

木槿叶片结构的发育可塑性研究

史刚荣

(淮北煤炭师范学院生物系, 安徽淮北 235000)

摘要: 对 4 个木槿种下类群叶片结构的发育可塑性进行了比较研究。(1)木槿 4 个种下类群的叶片在栅栏组织厚度、下表皮厚度、上表皮气孔密度、上下表皮气孔密度比,叶片厚度以及中脉维管组织等性状上均表现出较大的发育可塑性,这种可塑性对叶片适应植株光热综合因子的时空异质性具有重要意义。(2)木槿 4 个种下类群的同类型叶片在解剖学性状上的变异很小,即性状具有很大的稳定性。针对这一特点,对 4 个木槿种下类群一年生茎初生叶片结构的比较研究表明,紫花单瓣木槿和白花重瓣木槿之间的亲缘关系较近,雅致木槿和牡丹木槿亦存在较近的亲缘关系。研究结果支持将牡丹木槿和紫花单瓣木槿提升为亚种等级,并建议将白花重瓣木槿和雅致木槿分别看作紫花单瓣木槿和牡丹木槿的变型。

关键词: 木槿; 叶片; 表型可塑性; 生态解剖学; 物种生物学

中图分类号: Q945.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)01-0048-05

A study on developmental plasticity of leaf blades structure of *Hibiscus syriacus*

SHI Gang-rong

(Department of Biology, Huaibei Coal Industry Teachers College, Huaibei 235000, China)

Abstract: The developmental plasticity of anatomic characters of the leaf blades in 4 infraspecies of *Hibiscus syriacus* is studied. (1)In the process of ontogenesis in the 4 infraspecies of *H. syriacus*, developmental plasticity, which takes very important roles in adaptation to the spatial and time heterogeneity of habitat encountered by leaves, happened greatly in anatomic characters of the leaf blades, such as thickness of palisade tissue, lower epidermis, density of stoma in upper epidermis, stoma density ratio of upper epidermis and lower epidermis, thickness of leaves, and vascular tissue, etc. (2)According to the trait that there are little variation occurred in anatomic characters of the same type of leaf blades, or the anatomic characters are greatly stable, a comparative study on anatomic characters of the leaf blades in 4 infraspecies of *H. syriacus* is conducted. The results show that *H. syriacus* f. *albus-plenus* is closer to *H. syriacus* f. *syriacus* relationship in one hand, and in the other hand, *H. syriacus* f. *elegantissimus* is closer to *H. syriacus* f. *paeoniflorus*. These support the propose to regard *H. syriacus* f. *paeoniflorus* and *H. syriacus* f. *syriacus* as subspecies of *H. syriacus*, and suggest that *H. syriacus* f. *albus-plenus* and *H. syriacus* f. *elegantissimus* should be treated respectively as forma of *H. syriacus* Linn. subsp. *syriacus* and *H. syriacus* Linn. subsp. *paeoniflorus*(Gagnep.)G. R. Shi.

Key words: *Hibiscus syriacus*; leaf blades; phenotypic plasticity; ecologic anatomy; biosystematics

表型可塑性(phenotypic plasticity),又称环境饰变,是环境对基因型表达的一种修饰(葛颂等, 1994; Macdonald 等, 1989)。Morisset 等(1984)建

议将表型可塑性进一步区分为发育可塑性和环境可塑性,前者指某一性状在个体不同发育阶段出现不同的表达,以区别于纯属由于环境刺激而发生的饰

收稿日期: 2003-11-14 修订日期: 2004-03-16

作者简介: 史刚荣(1968-),男,甘肃陇西人,硕士,副教授,研究方向:植物物种生物学。E-mail: swsgr@sohu.com

变。Bradshaw(1965)曾将发育可塑性称为“固定表型变异(fixed phenotypic variation)”,并认为因其不依赖于环境而应排除在可塑性范围之外。但是,Bradshaw 本人也无法将发育可塑性同环境可塑性明确区别开来,因此,不妨仍将发育可塑性作为广义可塑性的一个方面(葛颂等,1994)。植物存在巨大的表型可塑性,它被认为是植物在可变环境中最大适合度的功能反应(Colema 等,1994),同时又是植物个体适应生境时间异质性的一个重要机制。发育可塑性的研究不仅有助于人们理解植物对其生境时间异质性的表型适应机制,而且为重新审视各种表型性状分类价值提供了可能。可塑性的表现形式、机理、适应意义及其与遗传变异性之间的关系都是目前物种生物学或进化生物学关注和争论的热点(葛颂等,1994; Macdonald 等,1989; Morisset 等,1984)。

木槿(*Hibiscus syriacus*)系锦葵科木槿属植物,是优良的木本花卉之一。其花朵大而艳丽,花期长,具有高的观赏价值和药用价值,目前已成为集观赏、绿化、美食和药用为一体的重要树种。近年来,我们在木槿的物种生物学研究中发现,其叶片在外部形态上具有很大的可塑性(史刚荣,2003a),但对叶片结构的发育可塑性至今尚未报道。本文通过对木槿四个种下类群不同着生部位叶片的解剖学观察,讨论了叶片解剖结构发育可塑性在生态解剖学和物种生物学中的意义。

1 材料与方 法

本文观察所用的材料包括 4 个木槿变型,即紫花单瓣木槿(原变型)(*H. syriacus* f. *syriacus*)、雅致木槿(*H. syriacus* f. *elegantissimus*)、牡丹木槿(*H. syriacus* f. *paeoniflorus*)和 白花重瓣木槿(*H. syriacus* f. *albus-plenus*),其中白花重瓣木槿于 2003 年 8 月采自合肥,其它类群均于 2003 年 4 月采自淮北煤炭师范学院校园。采用随机分层取样法,即先将每个植株分下、中、上三层(各占株高 1/3),然后在每层中随机选取枝条,再根据叶的起源情况,分多年生茎生叶、一年生茎初生叶,分别随机取样,样本数 20 片,剪取中脉两侧 1.5 cm×1.5 cm 的小块,置 FAA 固定液中固定和保存。

常规石蜡法制片,即经过不同浓度的正丁醇梯度脱水、透明至纯石蜡,包埋、切片,切片厚度 10~

12 μm。番红—固绿对染。叶片及其组织厚度均用目镜测微尺进行测量。在叶片上、下表皮分别涂上一薄层指甲油,待干后用镊子将指甲油撕下,制成临时水封装片,然后用目镜测微尺测量气孔密度。每个叶片测量 2 次,共得数据 40 组。

2 观察与结果

木槿的叶片由表皮、叶肉和叶脉组成,上、下表皮均有气孔分布,上表皮气孔数目远较下表皮少。保卫细胞肾形,气孔类型为平列型。叶肉有明显的栅栏组织与海绵组织之分,栅栏组织 1~2 层,排列紧密;海绵组织细胞层数 4~6 层,排列亦相对紧密。栅栏组织和海绵组织中均有含晶细胞。木槿的中脉和大的侧脉的维管束和机械组织都很发达,叶脉处叶片的上下表面都有明显的凸出。从横切面看,叶脉由表皮、基本组织和维管束组成,上表皮细胞以内是厚角组织和薄壁组织,外韧维管束位于叶脉中央,其上方是具成串导管的木质部,下方是韧皮部,在木质部与韧皮部之间有不发达的形成层;维管束下面则是发达的薄壁组织,薄壁细胞中含有簇晶状草酸钙结晶,紧贴下表皮分布有 3~5 层厚角细胞。

2.1 表皮和叶肉

从表 1 中可以看出,木槿不同着生部位的叶片在表皮和叶肉的解剖学性状上表现出很大程度的可塑性,且不同解剖性状的可塑性及变化趋势存在着差异。根据可塑性大小及其变化趋势,现将木槿叶片的解剖性状分为以下几类:(1)可塑性大且呈规律性变化的数量性状,如叶片厚度、栅栏组织厚度、栅栏组织海绵组织厚度比、下表皮厚度以及上、下表皮气孔密度等性状在一年生茎初生叶中均比多年生茎生叶有显著增加;(2)可塑性大且呈规律性变化的质量性状,如栅栏组织在四个种下类群的一年生茎初生叶中排列紧密,而在多年生茎生叶中排列疏松;(3)有一定的可塑性但其程度和变化趋势因种下类群的不同而不同的数量性状,如紫花单瓣木槿和 白花重瓣木槿在海绵组织厚度、海绵细胞密度等性状上均表现出明显的可塑性,但在紫花单瓣木槿中一年生茎初生叶的海绵组织厚度显著小于多年生茎生叶,在 白花重瓣木槿中其变化趋势却相反,而这些性状在雅致木槿和牡丹木槿中则几乎不表现可塑性;(4)种下类群间有一定差异但发育可塑性很小的性状,上表皮厚度、栅栏组织和海绵组织细胞层数等。

2.2 中脉

由表 2 可见,在 10 个中脉解剖学性状中,木质部厚度、维管束厚度、木质部导管数目、导管直径(雅致木槿例外)在一年生茎初生叶与多年生茎生叶之间表现为显著差异,说明这些性状具有很大的发育

可塑性。其它性状如上、下表皮厚度,木质部和韧皮部厚度之比,以及中脉厚度等,在不同类型叶片之间的差异很小,表明它们的可塑性较小。与其它三种下类群相比,雅致木槿中脉结构的发育可塑性很小,其原因尚待进一步深入探讨。

表 1 木槿叶表皮和叶肉的解剖特征比较

Table 1 The comparison of leaf epidermis and mesophyll anatomy of *Hibiscus syriacus*

类群 Taxa	紫花单瓣木槿(<i>f. syriacus</i>)		白花重瓣木槿(<i>f. albus-plenus</i>)		雅致木槿(<i>f. elegantissimus</i>)		牡丹木槿(<i>f. paeoniiflorus</i>)	
Date(d/m)	13/4	13/4	20/8	20/8	13/4	13/4	13/4	13/4
LT	a	b	a	b	a	b	a	b
TUE(μm)	21.0 \pm 5.2	22.8 \pm 2.6	22.8 \pm 2.6	18.9 \pm 1.3	20.0 \pm 2.0	20.8 \pm 3.5	21.1 \pm 3.3	21.7 \pm 4.0
DSUE (个/ mm^2)	27.8 \pm 20.5	80.7 \pm 25.3**	8.6 \pm 11.1	52.9 \pm 22.5**	9.9 \pm 14.8	26.5 \pm 22.7**	10.6 \pm 10.2	78.0 \pm 24.2**
TLE(μm)	17.2 \pm 5.0	21.2 \pm 2.3**	14.2 \pm 3.1	15.3 \pm 1.6*	17.9 \pm 3.0	19.5 \pm 2.6*	16.5 \pm 1.8	19.2 \pm 0.3**
DSLE (个/ mm^2)	208.3 \pm 54.0	279.0 \pm 63.8	263.1 \pm 54.2	272.7 \pm 36.2	212.9 \pm 63.9	283.6 \pm 53.8	257.2 \pm 38.9	371.6 \pm 84.9**
DSU/DSL	0.13	0.28	0.03	0.19	0.04	0.09	0.04	0.21
TL(μm)	152.4 \pm 22.5	168.4 \pm 20.7	168.4 \pm 20.7	179.1 \pm 14.1**	160.2 \pm 19.0	184.5 \pm 23.4**	176.6 \pm 19.5	201.3 \pm 23.9**
TPT(μm)	34.2 \pm 6.1	55.4 \pm 10.8**	28.9 \pm 6.0	54.5 \pm 13.8**	39.1 \pm 8.1	56.3 \pm 13.9**	38.1 \pm 6.5	63.1 \pm 18.4**
LPT	1	1	1	1	1~2	1~2	1~2	1~2
APT	T	L	T	L	T	L	T	L
TST(μm)	84.3 \pm 2.3	69.3 \pm 18.2**	61.1 \pm 16.4	89.8 \pm 8.2**	86.3 \pm 19.7	88.0 \pm 23.4	101.2 \pm 17.7	95.2 \pm 18.9
LST	4~5	4~5	4~5	4~5	3~4	3~4	4~6	3~5
AST	T	T	T	T	T	T	T	T
TPT/TST	0.40	0.80	0.47	0.61	0.43	0.64	0.37	0.66

LT=叶的类型 Leaf type; TUE=上表皮厚度 Thickness of upper epidermis; DSUE=上表皮气孔密度 Density of stoma in upper epidermis; TLE=下表皮厚度 Thickness of lower epidermis; DSLE=下表皮气孔密度 Density of stoma in lower epidermis; DSLE/DSUE=上下表皮气孔密度比 Stoma density ratio of upper epidermis and lower epidermis; TL=叶片厚度 Thickness of leaves; TPT=栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue; LPT=栅栏组织层数 Cell layers of palisade tissue; APT=栅栏组织排列密度 Arrangement of palisade tissue; TST=海绵组织厚度 Thickness of spongy tissue; LST=海绵组织层数 Cell layers of spongy tissue; AST=海绵组织排列密度 Cell density of spongy tissue; TPT/TST=栅栏海绵组织厚度比 Thickness ratio of palisade tissue and spongy tissue; L=Loose 疏松; T=Tight 紧密; a=多年生茎生叶 Leaf on perennial stem; b=一年生茎初生叶 Primary leaf on annual stem. **, * 分别表示多年生茎生叶与一年生茎初生叶之间的差异达极显著水平和显著水平 ** and * stand that the difference between leaves on perennial stems and annual stems are very significant($p < 0.01$) or significant($p < 0.05$), respectively.

表 2 木槿叶片中脉的解剖特征比较

Table 2 The comparison of middle vein anatomy of *Hibiscus syriacus*

类群 Taxa	紫花单瓣木槿(<i>f. syriacus</i>)		白花重瓣木槿(<i>f. albus-plenus</i>)		雅致木槿(<i>f. elegantissimus</i>)		牡丹木槿(<i>f. paeoniiflorus</i>)	
LT	a	b	a	b	a	b	a	b
TEU(μm)	22.0 \pm 2.2	22.7 \pm 2.1	18.4 \pm 1.7	20.3 \pm 1.5	24.4 \pm 3.9	24.3 \pm 3.5	21.1 \pm 1.9	21.0 \pm 1.7
TEL(μm)	17.7 \pm 2.9	21.7 \pm 2.0	22.4 \pm 2.6	22.7 \pm 3.0	20.0 \pm 4.0	21.7 \pm 2.9	18.5 \pm 3.7	20.3 \pm 1.6
TX(μm)	81.0 \pm 12.8	150.7 \pm 17.4**	104.8 \pm 18.7	153.7 \pm 19.2**	83.6 \pm 7.9	100.0 \pm 17.5*	76.3 \pm 8.5	157.6 \pm 9.2**
TP(μm)	40.3 \pm 7.9	49.3 \pm 18.4	43.6 \pm 9.6	57.0 \pm 3.7*	47.2 \pm 6.4	45.7 \pm 9.2	22.6 \pm 4.1	41.2 \pm 14.7
TX/TP	2.45 \pm 0.36	2.72 \pm 0.44	2.06 \pm 0.48	3.28 \pm 0.88	1.79 \pm 0.29	2.27 \pm 0.59	3.49 \pm 0.86	3.88 \pm 0.92
TB(μm)	121.3 \pm 17.9	200.0 \pm 30.5**	148.4 \pm 26.1	210.7 \pm 18.0**	130.8 \pm 11.5	145.7 \pm 17.6*	101.1 \pm 9.8	198.0 \pm 8.9**
TMV(μm)	632.3 \pm 206.9	893.0 \pm 63.2	781.2 \pm 73.5	851.3 \pm 40.5	820.0 \pm 34.9	946.7 \pm 140.5	508.3 \pm 57.0	916.0 \pm 32.8**
TB/TMV	0.19 \pm 0.02	0.25 \pm 0.02**	0.21 \pm 0.09	0.23 \pm 0.04**	0.16 \pm 0.01	0.15 \pm 0.01	0.22 \pm 0.02	0.20 \pm 0.02
NV	55.8 \pm 15.4	74.3 \pm 9.1*	29.3 \pm 3.9	54.3 \pm 7.5**	32.2 \pm 2.4	42.2 \pm 8.5*	18.5 \pm 7.5	48.5 \pm 6.4**
DV(μm)	15.5 \pm 2.6	24.2 \pm 4.1**	18.6 \pm 2.2	22.5 \pm 4.4**	19.2 \pm 3.7	19.1 \pm 1.5	17.4 \pm 3.4	25.5 \pm 1.7**

TUE=上表皮厚度 Thickness of upper epidermis; TLE=下表皮厚度 Lower epidermis; TX=木质部厚度 Thickness of xylem; TP=韧皮部厚度 Thickness of phloem; NV=导管数 Numbers of vessels; DV=导管直径 Diameter of vessels; NF=纤维数 Numbers of fiber; TMV=中脉厚度 Thickness of middle vein; TB=维管束厚度 Thickness of bundle.

3 分析与讨论

3.1 叶片结构发育可塑性的生态解剖学意义

叶片是植物体营养器官中对环境变化最为敏感的器官,其形态结构特征被认为是最能体现环境因子的影响或植物对环境的适应(王勋陵等,1989)。叶片对环境变化的适应性包括叶形、叶表面特征、叶片厚度和解剖特征的变化(Wylie,1951; Jackson, 1967; 费松林等,1999)。小而厚的叶片、发达的栅栏组织、栅栏细胞长柱形、海绵组织排列紧密、厚的角质膜和表皮毛发达以及下皮层结构等,是对干燥(可能主要是空气湿度)(Esau,1977)或强光生境的适应(Lee 等,1990)。薄的栅栏组织、疏松的海绵组织(大的胞间隙)、近方形的栅栏细胞和凸透形的表皮细胞是对较弱光照环境中生、湿生环境的适应(Lee 等,1990; Bone 等,1985)。

木槿4个种下类群的一年生茎初生叶在栅栏组织厚度、下表皮厚度以及叶片厚度,都比多年生茎生叶厚度大。这是由于栅栏组织厚度、下表皮厚度以及总厚度与水热综合因子相关,随着水热综合因子的增加,它们呈现显著的增加趋势(费松林等,1999)。从发育时期看,多年生茎生叶从晚春枝条萌动时产生,它所面对的生境温度较低、光照较弱,植株的蒸腾作用相对较小,但在生长后期,随着一年生茎初生叶的不断增多,植株内部的荫蔽度愈来愈大,温度也相对较树冠外缘的一年生茎初生叶要低,因此,从动态(时间)和静态(空间)上来看,多年生茎初生叶所面临的生境条件基本一致,从叶片的结构来看,其结构更趋于阴生叶的特点,表现为叶片和栅栏组织较薄,排列疏松。一年生茎初生叶发育时间较晚,且从空间分布来看,主要分布于树冠的周缘,因而所面临的生境条件是:光照强度强,温度高,光热综合因子较好。厚的叶片,厚而排列紧密的栅栏组织显然有利于提高光合效率。

气孔是植物体与大气交换气体的通道与门户,同时直接影响着植物体的蒸腾作用(费松林等,1999)。实验结果表明,木槿下表皮气孔密度远远大于上表皮气孔密度,且上表皮气孔密度在不同着生部位的叶片之间表现出很大的可塑性,而下表皮气孔密度的可塑性则较小。气孔密度主要受光照、温度、水分等因素的影响,由于一年生茎生叶所处环境的温度和光照强度都比多年生茎生叶高,气孔密度

增加显著,既有利于加快水分蒸腾,降低叶片温度,又有利于加快叶肉组织与外界环境之间的气体交换,提高光合效率。

叶脉在叶片中起着支持和输导作用。在木槿的中脉中,维管束厚度、木质部厚度、导管数目及导管直径则表现出较大的可塑性。一年生茎初生叶的中脉厚,木质部发达,导管多,导管直径较大(雅致木槿除外),而多年生茎生叶的中脉薄,木质部相对不发达,导管数目较少,直径较小。发达的木质部有利于提高水分的输导效率,可起到补偿叶片失水的作用(林植芳等,1989)。

3.2 叶片结构发育可塑性的物种生物学意义

由于表型的发育可塑性,从而导致同一植株的某些性状发生很大程度的变异。这种变异给分类学,特别是以模式概念为基础的传统分类学研究造成了相当的困难,因此,研究性状的可塑性对评估性状的分类学价值具有不可忽视的作用(史刚荣,2003a)。Davis 等(1963)曾对分类实践中的“好”的性状提出了4条标准,其中之一即为“不易受环境饰变的影响”。换言之,可塑性较大的性状,其分类价值不大。木槿各种下类群叶片的一些解剖学性状,如叶片厚度、栅栏组织厚度、栅栏组织海绵组织厚度比、下表皮厚度以及上、下表皮气孔密度、木质部厚度、维管束厚度等表现出很大的发育可塑性,这类性状在同一植株不同类型叶片中差异很大,如果不加分析的应用于分类学是注定要失败的。

袁永明等(1991)在研究豆科黄华族植物叶片解剖特征时曾区分出系统演化性状和生态适应性状两类,并认为这两类性状之间可能没有截然的界限,系统演化性状是生态适应性状长期发展的结果,而生态适应性状也是发展中的系统演化性状。我们在研究中发现,尽管不同类型的叶片在许多解剖学性状上表现出很大的可塑性,然而同一类型叶片,特别是一年生茎初生叶的一些解剖学性状,在同一种下类群不同个体间的变异通常很小,且这些性状在同一生境下生长的不同种下类群之间存在着差异(表1、2)。因此,可以认为木槿同一类型叶片的解剖学性状既是生态适应性状,又是系统演化性状。对不同种下类群同一类型叶片进行比较解剖学研究,具有重要的种下分类学意义。

本文对4个木槿种下类群一年生茎初生叶片结构的比较研究表明,紫花单瓣木槿和白花重瓣木槿之间的亲缘关系较近,它们不仅以一层栅栏组织与

雅致木槿和牡丹木槿相区别,而且在其它许多性状上有相似之处。同样,雅致木槿和牡丹木槿在一些性状上也基本一致,说明二者之间也存在较近的亲缘关系。但雅致木槿在上下表皮气孔分布、维管束的发达程度等性状上与牡丹木槿明显有别,表明它们的进化方向不同。史刚荣(2003a,2003b)曾依据形态性状和叶片解剖性状提出将牡丹木槿提升为亚种等级;*Hibiscus syriacus* Linn. subsp. *paeoniflorus*(Gagnep.) G. R. Shi,并把紫花单瓣木槿相应提升为亚种(*H. syriacus* Linn. subsp. *syriacus*),本文研究结果也支持这种处理意见,并建议将白花重瓣木槿看作紫花单瓣木槿的一个变型,而把雅致木槿看作牡丹木槿的一个变型。

参考文献:

- 王勋陵,王静. 1989. 植物的形态结构与环境[M]. 兰州: 兰州大学出版社, 105—138.
- Bradshaw AD. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants[J]. *Adv Genet*, 13: 115—155.
- Bone RE, Lee D, Norman JM. 1985. Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain-forest shade plants[J]. *Applied Optics*, 24: 1 408—1 412.
- Colema JS, Connaughay KD, AckerlyDD. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5): 187—191.
- Davis PH, Heywood VH. 1963. Principles of Angiosperm Taxonomy[M]. Edinburgh and London: Oliver & Boyd.
- Esau K. 1977. Anatomy of seed plants[M]. New York: John Wiley and Sons Press, 351—372.
- 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 Fanjing-shan, 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.
- Ge S(葛颂), Hong DY(洪德元). 1994. Biosystematic study on *Adenophora potaninii* Korsh. complex(Campanulaceae): I. Phenotypic plasticity(泡沙参复合体(桔梗科)的物种生物学研究表型的可塑性)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), 32(6): 489—503.
- Jackson LWR. 1967. Effect of shade on leaf structure of deciduous tree species[J]. *Ecology*, 48: 498—499.
- Lee DW, Bone RA, Tersis SD. 1990. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants[J]. *American J Bot*, 77: 370—380.
- Ling ZF(林植芳), Ling GZ(林桂珠). 1989. Some structural characters of leaf blades concerned to photosynthesis of plants in Dinghushan(鼎湖山植物叶片的一些与光合作用有关的结构特征)[J]. *Acta South China Bot Institution*(中国科学院华南植物研究所集刊), (5): 101—107.
- Macdonald SE, Chinnappa CC. 1989. Population differentiation for phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex[J]. *Amer J Bot*, 76: 1 627—1 637.
- Morisset P, Boutin C. 1984. The biosystematic importance of phenotypic plasticity[M]. In: Grant WE(eds). Plant Biosystematics[C]. London: Academic Press, 293—306.
- Shi GR(史刚荣). 2003a. A study on developmental plasticity and infraspecific taxonomy of *Hibiscus syriacus*(木槿的发育可塑性及种下分类研究)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), 23(3): 340—344.
- Shi GR(史刚荣). 2003b. Comparative anatomy of leaf blades in three infraspecies of *Hibiscus syriacus*(木槿三个种下类群叶片的比较解剖学研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), 23(4): 327—330.
- Wylie RB. 1951. Principles of foliar organization shown by sun shade leaves from ten species of deciduous dicotyledon trees[J]. *Amer J Bot*, 38: 355—361.
- Yuan YM(袁永明), Peng ZX(彭泽祥), Chen JR(陈家瑞). 1991. The systematic and ecological significance of anatomical characters of leaves in the tribe Thermopsidae (Fabaceae)(黄华族(豆科)叶的解剖学性状的系统学和生态学意义)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), 33(11): 840—847.