

烟台补血草盐腺结构及发育过程观察

辛莎莎, 谭玲玲, 初庆刚^①

(青岛农业大学植物学研究室, 山东 青岛 266109)

摘要: 利用叶表皮离析、扫描电镜以及常规石蜡切片法对烟台补血草(*Limonium franchetii* (Debx.) Kuntze) 叶片盐腺的分布和结构特征及其发育过程进行了观察。结果表明: 烟台补血草叶片上、下表皮均有盐腺分布, 上、下表皮的盐腺密度分别为 7.57 和 8.09 mm⁻², 同一时期叶片上表皮盐腺密度略小于下表皮。烟台补血草的成熟盐腺是由 20 个细胞构成的复合结构, 其中, 中央有 4 个分泌细胞, 每个分泌细胞外侧均伴有 1 个长方形的毗邻细胞, 再向外依次包围着 4 个内杯状细胞和 4 个外杯状细胞, 靠近叶肉细胞处还有 4 个收集细胞, 收集细胞与盐腺的其他细胞同源; 在 4 个分泌细胞顶端的角质层中央各有 1 个小孔, 称为泌盐孔。烟台补血草盐腺发育过程依次经历原表皮细胞期、2 细胞期、4 细胞期、8 细胞期、16 细胞期和 20 细胞期 6 个阶段, 由 1 个单独的原表皮细胞发育而成, 发育过程中细胞均进行垂周分裂; 另外, 同一时期的叶片存在盐腺发育不同步的现象。根据观察结果推测烟台补血草主要通过泌盐孔向外泌盐。

关键词: 烟台补血草; 盐腺; 泌盐孔; 结构; 发育过程; 泌盐机制

中图分类号: Q944.68; Q948.113 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2012)03-0087-06

Observation on structure and development process of salt gland of *Limonium franchetii* XIN Sha-sha, TAN Ling-ling, CHU Qing-gang^① (Botanical Research Section of Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2012, 21(3): 87-92

Abstract: The distribution, structural features and development process of salt gland in leaf of *Limonium franchetii* (Debx.) Kuntze were observed by leaf epidermis segregation, SEM and routine paraffin section method. The results show that there are salt glands on both of upper and lower epidermis in leaf of *L. franchetii* with the density of 7.57 and 8.09 mm⁻², respectively, and the density of salt glands on upper epidermis is slightly smaller than that on lower epidermis at the same stage. Mature salt gland is a complex structure with twenty cells, in which, there are four secreting cells in the center, every secreting cell is accompanied with a rectangular adjacent cell in the lateral, and outward is bounded by four internal and four external goblet cells successively, and there are four collecting cells close to mesophyll cells. Collecting cells are homologous with other cells in salt glands. There is a small hole on cuticle center on top of all four secreting cells, which is namely salt-secreting hole. The development process of salt gland of *L. franchetii* successively experiences six development stages including protoderm cell stage, two-cell stage, four-cell stage, eight-cell stage, sixteen-cell stage and twenty-cell stage. The salt gland is developed from a single protoderm cell and cells are all anticlinal division during the development process. Moreover, there is an asynchronous phenomenon on development of salt gland in leaf at the same period. According to observation results, it is conjectured that *L. franchetii* secretes salt to outside mainly through salt-secreting hole.

Key words: *Limonium franchetii* (Debx.) Kuntze; salt gland; salt-secreting hole; structure; development process; salt secreting mechanism

收稿日期: 2011-11-22

基金项目: 山东省高等学校科技计划项目(J11LC06); 青岛农业大学高层次人才启动基金项目(630909)

作者简介: 辛莎莎(1987—), 女, 山东即墨人, 硕士研究生, 主要从事植物盐腺及其发育过程研究。

^①通信作者 E-mail: chuqg@yahoo.com.cn

根据联合国粮农组织 (FAO) 和教科文组织 (UNESCO) 的不完全统计, 全世界盐渍土地面积约为 $1 \times 10^9 \text{ hm}^2$, 其中中国的盐渍土地面积约为 $1 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 并且可耕地次生盐渍化严重。可耕地次生盐渍化大多是由于可耕地的灌溉方法和灌溉用水使用不当所致, 仅在中国次生盐渍化可耕地面积就已达约 $6.67 \times 10^6 \text{ hm}^2$ [1]。为了应对人口不断增多的现状, 农业生产的主要目标就是提高单位面积产量和扩大耕地面积, 而改良和利用盐碱地是达到上述目标的重要措施之一。几十年来人们对盐碱地的开发利用进行了艰苦的探索, 且多采取工程措施进行盐渍土地改良, 但由于投资成本较高, 该措施不适宜大规模推广且无法从根本上解决土壤盐渍化问题。将工程措施与培育耐盐品种、提高植物耐盐性等生物学措施结合起来进行土壤盐渍化改良可取得更好的抗盐碱效果。而若要最终解决大面积土地盐渍化及可耕地次生盐渍化问题, 充分利用自然分布于盐渍化土地上的原盐生植物进行土地改良是最有效的途径之一。

白花丹科 (Plumbaginaceae, 又称蓝雪科) 补血草属 (*Limonium* Miller) 植物烟台补血草 [*L. franchetii* (Debx.) Kuntze] 为中国特有种; 因其花冠淡紫色 (有时上部无色), 萼檐由淡紫红色渐变为白色, 又称为紫花补血草。本种为稀有种, 仅分布于山东和辽宁的部分沿海区域, 被列为国家第二批稀有濒危植物 [2], 目前已证实该种为泌盐盐生植物 [3]。

泌盐盐生植物体中具有特殊的泌盐结构——盐腺或盐囊泡, 通过泌盐结构可将植物体内过多的盐分排到体外, 使植物能适应盐泽生境 [4]。近几年来, 人们对盐腺进行了广泛的研究 (主要包括结构、功能、泌盐机制、发育、生态学意义等 [1,5]), 尚缺乏对盐腺形态结构发生和发育的解剖学研究报道。

作者以烟台补血草为实验材料, 采用扫描电镜及光学显微镜对其叶片盐腺结构进行观察并探讨其盐腺的发育过程, 以期从盐腺发育的角度开展对泌盐盐生植物盐腺结构的植物学研究, 并为开展泌盐植物的相关研究提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 材料

于2010年4月份在实验田内采集烟台补血草种子, 用自来水充分冲洗后, 挑选籽粒饱满的种子播种

于盛有蛭石和石英砂 (体积比为3:1) 混合基质的塑料盆中并用自来水进行培养, 待种子萌发后改用1/2Hoagland 营养液 (pH 5.7) 培养; 出现第4片真叶时挑选生长一致的幼苗移入直径20 cm、高22 cm 并装有蛭石和石英砂 (体积比为3:1) 混合基质的塑料盆中, 每盆2株, 用Hoagland 营养液培养。取第4片真叶用于叶表皮离析实验; 选取成熟叶片用于扫描电镜观察; 取各级叶片 (包括芽、幼叶和成熟叶) 用于石蜡切片实验。

1.2 方法

1.2.1 叶表皮离析及盐腺密度统计方法 取烟台补血草幼苗的第4片真叶, 采用快速鲜叶表皮制片法 [6] 进行离析, 并对离析后上、下表皮的盐腺密度进行测定。用Leica DM2500 光学显微镜 (德国徕卡仪器有限公司) 观察并拍照; 在40倍物镜下观察每个视野内的盐腺数, 上、下表皮均至少随机选10个视野统计盐腺数量, 结果取平均值; 并根据视野面积计算盐腺密度。

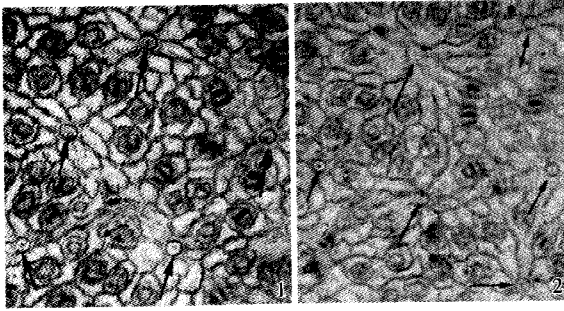
1.2.2 扫描电镜观察方法 取烟台补血草成熟叶片, 切成5 mm×5 mm 的若干小片, 用体积分数4%戊二醛固定液固定4 h以上; 依次经过体积分数70%、85%、95%乙醇和无水乙醇分级脱水, 然后用乙酸异戊酯进行置换; 采用临界点干燥法进行干燥, 用离子溅射仪喷镀, 使用KYKY-2008B 扫描电子显微镜 (德国Stephan公司) 观察盐腺微形态和泌盐孔结构并拍照。

1.2.3 石蜡切片制片方法 用解剖刀将烟台补血草芽、幼叶和成熟叶分别切成5 mm×5 mm 的若干小段, 用FAA 溶液固定24 h, 依次经过体积分数70%、85%、95%乙醇和无水乙醇分级脱水后, 用无水乙醇和二甲苯等体积混合液处理, 最后用二甲苯进行处理。采用常规石蜡切片法制片, 用美国AO2820 切片机制成横切和平切, 切片厚度约8 μm; 使用番红-固绿 [7] 双重染色后, 采用中性树胶封片。用Leica DM2500 光学显微镜观察并拍照。

2 结果和分析

2.1 叶表皮的盐腺密度分析

烟台补血草叶片上、下表皮盐腺的分布状况见图1。测量结果表明: 烟台补血草叶片上表皮每个视野中的盐腺数量为7~11个, 10个视野盐腺数量的平



箭头示盐腺 Arrows showing salt glands.

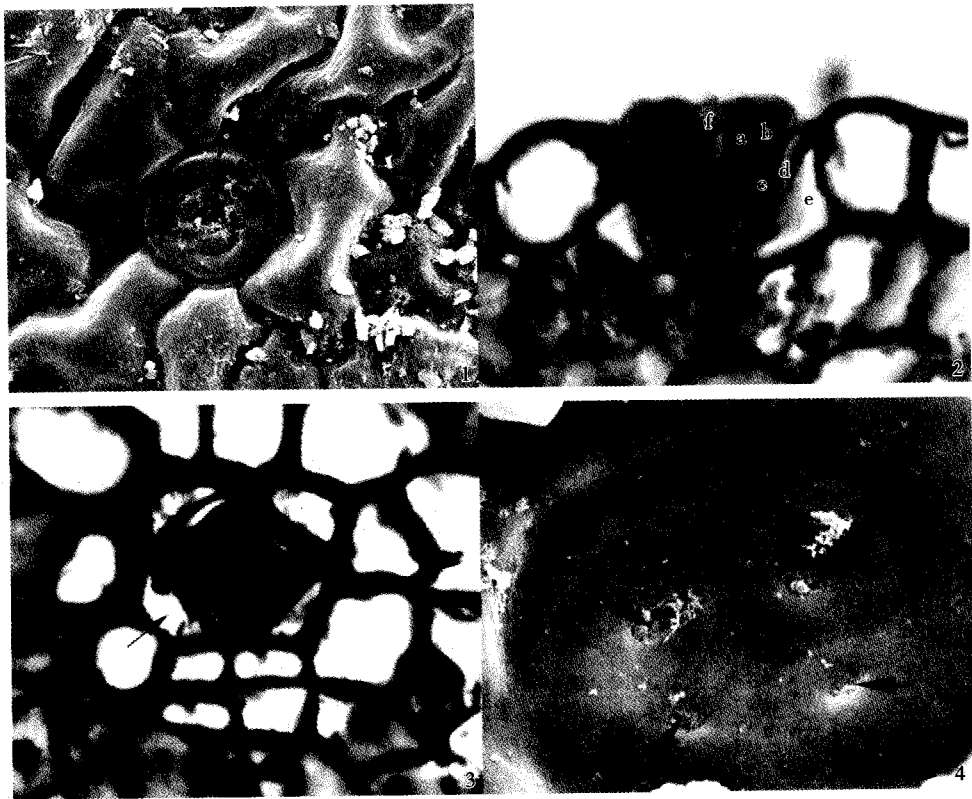
1. 上表皮 Upper epidermis; 2. 下表皮 Lower epidermis.

图1 烟台补血草叶片上、下表皮盐腺密度比较
Fig. 1 Comparison of density of salt glands on upper and lower epidermis of *Limonium franchetii* (Debx.) Kuntze leaf

均值为 8.7 个;下表皮每个视野中的盐腺数量为 8 ~ 11 个,10 个视野盐腺数量的平均值为 9.3 个。视野面积均为 1.15 mm²,由此计算出烟台补血草叶片上、下表皮的盐腺密度分别为 7.57 和 8.09 mm⁻²。表明烟台补血草叶片下表皮的盐腺密度略大于上表皮。

2.2 盐腺的结构

扫描电镜及光学显微镜下烟台补血草盐腺的结构见图 2。观察结果表明:烟台补血草叶片上、下表皮均有盐腺分布,成熟盐腺的结构特征与中华补血草 (*L. sinense* Kuntze) 基本相同^[8]。盐腺周围的 5~8 个细胞呈明显的辐射状突起,盐腺位于突起的圆环内且盐腺平行或略低于周围突起的表皮细胞;且这些表皮细胞的外切向壁光滑、无角质层脊,但盐腺上部及邻近的表皮细胞均覆盖 1 层厚的角质层(图 2-1)。



a: 分泌细胞 Secreting cell; b: 毗邻细胞 Adjacent cell; c: 内杯状细胞 Internal goblet cell; d: 外杯状细胞 External goblet cell; e: 收集细胞 Collecting cell; f: 收集室 Collecting chamber.

1. 示扫描电镜下盐腺的形态 Showing morphology of salt gland under SEM; 2. 示光镜下盐腺横切面结构 Showing transverse section structure of salt gland under LM; 3. 示光镜下收集细胞的结构 Showing collecting cell structure under LM; 4. 示扫描电镜下分泌盐孔的形态 Showing morphology of salt-secreting holes under SEM.

图2 烟台补血草叶片的盐腺结构
Fig. 2 Structure of salt gland in leaf of *Limonium franchetii* (Debx.) Kuntze

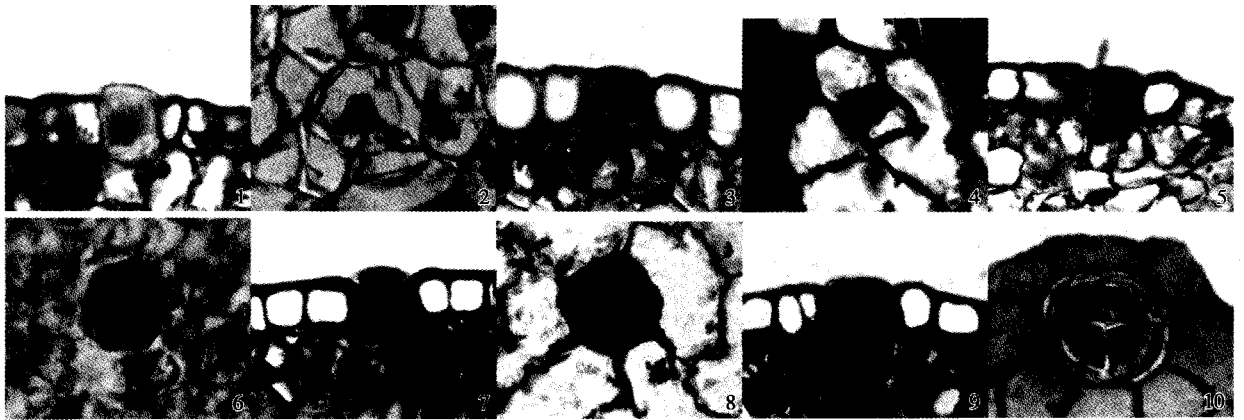
烟台补血草盐腺的组成细胞排列紧密、着色深。盐腺中央为2个长的分泌细胞(图2-2a),分泌细胞外侧为2个短的毗邻细胞(图2-2b),再向外依次包围着内杯状细胞和外杯状细胞(图2-2c,d);盐腺基部左右两侧各有1个大的三角状细胞,称为收集细胞(图2-2e,3);盐腺外切向壁覆盖着很厚的角质层,角质层与分泌细胞之间存在1个空腔,称为收集室(图2-2f)。另外,每个分泌细胞顶端的角质层中央均有1个小孔,称为泌盐孔(图2-4),植物体主要依靠泌盐孔泌盐;泌盐孔周围可见少许大的盐颗粒及絮状物。

根据叶横切面与平切面的石蜡切片观察结果可见:烟台补血草的盐腺由20个细胞构成,包括分泌细胞、收集细胞、内杯状细胞、外杯状细胞和毗邻细胞各4个。其中,4个分泌细胞规则排列在盐腺中心,细胞之间的间隙形成十字形;深藏在叶表皮内部并与腺体紧密接触的是4个大的收集细胞,呈三角状;收集细胞和分泌细胞之间有2层杯状细胞,分别为4个内杯状细胞和4个外杯状细胞;内杯状细胞与分泌细胞之间在靠近表皮处又存在4个毗邻细胞。盐腺上部及邻近的表皮细胞被1层厚的角质层所覆盖,角质层沿着外杯状细胞与收集细胞的间隙向内部延伸,形成1个稳固的腺体复合结构。

2.3 盐腺的发育过程

烟台补血草叶片盐腺不同发育期的解剖结构变化见图3。通过对叶片横切面和平切面结构的观察可以看出:同一时期烟台补血草叶片盐腺发育存在不同步现象,在叶发育过程中不断产生新的盐腺。烟台补血草的盐腺是由1个原表皮细胞经过5次细胞分裂形成的,成熟盐腺是由20个细胞构成的盐腺复合体,其发育过程大致可分为6个阶段,依次为原表皮细胞期、2细胞期、4细胞期、8细胞期、16细胞期和20细胞期。

原表皮细胞期:此时期为1个质浓、核大的原表皮细胞,盐腺由此发育而成(图3-1,2),这与补血草属植物中华补血草的盐腺“由1个单独的表皮细胞发育而成”的结果^[8]相同。2细胞期:此时期原表皮细胞经过1次垂周分裂形成2个细胞,这2个细胞相对较小,染色较深(图3-3,4)。4细胞期:此时期2个染色较深的细胞再经过1次垂周分裂形成4个细胞,构成1个垂直于叶表面且整体结构类似“碗”状的复合体结构,“碗底”朝叶肉细胞,“碗口”朝外,整体结构排列紧密(图3-5,6)。8细胞期:此时期复合体结构细胞再次分裂,并在表皮细胞下部、紧靠复合体结构下部的外侧产生呈三角形的收集细胞(图3-7,8)。16细胞期:经过进一步发育,在分泌细胞和收集细胞



1: 原表皮细胞期横切面结构 Structure of transverse section at protoderm cell stage; 2: 原表皮细胞期平切面结构 Structure of longitudinal section at protoderm cell stage; 3: 2细胞期横切面结构 Structure of transverse section at two-cell stage; 4: 2细胞期平切面结构 Structure of longitudinal section at two-cell stage; 5: 4细胞期横切面结构 Structure of transverse section at four-cell stage; 6: 4细胞期叶平切面结构 Structure of longitudinal section at four-cell stage; 7: 8细胞期横切面结构 Structure of transverse section at eight-cell stage; 8: 8细胞期平切面结构 Structure of longitudinal section at eight-cell stage; 9: 16细胞期横切面结构 Structure of transverse section at sixteen-cell stage; 10: 16细胞期平切面结构 Structure of longitudinal section at sixteen-cell stage.

图3 烟台补血草叶片盐腺不同发育期的解剖结构

Fig. 3 Anatomical structure of salt gland in leaf of *Limonium franchetii* (Debx.) Kuntze at different development stages

之间产生1层扁平的细胞,即杯状细胞;其染色较分泌细胞偏浅,并包围除分泌细胞外切向壁以外的几乎所有部分;此时期在分泌细胞和杯状细胞之间形成明显的染色较深、体积较小的毗邻细胞(图3-9,10)。20细胞期:此时期在收集细胞和杯状细胞之间出现1层与杯状细胞相似的细胞,由腺体外部表面一直延伸到腺体基部,并形成完整的包含20个细胞复合体结构的成熟盐腺(图2-2,3)。另外,在盐腺的收集细胞和分泌细胞之间的2层细胞形状相似,这些细胞是由原来的杯状细胞垂周分裂形成的。

3 讨 论

3.1 盐腺周围表皮细胞的作用

烟台补血草叶片上、下表皮的盐腺数量都较多,这与该种的生长环境相适应,是外部环境长期作用的结果。通过扫描电镜可观察到烟台补血草盐腺周围均有5~8个呈辐射状排列的表皮细胞。丁烽^[9]对二色补血草[*L. bicolor* (Bunge) O. Kuntze]盐腺周围的这种特殊表皮细胞进行了研究,结果显示:用NaCl处理时盐腺周围围绕的表皮细胞体积显著增大;在用Hoagland营养液处理时盐腺周围表皮细胞不同位点的 Na^+ 外排和 H^+ 内吸速率都很微弱且无显著性差异;而用 $200\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理时,随着盐腺和表皮细胞交界处到被测位点距离的增加,盐腺周围表皮细胞的 Na^+ 外排和 H^+ 内吸速率均呈下降趋势,说明盐腺周围的表皮细胞与 Na^+ 外排和 H^+ 内吸速率有密切关系。由于这类细胞具有“越靠近盐腺离子外排速率越强”的特点,因而推测该类细胞可能在将盐分运输到盐腺的过程中起一定的作用,具体作用机制还需要进一步的深入研究。

3.2 盐腺的结构特征

泌盐结构是泌盐盐生植物最显著的形态结构特征,可将植物体内过多的盐分排出体外或储存在盐囊泡中,通常可分为盐腺和盐囊泡2种类型^[5],其中,盐腺普遍存在于白花丹科、瓣鳞花科(Frankeniaceae)和怪柳科(Tamaricaceae)盐生植物中^[10]。

烟台补血草的盐腺结构与已报道的补血草属其他植物的盐腺结构相似^[8]:均由20个细胞构成,包括4个分泌细胞、4个毗邻细胞、4个内杯状细胞、4个外杯状细胞和4个收集细胞。Faraday等^[11-12]的观察结果表明:补血草属植物的盐腺由16个细胞组成,分为

4个区,其中毗邻细胞与分泌细胞合称分泌细胞;叉枝补血草属(*Aegialitis* R. Br.)植物*A. rotundifolia* Roxb.的盐腺则由1个基部收集细胞、2个柄细胞和8个分泌细胞构成,并具有角质层和泌盐孔;而叉枝补血草属的另一种植物*A. annulata* R. Br.的盐腺则由40个细胞构成,分为8个区,每个区有5个细胞。由此可见,同属不同种类的盐腺形态结构也有明显差别,在同一种植物中可以存在2种或者2种以上的盐腺结构,关于补血草属植物的盐腺是否还存在其他类型则有待进一步实验确定。

白花丹科角柱花属(*Ceratostigma* Bunge)的角柱花(*C. plumbaginoides* Bunge)、补血草属的多个种和*Limoniastrum* Fabr.属的*L. monopetalum* L.的盐腺形态结构大致相同:均由20个细胞构成,明显分为4个区,每个区5个细胞,分别为收集细胞、毗邻细胞、外杯状细胞、内杯状细胞和分泌细胞;蓝雪属(*Plumbago* L.)植物蓝花丹(*P. auriculata* Lam.)的盐腺结构与补血草属植物相似,从盐腺纵切面来看,也具有收集细胞、内外杯状细胞和分泌细胞^[11]。

综上所述,盐腺均由2至多个细胞构成,尽管不同科、属植物的盐腺形态结构有一定的差异,但同科植物的盐腺却表现出基本一致的形态结构,仅个别同属植物或同种植物盐腺结构差异较大。

3.3 盐腺的泌盐方式

通过扫描电镜,可观察到在烟台补血草盐腺中央的4个分泌细胞顶端的角质层上均有1个小孔,即泌盐孔;在泌盐孔周围有分泌出的白色絮状物或结晶。由此可以推断烟台补血草的盐腺通过泌盐孔向外泌盐。在石蜡切片中可观察到:除了外杯状细胞和收集细胞之间的渗入区外,烟台补血草的盐腺细胞几乎全部被1层角质层所包裹,该角质层通常沿着腺体表面与分泌细胞的细胞壁分开,在分泌细胞和角质层之间形成1个较大的空腔,即收集室。盐离子经叶肉细胞进入收集细胞,再经收集细胞进入盐腺细胞后,即可通过盐腺细胞壁上的小孔分泌到细胞外^[5]。陆静梅等^[13]认为:二色补血草具有双重的泌盐方式,幼嫩叶靠盐腺泌盐孔泌盐,成熟偏老化叶则靠盐腺的基细胞破碎和帽细胞的泌盐孔泌盐,这是其为适应盐碱环境而演化出的较高级的泌盐方式。而本研究中作者并未观察到烟台补血草具有基细胞破碎的泌盐方式,但在扫描电镜下可观察到盐腺周围有盐颗粒和白色絮状物,可以认为烟台补血草通过泌盐孔向外泌盐。

另外,在扫描电镜下还观察到:除了在盐腺周围有盐颗粒外,在气孔器附近及周围表皮细胞表面均有盐颗粒。故推测除了通过盐腺的泌盐孔泌盐外,烟台补血草的气孔也可能有泌盐功能,但这还需要进一步的实验验证。

3.4 盐腺的发育过程

植物盐腺和盐囊泡均是由1个单独的原表皮细胞经过一系列对称和不对称分裂发育形成,而烟台补血草的盐腺也是发育自1个单独的原表皮细胞,并且在同一时期的叶片中存在盐腺发育不同步的现象,在叶的发育过程中不断有新的盐腺产生。盐腺发育一般均经过6个过程,即由原表皮细胞期经过2细胞期、4细胞期、8细胞期、16细胞期最后形成由20个细胞组成的成熟盐腺。目前,有关泌盐结构发育过程的研究尚不多见。Bosabalidis等^[14]的观察结果显示:无叶怪柳(*Tamarix aphylla* L.)的盐腺起源于1个质浓、核大的原表皮细胞,该细胞经过第1次平周分裂后,经过一系列分裂过程形成6个分泌细胞,这6个分泌细胞两两成对排列,彼此靠拢,形成3行2列的腺体;杨美娟等^[15]对中亚滨藜(*Atriplex centralasiatica* Hjin.)盐囊泡形态结构发育的研究结果表明:中亚滨藜的盐囊泡起源于叶原基、茎尖及幼叶处细胞质浓厚的原表皮细胞,经过平周分裂(不均等分裂)形成泡状细胞和柄细胞。由此可见,一般盐腺或盐囊泡的发育以细胞平周分裂为主,垂周分裂比较少见,而烟台补血草盐腺的发育过程均为垂周分裂。

Faraday等^[11]观察发现:补血草属植物盐腺收集细胞的结构与其下方的叶肉细胞结构相同,并据此认为盐腺的收集细胞起源于下方的叶肉细胞而非盐腺结构本身的细胞。然而,作者的观察结果表明:烟台补血草盐腺的收集细胞由原表皮细胞经过多次垂周分裂形成,与盐腺的分泌细胞、毗邻细胞和内外2层杯状细胞具有同源性。

综上所述,烟台补血草的盐腺是由4个分泌细胞、4个毗邻细胞、4个内杯状细胞、4个外杯状细胞以及4个收集细胞构成的具有20个细胞的多细胞腺

体,每个盐腺周围均有5~8个呈辐射状排列的表皮细胞,每个分泌细胞顶端的角质层均有1个泌盐孔,通过泌盐孔向外泌盐;盐腺的发育过程大致经历6个阶段,依次为原表皮细胞期、2细胞期、4细胞期、8细胞期、16细胞期和20细胞期;其盐腺的收集细胞与构成盐腺的其他细胞同源。

参考文献:

- [1] 王志春,梁正伟.植物耐盐研究概况与展望[J].生态环境,2003,12(1):106-109.
- [2] 中国科学院中国植物志编辑委员会.中国植物志:第六十卷第一分册[M].北京:科学出版社,1987:32.
- [3] 赵可夫,李法曾,樊守金,等.中国的盐生植物[J].植物学通报,1999,16(3):201-207.
- [4] 周玲玲,刘萍,陆嘉惠.四种补血草属植物叶片泌盐结构的扫描电镜观察[J].植物研究,2006,26(6):667-671.
- [5] 周三,韩丽雨,赵可夫.泌盐盐生植物研究进展[J].应用与环境生物学报,2001,7(5):496-501.
- [6] 王世强,方建新,王德青.一种简便快速鲜叶表皮制片技术[J].生物学杂志,2006,23(4):53-54.
- [7] 李正理.植物组织制片学[M].北京:北京大学出版社,1996:130-139.
- [8] 辛莎莎,谭玲玲,初庆刚.中华补血草盐腺发育的解剖学研究[J].西北植物学报,2011,31(10):1995-2000.
- [9] 丁烽.二色补血草叶片盐腺泌盐机理的研究[D].济南:山东师范大学生命科学学院,2010.
- [10] 赵可夫,李法曾.中国盐生植物[M].北京:科学出版社,1999:32-33.
- [11] FARADAY C D, THOMSON W W. Structural aspects of the salt glands of the Plumbaginaceae[J]. Journal of Experimental Botany, 1986, 37(4): 461-470.
- [12] FARADAY C D, THOMSON W W. Morphometric analysis of *Limonium* salt glands in relation to ion efflux [J]. Journal of Experimental Botany, 1986, 37(4): 471-481.
- [13] 陆静梅,李建东,胡阿林,等.二色补血草叶片泌盐结构的扫描电镜观察[J].应用生态学报,1995,6(4):355-358.
- [14] BOSABALIDIS A M, THOMSON W W. Light microscopical studies on salt gland development in *Tamarix aphylla* L.[J]. Annals of Botany, 1984, 54(2): 169-174.
- [15] 杨美娟,杨德奎,李法曾.中亚滨藜盐囊泡形态结构与发育研究[J].西北植物学报,2006,26(8):1575-1578.

(责任编辑:佟金凤)