均比较强烈,致使昼夜温差非常大。例如,在海拔高寒草甸地区生长季内昼夜温差可达 20~25℃^[51]。夜间的低温降低了线粒体中酶的活性,呼吸代谢下降,产生的 ATP 减少,从而使水解淀粉的能力受到抑制,光合产物运输受阻,结果淀粉积累于叶绿体中^[17]。淀粉粒在叶绿体中的储存和消耗对于提高植物的抗冻能力具有积极的生理作用。有研究证明,植物在低温锻炼期间,叶绿体中积累的糖最高可达叶绿体干物质的 15%,使类囊体附近保持很高的糖浓度,以避免类囊体解离而维持正常的光合磷酸化^[52]。因此,淀粉粒在叶绿体中的积累可能是高山植物对低温环境的一种适应。然而,也有人认为,非结构碳水化合物(NSC)在植物中的积累可能是光合作用过程中碳的供应大于需求的结果^[53]。

2.2 线粒体

线粒体是真核细胞内一种重要和独特的细胞器,其形状、大小、数目、结构和分布常因细胞种类、生理功能及生理状况不同而有较大差别。研究表明,生长于青海湖环湖地区(海拔 3 200m)的高草植物,其叶肉细胞中线粒体含量非常丰富,常常多个聚集在一起,线粒体个体小,结构清晰,但嵴的数目较少^[14]。作者等在对裸茎金腰(*Chrysosplenium nudicaule*)、乳白香青(*Anaphalis lactea*)和大唇马先蒿(*Pedicularis rhinanthoides*)的研究中,也观察到了类似现象^[18]。线粒体是细胞的“动力”工厂,逆境条件下线粒体数目增多,可能是对严酷生态条件耗能大的补偿,从而保证胁迫过程中能量的供应^[46]。Larigauderie and Körner 指出,高山植物的呼吸速率较高,且随着海拔的升高有增加的趋势^[54]。线粒体个体变小,数量增多,增加了线粒体膜的相对表面积,扩大了内膜系统,从而提高了植物的呼吸速率。植物高呼吸速率可以维持其高的代谢活力,是保证光合作用和其它生理过程顺利进行的基础。

2.3 叶绿体和线粒体的空间位置

正常情况下,线粒体在细胞中的分布是随机的,而在逆境胁迫下,这种分布则表现出一定的特殊性。生长于高山地区的植物,其细胞中的线粒体呈现出不均一分布,常与叶绿体伴生,并将叶绿体包围起来^[16,18],这一结果与 Brown 等在其它植物中的观察一致^[55]。吴学明等推测,线粒体和叶绿体在距离上的靠近,是细胞的一种巧妙“安排”,这种“安排”缩短了能量运输的距离,有利于迅速将线粒体产生的 ATP 运到叶绿体中,而且,由于运输距离的缩短,又大大地减少了能量在运输过程中的损失。同时,叶绿体和线粒体距离的靠近,也缩短了气体的运输距离,在一定程度上减轻了高山低气压导致的叶绿体和线粒体对 CO₂和 O₂的“饥饿”,从而保证了高山植物光合作用和呼吸作用的正常进行^[15]。有研究认为,这些现象的产生不是偶然的,在逆境条件下,叶绿体与线粒体在空间位置上的变化,可能是与其特定的生理功能相适应的^[18]。

此外,有人在观察达坂山蚤缀(*Arenaria tapanchanensis*)和乳白香青叶片超微结构时,在叶肉细胞中发现有个别线粒体被直接镶嵌进了叶绿体中,两种细胞器在空间距离上实现了“零接触”^[16,18]。研究认为,出现这种现象的原因可能与叶绿体内部膜系统的构象有关^[13~16]。一方面,在这些叶绿体中基粒片层数普遍较低;另一方面,其类囊体具有不同程度的膨大。这些内部结构上的变化大大降低了叶绿体的致密度,从而为体积较小的线粒体嵌入创造了条件。叶绿体“吞噬”线粒体,可能还是与逆境条件下物质和能量的转化有关^[18]。被“吞噬”的线粒体将来的命运如何?汤泽生等认为线粒体将被叶绿体慢慢消化掉^[56]。研究发现,被“吞噬”的线粒体被膜清晰、内部结构仍保持完整,因此推测,这些线粒体可能将和叶绿体长期共存,并认为这可能是高

山植物对高山环境的一种特殊适应方式。

3 结语

青藏高原是高山植物的一个主要分布区之一。但是,由于种种原因,对这一区系高山植物功能生态学的研究一直滞后于世界其他地区^[7,9]。20世纪70年代末以来,我国学者对这一地区高山植物进行了广泛而深入的研究,并在高山植物形态、解剖结构及其与环境的适应性关系上取得了一定进展^[5,10-12]。植株矮小(有的呈垫状)、叶片小而厚、具有通气组织、栅栏组织多层、机械组织发达、虫媒花性状、线粒体数量多和叶绿体基粒片层少等是这一地区高山植物普遍具有的形态和结构特征。这些特征体现了高山植物有别于中生植物的一面,在结构上既有旱生植物的某些特点,又有湿生或沼生植物的某些特征。高山植物形成上述结构的特异性是高山特殊综合生态环境长期作用的结果^[10]。同时,也是高山植物对高山环境的高度适应。这些研究为高山植物功能生态学的进一步开展提供了相关的结构依据。

然而,从已有的研究中可以看出,对这一区系高山植物形态和解剖结构的研究大多停留在“描述”性阶段,解释所观察到的形态和解剖结构现象时使用最多的概念是“适应”,而对适应性的解释又常常局限于描述,对关键问题的解释仅仅是推测,缺乏来自人工控制实验条件下的直接证据。因此,上述问题是制约这一领域高山植物功能生态学进一步发展的“瓶颈”。目前,国外对这一问题的处理主要有2种方式:(1)从自然生境中找出特征性差异,然后通过人工控制的单因子实验证明假设。(2)在植物的原生地采用模拟或屏蔽手段来确定植物性状和环境因素间的关系^[5,7]。上述研究方法值得我国生态学工作者借鉴。

近年来,随着全球气候的变暖和臭氧层的减弱,这种由于人类活动给生物圈带来的影响也在威胁着处于冰缘地带的高山植物^[57]。因此,研究高山植物对全球气候变化的响应与适应将成为今后一个时期高山植物功能生态学研究的一个热点^[6,30]。同时,其他新兴学科诸如分子生物学等对这一领域的介入已悄然兴起,从分子水平揭示高山植物适应环境的结构特征及其机制也是值得人们思考的问题^[58]。有理由相信,高山植物功能生态学的深入研究与开展,将对人类认识和保护高山脆弱的生态系统,合理保护与持续利用高山植物资源具有重要的理论和指导意义。

References :

- [1] Lu C F, Jian L C, Kuang T Y. Freezing hardiness in alpine plants. Chinese Bulletin of Botany, 1998, 15 (3): 17-22.
- [2] Wei J, Yu H, Kuang T Y, et al. Ultrastructure of *Polygonum viviparum* L grown at different elevations on Qinghai Plateau. Phytocologica Sinica, 2000, 24 (3): 304-307.
- [3] Wang W Y, Huang R F. Studies on morpho-ecological adaptabilities to the alpine ecological environments in cushion plants on Qinghai-Tibet Plateau. Acta Biologica Plateau Sinica, 1990, 9: 13-26.
- [4] Kerner. Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. Innsbruck: Wager, 1896. 29-45.
- [5] Billings W D, Mooney H A. The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev., 1968, 43: 481-529.
- [6] Larson R A, Garrison W J, Carlson R W. Differential response of alpine and non-alpine *Aquilegia* species to increased UV-B radiation. Plant Cell and Environment, 1990, 13: 983-987.
- [7] Körner C. Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. Berlin: Springer-Verlag, 1999.
- [8] Rundel P W, Smith A R, Meinzer F C. Tropical alpine environments: plant form and function. Cambridge: Cambridge University Press, 1994.
- [9] Yang Y, Sun H. Advances in the functional ecology of alpine and arctic plants. Acta Botanica Yunnanica, 2006, 28 (1): 43-53.
- [10] Wang W Y. An investigation on specific structural characteristics of alpine plants on Qinghai-Tibet Plateau. Acta Biologica Plateau Sinica, 1985, 4: 19-32.
- [11] Zhou G T, Liu F Q, Wu X M, et al. A study of characteristics of the anatomical structure of alpine plants at Qinghai Plateau. Journal of Qinghai Normal University, 1992, 4: 45-60.
- [12] Wu X M. A study on anatomical characteristics of leaves and stems of five alpine plants used for tibetan medicine in Qinghai-Tibet Plateau. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1996, 16 (1): 56-60.
- [13] He T, Wu X M, Zhang G N, et al. Comparative study on chloroplast ultrastructure of *Leontopodium leontopodioides* grown at different elevations. Acta Botanica Yunnanica, 2005, 27 (6): 639-643.
- [14] Jia X H, Jiang Z C. The influence of height gradient on the ultrastructures of *Kobresia humilis* leaves. Journal of Henan University, 2002, 3: 74-77.

- [15] Wu X M. The analysis of ultrastructure of photosynthetic membrane on *Cremanthodium discoideum* and *Aconitum tanguticum* in alpine plant. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1997, 17 (5): 98 — 102.
- [16] Du J H, Wu X M, Diao Z M, *et al.* The study of ultrastructure of chloroplast on *Arenaria tapanchanensis* and *Chrysosplenium nudicaule* in alpine plant. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2001 21 (5): 1031 — 1034.
- [17] He T, Wu X M, Zhang G N, *et al.* Characteristics of starch grains in chloroplast of five alpine plants. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2005, 23 (6): 545 — 548.
- [18] He T, Wu X M, Zhang W J, *et al.* The study of correlative location between chloroplast and mitochondria in alpine plants. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, 24 (4): 728 — 731.
- [19] Chen W P, Zhang S M. A study on ecological anatomy in *Nelumbo nucifera* gaertn. *Acta Ecologica Sinica*, 1988, 3 (3): 277 — 282.
- [20] He C, Finlayson S A, Drew M C, *et al.* Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of maize subjected to mechanical impedance and hypoxia. *Plant Physiol.*, 1996, 112: 463 — 472.
- [21] Saab I N, Sachs M M. A flooding-induced xyloglucan endotransglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. *Plant Physiol.*, 1996, 112: 385 — 391.
- [22] Wang G Q, Zhao Y, Duan Y J. Anatomy structure study of *Rhodiola sachalinensis*. *Bulletin of Botanical Research*, 2004, 24 (1): 93 — 96.
- [23] Wang X L, Wang J. *Plant morphology and environment*. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1989. 105 — 148.
- [24] Daubenmire R F. *Plant and environment*. Washington: State College of Washington, 1959. 130 — 196.
- [25] Rauh W. Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. *Nova Acta Leopold*, 1939, 7: 272 — 505.
- [26] Körner C, De Moraes J A P V. Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days. *Oecol. Plant*, 1979, 14: 109 — 120.
- [27] Kleier C. *Functional Ecology, Ecophysiology, and Convergent Evolution of Dwarf Shrub and Cushion Growth Forms*. Michigan: UMI, 2001.
- [28] Hovermann J, Wang W Y. Reports on the northeast part of the Qinghai-Xizang Plateau. Beijing: Science Press, 1987. 438 — 500.
- [29] Mendes M M, Gazarini L C, Rodrigues M L, *et al.* Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting mediterranean light environments effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 45: 165 — 178.
- [30] Shi S B, Zhu W Y, Li H M, *et al.* Photosynthesis of *Saussurea superba* and *Gentiana straminea* is not reduced after long-term enhancement of UV-B radiation. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 51: 75 — 83.
- [31] Kostina E, Wuff A, Julkunen-Tiitto R. Growth, structure, stomatal responses and secondary metabolites of birch seedlings (*Betula pendula*) under elevated UV-B radiation in the field. *Trees*, 2001, 15: 483 — 491.
- [32] Sam O, Jerez E, Dell-Amico J, *et al.* Water stress induced changes in anatomy of tomato leaf epidermis. *Biologia Plantum*, 2000, 43: 275 — 277.
- [33] Chartzoulakis K, Patskas A, Kofidis G, *et al.* Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*, 2002, 95: 39 — 50.
- [34] Arroyo M T K, Armesto J J, Villagran C. Plant phenological patterns in the high Andean cordillera of central Chile. *American Journal of Botany*, 1982, 69: 205 — 223.
- [35] Bynum M R, Smith W K. Floral movement in response to thunderstorms improve reproductive effort in the alpine species *Gentiana algida* (Gentianaceae). *American Journal of Botany*, 2001, 88 (6): 1088 — 1095.
- [36] Mani M S. *Introduction to High Altitude Entomology: Insect life above timberline in the Northwestern Himalayas*. London: Methuen, 1962.
- [37] Arroyo M T K, Armesto J J, Primack R B. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematic Evolution*, 1985, 149: 187 — 203.
- [38] Bingham R A, Orthner A R. Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 1998, 391: 238.
- [39] Jones C E, Cruzan M B. Floral morphological changes and reproductive success in deer weed (*Lotus scoparius*, Fabaceae). *American Journal of Botany*, 1999, 86: 273 — 277.
- [40] He Y P, Liu J Q. Pollination ecology of *Gentiana straminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24 (2): 215 — 220.
- [41] Tsukaya H, Fujikawa K, Wu S G. Thermal insulation and accumulation of heat in the downy inflorescences of *Saussurea medusa* (Asteraceae) at high elevation in Yunnan, China. *Journal of Plant Research*, 2002, 115: 263 — 268.
- [42] Ohba H. The alpine flora of the Nepal Himalayas: An introductory note. In: Ohba H, Malla B. ed. *The Himalayan plants vol I*. Tokyo: University of Tokyo Press, 1988. 19 — 46.
- [43] Omori Y, Ohba H. Selective light transmittance of translucent bracts in the Himalayan giant glasshouse plant *Rheum nobile* Hook. f. & Thomson (Polygonaceae). *Botanical Journal of Linnean Society*, 1999, 132: 19 — 27.
- [44] Wagner J, Mitterhofer E. Phenology, seed development, and reproductive success of an alpine population of *Gentianella germinica* in climatically varying years. *Botanical Acta*, 1998, 111: 159 — 166.

- [45] Molas J. Changes of chloroplast ultrastructure and total chlorophyll concentration in cabbage leaves caused by excess of organic Ni (II) complexes. *Environmental and Experimental Botany*, 2002, 47: 115–126.
- [46] Chen Y, Zheng X L, Zeng F H, *et al.* Alterations in leaf cellular ultrastructure of two winter-lawn grasses species subjected to high temperature and soil drought stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, 23 (2): 304–308.
- [47] Anderson J M, Aro E. Grana stacking and protection of Photosystem II in thylakoid membranes of higher plant leaves under sustained high irradiance: an hypothesis. *Photosynthesis Research*, 1994, 41: 315–526.
- [48] Xu C H, Chen Z Q, Wang K B, *et al.* Effects of chilling injury on the thylakoid membrane of cucumber chloroplasts. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39 (12): 1143–1146.
- [49] Zheng W J, Wang X L, Shen Y Y. A study on the ultrastructure of assimilative organs of some plants in saline habitats. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 1999, 18 (5): 507–512.
- [50] Chaterton N J, Carlson G E, Hungerford W E, *et al.* Effect of tillering and cool nights on photosynthesis and chloroplast starch in pangola. *Crop Sci.*, 1980, 12: 206–208.
- [51] Ben G Y, Shi S B, Han F. Microclimate in alpine meadow ecosystem and the ecophysiological adaptations of plant. *Acta Biologica Plateau Sinica*, 1997, 13: 217–224.
- [52] He R Y. *Plant physiology on low temperature adversity*. Beijing: China Agriculture Press, 1995. 107–141.
- [53] Körner C. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 4–17.
- [54] Larigauderie A, Körner C. Acclimation of leaf dark respiration to temperature in alpine and lowland plant species. *Annals of Botany*, 1995, 76: 245–252.
- [55] Brown R A, Rifsby L, Akin D E. Enclosure mitochondria by chloroplasts. *Plant Physiology*, 1983, 71: 437–439.
- [56] Tang Z S, Dai Q Y, Su X H. Finding on phagic phenomenon of chloroplasts. *Exploration of Nature*, 1993, 4: 22–27.
- [57] Kullman L. The changing face of the alpine world. *Global Change Newsletter*, 2004, 57: 12–14.
- [58] Lu C F, Jian L C, Kuang T Y. Secretory antifreeze proteins produced in suspension culture cells of *Rhodiola algida* var. *tangutica* during cold acclimation. *Prog. Biochem. Biophys.*, 2000, 27 (5): 555–559.

参考文献:

- [1] 卢存福, 简令成, 匡廷云. 高山植物的抗寒抗冻特性. *植物学通报*, 1998, 15 (3): 17–22.
- [2] 魏捷, 余辉, 匡廷云, 等. 青藏高原不同海拔珠芽蓼叶绿体超微结构的比较. *植物生态学报*, 2000, 24 (3): 304–307.
- [3] 王为义, 黄荣福. 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*, 1990, 9: 13–26.
- [9] 杨扬, 孙航. 高山和极地植物功能生态学研究的进展. *云南植物研究*, 2006, 28 (1): 43–53.
- [10] 王为义. 高山植物结构特异性的研究. *高原生物学集刊*, 1985, 4: 19–32.
- [11] 周广泰, 刘凤琴, 吴学明, 等. 青海高山植物解剖特点的研究. *青海师范大学学报 (自然科学版)*, 1992, 4: 45–60.
- [12] 吴学明. 五种高山藏医药用植物茎叶的结构特征研究. *西北植物学报*, 1996, 16 (1): 56–60.
- [13] 何涛, 吴学明, 张改娜, 等. 不同海拔火绒草叶绿体超微结构的比较. *云南植物研究*, 2005, 27 (6): 639–643.
- [14] 贾晓红, 姜罡丞. 海拔梯度对高草叶超微结构的影响. *河南大学学报*, 2002, 3: 74–77.
- [15] 吴学明. 高山植物盘花垂头菊和唐古特乌头光合膜系统的超微结构研究. *西北植物学报*, 1997, 17 (5): 98–102.
- [16] 杜军华, 吴学明, 刁治民, 等. 达坂山蚤缀和裸茎金腰叶绿体超微结构的研究. *西北植物学报*, 2001, 21 (5): 1031–1034.
- [17] 何涛, 吴学明, 张改娜, 等. 几种高山植物叶绿体淀粉粒的变化特征. *武汉植物学研究*, 2005, 23 (6): 545–548.
- [18] 何涛, 吴学明, 张文静, 等. 高山植物叶绿体与线粒体位置相关性研究. *西北植物学报*, 2004, 24 (4): 728–731.
- [19] 陈维培, 张四美. 莲的生态解剖学研究. *生态学报*, 1988, 3 (3): 277–282.
- [22] 王桂芹, 赵岩, 段亚军. 高山红景天解剖学研究. *植物研究*, 2004, 24 (1): 93–96.
- [23] 王勋陵, 王静. *植物形态结构与环境*. 兰州: 兰州大学出版社, 1989. 105–148.
- [40] 何亚平, 刘健全. 青藏高原高山植物麻花苣的传粉生态学研究. *生态学报*, 2004, 24 (2): 215–220.
- [46] 陈燕, 郑小林, 曾富华, 等. 高温干旱下两种冷季型草甸草叶片细胞超微结构的变化. *西北植物学报*, 2003, 23 (2): 304–308.
- [48] 许春晖, 陈志强, 王可玢, 等. 冷害对黄瓜叶绿体类囊体膜的影响. *植物学报*, 1997, 39 (12): 1143–1146.
- [49] 郑文菊, 王勋陵, 沈禹颖. 几种盐地植物同化器官的超微结构研究. *电子显微学报*, 1999, 18 (5): 507–512.
- [51] 贾桂英, 师生波, 韩发. 高寒草甸生态系统微气候和植物的生理生态适应. *高原生物学集刊*, 1997, 13: 217–224.
- [52] 何若韞. *植物低温逆境生理*. 北京: 中国农业出版社, 1995. 107–141.
- [56] 汤泽生, 代庆阳, 苏学辉. 叶绿体吞噬现象的发现. *大自然探索*, 1993, 4: 22–27.
- [58] 卢存福, 简令成, 匡廷云. 低温诱导唐古特红景天细胞分泌抗冻蛋白. *生物化学与生物物理进展*, 2000, 27 (5): 555–559.