



论文

青藏高原高寒草地和内蒙古高原温带草地 主要双子叶植物叶片解剖特征的比较研究

马建静^{①②}, 吉成均^{①*}, 韩梅^①, 张婷芳^③, 闫雪东^③, 胡东^③, 曾辉^{①②}, 贺金生^{①④}

① 北京大学城市与环境学院生态学系, 地表过程与模拟教育部重点实验室, 北京 100871;

② 北京大学深圳研究生院, 深圳 518055;

③ 首都师范大学生命科学院, 北京 100037;

④ 中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810008

* 联系人, E-mail: jici@pku.edu.cn

收稿日期: 2011-06-20; 接受日期: 2011-10-13

国家自然科学基金创新研究群体项目(批准号: 31021001)与中国科学院重要方向性项目(批准号: KSCX2-YW-Z-0806)资助

摘要 青藏高原高寒草地和内蒙古高原温带草地同属中国地带性的草地类型. 然而, 主导它们的环境因子有所不同. 前者主要受生长季低温的影响, 后者主要受干旱的影响. 发育在这两类草地上的植物, 在解剖特征上有何共性和差异, 目前少有报道, 但却是理解植物适应环境的关键所在. 本文通过对青藏高原高寒草地和内蒙古高原温带草地71个样地65种双子叶植物叶片解剖特征的研究, 对比分析了不同科、属及不同生活型植物叶片对干旱环境以及高寒环境的适应特征, 探讨了叶片总厚度、上表皮和下表皮厚度、叶肉组织厚度、叶肉细胞密度、叶肉细胞表面积和体积等多个解剖特征之间的关系以及气候因子(生长季温度、降水)对它们的影响. 结果表明: (1) 总体上看, 青藏高原与内蒙古高原草地植物的叶片解剖特征存在显著差异, 除叶肉细胞密度外, 青藏高原高寒草地植物的叶片各组成部分厚度、叶肉细胞表面积和体积均大于内蒙古高原温带草地植物; (2) 同一科属植物的叶片解剖特征在两地存在显著差异, 并显示出与所有物种总体分析一致的规律; (3) 在调查范围内, 两地草本植物除叶肉细胞密度外, 叶片各组成部分厚度以及叶肉细胞表面积、体积均显著大于木本植物; (4) 叶片的各解剖指标间存在显著的协同变化: 叶片总厚度, 上、下表皮厚度, 叶肉细胞厚度, 叶肉细胞表面积和体积之间均呈显著正相关, 而叶肉细胞密度与这些指标显著负相关; (5) 总体上看, 青藏高原和内蒙古高原草地植物叶片的解剖特征与生长季温度的关系比与生长季降水密切. 因此, 尽管青藏高原高寒草地和内蒙古高原温带草地在外貌上有趋同性, 但叶片解剖结构有着显著差异, 这可能是由于植物对环境的适应进化及(或)环境的筛选作用共同作用的结果.

关键词青藏高原
内蒙古高原
草甸
草原
叶片解剖特征
双子叶植物世界上草地主要分布在各大陆干旱或低温的环境中, 这两种环境都限制了树木的生长^[1]. 中国草地占国土面积的 40%, 主要包括内蒙古高原的温带草地、青藏高原的高寒草地和新疆的山地草地^[2]. 内蒙

古高原温带草地地处欧亚大陆干旱、半干旱地区,是中国北方温带草地的主体,受典型的温带大陆季风气候影响,环境干旱、生长季温度较高,植物的生长主要受到降水的限制^[3];而青藏高原高寒草地海拔高并受西南季风控制,环境相对湿润,但生长季温度较低,低温是限制其植物生长的主要因子^[4,5].本研究针对的问题是:以干旱为主导因素的内蒙古高原温带草地和以低温为主导的青藏高原高寒草地,它们的优势植物在叶片解剖特征上有哪些不同?

有关低温、干旱、光照、海拔等环境因子对叶片形态解剖特征的影响以及叶片通过形态结构的改变而响应环境的报道已经很多^[6-9],发现了一些主要规律,如叶面积缩小、上下表皮厚度、栅栏组织和海绵组织厚度及叶总厚度增加等都是低温环境的筛选结果^[9];叶肉栅栏组织细胞层数增加而体积减小、海绵组织层数和体积减少、细胞间隙减小等变化是水分短缺的筛选^[10];叶片小而厚,表皮角质膜和毛被等附属物发达,表皮细胞层数多且体积减小,有下皮层,叶肉栅栏组织发达及海绵组织排列紧密等特征是强光生境的筛选结果^[11-13].但这些研究大多从少数几个地点采样,研究对象也只限于少数几个物种^[14,15].由于植物本身的遗传特征对其解剖特征影响很大,并且叶片解剖特征随生境变化的差异相当显著,有限的采样点及样本量难以归纳出具有普适意义的规律^[16,17].特别是在区域尺度上,植物叶片经历青藏高原这样生理干旱、昼夜温差极大的环境筛选后的解剖结构如何尚不清楚.

植物叶片的形态结构特征是由植物的生长发育状况、植物的遗传特征和环境因素等多因素共同决定的^[18].在大尺度研究中往往包含了较多的植物种类,各物种的种间遗传特征存在着较大的差异,对环境中各种生态因子的敏感程度不同,造成不同类群或不同功能型的植物对环境的响应可能存在差异,导致大尺度上叶解剖特征与环境因子之间的关系往往不显著^[19,20],因而有必要对不同科属和生活型的植物进行比较分析.

本文利用常规石蜡切片,历时6年(2002~2007)对中国内蒙古高原温带草地、青藏高原高寒草地共71个样地中的65种双子叶植物的叶片进行了研究,在区域尺度上对内蒙古高原干旱环境以及青藏高原高寒环境下不同科、属及生活型植物叶片的解剖特征进行比较,并分析了叶片解剖特征之间及其与环境

因子(生长季温度、降水)的关系.另外,单子叶与双子叶植物的叶片在形态结构上有着根本的区别,如单子叶植物多是等面叶、叶支脉末梢封闭且无自由支脉末梢、气孔保卫细胞多成行排列;而双子叶植物多是异面叶、叶支脉末梢多不封闭且有自由支脉末梢、气孔保卫细胞多散生排列^[21].结构是功能的基础,叶片结构的差异必然导致其对环境因子的响应及适应机制有所不同^[22],因此有必要对单子叶和双子叶植物的叶片解剖特征分别进行探讨.针对单子叶植物叶片解剖特征的相关研究,将另文报道.

1 研究地区与方法

1.1 研究区域概况

研究对象为内蒙古高原温带草地(107.26°~120.06°E, 38.41°~49.51°N)和青藏高原高寒草地(80.25°~102.89°E, 28.19°~35.44°N)的双子叶植物,研究区域包括内蒙古、宁夏、甘肃、青海、西藏5个省区.内蒙古高原温带草地受典型温带大陆季风气候影响,冬季寒冷而漫长,夏季相对温暖而干旱,温度从西南向东北呈现递减的趋势,降水从西南向东北却呈现递增的趋势^[23].研究区域海拔为588~1458 m,生长季降雨146~316 mm,生长季均温14.8~20.4°C.青藏高原平均海拔4000 m以上,属中国大陆地势最高的一级台阶,太阳辐射量0.586~0.795 MJ cm⁻² a⁻¹,是中国太阳总辐射值最高的地区.其地形复杂,海拔变化大,地面气温区域差异显著;温度较低且季节差异明显,降水主要受西南季风控制,自东南向西北方向逐渐减少,降水的季节分配极不均匀,雨季和旱季差异明显^[24].研究区域海拔2996~5249 m,生长季降雨85~383 mm,生长季均温-1.0~13.5°C(表1).

表1 研究区域描述

	青藏高原	内蒙古高原
样地数目(数)	49	22
物种数目(种)	48	28
海拔(m)	4239(2996~5249)	1066(588~1458)
年降雨(mm)	382(110~624)	332(202~427)
生长季降雨(mm)	263(85~383)	251(146~316)
年均温(°C)	-1.3(-9.7~6.8)	2.2(-2.5~7.9)
生长季均温(°C)	7.3(-1.0~13.5)	17.0(14.8~20.4)
最暖月均温(°C)	9.5(1.4~14.6)	20.1(18.4~22.9)
最冷月均温(°C)	-13.1(-21.6~-2.5)	-18.0(-25.9~-9.2)

1.2 研究方法

(1) 野外调查与采样. 于2002~2005年, 在研究区域选取有代表性的人为干扰、小地形和小气候影响较小的群落类型作为样地, 总计71个(采样点见图1). 在每个样地设置1个10 m×10 m大样方, 在大样方四角及中心部位各设置1个1 m×1 m小样方, 共计5个. 对每个小样方内分布较广且具有比较意义的一些建群种或优势种双子叶植物进行取样, 共包括65种双子叶植物, 每种植物选取3~5株成熟植株, 并对发育程度相近、位置相同的成熟健康叶片进行采集和测量, 记录各采集地点的海拔高度、经纬度和样地信息. 采集的叶片在野外立即用 FAA 固定液(福尔马林-冰醋酸-酒精)固定.

(2) 叶片制备方法与测量指标. 每片叶片用单面刀片切取3个小片用于石蜡切片, 对于较宽的叶子, 在距叶尖1/3处切取3块0.5 cm×0.5 cm的小片(主脉及两侧的叶片各一块); 对于较窄的叶片, 在距叶

尖约1/3长处沿叶片长轴连续切取3块近方形的小片. 选取切好的叶片小片经系列酒精脱水、二甲苯透明、石蜡包埋、Leica2135 轮状切片机切片、常规番红固绿染色, 然后利用 Motic-B5 显微镜结合 Motic 显微成像系统观察叶片解剖特征, 并照相, 然后利用系统自带测量工具进行各指标的测定.

叶解剖特征的测量指标主要包括: 叶片的上、下表皮厚度, 叶肉组织厚度, 叶片厚度, 叶肉细胞密度, 叶肉(或栅栏、海绵组织)细胞的长度和宽度等指标(图2), 并根据叶肉细胞的长度和宽度, 利用公式^[19]计算出细胞的表面积和体积:

$$CSA = \pi \cdot CW(2CL + CW)/2,$$

$$CV = \pi \cdot (CW/2)^2 \cdot CL(0.38 + 0.117CL/CW),$$

式中, CSA 为叶肉细胞表面积, CW 为叶肉细胞宽度; CL 为叶肉细胞长度; CV 为叶肉细胞体积.

(3) 气候数据来源及气候指标. 对全国670个标准气象台站1970~1999年间每月平均温度和降水数

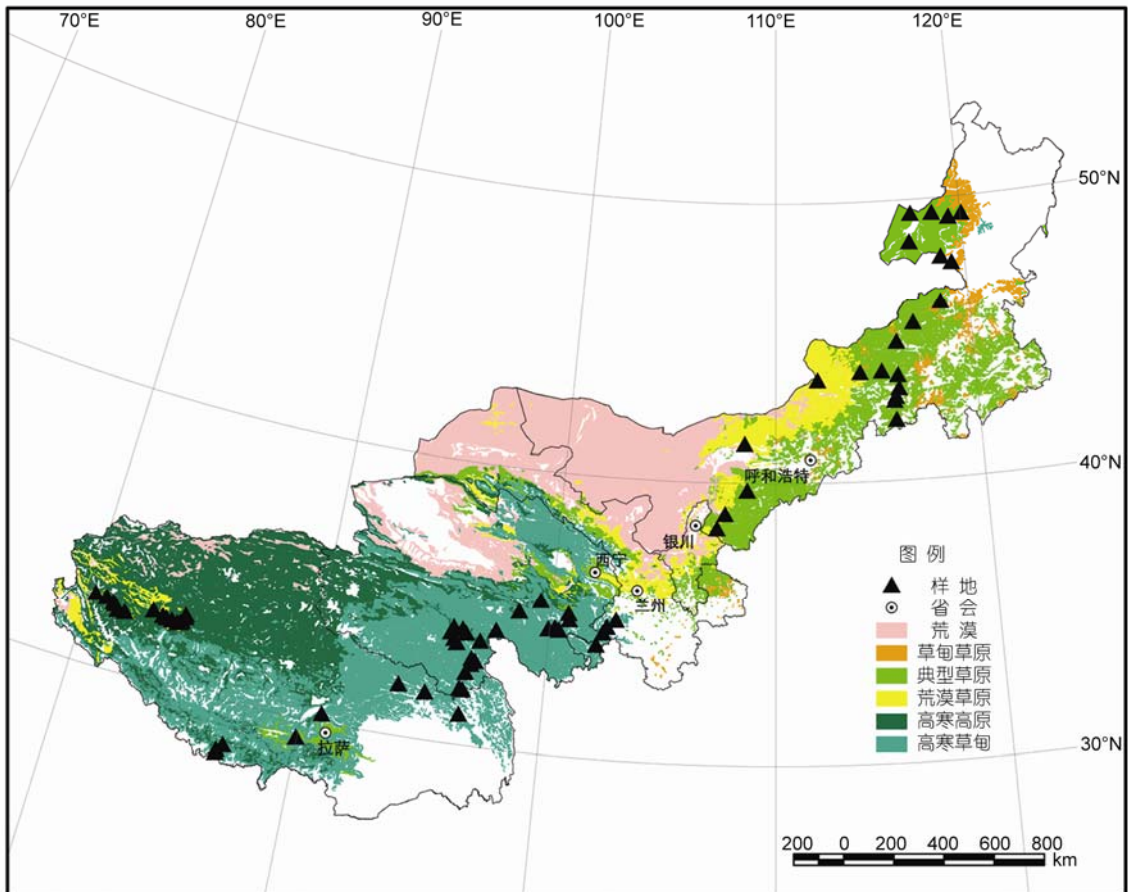


图1 采样点植被图

据进行克里格插值分析, 该数据来自于世界气候数据网站(<http://www.worldclim.org>), 然后根据样地的经纬度从插值结果中提取样地的每月平均温度和降水数据, 以 30 年的平均值作为样地的温度和降水数据^[25]. 根据以往本实验室的研究^[26,27], 使用对植物生态属性最有解释力的 2 个气候指标, 即生长季温度和生长季降水.

(4) 数据分析. 统计分析全部利用 SPSS16.0 软件完成, 不同地区、不同生活型及主要属植物叶片解剖特征的差异比较采用 One-way ANOVA 进行分析; 采用 Pearson 相关分析检验叶片各解剖特征之间的相关性; 环境因子对双子叶植物叶片解剖特征的影响

采用线性回归进行分析. 同时对叶片解剖属性用主成分分析(PCA)进行了多元分析, 并对 PCA 载荷量较大的第一轴(解释率为 68.0%)和环境进行分析, 目的是找出哪些环境因素决定了 PCA 第一轴的变异.

2 实验结果

2.1 样地双子叶植物及叶片解剖特征概述

在 71 个样地共采集双子叶植物 65 种, 隶属于 20 个科, 其中豆科(Fabaceae)、菊科(Asteraceae)、蔷薇科(Rosaceae)、杨柳科(Salicaceae)以及蓼科(Polygonaceae)排在前 5 位(表 2), 其物种所占比例分别为 26.2%,

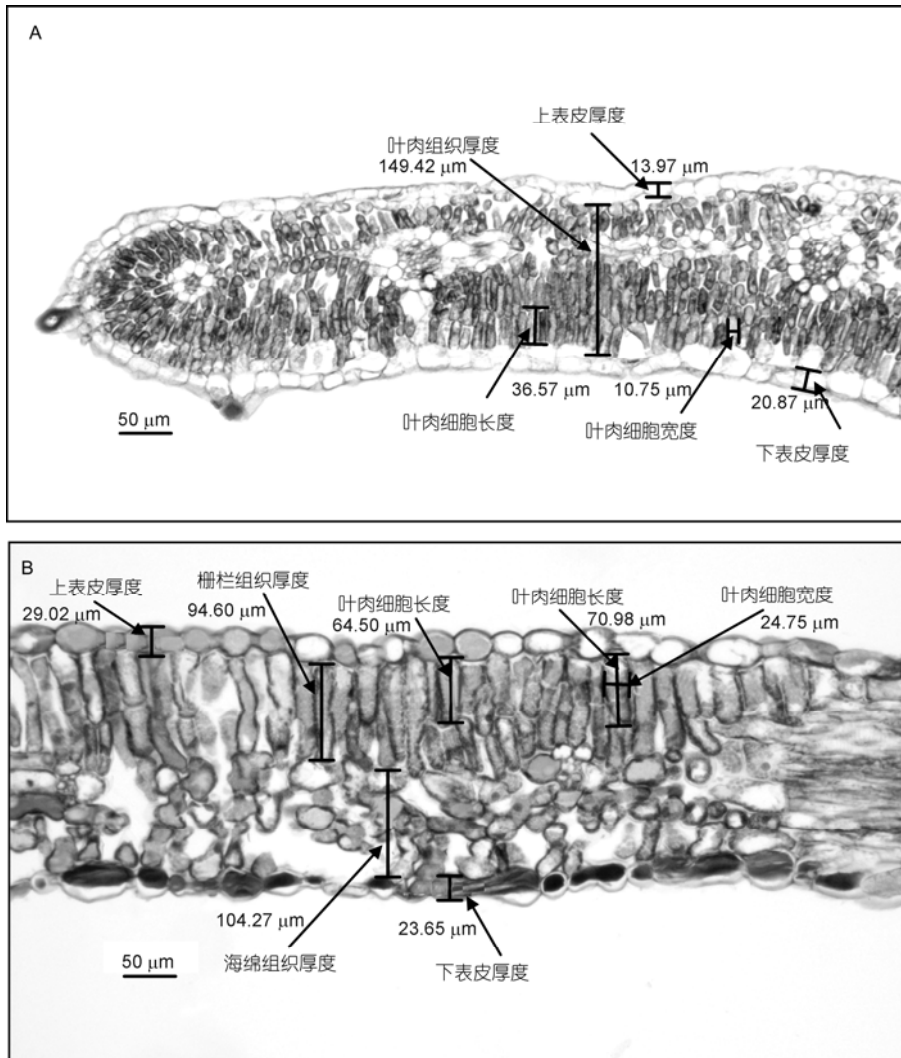


图 2 双子叶植物叶片测量指标示意图

A: 小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*); B: 酸模(*Rheum acetosa*)

表 2 内蒙古高原、青藏高原草地双子叶植物主要科的物种统计

科名	拉丁名	物种数	物种所占比例(%)	内蒙古高原	青藏高原
豆科	Fabaceae	17	26.2	12	10
菊科	Asteraceae	9	13.8	1	9
蔷薇科	Rosaceae	9	13.8	4	7
杨柳科	Salicaceae	5	7.7	4	2
蓼科	Polygonaceae	5	7.7	1	4
唇形科	Lamiaceae	2	3.1	0	2
龙胆科	Gentianaceae	2	3.1	0	2
毛茛科	Ranunculaceae	2	3.1	0	2
虎耳草科	Saxifragaceae	2	3.1	1	1
伞形科	Apiaceae	1	1.5	1	1
大戟科	Euphorbiaceae	1	1.5	0	1
十字花科	Brassicaceae	1	1.5	0	1
报春花科	Primulaceae	1	1.5	0	1
萝藦科	Asclepiadaceae	1	1.5	1	1
罂粟科	Papaveraceae	1	1.5	0	1
柽柳科	Tamaricaceae	1	1.5	0	1
胡颓子科	Elaeagnaceae	1	1.5	0	1
桦木科	Betulaceae	1	1.5	1	0
藜科	Chenopodiaceae	1	1.5	0	1
榆科	Ulmaceae	1	1.5	1	0

13.8%, 13.8%, 7.7%及 7.7%。由表 2 可见, 无论是内蒙古高原还是青藏高原草地的调查样方, 取样中豆科植物的物种数均占第一位, 分别为 12 和 10 种; 青藏高原高寒草地菊科(9 种)、蔷薇科(7 种)以及蓼科(4 种)的物种数明显大于内蒙古高原温带草地的物种数(分别为 1, 4 和 1 种); 而杨柳科在内蒙古高原和青藏高原草地的物种数分别为: 4 和 2 种。叶片各解剖指标的平均值在不同物种间变化范围很大(附表 1)。叶片总厚度, 最薄的蕨麻(*Potentilla anserina*)仅为 88.4 μm , 而麻花苳(*Gentiana straminea*)的叶片厚达 617.6 μm ; 叶肉细胞密度, 从毛瓣棘豆(*Oxytropis sericopetala*) 9.3×10^{-4} 个/ μm^2 到鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*) 7.4×10^{-3} 个/ μm^2 , 相差一个数量级; 金露梅(*Potentilla fruticosa*)的叶肉细胞表面积和体积均为最小, 分别为 460 μm^2 和 481 μm^3 , 而狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)的叶肉细胞表面积及体积均为最大, 分别为 4247 μm^2 和 13431 μm^3 。

2.2 青藏高原和内蒙古高原草地植物的叶片解剖特征存在显著差异

青藏高原和内蒙古高原两地对草地植物叶片解剖指标的单因子方差分析(图 3)显示, 不同生境对叶片的解剖指标有显著的影响: 总体上看, 两地叶片解

剖特征存在显著差异, 除叶肉细胞密度内蒙古高原草地植物大于青藏高原草地植物外, 青藏高原草地植物的叶片各组成部分厚度、叶肉细胞表面积和体积均大于内蒙古高原草地植物。其中, 叶肉细胞的体积差异尤其大, 青藏高原草地植物的平均值($4.09 \times 10^3 \mu\text{m}^3$)为内蒙古高原草地植物的 2 倍($2.04 \times 10^3 \mu\text{m}^3$)。

棘豆属(*Oxytropis*)、委陵菜属(*Potentilla*)、锦鸡儿属(*Caragana*)、柳属(*Salix*)是青藏高原和内蒙古高原草地双子叶植物中所占比例较大的 4 个属。其中, 棘豆属、委陵菜属和柳属均主要分布在青藏高原, 三者青藏高原调查样方中出现的频次分别为 71, 43 和 18 次, 而在内蒙古高原分别只出现了 3, 8 和 3 次; 锦鸡儿属在青藏高原和内蒙古高原的调查样方中分别出现了 10 和 35 次(图表未显示)。比较青藏高原和内蒙古高原草地 4 个优势属植物的叶片解剖结构发现(图 4), 内蒙古高原和青藏高原草地棘豆属植物叶片的上、下表皮厚度, 叶肉组织厚度以及叶片总厚度均没有明显差异, 而内蒙古高原草地植物叶肉细胞密度高于青藏高原的草地植物; 委陵菜属和锦鸡儿属除叶肉细胞密度为内蒙古高原草地植物大于青藏高原草地植物外, 其他 4 个指标均为青藏高原草地植物显著大于内蒙古高原草地植物; 柳属除了上、下表皮厚度在青藏高原和内蒙古高原草地植物中无显著

差异外, 其他指标的规律与委陵菜属和锦鸡儿属一致. 总体来说, 这4属植物在叶肉细胞密度这一指标上表现出一致的规律: 内蒙古高原草地植物大于青藏高原草地植物, 并且除了棘豆属外, 其他3个属的叶肉组织厚度、叶片总厚度均呈现出青藏高原的草地植物大于内蒙古高原草地植物的特点. 可见, 同一属植物的叶片解剖特征在两地均存在显著差异, 并显示

出与所有物种总体分析一致的规律(图3).

对青藏高原、内蒙古高原草地不同生活型的双子叶植物叶片解剖指标的对比发现(图5), 总体上, 草本和木本植物在叶片解剖结构方面有着显著的不同, 并存在一定规律, 两地草本植物叶片各组成部分厚度均大于木本植物, 草本植物叶片的平均厚度为250 μm 左右, 而木本植物为200 μm 左右; 同时叶肉细胞

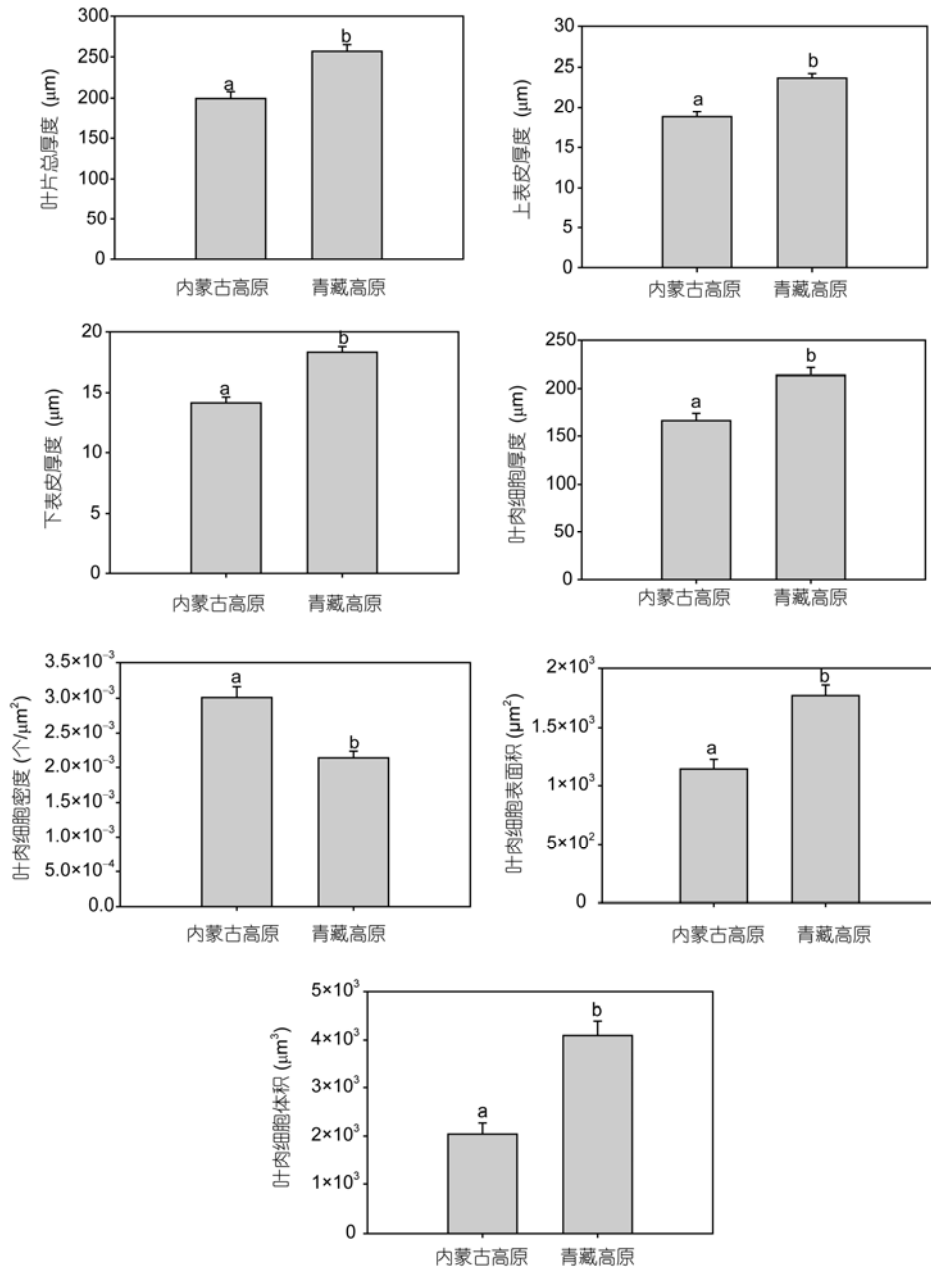


图3 青藏高原、内蒙古高原草地双子叶植物叶解剖指标平均值柱状图

的平均体积($4000 \mu\text{m}^3$)和表面积($1700 \mu\text{m}^2$)同样大于木本植物($2700 \mu\text{m}^3$, $1300 \mu\text{m}^2$), 而只有叶肉细胞密度这一指标小于木本植物, 并存在显著性差异($P<0.01$).

2.3 叶片解剖特征之间存在显著协同变化

表 3 列出了两地双子叶植物叶片各解剖特征之间的相关性, 叶片解剖指标两两之间均表现出显著的相关关系, 其中只有叶肉细胞密度与其他指标呈

显著负相关($P<0.001$), 而其他指标之间均呈显著正相关, 可见叶片的解剖特征之间存在明显的协同变化. 可以看出, 叶肉组织厚度与叶片总厚度以及叶肉细的增加, 叶肉细胞体积的变大, 叶肉细胞密度的降胞表面积与体积相关性最强, 分别为 0.987 和 0.989. 由此可知, 叶片的上、下表皮厚度以及叶肉组织厚度低均对叶片总厚度的增加有所贡献, 但叶肉组织厚度对叶片总厚度的影响最大.

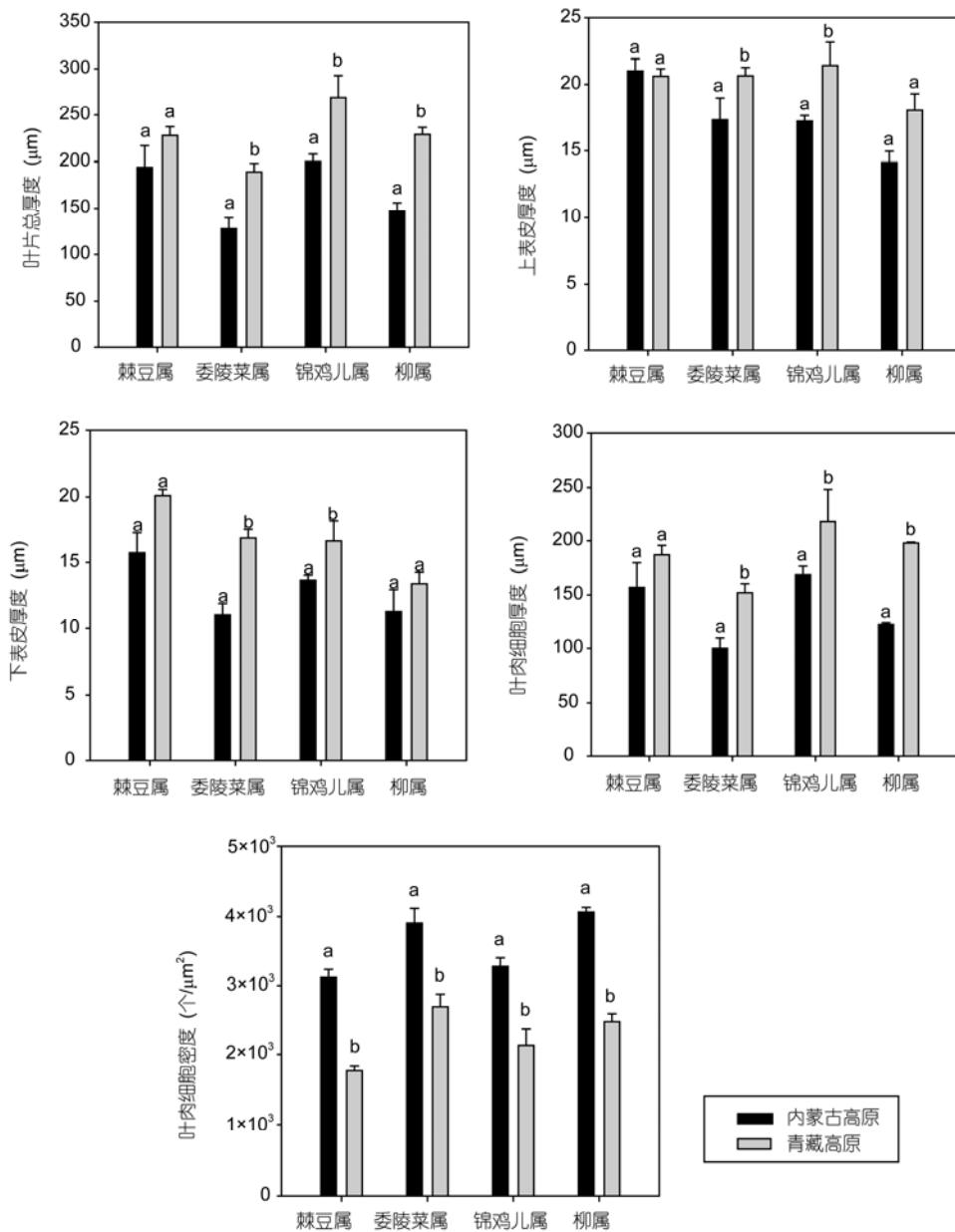


图 4 青藏高原、内蒙古高原草地 4 个主要属植物的叶解剖指标平均值柱状图

2.4 叶片解剖特征在总物种尺度上与温度呈较弱的负相关关系

通过对叶片解剖特征间的相关性分析, 可知叶片各指标间均存在显著相关性, 因此有必要对这些指标进行主成分分析来简化指标数量. 分析叶片解

剖指标的主成分(PCA)解释率, 可知 PCA 1 的 λ 值为 4.76(>1), 其解释率高达 68.0%, 而 PCA 2 的 λ 值为 0.89(<1), 并且通过分析叶片解剖指标的主成分载荷矩阵, 可知各叶片解剖指标的 PCA 1 载荷绝对值均接近 1(表 4), 可见 PCA 1 可以反映叶片各解剖指标的

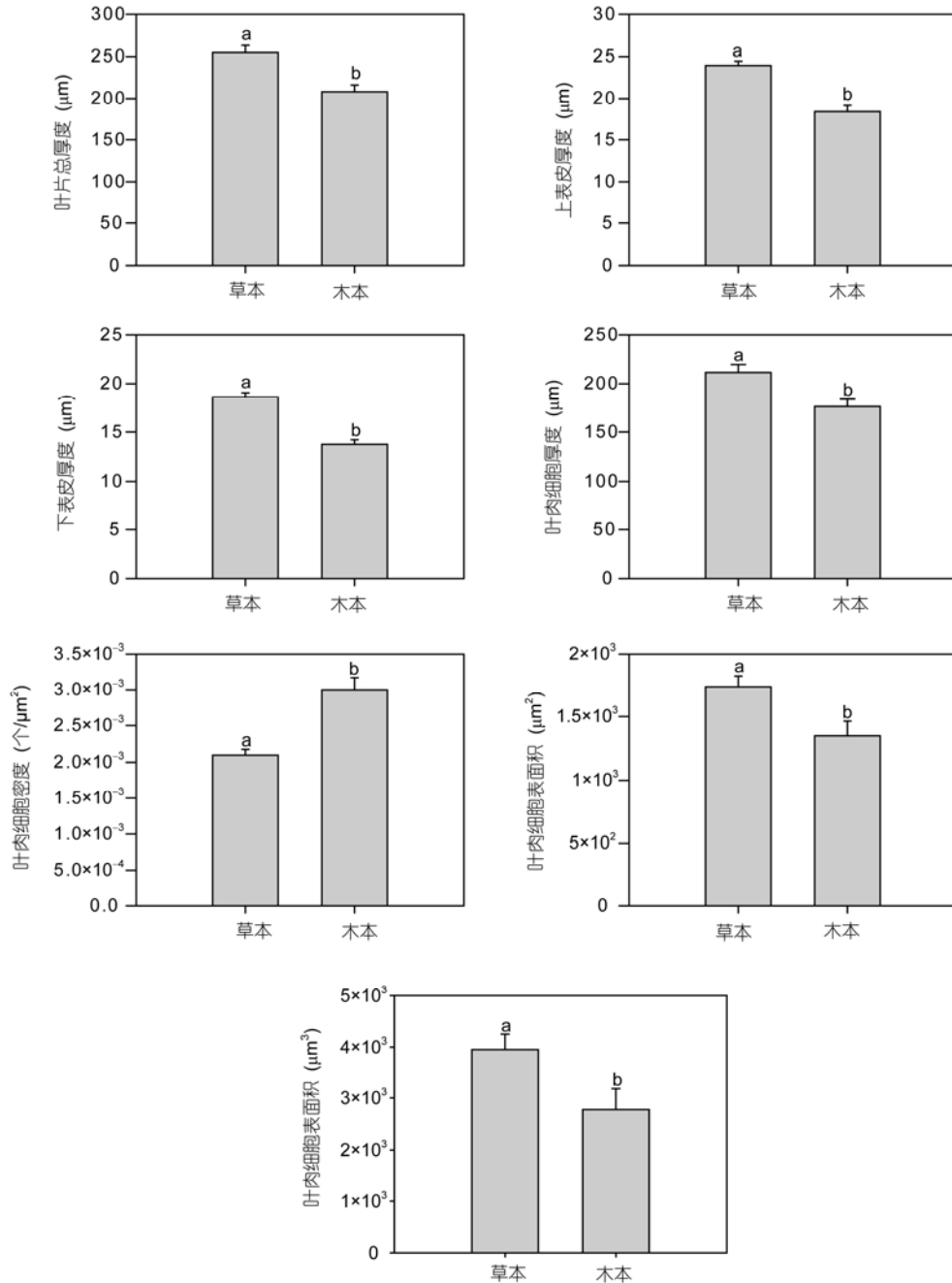


图 5 青藏高原、内蒙古高原草地不同生活型双子叶植物叶解剖指标平均值柱状图

表 3 双子叶植物叶片解剖指标之间的相关关系^{a)}

	上表皮厚度 (μm)	叶肉细胞厚度 (μm)	下表皮厚度 (μm)	叶片总厚度 (μm)	叶肉细胞密度 (个/ μm^2)	叶肉细胞面积 (μm^2)	叶肉细胞体积 (μm^3)
上表皮厚度(μm)		0.566**	0.745**	0.636**	-0.463**	0.596**	0.596**
叶肉厚度(μm)	148		0.564**	0.987**	-0.606**	0.664**	0.644**
下表皮细胞厚度(μm)	148	148		0.625**	-0.507**	0.406**	0.386**
叶片总厚度(μm)	148	148	148		-0.644**	0.692**	0.672**
叶肉细胞密度(个/ μm^2)	132	132	132	132		-0.579**	-0.533**
叶肉细胞面积(μm^2)	132	132	132	132	132		0.989**
叶肉细胞体积(μm^3)	132	132	132	132	132	132	

a) 右上半部数值为各指标间的相关系数; 左下半部数值为对应的样本数量. **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$

协同变化. 将 PCA 1 与气候因子(生长季温度、降水)进行回归分析(表 5), 发现在总物种尺度上 PCA 1 与生长季温度存在较弱的负相关($R^2=0.13$, $P < 0.001$), 但与生长季降水没有显著的关系, 锦鸡儿属表现出相同的规律($R^2=0.36$, $P < 0.05$); 棘豆属和委陵菜属的 PCA 1 与生长季温度和降水均未见显著的相关关系; 柳属与生长季温度呈显著负相关($R^2=0.54$, $P < 0.01$), 而与生长季降水呈显著正相关($R^2=0.31$, $P < 0.05$).

3 讨论

3.1 青藏高原和内蒙古高原草地植物叶片解剖特征的共性和差异

植物与其生长的环境是统一的整体, 环境对植物的长期作用影响植物叶片的形态结构、生理功能与生态特征^[28]. 另一方面, 环境对某一地区的植物种库起到筛选作用(filter effect), 只有适应的物种才能存在下来, 而对环境不适应的物种, 最终将灭绝. 虽然这两种作用造成的结果可能相同, 但在机理上有明显差异. 内蒙古高原温带草地地处欧亚大陆干旱、半干旱地区, 植物的生长主要受到降水的限制^[3]. 研究表

表 4 双子叶植物叶片解剖指标第一主成分的载荷矩阵^{a)}

叶片解剖指标	PCA1
叶片总厚度	0.919
上表皮厚度	0.780
下表皮厚度	0.720
叶肉厚度	0.879
叶肉细胞密度	-0.745
叶肉细胞面积	0.863
叶肉细胞体积	0.845

a) PCA1: 第一主成分. 主成分解释率分别为: PCA1=68.0%, PCA2=12.7%, PCA3=9.2%

表 5 双子叶植物叶片解剖结构的第一主成分(PCA1)与生长季温度、降水的线性回归参数^{a)}

	生长季均温($^{\circ}\text{C}$)			生长季降水(mm)		
	a_0	t	R^2	a_0	t	R^2
总物种	4.00	-4.416	0.130***	0.225	-0.238	0.000
棘豆属	-1.637	0.209	0.052	-0.659	0.005	0.023
委陵菜属	0.087	-0.080	0.255	-0.070	-0.003	0.095
锦鸡儿属	1.295	-0.131	0.360*	-1.865	0.004	0.161
柳属	0.558	-0.096	0.537**	-3.257	0.009	0.311*

a) *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. a_0 为常数, t 为斜率

明, 相对于中生植物, 旱生植物的叶片较厚, 叶肉细胞较小并且栅栏组织发达^[29]. 而青藏高原, 由于其较高的海拔导致气温较低且温差较大, 影响到植物对水分的吸收效率, 植物表现出生理干旱的特点: 叶片变小、增厚且数量增加^[28,30-33], 栅栏细胞层数及上、下表皮厚度均随海拔的升高而增大^[34,35]. 由于两地的环境最终造就同为生理干旱的状态, 使两地的植物叶片表现出了某些相似的特征: 叶片及上下表皮较厚, 栅栏组织发达. 在内蒙古高原, 这样的叶片结构可以有助于植物减少水分的蒸腾, 提高光合效能, 避免干旱地区强烈光照对叶肉细胞的灼伤^[36]. 而青藏高原年降水和生长季降水均多于内蒙古高原(表 1), 这样的叶片解剖特征很可能不是由于降水的限制, 而是植物对高寒地区低氧、低温、强辐射等自然条件长期适应的结果^[35]. 由此可见, 同样的形态结构在不同的环境条件下产生了不同的适应意义.

本研究中, 青藏高原和内蒙古高原草地植物叶片解剖特征的单因子方差分析表明, 青藏高原草地植物叶片的总厚度, 上、下表皮厚度以及叶肉组织厚度均大于内蒙古高原的草地植物. 关于叶片厚度的探讨, Abrams 等人^[37]的研究表明, 叶片厚度随着干旱程度的增加而显著增加; 而 Körner^[38]认为, 干旱对

高海拔植物的叶片厚度并不起决定性的作用. 青藏高原海拔较高, 强紫外线成为影响植物叶片发育的重要环境因子之一, 叶片增厚是对强紫外线辐射环境的一种适应^[11,39]. 此外, 高原环境气温低而温差大, 表皮及叶片增厚可缓和内外温度差, 保持叶片的热稳定性^[40].

另外, 内蒙古高原草地植物的叶肉细胞体积和表面积均小于青藏高原草地的植物, 而叶肉细胞密度大于青藏高原草地的植物, 说明内蒙古高原草地植物的叶肉细胞体积较小且排列更紧密. 张红霞等人^[8]研究表明, 排列紧密、体积较小的叶肉细胞使得白榆表现出更强的抗旱能力, 而降水是内蒙古高原温带草地的主要限制因子^[27], 所以内蒙古高原草地植物的叶肉细胞表现出较强的抗旱特性. 青藏高原草地的生长季温度相对于内蒙古高原草地较低, 有研究发现, 低温会对芽原基中的幼叶分生组织细胞产生影响, 使其发育成体积较大的叶肉细胞^[6]; 此外, 寒冷度越高表明冬季越长, 植物萌芽发育越晚, 致使叶片生长期与水热条件较好的月份重合, 而好的水热条件有利于细胞生长发育, 同样可使细胞体积增大^[6]. 所以, 青藏高原的低温可能是导致其叶肉细胞较大的原因之一. 由于青藏高原的海拔较高, 空气较稀薄, 具有较发达贮气组织的叶片, 在空气稀薄的情况下可以弥补大气中二氧化碳的缺乏, 提高植物光合效率, 有利于植物的生长和发育^[35]. Körner^[38]指出, 在高山植物的成熟叶片里, 细胞间隙一般占到整个叶体积的 25%~35%, 这可能是青藏高原草地植物叶肉细胞密度较小的一个原因.

青藏高原和内蒙古高原草地 4 种重要常见属植物的叶片解剖特征, 除了棘豆属外, 其他 3 个属均呈现出与总物种尺度类似的规律(图 3), 即青藏高原草地植物的叶片各组成部分厚度均大于内蒙古高原草地的植物, 而叶肉细胞密度小于内蒙古高原草地植物. 这就从科、属尺度上印证了前面的结论. 同时, 通过对比 4 个属的叶片总厚度发现, 不论是在内蒙古高原还是青藏高原草地, 锦鸡儿属的叶片厚度均最大. 锦鸡儿属植物具有抗旱、抗寒、耐瘠薄等特点, 广泛分布于草原区和荒漠区^[41], 较厚的叶片和保水能力可能是其适应不利环境的一个重要条件.

生活型是植物对外界环境长期适应的结果^[42], 不同生活型的植物叶片有着不同的叶片特征、营养

结构以及耐旱机制^[43-47]. 刘美珍等人^[47]研究表明, 在浑善达克沙地灌木的叶片渗透势最低, 乔木次之, 草本植物最高. 总体上看, 青藏高原高寒草地和内蒙古高原温带草地的双子叶植物中, 草本植物的叶片各组成部分厚度均高于木本植物. 这可以从不同生活型的植物适应策略角度加以解释: 草本植物由于根系相对较浅, 水分运输动力小, 吸水能力弱, 只有较厚的叶片表皮才可以有效地减少水分的蒸腾, 使得叶肉细胞保持了较多的水分, 渗透势较高; 而内蒙古高原、青藏高原草地的木本植物具有较为发达的根系, 水分吸收能力和输导能力都比较发达, 其适应环境的途径较多而不仅仅局限于靠较厚的叶片表皮来保持水分.

3.2 叶片解剖特征之间存在显著的协同变化

在青藏高原高寒草地和内蒙古高原温带草地, 双子叶植物叶片的各解剖特征之间均表现出显著的相关性, 其中只有叶肉细胞密度与其他指标间呈显著负相关, 而其他指标两两之间均呈显著正相关, 说明叶片的解剖特征间存在明显的协同变化: 较厚的叶片对应较大的叶肉细胞及较低的叶肉细胞密度. 正是由于这种协同性, 使得不同地区, 不同科、属及生活型的叶片解剖特征显示出一致的规律: 在总物种尺度及科、属尺度上, 青藏高原草地植物叶片的各部分组成厚度、叶肉细胞表面积、体积均大于内蒙古高原草地的植物, 而叶肉细胞密度小于内蒙古高原草地植物; 草本植物叶片的各组成部分厚度、叶肉细胞表面积、体积均大于木本植物, 而叶肉细胞密度小于木本植物.

叶片特征方面的这种协同性, 说明植物结构在进化上的一种适应策略. 或者说, 在进化上, 植物结构并没有出现各种各样的组合, 如可能没有或少有这样的植物: 较厚的叶片, 较小的叶肉细胞, 较大的叶肉细胞密度. 近年来, 有关植物叶片功能属性的研究, 提出了叶片经济学谱系(leaf economics spectrum)的概念^[48], 即随着叶片寿命的减小, 比叶面积、叶片氮含量、光合速率等特性增加, 叶片形态建成投资少, 见效快; 而随着叶片寿命增加, 叶片细胞密度大, 比叶面积大, 叶片形态建成投资多, 见效慢. 因此内蒙古高原和青藏高原植物叶片形态特征上的相关性, 也是这种经济学谱系的反应.

3.3 叶片解剖特征在总物种尺度上与温度呈较弱的负相关

主成分分析结果显示, 第一主成分(PCA 1)可以在很大程度上解释叶片各解剖指标. PCA 1 与环境因子的回归分析表明, 总物种及锦鸡儿属的 PCA 1 与生长季温度呈负相关, 而与降水没有显著的关系. 棘豆属和委陵菜属的 PCA 1 与气候因子没有显著的关系; 柳属与生长季温度呈显著负相关, 而与生长季降水呈显著正相关. 棘豆属和委陵菜属植物均主要分布在青藏高原草地, 生长季温度梯度变化不大(约 5℃), 这可能是导致这两属植物未表现出对温度敏感性的原因之一. 前面已经讨论过, 水分对高海拔植物而言不是主要的限制因素^[38], 因此主要分布在青藏高原草地的棘豆属和委陵菜属均未表现出与水分的显著相关性. 在调查的样方中, 锦鸡儿属和柳属在内蒙古高原和青藏高原草地的生长季温度跨越范围较大(约 15℃), 因此锦鸡儿属和柳属的 PCA 1 均表现出与温度呈显著负相关; 锦鸡儿属在内蒙古高原和青藏高原的草地均有分布, 由于在青藏高原低温是主要的限制因子, 并且青藏高原生长季较湿润, 从而抵消了内蒙古高原的干旱环境对其的影响, 最终使其表现出与降水无显著关系. 柳属虽然同样在内蒙古高原和青藏高原的草地均有分布, 但主要分布在青藏高原, 青藏高原的低温和相对湿润的环境对其 PCA 1 的影响大于内蒙古高原干旱环境对其的影响, 使得柳属的 PCA 1 与水分表现出显著正相关. 不同

科、属对环境各种生态因子的敏感程度不同, 可能会造成大尺度上叶片解剖特征与气候因子之间的关系不显著^[19,20]. 但总体来说, 在青藏高原高寒草地以及内蒙古高原温带草地的调查样方中, 总物种的 PCA 1 与生长季温度呈较弱的负相关, 而与降水无明显关系, 说明在调查范围内温度对叶片解剖特征的影响比降水要明显.

4 结论

本文运用常规石蜡制片技术对中国青藏高原高寒草地、内蒙古高原温带草地 71 个样地中主要的双子叶植物叶解剖特征进行比较, 发现青藏高原高寒草地的植物叶片较厚, 叶肉细胞体积较大而密度较低; 相对于中生植物, 内蒙古高原温带草地的植物叶片较厚, 叶肉细胞体积小且排列紧密, 表现出典型的抗旱特性; 同科或同属植物的叶片解剖特征在两地均表现出明显的差异, 并与总物种尺度上的规律一致; 另外两地草本植物叶片厚度显著大于木本植物, 这与它们对环境的适应机制不同有关. 两地植物的叶片解剖特征间呈显著的协同变化, 使得不同地区, 不同科、属以及生活型的叶片解剖特征表现出相似的规律; 总体看来, 两地植物叶片的 PCA 1 与生长季温度呈较弱的负相关, 而与生长季降水无明显的关系, 说明在调查范围内温度对叶片解剖特征的影响比降水明显.

致谢 感谢北京大学青藏高原考察队、北京大学内蒙古考察队在野外取样过程中的协助, 特别是左文韵、周萌、李雪霏同学的帮助.

参考文献

- 1 Breckle S W. *Walter's Vegetation of the Earth*. 4th ed. New York: Springer-Verlag, 2002
- 2 朴世龙, 方精云, 贺金生, 等. 中国草地植被生物量及其空间分布格局. *植物生态学报*, 2004, 28: 491-498
- 3 陈佐忠. *中国典型草原生态系统*. 北京: 科学出版社, 2000
- 4 Ma W H, He J S, Yang Y H, et al. Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecol Biogeogr*, 2010, 19: 233-243
- 5 Li W H, Zhou X M. *Ecosystems of Qinghai-Xizang (Tibetan) Plateau and approaches for their sustainable management*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1998
- 6 费松林, 方精云, 樊拥军, 等. 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. *植物学报*, 1999, 41: 1002-1009
- 7 章英才, 张晋宁. 盐生环境下蒙古鸭葱叶解剖结构的初步研究. *宁夏农学院学报*, 2001, 22: 38-39

- 8 张红霞, 刘果厚, 崔秀萍. 干旱对浑善达克沙地榆叶片解剖结构的影响. 植物研究, 2005, 25: 39–44
- 9 Rocas G, Scarano F R, Barros C F. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Mull. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. Bot J Linnean Soc, 2001, 136: 231–238
- 10 Chartzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, et al. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. Sci Horticult, 2002, 95: 39–50
- 11 Mendes M M, Gazarini L C, Rodrigues M L. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. Environ Exp Bot, 2001, 45: 165–178
- 12 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较. 植物生态学报, 2001, 25: 90–9, 130–131
- 13 Rocas G, Barros C F, Scarano F R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. Trees Struct Funct, 1997, 11: 469–473
- 14 施海燕, 王一峰, 高宏岩. 星状雪兔子植物叶的解剖结构对高山环境的适应性. 广西植物, 2010, 30: 621–625
- 15 王海清, 徐柱, 祁娟. 禾本科植物叶片比较解剖的研究进展. 草原与草坪, 2009, 133: 93–97
- 16 何冬梅, 刘庆, 林波, 等. 人工针叶林下 11 种植物叶片解剖特征对不同生境的适应性. 生态学报, 2008, 28: 4739–4749
- 17 崔秀萍, 刘果厚, 张瑞麟. 浑善达克沙地不同生境下黄柳叶片解剖结构的比较. 生态学报, 2006, 26: 1842–1847
- 18 Lake J A, Quick W P, Beerling D J, et al. Plant development - Signals from mature to new leaves. Nature, 2001, 411: 154–154
- 19 Pyankov V I, Kondratchuk A V, Shipley B. Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan. New Phytol, 1999, 143: 131–142
- 20 Rury P M, Dickison W C. Structural correlations among wood, leaves and plant habit. New York: Academic Press, 1984
- 21 谢成章. 单子叶植物与双子叶植物的区别和关系. 植物杂志, 1983, 3: 24–25
- 22 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应. 植物学通报, 2005, 22: 118–127
- 23 中国科学院内蒙古宁夏综合考察队. 内蒙古植被. 北京: 科学出版社, 1985
- 24 杨元合, 朴世龙. 青藏高原草地植被覆盖变化及其与气候因子的关系. 植物生态学报, 2006, 30: 1–8
- 25 Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. Int J Climatol, 2005, 25: 1965–1978
- 26 He J S, Wang X P, Flynn D F B, et al. Taxonomic, phylogenetic and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence. Ecology, 2009, 90: 2779–2791
- 27 He J S, Fang J Y, Wang Z H, et al. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. Oecologia, 2006, 149: 115–122
- 28 高建平, 王彦涵, 陈道峰. 不同产地华中五味子叶表皮结构和导管分子的解剖学特征及其与环境因子的关系. 西北植物学报, 2003, 23: 715–723
- 29 李慧卿, 马文元. 沙生植物抗旱性比较的主要指标及分析方法. 干旱区研究, 1998, 15: 12–15
- 30 Kofidis G, Bosabalidis A M, Moustakas M. Contemporary seasonal and altitudinal variations of leaf structural features in *Oregano (Origanum vulgare L.)*. Ann Bot, 2003, 92: 635–645
- 31 Li C Y, Zhang X J, Liu X L, et al. Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. Silva Fenn, 2006, 40: 5–13
- 32 Sam O, Jerez E, Dell'Amico J, et al. Water stress induced changes in anatomy of tomato leaf epidermes. Biol Plantar, 2000, 43: 275–277
- 33 Bosabalidis A M, Kofidis G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. Plant Sci, 2002, 163: 375–379
- 34 李翠, 程明, 唐宇丹, 等. 青藏高原 2 种柳属植物叶片解剖结构和光合特征的比较. 西北植物学报, 2009, 29: 275–282
- 35 施海燕, 王一峰, 王剑虹. 青藏高原不同海拔地 7 种风毛菊属植物叶片解剖结构的研究. 植物研究, 2009, 29: 289–294
- 36 董建芳, 李春红, 刘果厚, 等. 内蒙古 6 种沙生柳树叶片解剖结构的抗旱性分析. 中国沙漠, 2009, 29: 480–484
- 37 Abrams M D, Kubiske M E, Mostoller S A. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. Ecology, 1994, 75: 123–133
- 38 Körner C. Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. Berlin: Springer, 1999
- 39 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. Environ Exp Bot, 2004, 51: 75–83
- 40 贺金生, 陈伟烈, 王勋陵. 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系. 植物生态学报, 1994, 18: 219–227
- 41 燕玲, 李红, 刘艳. 13 种锦鸡儿属植物叶的解剖生态学研究. 干旱区资源与环境, 2002, 16: 100–106
- 42 da Costa R C, de Araujo F S, Lima-Verde L W. Flora and life-form spectrum in an area of deciduous thorn woodland (Caatinga) in northeastern, Brazil. J Arid Environ, 2007, 68: 237–247

- 43 李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 等. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. 环境科学, 2010, 31: 1716-1725
- 44 丁涛, 杜凡, 王娟, 等. 澜沧江自然保护区中山湿性常绿阔叶林生活型特征研究. 西南林学院学报, 2006, 26: 19-23
- 45 林勇明, 吴承祯, 洪伟, 等. 珍稀濒危植物长苞铁杉群落的植物生活型及叶特征分析. 植物资源与环境学报, 2004, 13: 35-38
- 46 黄建军, 王希华. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征. 华东师范大学学报(自然科学版), 2003, 14: 92-97
- 47 刘美珍, 蒋高明, 李永庚, 等. 浑善达克沙地三种生境中不同植物的水分生理生态特征. 生态学报, 2004, 24: 1465-1471
- 48 Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428: 821-827

附表1 内蒙古高原、青藏高原草地双子叶植物叶片解剖指标平均值

中文名	拉丁名	植被类型	上表皮厚度 (μm)	叶肉厚度 (μm)	下表皮厚度 (μm)	叶片总厚度 (μm)	叶肉细胞密度 (个/ μm^2)	叶肉细胞表面积 (μm^2)	叶肉细胞体积 (μm^3)
乌柳	<i>Salix cheilophila</i>	木本	12.5	130	9.9	152.4	0.0037	838	1186
黄柳	<i>Salix gordejewii</i>	木本	14.5	167	10.5	192.2	0.0029	1210	2074
杯腺柳	<i>Salix cupularis</i>	木本	19	159	14.6	193	0.0032	1310	2288
五蕊柳	<i>Salix pentandra</i>	木本	17.2	191	11.3	219.5	0.0023	1529	3010
山生柳	<i>Salix oritrepha</i>	木本	16.3	205	12.3	233.6	0.0023	1888	4359
露蕊乌头	<i>Aconitum gymnantrum</i>	草本	37.8	281	22.9	342	0.0014	2791	8173
蓝翠雀花	<i>Delphinium caeruleum</i>	草本	34.6	268	25.6	327.7	0.0013	2926	8507
全缘叶绿 绒蒿	<i>Meconopsis integrifolia</i>	草本	30.3	222	21.6	274.3	0.0019	2381	6753
榆树	<i>Ulmus pumila</i>	木本	21.3	155	18.6	194.4	0.0026	1678	3581
柴桦	<i>Betula fruticosa</i>	木本	23.3	147	16.7	187	0.0027	1215	2149
垫状驼绒藜	<i>Ceratoides compacta</i>	草本	19.4	178	14.3	212	0.002	2011	4011
鸡爪大黄	<i>Rheum tanguticum</i>	草本	23.6	302	15.7	341.5	0.0012	3144	8906
酸模	<i>Rheum acetosa</i>	草本	28.9	235	19.2	283.5	0.0013	3474	10247
穗序大黄	<i>Rheum spiciforme</i>	草本	22.7	243	19.1	285	0.0015	2449	6222
珠芽蓼	<i>Polygonum viviparum</i>	草本	25.6	174	20	219.1	0.002	1975	4444
叉分蓼	<i>Polygonum divaricatum</i>	草本	29.8	252	22	304	0.0014	2270	5273
秀丽水柏枝	<i>Myricaria elegans</i>	木本	18	215	20.4	253.5	0.0012	2223	5229
燥原芥	<i>Ptilotrichum canescens</i>	草本	26.3	295	26	347.5	0.002	1842	4346
黄甘青报春	<i>Primula tangutica</i>	草本	29.2	236	17.9	283.6	0.0018	2105	4962
糖茶藨子	<i>Ribes himalense</i>	木本	28.8	206	17	252	0.0021	1605	3244
双刺茶藨子	<i>Ribes diacanthum</i>	木本	19.1	235	14.4	268.9	0.0019	1929	4417
地榆	<i>Sanguisorba officinalis</i>	草本	22.5	88	14.9	125	0.0046	629	729
金露梅	<i>Potentilla fruticosa</i>	木本	16.5	84	11.2	111.7	0.0046	742	1088
银露梅	<i>Potentilla glabra</i>	木本	25.3	168	13.8	206.6	0.003	1336	2439
蕨麻	<i>Potentilla anserina</i>	草本	19.5	115	14.8	149	0.0034	1285	2561
二裂委陵菜	<i>Potentilla bifurca</i>	草本	21.5	174	19.1	215	0.002	1172	2028
菊叶委陵菜	<i>Potentilla tanacetifolia</i>	草本	20.7	120	12.5	153.3	0.0035	794	1129
羽裂密枝委 陵菜	<i>Potentilla virgata</i>	草本	16.3	157	14.3	187.5	0.0025	1558	3265
蒙古绣线菊	<i>Spiraea mongolica</i>	木本	15.2	138	11.2	163.9	0.0031	950	1508
高山绣线菊	<i>Spiraea alpina</i>	木本	14	122	12.1	148	0.0041	781	1050
苦豆子	<i>Sophora alopecuroides</i>	草本	21.9	244	15.7	281.1	0.0012	848	1695
砂生槐	<i>Sophora moorcroftiana</i>	木本	30.8	170	16.7	217.6	0.0025	3032	9190
兴安胡枝子	<i>Lespedeza daurica</i>	木本	16.5	142	13.1	172	NA	NA	NA
鬼箭锦鸡儿	<i>Caragana jubata</i>	木本	21.9	179	18.7	220	0.0074	1337	2395
狭叶锦鸡儿	<i>Caragana stenophylla</i>	木本	21.8	246	17.4	285.5	0.0023	1597	4261
矮锦鸡儿	<i>Caragana pygmaea</i>	木本	17.3	217	13.6	247	0.0024	934	1380
小叶锦鸡儿	<i>Caragana microphylla</i>	木本	16	146	12.4	174.7	0.0036	809	1125
中间锦鸡儿	<i>Caragana intermedia</i>	木本	16.7	138	12.7	167.4	0.0036	696	858
镰荚棘豆	<i>Oxytropis falcata</i>	草本	23.7	149	16.5	189.2	0.0024	1019	1648
毛瓣棘豆	<i>Oxytropis sericopetala</i>	草本	21.5	196	21.3	238.7	0.0017	1336	2515
密丛棘豆	<i>Oxytropis densa</i>	草本	18.7	159	16	193.7	0.0015	1277	2290
砂珍棘豆	<i>Oxytropis racemosa</i>	草本	21	157	15.7	193.9	0.0031	873	1237

续附表 1

中文名	拉丁名	植被类型	上表皮厚度 (μm)	叶肉厚度 (μm)	下表皮厚度 (μm)	叶片总厚度 (μm)	叶肉细胞密度 (个/ μm^2)	叶肉细胞表面积 (μm^2)	叶肉细胞体积 (μm^3)
小叶棘豆	<i>Oxytropis microphylla</i>	草本	19.9	149	19.3	187.8	0.0019	898	1245
甘草	<i>Glycyrrhiza uralensis</i>	草本	17.8	176	12.4	206	NA	NA	NA
山竹岩黄耆	<i>Hedysarum fruticosum</i>	木本	18.4	215	14.6	248.4	0.0022	1147	1995
山野豌豆	<i>Vicia amoena</i>	草本	20.4	145	19.2	184.6	0.0022	1497	3059
扁蓿豆	<i>Melissitus ruthenica</i>	草本	18	112	15.4	145	NA	NA	NA
西藏沙棘	<i>Hippophae thibetana</i>	木本	17.1	256	11.1	275.9	0.0013	681	923
甘遂	<i>Euphorbia kansui</i>	草本	26.8	181	19.6	228	0.0025	1309	2394
防风	<i>Saposhnikovia divaricata</i>	草本	22.2	138	13.8	174	0.003	998	1602
线叶龙胆	<i>Gentiana farreri</i>	草本	29.4	291	16.9	349.2	0.0013	1975	4243
麻花艸	<i>Gentiana straminea</i>	草本	28.8	345	21.3	395.3	0.0015	432	1397
老瓜头	<i>Cynanchum komarovii</i>	草本	26.3	241	19.1	286.3	0.0013	1782	5546
帕里扭连钱	<i>Marmoritis pharicus</i>	草本	21	237	12.6	270.5	0.0018	1911	4692
粘毛黄芩	<i>Scutellaria viscidula</i>	草本	16	103	10.8	130	0.0026	1133	1849
独一味	<i>Lamiophlomis rotata</i>	草本	27.2	286	17.2	331	0.0013	2646	7167
鼠麴草	<i>Gnaphalium affine</i>	草本	28.1	177	20.7	225.2	0.0017	1774	3739
麻花头	<i>Serratula centauroides</i>	草本	24.1	211	18.6	253.4	0.0019	1810	3827
青藏蒿	<i>Artemisia duthreuil-de-rhinsi</i>	草本	26	259	27.3	312.1	0.0013	2172	5059
大籽蒿	<i>Artemisia sieversiana</i>	草本	24.4	214	19.6	259	0.0019	1944	4400
藏沙蒿	<i>Artemisia wellbyi</i>	草本	24.2	313	22.4	360	0.0014	1713	3722
腺毛风毛菊	<i>Saussurea glanduligera</i>	草本	21	245	14.8	281	0.002	2665	6715
密毛风毛菊	<i>Saussurea graminifolia</i>	草本	18.7	130	10.4	159.4	0.0022	1928	4344
银背风毛菊	<i>Saussurea nivea</i>	草本	22.7	231	15.5	268.9	0.0019	2616	7184
藏蒲公英	<i>Taraxacum tibetanum</i>	草本	26.2	160	25.9	212.1	0.0021	990	1475