

不同生境下十七种藓类植物叶的比较解剖学*

杨武¹, 郭水良^{1,2**}, 方芳¹

(1 浙江师范大学 化学与生命科学学院, 浙江 金华 321004; 2 上海师范大学 生命与环境科学学院, 上海 200234)

摘要: 使用石蜡切片法, 对不同生境下的 17 种藓类植物的叶片进行了解剖观察和比较分析, 结果表明不同种类的藓类植物在中肋导水主细胞的有无、厚壁细胞是否分化、中肋细胞层数及细胞密度、叶片细胞层数、叶表附属物、叶片细胞密度等方面存在显著差异。藓类植物叶的解剖结构具有生态适应意义, 旱生环境下的藓类植物, 叶片细胞胞壁具不同程度的增厚, 有些藓类植物叶片具附属结构, 藓类植物中肋的有无, 反映了对水分吸收和运输方式的不同。例如, 荫湿生环境下的羽枝青藓 *Brachythecium plumosum*, 其中肋细胞胞壁较薄, 无导水主细胞和副细胞的分化, 也没有厚壁细胞分化, 能够在荫湿环境下吸收水分和养分; 钝叶匍灯藓 *Plagiomnium rostratum* 具有与旱生藓类植物相似的中肋结构, 叶片较厚, 中肋具导水主细胞, 中肋背面具厚壁细胞, 这些特点使该种藓类植物能够分布于间隙性干旱胁迫的环境中; 水灰藓 *Hygrohypnum luridum* 叶片纤细柔弱, 仅 1 层细胞, 细胞胞壁薄, 叶表无附属结构, 中肋细胞层数少, 无导水主细胞分化, 也没有厚壁细胞, 这些特点使得水灰藓能够生长在水生环境中; 东亚小金发藓 *Pogonatum inflexum* 和波叶仙鹤藓 *Atrichum undulatum* 的叶腹面覆盖着栉片, 东亚砂藓 *Racomitrium japonicum*、大羽藓 *Thuidium cymbifolium*、福氏藓 *Macromitrium ferriei*、东亚短颈藓 *Diphyscium fulvifolium*、扭口藓 *Barbula unguiculata* 和角齿藓 *Ceratodon purpureus* 的叶片表面有乳头状突起或疣状物, 这些附属结构使它们能够适应于旱生的环境中。

关键词: 藓类植物; 叶片; 解剖结构; 生境

中图分类号: Q 944

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700 (2007) 04-409-09

Comparison of Leaf Structures among Seventeen Moss Species Collected from Different Habitats

Yang Wu¹, Guo Shui-Liang^{1,2**}, FANG Fang¹

(1 College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China;

2 College of Environments and Life Science, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China)

Abstract: The leaf structures of 17 mosses collected from different environmental conditions were transected and compared by means of paraffin wax section. The results showed that species vary much among the features such as the absence or presence of hydrome cells, the differentiation of steroid cells, the numbers of cell layer, the density of the costae, the numbers of laminal cell layer, etc. The leaf anatomical structures of the mosses are of ecological adaptation to their habitats. The mosses under dry conditions often have thickened laminal cell-walls on the surfaces, and some of them have appendiculate structures. The differentiation states of costae indicates the ways they absorb and transport water, and their ability adapting to the dry conditions, which was elucidated by the following examples: *Brachythecium plumosum*, because of its thin cell-walls in the costae and the absence of hydrome, assistant and steroid cells, can absorb water and nutrition under shady and moist conditions; *Plagiomnium rostratum*, though often grows in shady and wet condition, has hydrome and steroid cells, a feature similar to those of xeric mosses, which endows it to grow in the conditions with periodical drought stress

* 基金项目: 浙江省教育厅专项科研项目 (20050293)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: guoshuilang@126.com; Tel: 0579-2282420

收稿日期: 2006-12-18, 2007-04-04 接受发表

作者简介: 杨武 (1982-) 男, 在读硕士, 主要从事藓类植物生理生态研究。

during its life cycle; *Hygrohypnum luridum* is characterized by its slender leaves with only one layer of cells, the thin cell-walls, the absence of filaments on the leaf surface, and the fewer layer cells in the costae, the absence of hydrome and steroid cells. These features make it adaptable to aquatic environments. For *Pogonatum inflexum* and *Atrichum undulatum*, their ventral surfaces covered with lamella, while for *Racomitrium japonicum*, *Thuidium cymbifolium*, *Macromitrium ferrii*, *Diphyscium fulvifolium*, *Barbula unguiculata* and *Ceratodon purpureus*, their leaves are strongly mammillose or papillose. Such appendiculate structures made them adaptable to dry conditions.

Key words: Mosses; Leaves; Anatomical Structures; Habitats

藓类植物的分类主要根据叶的外部形态, 如叶形、叶基、叶耳、叶先端、叶缘、中肋的有无及强弱, 随着分类研究的深入, 这些性状已不能满足进一步分类的需要, 过去所认为的藓类植物的一些细微构造现已被用于建立科属和区分种类的重要特征 (吴鹏程, 1992)。如提灯藓科植物中肋的输导束和坚实细胞束的形态结构、叶缘分化边的有无等特征因属种的不同而有明显差异, 可将它们作为属种间的分类依据 (韩留福, 1999)。因此, 对藓类植物叶片的内部形态结构进行研究可以为藓类植物的分类提供一些资料。

藓类植物由水生向陆生演化的过程, 是以矮小的身躯和广泛的适应性为基础的 (胡人亮, 1987)。叶片作为对环境变化最为敏感的器官 (王勋陵和王静, 1989), 其形态结构能反映环境因子的影响以及植物自身对环境的适应 (李芳兰等, 2006)。因此, 研究藓类植物叶片的解剖结构可以更好的了解藓类植物适应环境的机制, 同时有助于对其生理功能的了解。

对藓类植物叶片进行生态解剖研究, 国内报到不是很多, 绝大部分涉及的是旱生藓类 (王虹等, 1999, 2000; 王虹, 2002; 李高阳等, 2004)。本文对产自我国东部地区不同环境下的 17 种藓类植物进行解剖研究, 也将丰富藓类植物形态解剖学的内容。

1 材料与方法

实验材料为不同生境下的 17 种藓类植物, 材料来源见表 1 (其中生境为材料采集时的生境)。所有凭证标本存于浙江师范大学标本馆 (ZINU)。

将采集来的标本用水浸泡 30 min, 用毛笔轻轻刷洗干净, 放在 FAA 固定液中固定 24 h 并抽气。然后将藓类植物叶片切除下来, 经酒精梯度脱水、二甲苯透明 (至 1/2 二甲苯 + 1/2 酒精时加少许番红使材料着色)、浸蜡、包埋、旋转式切片机切片 (横切, 厚度 8 μm), 再用二甲苯

脱蜡、番红 - 固绿染色、中性树脂封片。Novel 多媒体数码显微镜拍照, DN-3 图像分析系统测量。测量时每个种随机选 5 片叶子, 每片叶子不同横切面重复进行 3 次。

2 观察结果

形态描述参照《中国苔藓志》(高谦, 1994, 1996; 黎兴江, 2000, 2006; 吴鹏程, 2002; 吴鹏程和贾渝, 2004)、《东北藓类植物志》(辽宁省林业土壤研究所, 1977)。

2.1 东亚砂藓 *Racomitrium japonicum* Dozy & Molk. (图 1: 1)

叶阔卵圆形或长卵圆形, 先端急尖, 上部强烈成龙骨状背凸, 略具纵皱, 先端白色透明毛尖短, 具粗齿, 平滑无疣, 有时无毛尖, 叶边全缘, 两侧叶缘背卷; 叶上部细胞圆方形或近方形, 细胞壁波状增厚, 具疣, 中部细胞长方形, 细胞壁波状增厚, 具疣, 基部细胞长形, 壁强烈波状增厚, 疣相对较大, 角细胞分化明显, 短长方形至长方形, 平滑无疣; 中肋单一, 在叶端前消失。

叶片细胞 1 层, 背卷, 具多疣, 疣状物高 1.3 μm ~ 1.7 μm , 叶片先端无分化边缘; 中肋两层, 腹面具 2 ~ 4 个大型导水细胞或导水细胞分化不明显, 导水细胞和下皮细胞胞壁都呈强烈波曲状增厚, 增厚的导水细胞胞壁堆积在腹面成小丘状。

2.2 长蒴紫萼藓 *Grimmia macrotheca* Mitt. (图 1: 2)

叶卵状披针形, 先端具透明白色毛尖; 叶片上部及中部细胞圆方形, 基部中肋两侧细胞长方形具波状增厚, 基部边缘细胞长方形不增厚; 中肋及顶。

叶片细胞 1 ~ 3 层, 多为 2 层, 靠近中肋或与中肋交接处常出现单层细胞, 宽度一般不超过 3 个细胞, 叶表面比较光滑, 叶缘平直或至叶缘 1/2 ~ 3/4 处开始内曲; 中肋 2 ~ 4 层细胞, 腹面具 2 个大型的导水细胞, 为上皮细胞, 下皮细胞近长

表 1 材料来源
Table 1 Source of materials

种名 Species	采集地点 Collecting location	生境 Habitat	凭证标本 Voucher
东亚砂藓 <i>Racomitrium japonicum</i> Dozy & Molk .	浙江金华北山 Mt, Bei, Jinhua, Zhejiang	岩面 Rock surface	杨武 (W . Yang) B001
长蒴紫萼藓 <i>Grimmia macrotheca</i> Mitt .	浙江金华北山 Mt . Bei, Jinhua, Zhejiang	岩面 Rock surface	杨武 (W . Yang) B003
毛尖紫萼藓 <i>Grimmia pilifera</i> P . Beauv .	浙江西天目山 Mt . Tianmu, Zhejiang	岩面 Rock surface	郭水良 (S . L . Guo) T003
福式藓 <i>Macromitrium ferriei</i> Card & Ther .	浙江西天目山 Mt . Tianmu, Zhejiang	岩面 Rock surface	郭水良 (S . L . Guo) T002
东亚高领藓 <i>Glyphomitrium warburgii</i> (Broth .) Card .	江西庐山 Mt . Lushan, Jiangxi	树附生 Epixylophytia	郭水良 (S . L . Guo) L004
波叶仙鹤藓 <i>Atrichum undulatum</i> (Hedw .) P . Beauv .	浙江西天目山 Mt . Tianmu, Zhejiang	土生 Terrestrial	郭水良 (S . L . Guo) T001
东亚小金发藓 <i>Pogonatum inflexum</i> (Hedw .) Sande Lac .	江西庐山 Mt . Lushan, Jiangxi	土生 Terrestrial	郭水良 (S . L . Guo) L005
东亚短颈藓 <i>Diphyscium fulvifolium</i> Mitt .	江西庐山 Mt . Lushan, Jiangxi	岩面薄土 Thin soil layer on rock	郭水良 (S . L . Guo) L003
银叶真藓 <i>Bryum argenteum</i> Hedw .	浙江金华北山 Mt, Bei, Jinhua, Zhejiang	土生 Terrestrial	杨武 (W . Yang) B006
扭口藓 <i>Barbula unguiculata</i> Hedw .	江西庐山 Mt . Lushan, Jiangxi	土生 Terrestrial	郭水良 (S . L . Guo) L001
角齿藓 <i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw .) Brid .	浙江金华北山 Mt, Bei, Jinhua, Zhejiang	土生 Terrestrial	杨武 (W . Yang) B007
大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i> (Dozy . et Molk .) Dozy . et Molk .	浙江金华北山 Mt, Bei, Jinhua, Zhejiang	土生 Terrestrial	杨武 (W . Yang) B005
羊角藓 <i>Herpetineuron toccocae</i> (Sull . et Lesq .) Cardot .	浙江西天目山 Mt . Tianmu, Zhejiang	土生 Terrestrial	郭水良 (S . L . Guo) T004
狭叶白发藓 <i>Leucobryum bowringii</i> Mitt .	江西庐山 Mt . Lushan, Jiangxi	树干基部 Bole base	郭水良 (S . L . Guo) L006
羽枝青藓 <i>Brachythecium plumosum</i> (Hedw .) B . S . G	浙江金华北山 Mt, Bei . Jinhua, Zhejiang	湿润岩面 Wet rock surface	杨武 (W . Yang) B002
钝叶匍灯藓 <i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad .) T . Kop .	江西庐山 Mt . Lushan, Jiangxi	湿润树干基部 Wet bole base	郭水良 (S . L . Guo) L002
水灰藓 <i>Hygrohypnum luridum</i> (Hedw .) Jenn .	浙江金华北山 Mt, Bei, Jinhua, Zhejiang	水沟岩面 Streamlet rock surface	杨武 (W . Yang) B004

方形, 纵向排列, 细胞排列紧密, 中间为小型厚壁细胞, 中肋腹面稍内凹, 背面龙骨状凸起明显。

2.3 波叶仙鹤藓 *Atrichum undulatum* (Hedw .) P . Beauv . (图 1: 3)

叶长舌形, 先端披针形, 背面具斜列棘刺, 叶边波曲状, 具 1~2 列长形细胞构成的分化边, 上部具双齿, 叶缘平直或略微内曲; 叶片中部细胞椭圆形, 基部细胞方形; 中肋单一, 长至叶尖。

叶片细胞 1 层, 细胞椭圆形或圆方形, 细胞壁较薄; 中肋细胞 8~10 层, 中间为 4~5 个大型导水主细胞, 向背面依次为副细胞、厚壁细胞、下皮细胞, 向腹面依次为厚壁细胞、上皮细胞, 上皮细胞圆形, 膨大, 与栉节相连, 腹面栉节 4

~5 列, 高 3~7 个细胞, 栉节顶端细胞半圆形。

2.4 福式藓 *Macromitrium ferriei* Card & Ther . (图 1: 4)

叶线状披针形, 渐尖, 龙骨状背凸, 边缘平直或外曲; 叶上部细胞卵圆形, 基部细胞长方形, 细胞具疣状突起, 基部边缘一系列细胞较大, 形成分化边缘; 中肋单一, 长达叶尖。

叶片细胞 1 层, 细胞方形或卵圆形, 具马蹄形疣, 高度 1.0 μm ~1.6 μm , 胞壁略增厚, 叶片平直或略外曲; 中肋分化不明显, 细胞 3 层, 辐射对称排列成圆形结构, 但有时下皮细胞拉长使中肋形成近似五边形结构; 中肋细胞增厚, 腹面略内凹。

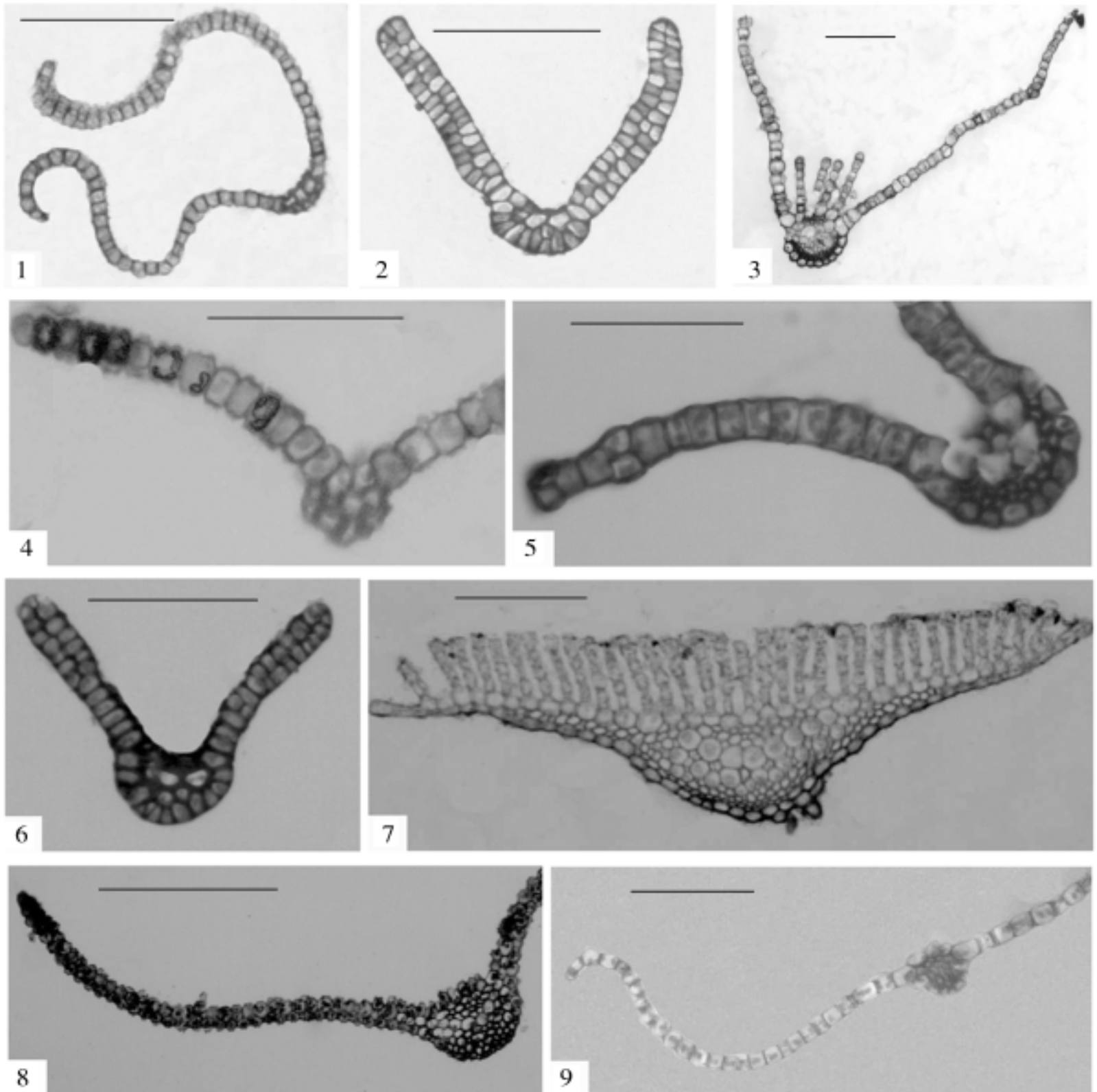


图 1 苔藓叶横切面 1. 东亚砂藓; 2. 长蒴紫萼藓; 3. 波叶仙鹤藓; 4. 福式藓; 5. 东亚高领藓; 6. 毛尖紫萼藓; 7. 东亚小金发藓; 8. 东亚短颈藓; 9. 银叶真藓 (Bar: 1~3, 6, 7, 9 = 100 μm ; 4~5 = 50 μm ; 8 = 500 μm)。

Fig. 1 The transaction of leaf of mosses 1. *Racomitrium japonicum*; 2. *Grimmia macrotheca*; 3. *Atrichum undulatum*; 4. *Macromitrium ferriei*; 5. *Glyphomitrium warburgii*; 6. *Grimmia pilifera*; 7. *Pogonatum inflexum*; 8. *Diphyscium fulvifolium*; 9. *Bryum argenteum* (Bar: 1-3, 6, 7, 9 = 100 μm ; 4-5 = 50 μm ; 8 = 500 μm) .

2.5 东亚高领藓 *Glyphomitrium warburgii* (Broth.) Card. (图 1: 5)

叶片阔披针形，渐成锐尖，叶缘平直，全缘；叶上部细胞短方形，基部细胞长方形；中肋细弱，长至叶尖。

叶片细胞 1 层，偶见 2 层，细胞长方形，平滑，胞壁薄，边缘具 1~2 列细胞构成的 2 层细胞分化边；中肋 3~5 层，腹面内凹，无上皮细胞，凹处为 1 至多个厚壁细胞，具 3~4 个大型导水主细

胞，导水细胞和下皮细胞之间为小型厚壁细胞。

2.6 毛尖紫萼藓 *Grimmia pilifera* P. Beauv. (图 1: 6)

叶片基部卵圆形，向上急剧收缩成披针形，内凹，具龙骨状背凸，叶先端白色透明毛尖粗壮下延，具齿凸，中下部有明显皱褶，叶全缘，背卷；叶上部细胞圆方形，中部细胞近方形，壁波状增厚，基部细胞近方形，其边缘细胞壁薄，不增厚；中肋单一，粗壮至顶。

叶片细胞 1~2 层，靠近中肋处常 1 层；中肋 3 层，腹面 2 个大型的导水细胞，为上皮细胞，细胞壁向外强烈增厚，增厚部分为中肋厚度的 1/5~1/4，上皮细胞和下皮细胞之间为小型的厚壁细胞。

2.7 东亚小金发藓 *Pogonatum inflexum* (Hedw.) Sande Lac. (图 1: 7)

叶片基部椭圆形，内凹，上部卵状披针形，叶缘中部以上具红色锯齿，由 2~3 个细胞组成；叶片上部细胞胞壁略增厚，基部细胞壁薄，透明；中肋红色，较粗，长至叶尖，背面上部具齿。

叶片细胞 1~3 层，靠近中肋部分为 3 层，中间 1 层为厚壁细胞，至 2 层处无厚壁细胞，不着生栉节部分为 1 层细胞；栉节数 30~38，密生于叶片腹面，栉节高 4~6 细胞，侧面看，栉节顶端细胞平截或微内凹，略膨大；中肋 7~9 层细胞，中间大型导水细胞为主细胞，向背面依次为副细胞、背厚壁细胞、下皮细胞，向腹面依次为腹厚壁细胞、上皮细胞。

2.8 东亚短颈藓 *Diphygium fulvifolium* Mitt. (图 1: 8)

叶片长舌形，具短突尖，背突，叶边近于全缘，平直；叶上部细胞卵状方形，厚壁，背腹都具马蹄形疣，基部细胞狭长，平滑，胞壁较薄；中肋单一，强劲及顶。

叶片靠近中肋细胞 3 层，至先端逐渐减为 1 层，细胞圆 5~6 边形，背腹马蹄形疣状突起，高度 1.3 μm ~2.0 μm ；中肋近三角形或梯形，腹面不凸起或中间微凸，细胞 8 层，中间 1 层近圆形的大型细胞，为导水主细胞，无副细胞分化，厚壁细胞分化不明显，上皮细胞稍大，下皮细胞最小，上皮细胞和下皮细胞都具马蹄形疣状突起。

2.9 银叶真藓 *Bryum argenteum* Hedw. (图 1: 9)

叶阔卵形，叶先端具无色透明毛尖，叶缘平展、全缘；叶上部细胞狭菱形，下部细胞长六边形，排列整齐；中肋细，红色，长至叶尖。

叶片细胞 1 层，细胞方形，胞壁稍增厚；中肋圆形，具 5 层细胞，中肋内部细胞无分化，上皮细胞和下皮细胞之间为小型厚壁细胞。

2.10 扭口藓 *Barbula unguiculata* Hedw. (图 2: 1)

叶舌状披针形，先端渐尖，背凸明显，叶边全缘，中下部背卷；叶片中上部细胞圆 4~6 边

形，密被 2~4 个细小马蹄形疣，基部细胞长方形，稀疣；中肋单一，粗壮，长至叶尖。

叶片细胞 1 层，方形，胞壁增厚明显，疣状突起高度为 1.5 μm ~2.4 μm ；中肋 3 层，细胞与叶细胞大小相似，分化不明显，胞壁增厚明显，中央的 2~4 个细胞胞腔稍大，内含物较少。腹面微凹，上下表皮细胞都具马蹄形疣状突起。

2.11 角齿藓 *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (图 2: 2)

叶披针形或卵状披针形，渐尖，龙骨状背凸，叶缘常背卷，上部边缘有不规则细齿；叶中上部细胞圆方形，基部细胞短方形，光滑，壁略增厚；中肋单一，粗壮及顶。

叶片细胞 1 层，平滑，细胞壁增厚，横壁增厚明显；中肋横切面近圆形，由细胞 3 层构成，细胞无明显分化，胞壁增厚，腹面细胞微凸，略具乳头状突起，背面突出明显，无乳头状突起。

2.12 羊角藓 *Herpetineuron toccocae* (Sull. et Lesq.) Cardot. (图 2: 3)

叶阔披针形，先端渐尖，多具横波纹，内凹，背凸明显，叶缘基部平滑，上部具不规则粗齿；叶细胞卵圆形或六边形，厚壁，平滑；中肋单一，几达叶尖，基部较粗，向上渐细呈蛇形弯曲。

叶片细胞 1 层，长方形，排列极紧密，横切面看，表面由于胞壁增厚而呈波浪形；中肋 3~4 层，细胞无分化，略增厚，腹面凸起明显。

2.13 大羽藓 *Thuidium cymbifolium* (Dozy. et Molk.) Dozy. et Molk. (图 2: 4)

叶三角状卵圆形，向上渐狭成披针形，顶端具 6~12 个单列细胞构成的毛尖，叶边背曲，上部具细齿；叶片中部细胞卵圆形，具单个刺状疣；中肋粗壮，中止于叶尖，背面具疣或鳞毛。

叶片细胞 1 层，腹面平滑，背面密被粗大的刺疣或叉状疣或星状疣，疣状凸起高度 1.4 μm ~3.5 μm ，叶片无分化边缘，细胞均匀增厚；中肋 3 层，龙骨状背凸，无导水细胞分化，细胞大小比较一致，细胞壁具增厚。

2.14 狭叶白发藓 *Leucobryum bowringii* Mitt. (图 2: 5)

叶基部长卵圆形，向上成披针形，叶边全缘，平滑，上部内卷成筒状，叶片上部 1~2 行细胞，中部达 10 行，横切面显示，细胞方形，与中肋细

胞相比极小; 中肋扁宽, 由 3~5 层细胞构成, 中央有 1 层四边形绿色细胞, 两侧各有 1~2 层无色细胞, 细胞壁极薄, 1 层时细胞近方形, 为 2 层时, 这 2 层相连接的无色细胞为近 5~6 边形。

2.15 羽枝青藓 *Brachythecium plumosum* (Hedw.) B.S.G. (图 2: 6)

叶长卵状披针形, 向上成长叶尖, 基部稍下延, 叶面具 2 条皱褶, 叶缘平展, 全缘或上部具细齿; 叶片中部细胞狭长形, 基部细胞长方形, 叶片角细胞圆形或方形; 中肋红褐色, 长至叶中部。

叶片 1 层细胞, 细胞方形, 平滑, 胞壁薄;

中肋 4 层细胞, 细胞无分化。

2.16 钝叶匍灯藓 *Plagiomnium rostratum* (Schrad.) T.Kop. (图 2: 7)

叶椭圆形, 先端圆钝, 具小尖, 分化边具 2~4 列细胞, 平滑, 有时具单细胞齿; 叶细胞圆 6 边形; 中肋 1 条, 突出于叶尖成小尖头。

叶片细胞 1 层, 细胞 6 边形, 胞壁稍增厚; 中肋 6 层细胞, 具导水细胞分化, 导水细胞与上皮细胞之间具 1 层细胞, 大小与上皮细胞相似, 胞壁稍增厚, 导水细胞与下皮细胞之间为 2 层小型厚壁细胞。

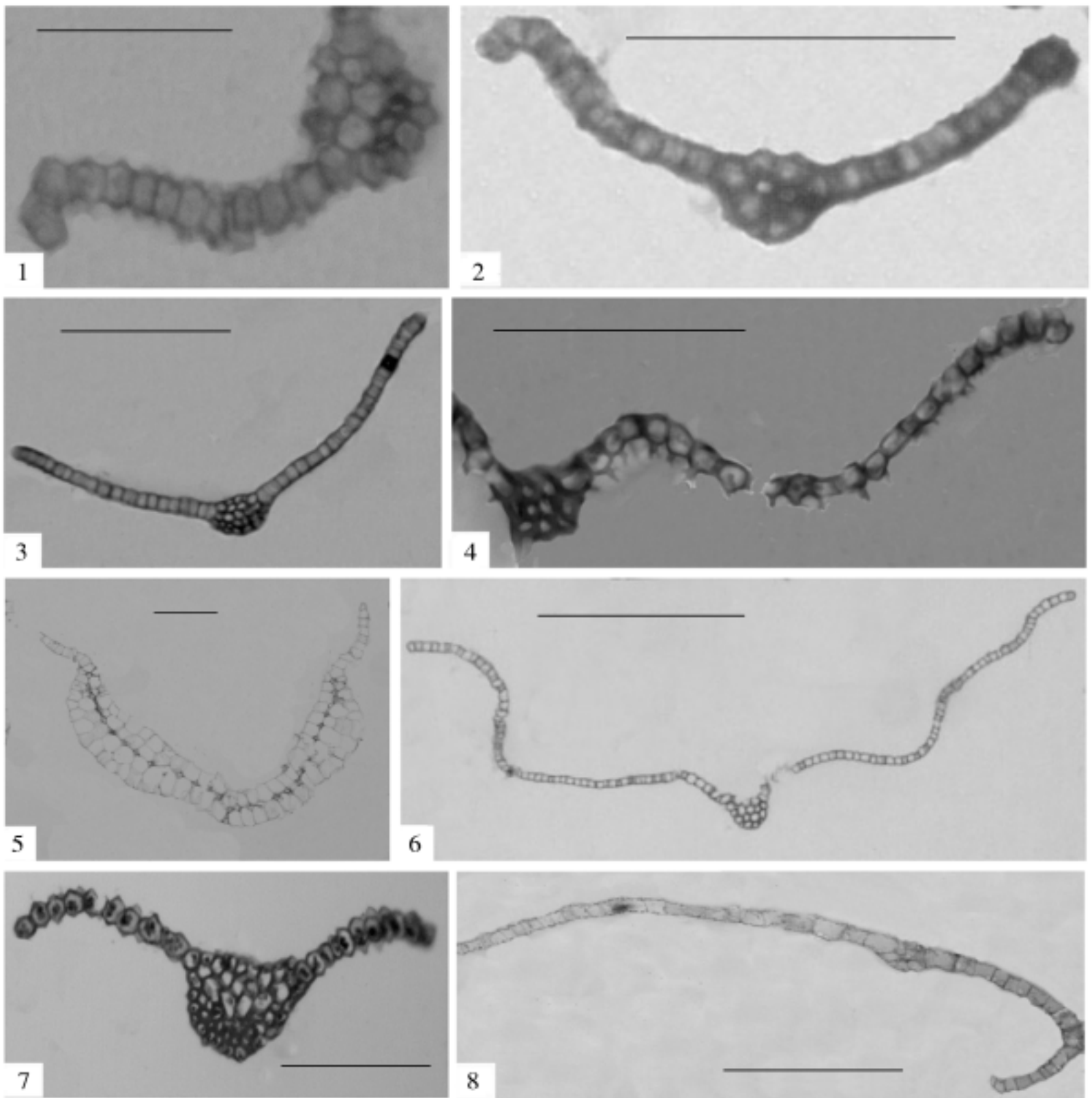


图 2 苔藓叶横切面 1. 扭口藓; 2. 角齿藓; 3. 羊角藓; 4. 大羽藓; 5. 狭叶白发藓; 6. 羽枝青藓;

7. 钝叶匍灯藓; 8. 水灰藓 (Bar: 1, 4, 8 = 50 μm; 2, 3, 5~7 = 100 μm)。

Fig. 2 The transaction of leaf of mosses 1. *Barbula unguiculata*; 2. *Ceratodon pupureus*; 3. *Herpetineuron toxcoae*; 4. *Thuidium cymbifolium*; 5. *Leucobryum bowringii*; 6. *Brychitheciym plumosom*; 7. *Plagiomnium rostratum*; 8. *Hygrohypnum luridum* (Bar: 1, 4, 8 = 50 μm; 2, 3, 5-7 = 100 μm)

2.17 水灰藓 *Hygrohypnum luridum* (Hedw.) Jenn. (图 2: 8)

叶片长卵形, 内凹, 先端圆钝, 叶缘平直, 全缘; 叶中部细胞长菱形, 角细胞长方形; 中肋单一, 达于中部, 有时分叉。

叶片细胞 1 层, 细胞方形, 胞壁薄; 中肋 3 层, 由数个薄壁细胞组成, 无导水主细胞、副细胞及厚壁细胞分化。

3 结论与讨论

3.1 17 种藓类植物叶片解剖特征

观察测量了 17 种藓类植物中肋的一些特征 (表 2)。不同藓类植物的中肋表现出各自的特点, 对中肋厚度和中肋细胞密度进行方差分析, 差异都极显著 ($P < 0.01$)。

17 种藓类植物叶片的解剖结构 (所测数据未包括中肋在内) 也表现出各自的特点 (表 3), 主要差别体现在叶片厚度、细胞密度和叶表附属物、胞壁厚度及细胞形状这些特征上, 叶片厚度和中肋细胞密度方差分析差异都极显著 ($P < 0.01$)。

3.2 藓类植物叶片的分类学意义

植物叶片的形态解剖结构可以作为分类的依据 (孙稚颖等, 2006; 孙同兴等, 2002)。本文所涉及的藓类中, 金发藓科植物的栉节, 狭叶白发藓中肋的绿色细胞, 这些结构都是分类上的重要性状。长蒴紫萼藓、毛尖紫萼藓叶横切相似, 反映了它们

分类学地位的相近。东亚高领藓和福式藓为同科不同属的藓类植物, 叶横切面差别较大, 说明不同科属藓类植物叶横切面的结构差别较大。

3.3 藓类植物叶的解剖结构与环境关系

3.3.1 旱生环境下的解剖结构 旱生环境下的藓类植物, 叶片细胞胞壁均具不同程度的增厚, 增厚的细胞壁不仅可以减少水分的散失, 还可以防止强辐射对叶片细胞内部的细胞器造成损伤。生活在极度干旱的岩面的藓类植物, 如东亚砂藓、长蒴紫萼藓、毛尖紫萼藓和福式藓, 叶片细胞相对较薄, 这可能与其获取养分和水分的条件有关, 水分和养分的缺乏限制了细胞的生长。李高阳等 (2004) 认为叶片横切面细胞密度小, 有助于水分传导, 从而有利于抗旱, 但本文的研究不支持此观点, 原因可能是叶片细胞之间存在另外的导水结构或变化机制, 如胞间连丝和微管变化 (陈志玲等, 2003)。不同种类的藓类植物的叶片表现出多种多样的适应干旱的形态结构, 长蒴紫萼藓和毛尖紫萼藓叶尖具白色毛尖, 白色毛尖可以反射光线降低温度从而减少水分的蒸发 (Schofield, 1985), 金发藓科的 2 种藓类植物叶片腹面具栉片, 东亚砂藓、大羽藓、福式藓、东亚短颈藓、扭口藓叶片具疣状突起, 角齿藓具乳头状突起, 栉片、乳头状和疣状突起不仅可以起到反射光线降低叶片温度、减少水分的蒸发的作用, 同时有利于增加叶片表面的毛细管空间,

表 2 17 种藓类植物的中肋特征

Table 2 Comparison of the costa of leaves among the 17 moss species

种名 Species	中肋厚度 Thickness of costa (μm)	细胞层数 Number of cell layers	导水细胞 Hydrome cell	中肋细胞密度 Cell density of costa (10^3 个/ mm^2)
东亚砂藓 <i>Racomitrium japonicum</i> Dozy & Molk .	20.8 ± 2.9	2 ~ 3	无 Absence	17.4 ± 0.9
长蒴紫萼藓 <i>Grimmia macrotheca</i> Mitt .	40.4 ± 3.4	2 ~ 3	有 Presence	7.7 ± 0.6
毛尖紫萼藓 <i>Grimmia pilifera</i> P . Beauv .	32.0 ± 4.3	3 ~ 4	无 Absence	10.5 ± 0.5
福式藓 <i>Macromitrium ferriei</i> Card & Ther .	22.2 ± 1.8	3	有 Presence	26.9 ± 3.2
东亚高领藓 <i>Glyphomitrium warburgii</i> (Broth .) Card .	33.8 ± 3.7	3 ~ 5	有 Presence	13.1 ± 2.3
波叶仙鹤藓 <i>Atrichum undulatum</i> (Hedw .) P . Beauv .	80.5 ± 7.6	8 ~ 10	有 Presence	11.4 ± 0.8
东亚小金发藓 <i>Pogonatum inflexum</i> (Hedw .) Sande Lac .	81.7 ± 12.4	7 ~ 9	有 Presence	12.8 ± 2.0
东亚短颈藓 <i>Diphyscium fulvifolium</i> Mitt .	142.6 ± 7.2	8	有 Presence	6.6 ± 1.1
银叶真藓 <i>Bryum argenteum</i> Hedw .	37.7 ± 5.1	5	无 Absence	14.3 ± 0.1
扭口藓 <i>Barbula unguiculata</i> Hedw .	28.6 ± 1.5	3	无 Absence	10.9 ± 1.3
角齿藓 <i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw .) Brid .	34.5 ± 4.0	3	无 Absence	10.0 ± 1.1
大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i> (Dozy . et Molk .) Dozy . et Molk .	19.1 ± 2.7	3	无 Absence	14.4 ± 1.9
羊角藓 <i>Herpetineuron tocoae</i> (Sull . et Lesq .) Cardot .	28.1 ± 1.6	3 ~ 4	无 Absence	18.3 ± 1.4
狭叶白发藓 <i>Leucobryum bowringii</i> Mitt .	62.2 ± 12.0	3 ~ 5	有 Presence	3.1 ± 0.6
羽枝青藓 <i>Brachythecium plumosum</i> (Hedw .) B . S . G	14.9 ± 1.3	4	无 Absence	71.7 ± 3.2
钝叶匍灯藓 <i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad .) T . Kop .	58.6 ± 4.6	6	有 Presence	14.5 ± 0.6
水灰藓 <i>Hygrohypnum luridum</i> (Hedw .) Jenn .	7.8 ± 0.5	3	无 Absence	106.5 ± 12.4

表 3 17 种藓类植物的叶片特征

Table 3 The leaf characteristics of leaves among the 17 moss species

种名 Species	叶片厚度 Thickness of leaf (μm)	细胞层数 The numbers of cell layers	细胞密度 Cells density of leaf (10^3 个/ mm^2)	叶片表面附属物 Attachment on surface
东亚砂藓 <i>Racomitrium japonicum</i> Dozy & Molk .	9.7 ± 0.2	1	23.0 ± 0.7	疣 Papillae
长蒴紫萼藓 <i>Grimmia macrotheca</i> Mitt .	24.8 ± 1.3	1~2	9.4 ± 1.7	无 Absence
毛尖紫萼藓 <i>Grimmia pilifera</i> P . Beauv .	15.8 ± 2.5	1~2	10.5 ± 0.5	无 Absence
福式藓 <i>Macromitrium ferriei</i> Card & Ther .	9.6 ± 0.2	1	16.2 ± 1.1	疣 Papillae
东亚高领藓 <i>Glyphomitrium warburgii</i> (Broth .) Card .	12.7 ± 1.0	1	9.5 ± 1.7	无 Absence
波叶仙鹤藓 <i>Atrichum undulatum</i> (Hedw .) P . Beauv .	16.8 ± 0.2	1	4.7 ± 0.3	栉片 Lamellae
东亚小金发藓 <i>Pogonatum inflexum</i> (Hedw .) Sande Lac .	23.6 ± 2.1	2~3	9.0 ± 1.8	栉片 Lamellae
东亚短颈藓 <i>Diphyscium fulvifolium</i> Mitt .	29.1 ± 3.1	2~3	5.5 ± 0.3	疣 Papillae
银叶真藓 <i>Bryum argenteum</i> Hedw .	13.4 ± 0.6	1	5.6 ± 0.2	无 Absence
扭口藓 <i>Barbula unguiculata</i> Hedw .	11.8 ± 0.8	1	9.8 ± 0.8	疣 Papillae
角齿藓 <i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw .) Brid .	13.4 ± 0.5	1	9.8 ± 1.6	乳头 Mamilla
大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i> (Dozy . et Molk .) Dozy . et Molk .	9.3 ± 0.3	1	11.8 ± 1.4	疣 Papillae
羊角藓 <i>Herpetineuron toccoe</i> (Sull . et Lesq .) Cardot .	11.9 ± 0.5	1	16.7 ± 1.5	无 Absence
狭叶白发藓 <i>Leucobryum bowringii</i> Mitt .	14.0 ± 1.5	1	6.2 ± 1.4	无 Absence
羽枝青藓 <i>Brachythecium plumosum</i> (Hedw .) B .S .G	3.8 ± 0.3	1	61.2 ± 1.9	无 Absence
钝叶匍灯藓 <i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad .) T .Kop .	15.0 ± 0.5	1	5.9 ± 0.6	无 Absence
水灰藓 <i>Hygrohypnum luridum</i> (Hedw .) Jenn .	3.9 ± 0.7	1	63.8 ± 1.3	无 Absence

从而有利于水分的吸收 (Schofield, 1985; Cornelissen and Ter, 1989; Proctor, 1984; Crandall and Bozzola, 1991)。除了在植物体外部所形成的毛细管传导系统外, 狭叶白发藓可以在体内形成毛细管系统 (吴鹏程, 1998)。王勋陵和马骥 (1999) 将旱生植物的叶器官结构适应环境所采取的对策分为 4 种类型: 保护型 节约型 忍耐性 强壮型, 并且认为一种植物可能采取多种策略。分析藓类植物的叶片对环境适应, 同种藓类也可能采取多种策略, 如毛尖紫萼藓, 白色毛尖起到保护型作用, 而植物体成垫状丛生则有节约型结构。

藓类植物中肋的类型多样, 不同的类型体现了适应环境的不同方式。旱生环境下藓类植物中肋的表皮细胞均具不同程度的增厚。东亚砂藓、福式藓、角齿藓、大羽藓都没有出现导水主细胞的分化, 推测叶片水分的获得是以外导水为主。而长蒴紫萼藓、毛尖紫萼藓、东亚高领藓、东亚短颈藓、扭口藓中肋都具有导水细胞, 导水细胞能起到水分贮存和传递的作用。长蒴紫萼藓、东亚高领藓还出现了厚壁细胞的分化, 厚壁细胞起到机械支持作用, 还能增加细胞间的阻隔, 减少导水细胞中的水分向空气的扩散, 从而保护植物体免受干旱 (Frahm, 1985)。金发藓科的 2 种藓类植物中肋分化最复杂, 不仅具有导水主细胞和副细胞的分化, 并且腹面和背面都具多层厚壁细胞,

这种结构反映了植物体生长在干旱的环境, 同时也体现了植物体的个体大小特征 (Héban, 1977), 具典型内导水藓类植物的特征。

3.3.2 荫湿生环境下的解剖结构 生活在荫湿环境的羽枝青藓和钝叶匍灯藓, 叶片细胞胞壁较薄, 叶片也较厚。但有研究认为, 荫生环境下的植物叶片较阳生下的薄 (王雁等, 2002), 原因可能是藓类植物叶片多为 1~2 层细胞, 无栅栏组织和海绵组织的分化, 同时水分和养分也容易获取。荫湿环境下的羽枝青藓和钝叶匍灯藓叶表无附属物, 减少了对光的反射损失。长期生活在瀑布边湿润岩面的羽枝青藓, 中肋细胞胞壁较薄, 无导水主细胞和副细胞的分化, 也没有厚壁细胞。而生长在树干基部的钝叶匍灯藓具有与旱生藓类植物相似的中肋结构, 具导水主细胞, 背面具厚壁细胞, 这种结构形成的原因可能是植物体不是长期生活在水分充足环境下, 同样要经历间歇性的干旱胁迫, 体现了形态上的可塑性 (Héban, 1977)。

3.3.3 水生环境下的解剖结构 水生环境下的水灰藓, 叶片纤细柔弱, 仅 1 层细胞。细胞胞壁薄, 使水中的 CO_2 、无机盐和营养物质易于透过细胞进入其内 (初敬华等, 2001; 詹琪芳等, 2006), 叶表无附属结构。中肋细胞层数少, 从而有利于其对有限资源如光和无碳等的利用 (苏睿丽和李伟, 2005)。无导水主细胞分化, 也

没有厚壁细胞, 这种结构与环境中水分及各种无机盐类容易获得有关, 因而输导细胞已退化。此外, 由于水对其本身有支持作用, 因而机械组织不发达 (初敬华等, 2001; 高晨光等, 2000)。

致谢 石蜡切片技术得到吕洪飞教授的指导。

〔参 考 文 献〕

- 王勋陵, 王静, 1989. 植物形态结构与环境 [M]. 兰州: 兰州大学出版社, 105—138
- 辽宁省林业土壤研究所, 1977. 东北藓类植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 1—369
- 吴鹏程, 贾渝, 2004. 中国苔藓志第 8 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 355—356, 368—446
- 吴鹏程, 1998. 苔藓植物生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 35—37, 137—144
- 吴鹏程, 2002. 中国苔藓志第 6 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 167—268
- 胡人亮, 王幼芳, 2005. 中国苔藓志第 7 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1—180
- 胡人亮, 1987. 苔藓植物学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1—436
- 高谦, 1994. 中国苔藓志第 1 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 334—351
- 高谦, 1996. 中国苔藓志第 2 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 171—193
- 黎兴江, 2000. 中国苔藓志第 3 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1—81
- 黎兴江, 2006. 中国苔藓志第 4 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1—263
- Chen ZL (陈志玲), OuYang HM (欧阳浩淼), Liu XL (刘祥林) *et al.* 2003. The role of cortical microtubules in moss protonemal cells during dehydration/prehydration cycle [J]. *Chin J Biotechnol* (生物工程学报), **19** (3): 317—321
- Chu JH (初敬华), Gao CG (高晨光), Zhu QG (朱秋广) *et al.* 2001. A contrast anatomy study of nutrient organs of three types of hydrophyte [J]. *Songliao J (Nat Sci Ed)* (松辽学刊(自然科学版)), **5** (2): 47—49
- Cornelissen JHC, Ter Steege, 1989. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana [J]. *J Trop Ecol*, **5**: 131—150
- Crandall-Stotler BJ, Bozzola JJ, 1991. Ontogeny, structure and function of leaf cell papillae in the moss *Andreaeobryum macrosporum* [J]. *Amer J Bot*, **78** (6, suppl.): 4—5
- Frahm JP, 1985. The ecological significance of the costal anatomy in the genus *Campylopus* [J]. *Abst Bot*, **2** (9, suppl.): 159—169
- Gao CG (高晨光), Chu JH (初敬华), Zhu QG (朱秋广), 2001. Researches on the structure features of the vegetative organs of four types of hydrophytes in Fujian province and their influences on the surrounding environment [J]. *J Tianjin Normal Univ (Natural Science Edition)* (天津师范大学学报(自然科学版)), **21** (4): 56—59
- Han LF (韩留福), 1999. A comparative anatomic study on seven leaves of species of domestic Mniaceae [J]. *J Hebei Normal Univ (Natural Science)* (河北师范大学学报(自然版)), **23** (2): 255—258
- Hébant C, 1977. The Conducting Tissues of Bryophytes [M]. *Lehre: J. Cramer*, 157 + 80Plates
- Li GY (李高阳), Wang L (王丽), Bao WK (包维楷), 2004. Studies on the anatomical structure of leaves in four mosses [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **26** (3): 305—309
- Li FL (李芳兰), Bao WK (包维楷), Liu JH (刘俊华) *et al.* 2006. Eco-anatomical characteristics of *Sophora davidii* leaves along an elevation gradient in upper Minjiang River dry valley [J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **17** (1): 5—10
- Proctor MCF, 1984. Structure and ecological adaptation [A]. In: Dyer AF, Duckett JG (eds.). *The Experimental Biology of Bryophytes* [M]. London: Academic Press, 9—37
- Schofield WB, 1985. Introduction to Bryology [M]. New York: Macmillan Publishing Company, 1—431
- Shan QF (詹琪芳), Wang YF (王幼芳), Li FX (李粉霞) *et al.* 2006. Comparison of stem structures of eight mosses in two habitats [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), **26** (2): 0217—0225
- Su RL (苏睿丽), Li W (李伟), 2005. Advances in research on photosynthesis of submerged macrophytes [J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **22** (suppl.): 128—138
- Su TX (孙同兴), Wu H (吴鸿), Li PT (李秉滔) *et al.* 2002. Leaf anatomy of *Desmos* and *Dasymaschalon* (Annonaceae) from China in relation to taxonomic significance [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **40** (5): 385—395
- Sun ZY (孙稚颖), Zhe XC (张宪春), Cui SM (崔绍梅) *et al.* 2006. Leaf morphology of 29 Chinese and one Thailand species of the Selaginellaceae and its taxonomic significance [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **44** (2): 148—160
- Wang H (王虹), Abdulla Abbas (阿布都拉·阿巴斯), Zhao JC (赵建成), 1999. An anatomical study in three xerophic mosses in Xinjiang [J]. *Arid Zone Res* (干旱区研究), **16** (4): 28—31
- Wang H (王虹), Abdulla Abbas (阿不都拉·阿巴斯), Fan ZT (范兆田) *et al.* 2000. A comparison of structures among four xerophic mosses [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **22** (1): 38—40
- Wang H (王虹), 2002. The study of anatomical structure of stems and leaves in five Grimmiaceae mosses [J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **22** (1): 19—22
- Wu PC (吴鹏程), 1992. Recent advance in bryological research [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **30** (2): 183—192
- Wang XL (王勋陵), Ma J (马骥), 1999. A study on leaf-structure and the diversity of xerophytes ecologyadaptation [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **19** (6): 787—792
- Wang Y (王雁), Su XH (苏雪痕), Peng ZH (彭镇华), 2002. Review of Studies on Plant Shade [J]. *Forest Res* (林业科学研究), **15** (3): 349—355