

从旱生植物叶结构探讨其生态适应的多样性

王勋陵¹, 马 骥²

(1. 兰州大学生物系, 兰州 730000; 2. 中国科学院兰州沙漠研究所, 兰州 730000)

摘要:以西北地区 62 种旱生植物的叶器官为研究对象, 通过切片显微观察、生物学统计及模糊数学分析, 探讨旱生植物生态适应的多样性, 获得如下结果: ①旱生植物依叶肉组成和细胞排列可划分为正常型、双栅型、环栅型、全栅型、不规则型、折迭型和无叶肉型; ②叶肉类型的演化是以正常型与不规则型两条路线呈树枝状发展, 演化较原始的偏向于中生, 演化层次较高的更具适应旱生环境的能力; ③旱生植物的叶肉类型与生活型具有相关性, 与环境具有显著的相关性; ④从模糊数学分析所获树状图看, 叶性状可作为旱生植物分类的重要依据, 将旱生植物的一级分类分为多浆与少浆两类是正确的; ⑤旱生植物适应环境有两大趋势, 即结构性状的趋同性与趋异性; ⑥旱生植物适应环境胁迫有多种对策, 常见有保护型、节约型、忍耐型、强壮型、逃避型等。

关键词:旱生植物; 叶结构; 生态适应; 多样性

A study on leaf-structure and the diversity of xerophytes ecology adaptation

WANG Xun-Ling¹, MA Ji² (1. Department of Biology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; 2. Lanzhou Institute of Desert Research, Academia Sinica, Lanzhou 730000, China)

Abstract: The leaves of 62 xerophytes in northwest China were investigated with structure observation under light microscope, the compute of biology statistics and fuzzy cluster analysis. The diversity of xerophyte's ecological adaptation is discussed. The main experimental results are reported as follows.

(1) Xerophytes may be divided into 7 types: normal, twoside-plisade, ring-palisade, total-palisade, irregular, folding and no-mesophyll in accordance with mesophyll structure and cell arrangement.

(2) The evolution trend of xerophytet leaf structure is bronchial and there are 2 lines-normal and irregular.

(3) There are obvious interrelationships between the leaf-structure and habitat, and between the leaf structure and habits.

(4) According to the bronchial graph of fuzzy cluster analysis, the features of leafstructure might be an important basis, for classification of xerdphytes. It seems proper to divided xerophytes into succulent and less-succulent.

(5) There are 2 tendencies in the xerophytes adaptation to the environments. They are differente or identical in morphological and structure.

(6) Under an adaptation environment stress, xerophytes have varied strategies, such as protecting, thrift, restrain, strong and escape (avoid).

Key words: xerophytes; leaf-structure; ecological adaptation; diversity

文章编号: 1000-0933(1999)06-0787-06 中图分类号: Q944.56 文献标识码: A

Schow 于 1822 年提出旱生植物的名称已有一百多年的历史, 国内外不少学者研究过这类植物的形态

基金项目: 中国科学院兰州沙漠研究所沙坡头开放研究站基金资助

收稿日期: 1997-07-21; 修订日期: 1998-04-01

结构^[1-3]。但大多是以各自有限数量旱生植物形态结构的描述为主,至今未见对较大数量旱生植物结构特征进行数量化整理,并对其类型划分、变化规律、演化趋势、适应对策等重要问题进行系统讨论的报道。为此本文依据叶器官暴露面大,与其他器官相比受环境影响最大,最能反映植物对生态环境适应的特点,拟以62种旱生植物叶结构观察为基础,并参考同一区域内前人所观察的38种旱生植物叶片结构类型的有关资料,共集为百种,通过统计学和模糊数学分析,较为系统地探讨旱生植物生态适应的多样性及演化趋势,为生物的保护、利用提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究地区的环境条件

采集的实验材料主要采自甘肃中部黄土丘陵地带、宁夏腾格里沙漠东南缘、新疆准格尔盆地南缘。个别材料采自陕西北部毛乌苏沙漠边缘。上述地区均属干旱及半干旱区。年均气温4~9℃、最高温度22~37℃、最低温度零下20~25℃、年温差30~50℃、日温差30℃左右。年降雨量100~400mm,且多集中在7~9月份。年蒸发量2000~2500mm,日照为2500~3000h/a。在沙漠地区风沙频繁,5m/s以上的天数全年达200余天。植物生长在沙质、砂砾、盐碱荒漠和黄土基质上,土壤以栗钙土、灰棕荒漠土、棕色荒漠土为主。该地区环境条件的主要特点是气候干燥、温差大、光照充足、多风、土壤贫瘠、土质含盐量高、地下水深且矿化程度高,不利于一般植物的生长。

1.2 材料

100种旱生植物为26科64属(名称、生境、生长型等从略)。

1.3 制片方法

取植物中部茎或枝上叶或同化枝,用FAA固定,石蜡制片,切片厚度8~12μm,番红固绿对染,Olympus BHF显微镜下观察,测量数据为10个视野的平均值。

1.4 数据处理

对100种旱生植物叶片结构类型资料作统计学处理,并分别进行叶结构类型与生长型和生境间的相关性 χ^2 检验。以骆驼蓬等13种旱生植物为运算单位(OTU),筛选12个叶结构及相关的主要性状为原始数据(其中二元性状2个,多态性状4个,其余为数量多态性状),经标准化处理后,采用模糊聚类中的相关系数法^[4]进行模糊数学分析,根据计算结果画出树状图。

2 实验结果

2.1 叶肉结构类型分类

100种旱生植物叶片结构可分为正常、双栅、环栅、全栅、不规则、折迭、无叶肉7种类型,频数见表1合计部分。

2.2 叶肉结构类型与其生活型

100种旱生植物叶肉结构类型与其生活型的比较见表1。

表1 木本与草本植物中叶肉结构类型的比较

Table 1 Comparison of mesophyllous type of plants of different life form

叶肉类型	无叶肉	正常	不规则	双栅	全栅	环栅	折迭	合计
Mesophyll types	No mesophyll	Normal	Irregular	Twoside plisade	Total plisade	Ring plisade	Folding	Total
	11	6	1	9	11	7	0	45
木本	0.24	0.14	0.02	0.20	0.24	0.16	0	100
草本	2	7	6	14	5	11	10	55
频数	0.04	0.12	0.11	0.26	0.09	0.20	0.18	100
	13	13	7	23	16	18	10	100

根据相关性的 χ^2 检验公式:

$$X^2 = \frac{N^2}{\sum a_i \sum b_i} \left\{ \frac{a_1^2}{n_1} + \frac{a_2^2}{n_2} + \dots + \frac{(\sum a_i)^2}{N} \right\}$$

进行计算:

$$\begin{aligned} X_1^2 &= \frac{90^2}{45 \times 45} \left\{ \frac{2^2}{13} + \frac{7^2}{13} + \frac{6^2}{7} + \frac{14^2}{23} + \frac{5^2}{16} + \frac{11^2}{18} - \frac{45^2}{90} \right\} \\ &= 4.000(26.026 - 22.500) \\ &= 14.104 \end{aligned}$$

用此结果查 X^2 值表(自由度 $r=5$), $P=0.01, X^2=15.09; P=0.05, X^2=11.07$ 由此 $0.01 < P < 0.05$ 其结论为旱生植物叶片结构类型与生长型(木本或草本)有相关性。

2.3 叶肉结构类型与生境

100 种旱生植物叶肉结构类型与生境(干旱区与半干旱区)的比较见表 2。

表 2 干旱与半干旱区叶肉结构类型的比较

Table 2 Comparison of mesophyllous type of 100 plants in arid and semiarid

叶肉类型 Mesophyll types	无叶肉 No-mesophyll	正常 Normal	不规则 Irregual	双栅 Twoside-plisade	全栅 Ring-plisade	环栅 Ring-plisade	折迭 Folding	合计 Total
干旱区 Arid	12	1	1	6	10	15	0	45
半干旱区 Semiarid (或广布种)	0.27 1 0.02	0.02 12 0.21	0.02 6 0.11	0.14 17 0.31	0.22 6 0.11	0 3 0.06	0 10 0.18	100 55 100

根据相关性的 X^2 检验公式计算:

$$\begin{aligned} X_2^2 &= \frac{90^2}{45 \times 45} \left\{ \frac{2^2}{13} + \frac{12^2}{13} + \frac{6^2}{7} + \frac{17^2}{23} + \frac{6^2}{16} + \frac{3^2}{18} - \frac{45^2}{90} \right\} \\ &= 4.000(31.843 - 22.500) \\ &= 37.372 \end{aligned}$$

用同上方法查 X^2 值表, $P=0.005, X^2=16.75$, 可知旱生植物叶片结构类型与生境有极显著相关性。

2.4 叶结构性状及编码类型

选取骆驼蓬等 13 种旱生植物, 以叶结构性状为原始数据, 进行模糊数学分析。13 种旱生植物叶结构性状及编号类型见表 3, 种及种的性状数据见表 4。

表 3 13 种旱生植物叶结构性状及编号类型

Table 3 Coding types and lamina structure features of 13 xerophytes

序号 No	性状 Characters	编码类型*序号 Type No.	性状 Characters	编码类型* Type
1	表皮毛 ^①	多 7	贮水组织厚度 ^⑦	数
2	角质膜 ^②	数 8	机械组织发达程度 ^⑧	多
3	气孔位置 ^③	多 9	叶肉类型 ^⑨	多
4	栅栏组织层数 ^④	数 10	叶片厚度 ^⑩	数
5	栅栏组织厚度 ^⑤	数 11	有无结晶或粘液细胞 ^⑪	二
6	海绵组织厚度 ^⑥	数 12	生长型 ^⑫	二

①Epidermal hair, ②Horny layer, ③Stomtic location, ④Palisade cells layer, ⑤Palisade tissue thickness, ⑥Spongy parenchyma thickness, ⑦Water-storing thickness, ⑧Mechanical tissue, ⑨Mesophy types, ⑩Lamina thickness, ⑪Crystal or mucilage, ⑫Life form

*二:二元性状, 多:多态性状, 数:数量多态性状。

经数据处理后建立 13 种旱生植物种间的模糊相似关系:

$$r_{ij} = \frac{\frac{m}{k} (x_{ik} - \bar{x}_i)(x_{jk} - \bar{x}_j)}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_{ik} - \bar{x}_i)^2} \sqrt{\sum_{j=1}^m (x_{jk} - \bar{x}_j)^2}}$$

式中: $i, j=1, 2, 3$ 为种数; $k=1, 2, 3, \dots, m$ 为性状个数。

利用相关系数求得模糊矩阵 R ; 求得模糊矩阵 R 的等价矩阵 $t(R)$ 。用模糊等价矩阵 $t(R)$ 进行分类, 并依据分类结果画出树状图(图 1)。

从图 1 可以看到: 依据叶片结构的主要特征, 沙葱(S_5)、沙拐枣(S_4)、梭梭(S_2)、合头草(S_3)、油蒿(S_{11})及骆驼蓬属(S_{6-9})先后归为一大类; 沙冬青(S_7)、罗布麻(S_{13})、骆驼刺(S_{12})、沙木蓼(S_{10})、中亚

紫苑木(S₉)先后归并为另一大类,其结果正好与多浆与少浆类旱生植物的分类完全吻合^[9]。证明叶结构性状可以作为旱生植物分类的重要依据,将旱生植物的一级分类分为多浆与少浆两类是合适的。

模糊等价矩阵 $t(R)$ 分类

- $\lambda = 1: \{S_1\}\{S_2\}\{S_3\}\{S_4\}\{S_5\}\{S_6\}\{S_7\}\{S_8\}\{S_9\}\{S_{10}\}\{S_{11}\}\{S_{12}\}\{S_{13}\}$
- $\lambda = 0.999807: \{S_{10}S_{12}\}\{S_1\}\{S_2\}\{S_3\}\{S_4\}\{S_5\}\{S_6\}\{S_7\}\{S_8\}\{S_9\}\{S_{11}\}\{S_{13}\}$
- $\lambda = 0.999571: \{S_{10}S_{12}S_{13}\}\{S_1\}\{S_2\}\{S_3\}\{S_4\}\{S_5\}\{S_6\}\{S_7\}\{S_8\}\{S_9\}\{S_{11}\}$
- $\lambda = 0.999470: \{S_1S_{10}S_{12}S_{13}\}\{S_2\}\{S_3\}\{S_4\}\{S_5\}\{S_6\}\{S_7\}\{S_8\}\{S_9\}\{S_{11}\}$
- $\lambda = 0.999441: \{S_1S_{10}S_{12}S_{13}\}\{S_7S_{11}\}\{S_2\}\{S_3\}\{S_4\}\{S_5\}\{S_6\}\{S_8\}\{S_9\}$
- $\lambda = 0.997584: \{S_1S_{10}S_{12}S_{13}\}\{S_7S_{11}\}\{S_6\}\{S_8\}\{S_2\}\{S_3\}\{S_4\}\{S_5\}\{S_9\}$
- $\lambda = 0.997449: \{S_1S_{10}S_{12}S_{13}\}\{S_6S_7S_8S_{11}\}\{S_2\}\{S_3\}\{S_4\}\{S_5\}\{S_9\}$
- $\lambda = 0.994502: \{S_1S_{10}S_{12}S_{13}\}\{S_3S_6S_7S_8S_{11}\}\{S_2\}\{S_4\}\{S_5\}\{S_9\}$
- $\lambda = 0.991500: \{S_1S_{10}S_{12}S_{13}\}\{S_3S_6S_7S_8S_{11}\}\{S_2S_4\}\{S_5\}\{S_9\}$
- $\lambda = 0.983286: \{S_1S_{10}S_{12}S_{13}\}\{S_3S_6S_7S_8S_{11}\}\{S_2S_4S_5\}\{S_9\}$
- $\lambda = 0.982225: \{S_1S_9S_{10}S_{12}S_{13}\}\{S_3S_6S_7S_8S_{11}\}\{S_2S_4S_5\}$
- $\lambda = 0.949372: \{S_1S_9S_{10}S_{12}S_{13}\}\{S_2S_3S_4S_5S_6S_7S_8S_{11}\}$
- $\lambda = 0.926941: \{S_1S_2S_3S_4S_5S_6S_7S_8S_9S_{10}S_{11}S_{12}S_{13}\}$

表 4 13 种旱生植物名称及叶结构性状数据

Table 4 Date of lamina structure features of 13 xerophytes

沙冬青 ^①	2	15.0	2	15	339.9	0	0	2	1	457.6	0	0
梭梭 ^②	0	3.5	1	1	32.3	0	375.0	0	2	758.2	1	0
含头草 ^③	0	3.5	2	2.5	227.7	0	208.4	0	2	389.9	1	0
沙拐枣 ^④	0	3.5	1	2	50.6	0	383.4	0	2	1091.6	1	0
沙葱 ^⑤	0	6.2	1	1	203.0	0	1317.7	0	2	1841.5	0	1
骆驼蒿 ^⑥	1	5.2	0	3.5	261.4	0	271.4	1	2	580.8	1	1
骆驼蓬 ^⑦	0	4.8	0	3.0	387.5	0	319.2	0	2	756.6	1	1
多裂骆驼蓬 ^⑧	0	4.6	0	3.0	254.3	0	328.9	0	2	621.3	1	1
中亚紫苑木 ^⑨	0	3.0	1	2.5	281.9	72.6	0	1	0	354.2	0	0
沙木蓼 ^⑩	0	5.4	0	4.5	319.0	0	0	2	1	462.0	1	0
泊蒿 ^⑪	0	6.3	1	2.5	161.7	0	121.3	0	2	301.0	1	0
骆驼刺 ^⑫	0	2.4	1	4.5	267.3	0	0	2	0	373.4	1	1
罗布麻 ^⑬	1	5.3	1	4	206.8	0	0	2	1	316.8	1	1

① *Ammopiptanthus mongolicus*, ② *Haloxylon ammodendron*, ③ *Sympegma regelii*, ④ *Calligonum mongolicum*, ⑤ *Allium mongolicum*, ⑥ *Peganum nigellastrum*, ⑦ *P. harmala*, ⑧ *P. multisectum*, ⑨ *Asterolamium centralasiaticum*, ⑩ *Atraphaxis ordosica*, ⑪ *Artemisia ordosica*, ⑫ *Alhagi pseudoalhagi*, ⑬ *Apocynum hendersonii*

3 讨论

3.1 关于旱生植物的分类

早在 1822 年 Schow 就提出了“旱生植物(xerophyte)”,其后很长一段时间未对其作进一步分类。1950 年谢尼阔夫依叶含水量分为多浆与少浆两类。阿略兴于 1957 年进一步分为肉质、硬叶、薄叶、假旱生植物 4

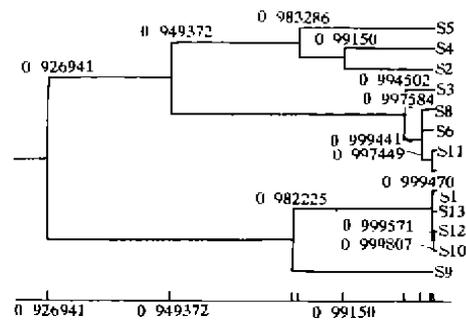


图 1 13 种旱生植物叶片结构树状图

Fig. 1 The bronchial graph on the leaf-structure of 13 xerophytes by fuzzy cluster analysis

类。王勋陵等^[1]分为肉茎(包括常态和变态两亚类)、多浆、薄叶、卷叶、硬叶五类。若以整体叶分类就应将肉茎类改为变态叶类。

另外,依叶肉结构也可进行分类,王耀芝、王勋陵等^[2]首次依据叶肉组织与细胞排列划分为:退化型、全栅型、环栅型、不规则型、禾草型,并编制了一张检索表。后来李超军等^[3]在此基础上将禾草型去掉增加了C₄型,将双栅型改为对称型,这一改动值得商榷,显然C₄型包括不了禾草型中的C₃植物;对称型中维管束本身就不对称,实际上是指双栅型。况且以上两项改动也都没有体现叶肉结构为依据的统一指标。

当然,王耀芝等人分类中的“退化型”、“禾草型”名称也没有反映叶肉结构的指标依据。鉴于退化型的叶肉实为膜质状,不能进行同化作用,故直接改为“无叶肉型”。禾草型的叶肉是具峰、谷、腰、环的折迭状叶肉,可称为“折迭叶肉型”或简称“折迭型”。

3.2 旱生植物叶肉结构的演化趋势

有关叶肉类型的演化趋势,李超军等提出正常型→对称型→环栅型→C₄型。这是一种单途径的线性演化关系,似乎与旱生植物生态适应的多样性不相吻合。实际上制约植物的生态因子很多,在各因子的交互影响下,演化关系应当是一种树枝状的发展图式。

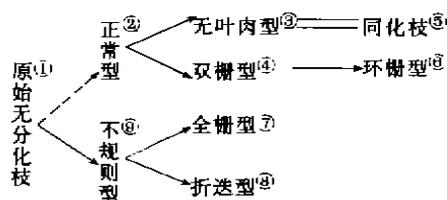


图2 旱生植物叶肉结构可能的演化趋势

Fig. 2 The evolution trend of xerophytes leaf-structure
①Primitive ②Normal ③No-mesophyll ④Two-side palisade
⑤Assimilation shoot ⑥Ring palisade ⑦Irregular ⑧Total-palisade, irregular ⑨Folding

这一演化图式与遗传因子和环境因子的影响变化关系十分密切。在正常型一支始终有栅栏组织与海绵组织的明显分化;而不规则型一支则始终没有这种分化。这两条路线的分出,遗传因子起了主导作用,而每支的继续发展反映了从中生向旱生适应的变化。总之,不同种类的植物叶结构在遗传基因和环境因子扰动的共同作用下,呈现一定的梯度变化。如果在中生植物(mesophytes)与典型的旱生植物(xerophytes)之间作一条轴线,就会发现植物在轴线上的变化是连续的,旱生植物偏向于M点,而“超旱生植物”则非常接近于X点。以任何依据对旱生植物进行分类都可以找到一些过渡类型。

3.3 旱生植物叶结构适应对策的多样性

植物性状是由遗传因子和环境因子共同作用形成的。即遗传的多样性决定了植物的多样性,环境的多样性又深刻地影响着植物的多样性。例如影响旱生植物的环境因子除了水胁迫之外,还有强光、热辐射、盐碱胁迫,以及地表基质流动等等。加之各因子的不同组合的影响,使其多样性更为丰富。再加上遗传因子与环境因子的不同组合,植物适应干旱环境的“对策”也必然是多种多样的,反映在叶器官结构上也不例外。

由于遗传因子与环境因子的共同作用,在旱生植物结构的适应性上出现了两种演化趋势,即趋同性和趋异性。趋同性表现在一些不同生境和不同科属的植物在对待干旱胁迫的对策上,采用了相同或相近的适应方式。如生长在沙质荒漠中的梭梭(*Haloxylon ammodendron* 藜科)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum* 藜科)与生长在黄土山坡的麻黄(*Ephedra* spp. 裸子植物)、石刁柏(*Asparagus officinalis* 百合科)都采用了叶片退化,以茎枝进行光合作用的适应方式。而趋异性则表现在生长在相同环境中,亲缘关系相近(如同科、同属)的植物,各自采取了不同的适应方式。例如共同生长在沙质荒漠中的藜科植物在叶肉类型上,沙蓬为双栅型,刺蓬为环栅型,梭梭为无叶肉型等。而且它们在角质膜厚度、气孔数量、分布、结构以及表面积与体积比等诸多方面也存在不少差异。

就植物利用叶器官结构适应环境所采取的对策而言,也是多种多样的,例如:①保护型,植物以有利于减少水分过度蒸腾、阳光强烈照射来适应环境。如沙枣以鳞片,刺果藜以长毛来反射阳光和阻止水分丧失^[7,8];沙冬青等以特别厚的角质膜来保护叶表面,其厚度可达15 μ m,而中生的小叶杨仅为2.4~2.6 μ m^[9];沙蓬、小叶锦鸡儿、苦马豆等以气孔器下陷来抑制叶的水分蒸腾^[11]。此外,还可采取结构与生理共同作用的保护对策,如气孔器的适时关闭,禾草类以卷叶来减少水分过度散失等。②节约型,这是以最大

限度减少植物暴露面积,从而减少对辐射的直接接触和水分的蒸腾,保存有限水分并加以充分利用的方式。如表面积与体积比很小,栅栏组织与海绵组织比很大^[2]。无叶肉型、环栅型多为这种适应方式。例如霸王(*Zygophyllum xanthoxylon*) (环栅型)表/体比(即单位体积所具的表面积)为3.13,而中生植物二白杨则为10.55^[3]。③忍耐型,通过叶肉细胞大量贮存水分和特有内含物以提高保水力来对抗干旱胁迫。如盐生草(*Halogeton glomeratus*)油蒿、白刺、骆驼蓬等有发达的贮水组织可占叶片厚度的70%左右^[5]。花棒、矾松等含粘液、罗布麻、沙木蓼等含胶状物质,可提高渗透压,增强保水力^[12]。④强壮型,植物依靠其他器官的支持和叶肉同化组织的发达(如多层栅栏组织),以降低蒸腾强度,提高光合效率达到自身强壮来抵抗不良环境因子的胁迫。例如骆驼刺根深可达15m,扩展范围62.3m²,可充分利用深层土壤水。而且叶肉栅栏组织细胞为4~6层^[4]。再如沙柳叶肉属全栅型,有较充分的同化产物来完善各器官的功能,适应不良生态环境。⑤逃避型,例如植物在最干旱时期脱叶,处于假死状态,在条件适宜时再长新叶。陈庆诚等报道生长在甘肃河西砾质荒漠上的泡泡刺(*Nitraria spirocarpa*)在夏季极端干旱时落叶,秋天好转时又恢复常态^[12]。当然生长在荒漠中的短命植物更是如此,如一些春季生长的郁金香属(*Tulipa*)植物利用溶化的雪水在1~2个月甚至几周内完成整个生活周期。道本迈尔于1959年将这类1年生植物也归于旱生植物类型中^[3]。

植物对于干旱环境采取了上述种种适应对策,但并非每种植物都采用其中一种对策,而是有不少植物同时采用多种对策。如沙冬青既有阻止水分过度蒸腾的厚角质膜和下陷型气孔,又有栅栏组织发达的强壮型结构,还有能提高保水的特殊内含物。骆驼刺有深根系和强大的同化组织,在水条件好时可以尽力耗水,增强同化作用,同时有部分叶变成刺状以及下陷气孔等特征,在缺水时靠有限水也能正常生活。由此可见,自然界的事是十分复杂的,对每一种具体植物要做具体的分析。

参考文献

- [1] Shield L. M. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.*, 1950, 16: 399~447.
- [2] Metcalfe C. R. and Chalk I. *Anatomy of the dicotyledones*, ed. Clarendon press, Oxford, 1982, Vol. 1. ard.
- [3] 王勖陵,王 静. 植物形态结构与环境. 兰州:兰州大学出版社,1989.
- [4] 王 凡. 模糊数学与工程科学. 哈尔滨:船舶工程学院出版社,1988. 96~98.
- [5] 王耀芝,王勖陵,李 蔚. 荒漠化草原常见植物叶内部结构的观察. 兰州大学学报,1983,19(3):87~96.
- [6] 李超军,等. 宁夏盐池县草原常见植物同化枝解剖结构观察. 西北植物学报,1989,19(3):191~196.
- [7] Fahn A. Some anatomical adaptation of desert plant. *Phytomorphology*, 1964, 14:93~102.
- [8] Johnosn H B. Plant pubescence; an ecological perspective. *Bot. Rev.* 1975, 41, 233~258.
- [9] 赵翠仙,黄子琛. 腾格里沙漠主要旱生植物旱性结构的初步研究. 植物学报,1981,23(4):278~283.
- [10] 刘家琼. 我国荒漠不同生态型植物的旱生结构. 植物生态与地植物丛刊, 1982, 6(4): 314~319.
- [11] 李正理,李荣敷. 我国甘肃九种旱生植物同化枝的解剖观察. 植物学报, 1981, 23(23): 181~185.
- [12] 陈庆诚,孙仰文,张国梁. 疏勒河中下游植物群落优势种生态-结构特性的初步研究. 兰州大学学报,1961,(2):61~69.