

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20180364

胡杨异形叶性状与其个体发育的关系

王文娟¹ 吕慧² 钟悦鸣¹ 陈利俊² 李景文¹ 马青²

(1. 北京林业大学林学院, 北京 100083; 2. 内蒙古自治区国营额济纳旗林场, 内蒙古自治区 额济纳旗 735400)

摘要:【目的】叶片是植物适应环境的重要器官,叶片结构性状的改变影响植物光合作用等生理过程,探讨胡杨叶形变化规律及其影响因素对理解其适应特性具有重要意义。【方法】为明确胡杨异形叶结构性状特征与其个体发育之间的关系,在额济纳人工胡杨林内调查不同树龄、繁殖期与非繁殖期胡杨树冠下层叶片的长与宽以分析其叶形的变化规律。【结果】胡杨异形叶形成是一个渐变的过程,随着树龄增加,胡杨叶长减小,叶宽增加,叶长宽比减小;树龄对叶片长、宽和长宽比变异的解释率分别为53.1%、38.6%和66.1%。繁殖期对胡杨叶形变化具有显著影响,6年生胡杨繁殖期叶长和叶长宽比显著小于非繁殖期叶片,而叶宽显著大于非繁殖期叶片。非繁殖期的胡杨叶形则随树龄增加由条形叶向卵形叶逐渐转变。胸径与胡杨叶片形态特征显著相关,随着胸径增大,胡杨叶长与叶长宽比减小,叶宽增大;在一元回归分析中,胸径对胡杨叶片形态特征的解释率均大于0.5($R^2 > 0.5, P < 0.0001$),而在多元回归中,胸径单独的解释率为8.6%(叶长)、13.1%(叶宽)、3.4%(叶长宽比);此外,胸径与树龄对胡杨叶片结构性状特征具有显著的交互影响。【结论】胡杨异形叶的发生与其个体生长发育之间具有密切关系,随着树木的生长,胡杨叶形由条形叶向卵形、阔卵形叶转变以适应干旱高温的环境;此外,繁殖期加速胡杨叶形的转变,可能是胡杨应对繁殖期能量需求的适应性策略。

关键词:胡杨; 叶性状; 繁殖期; 树龄; 胸径

中图分类号:S718.43; S792.119 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2019)02-0062-08

引文格式:王文娟,吕慧,钟悦鸣,等. 胡杨异形叶性状与其个体发育的关系[J]. 北京林业大学学报,2019,41(2):62-69. Wang Wenjuan, Lü Hui, Zhong Yueming, et al. Relationship between heteromorphic leaf traits of *Populus euphratica* and its individual development[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(2): 62-69.

Relationship between heteromorphic leaf traits of *Populus euphratica* and its individual development

Wang Wenjuan¹ Lü Hui² Zhong Yueming¹ Chen Lijun² Li Jingwen¹ Ma Qing²

(1. College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Ejinaqi Forest Farm of Inner Mongolia Autonomous Region, Ejinaqi 735400, Inner Mongolia, China)

Abstract: [Objective] Leaf is the most adaptable plant organ responding to the environment. Leaf structure influences plant physiological processes, such as photosynthesis. Thus, it is extremely important to understand the changes in leaf structure and underlying factors for exploring the strategy of plant adaptation. [Method] To detect the relationship between the leaf structural traits of *Populus euphratica* and its individual development stage, we investigated the leaf length and width of *P. euphratica* to calculate leaf shape changes during reproduction and non-reproduction period at different ages in Ejina artificial *P. euphratica* forest of Inner Mongolia. [Result] The results showed that the leaf length and the ratio of leaf length to leaf width decreased with increasing tree age, while the leaf width increased. Tree

收稿日期:2018-11-05 修回日期:2018-12-25

基金项目:国家自然科学基金项目(31570610)。

第一作者:王文娟,博士生。主要研究方向:生物多样性和恢复生态学。Email:wangwj0618@163.com 地址:100083 北京市海淀区清华东路35号北京林业大学林学院。

责任作者:李景文,博士,教授。主要研究方向:生物多样性。Email:lijingwen@bjfu.edu.cn 地址:同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

age accounted for 53.1%, 38.6% and 66.1% of variations in the leaf length, leaf width and the ratio of leaf length to width, respectively. The leaf shape changes were significantly influenced by reproduction period. Leaf length and ratio of the length to width in reproduction period were significantly smaller while leaf width was larger than those in non-reproduction period. However, the leaves of *P. euphratica* during non-reproduction period gradually changed from lanceolate to broad-ovate with increased tree age. The DBH was significantly correlated with the leaf traits, which was negatively correlated with the leaf length and the ratio of leaf length to leaf width versus positively correlated with the leaf width. The DBH accounted for most of the variations in the leaf traits by one-dimensional regression analysis ($R^2 > 0.5$, $P < 0.0001$). But DBH accounted for a lower portion of the overall variations of leaf traits based on multiple linear models (leaf length 8.6%, leaf width 13.1%, the ratio of leaf length to width 3.4%). Furthermore, we detected significant interactive effects between DBH and age on the leaf traits.

[**Conclusion**] In conclusion, the leaf traits of *P. euphratica* were significantly correlated with the tree growth and development. The leaf shape changed from lanceolate to broad-ovate with tree growth to adapt the desert environment. We infer *P. euphratica* accelerates the leaf shape changes to provide sufficient energy for reproduction which may be an adaptive strategy of *P. euphratica* to environmental conditions.

Key words: *Populus euphratica*. ; leaf trait; reproduction period; tree age; diameter at breast height

植物性状是植物经遗传变异、长期适应环境条件形成的,这些表型性状能够较好地反映植物应对环境变化的生存策略^[1-3]。叶片作为植物的重要器官之一,是植物进行光合作用的主要器官,同时是生态系统初级生产者的能量转换器,对生态系统能量流动和物质循环的功能发挥起着重要的作用^[4]。叶片的性状特征决定着其作用和功能的发挥,与植物生长、生物量积累和资源利用等密切相关。比叶面积(specific leaf area, SLA)是叶面积与叶干质量的比值,能反映植物对不同环境的适应策略^[5],通常具有较高SLA的植物具有较高的生产力,更加适应资源丰富环境,反之更加适应贫瘠的环境^[6]。通过对黑河流域14种植物的分析发现,该区域植物SLA与其他区域研究结果相比偏小,反映了黑河流域荒漠区贫瘠的环境,是植物适应干旱环境的结果^[7]。叶片性状可分为功能型性状和结构型性状。功能型性状主要包括光合速率、叶片养分等,而结构型性状主要包括叶长/宽、叶面积、叶厚度、叶干物质含量等,这类性状相对较为稳定并且在一定程度上能都反映植物获取碳源和光合作用的能力^[1]。

胡杨(*Populus euphratica*)属于杨柳科(Salicaceae)胡杨组(Sect. *Turanga*),在我国主要分布在新疆和内蒙古额济纳旗^[8]。胡杨是干旱区唯一能成林的乔木树种,依河而生,依岸成林,因此又称为河岸林^[9]。胡杨具有异形叶特征:幼树时期以披针形、狭披针形和线状披针形叶为主;而在大树时期,以卵状菱形、卵圆形和阔卵形叶为主,而胡杨叶形确切的种数则难以确定^[10-11]。研究表明,随着胡杨个体径

级的增大,逐渐出现条形、披针形、卵形和阔卵形叶,且卵形和阔卵形叶逐渐由树体上部向下部占据,反映了胡杨异形叶与其个体发育的相关性^[12]。

近年来,随着对胡杨认识的不断加深与保护胡杨意识的增强,对胡杨异形叶的研究也逐渐深入,但主要集中在异形叶解剖结构、光合作用等方面的比较上。解剖结构上,阔卵形叶表皮蜡质晶体融合成更多更厚的蜡层,而披针形叶则具有更多的直立状鳞片状蜡质晶体;阔卵形叶具有更大的气孔密度、气孔下陷深度及孔下室,角质层较厚,栅栏组织更发达,叶肉细胞中有更多的粘液细胞,这些结构均有利于胡杨在干旱环境中长期生存,反映了阔卵形叶对干旱和强光环境具有更强的适应特性^[10, 13-14]。从光合作用角度分析,阔卵形叶更耐强光,具有更高的光合效率,易于快速积累光合产物而加快树体生长,而条形叶光合效率低,抗逆性差,难以维持大树的生长,这也是胡杨生长后期以阔卵形叶为主的原因之一^[15]。植物生理角度上,叶片生长发育是多种激素共同作用的结果,例如脱落酸(ABA)可以增强植物抗逆性,研究表明胡杨叶片中内源激素含量随叶形而变化,反映了其适应干旱环境的特点^[16]。

因此胡杨异形叶对其在干旱区生境下生存具有重要的意义。然而,胡杨异形叶发生的原因还不甚清晰。相关研究表明,胡杨叶形的变化与叶片过氧化氢酶(POD)的活性有关^[17],相关基因的表达模式对生物学过程的控制与胡杨异形叶的发生也显著相关^[18-19],胡杨个体发育大小(胸径)对其异形叶的发生也具有不可忽略的作用^[20]。然而,系统阐述胡杨个体发育与其异形叶关系的研究报道极少。因此,

本文从胡杨异形叶入手,从胡杨个体发育的3个方面——个体生长情况、个体树龄、是否进入繁殖期对胡杨叶形变化的影响进行研究,以明确胡杨个体发育过程中叶片形态结构的变化及对环境的响应,为胡杨的进一步研究和保护提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

本研究在内蒙古额济纳旗国营林场育苗地人工胡杨林内进行。该区属于极端干旱区大陆性气候区,夏季炎热干燥,冬季严寒;年均降雨量约为40 mm,约为蒸发量的1/70;年最高气温43.1℃,最低气温-37.6℃。研究区胡杨林面积约20 hm²,育有不同龄级的胡杨,林木种植密度约为41株/hm²,人工水源补给是胡杨水分需求的主要来源,每年灌水约6~8次。

1.2 实验设计和取样方法

2018年在胡杨林内,选择分布面积较大的3、6和11年生胡杨为研究对象,各设定20 m×20 m的调查样方。4月初至5月观察胡杨开花情况,并做好标记(1.开花,进入繁殖期;2.未开花,未进入繁殖期)。7月中旬,在胡杨生长旺盛,叶片发育成熟时期进行叶片采集。在3个调查样地内,随机选择生长良好,无严重枯枝现象的10株繁殖期的胡杨树木与10株非繁殖期的胡杨树木进行调查,其中3年

生胡杨均没有开花记录,因此只调查了10株非繁殖期的胡杨树木。

胡杨阔卵形叶首先出现在冠层顶端偏下位置,再逐渐向下扩展至整个树冠,并占据优势地位^[20]。采集胡杨树冠中下层叶片基本反映整株胡杨叶形变化的完成期。因此本研究中,从随机选择的50株胡杨的树冠中下层的东、西、南、北4个方位各取5片成熟、完整和健康的叶子进行叶片长、宽的测量,并取平均值来反映本株胡杨树冠中下层的叶形特征;同时测量胡杨胸径和树高用来反应植株的个体生长情况。

1.3 数据处理与分析

采用SPSS19.0软件进行方差分析和Pearson相关性分析,使用R语言软件进行一般线型逐步回归分析,利用Sigmpplot12.0软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同树龄胡杨个体叶结构性状特征及差异比较

随着树龄的增加,胡杨树冠下层叶片长逐渐减小,宽逐渐增大,长宽比逐渐减小,且差异显著(表1、图1)。3、6和11年生胡杨叶长的范围分别为5.7~10.2 cm、3.8~7.0 cm、3.4~6.6 cm;叶宽的范围分别为0.6~1.7 cm、0.9~3.6 cm、0.9~6.2 cm;叶长宽比的范围分别为4.6~13.3、1.2~7.8、0.9~6.0。详见表1。

表1 树龄对胡杨叶结构性状的影响

Tab.1 Effects of tree age on the leaf structure traits of *Populus euphratica*

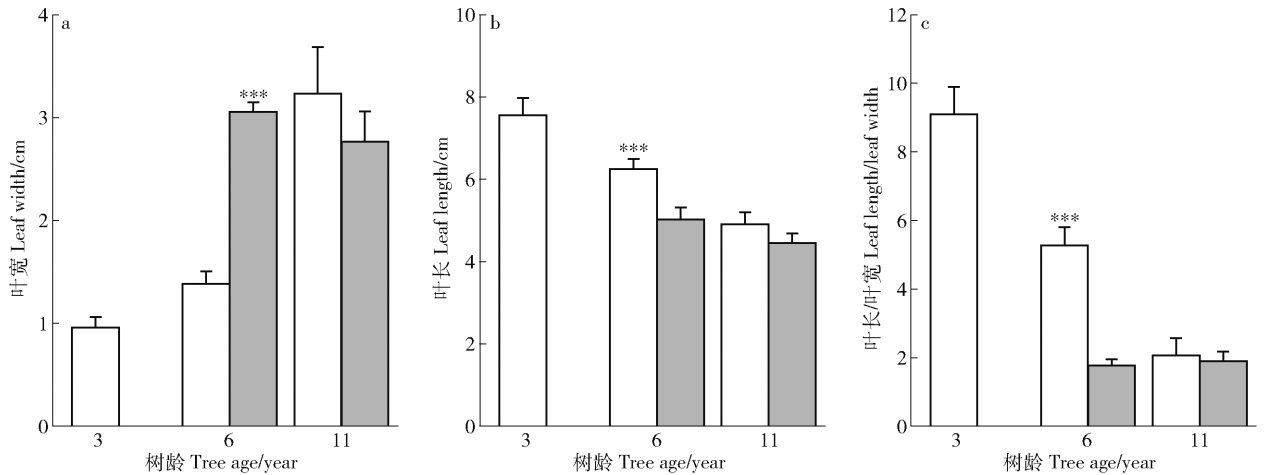
树龄 Tree age	叶长 Leaf length/cm	叶长范围 Leaf length range/cm	叶宽 Leaf width/cm	叶宽范围 Leaf width range/cm	叶长/叶宽 Ratio of leaf length to leaf width	叶长/叶宽范围 Ratio of leaf length to leaf width range
3	7.56 a	5.7~10.2	0.96 b	0.6~1.7	9.10 a	4.6~13.3
6	5.65 b	3.8~7.0	2.22 a	0.9~3.6	3.51 b	1.2~7.8
11	4.69 c	3.4~6.6	3.00 a	0.9~6.2	1.99 c	0.9~6.0

注:表中数值为平均值。同列不同小写字母表示不同树龄之间差异显著($P < 0.05$)。Notes: data in table are mean values. Different small letters in the same column mean significant differences at $P < 0.05$ level among different tree ages.

2.2 繁殖期对胡杨个体叶结构性状特征的影响

由图1可知,繁殖期对6年生胡杨叶结构性状特征具有显著影响,繁殖期的胡杨叶片长和叶长宽比更小,而叶片宽更大;繁殖期与非繁殖期胡杨叶片长分别为(5.04±0.87) cm和(6.26±0.74) cm,宽分别为(3.05±0.32) cm和(1.38±0.38) cm,长宽比分别为1.77±0.51和5.25±1.81。而11年生胡杨叶结构性状特征在繁殖期与非繁殖期胡杨之间没有显著差异。整体上看,进入繁殖期对胡杨叶形变化有一个激发效应的过程,6年生胡杨叶宽激增甚

至高于11年生胡杨,而长宽比激减,达到与11年生胡杨相持平的效果;非繁殖期的胡杨,叶形指数是一个逐渐变化的过程,随着树龄增加,叶宽逐渐增大而叶长和叶长宽比逐渐减小(图1)。双因素方差分析也表明:胡杨树龄与繁殖期对胡杨叶片长、宽和长宽比具有显著影响,同时树龄与繁殖期对叶片宽和叶片长宽比还具有交互作用影响(表2)。因此,繁殖期是影响胡杨叶结构性状特征的一个重要因素,而繁殖期对胡杨叶结构性状特征的影响基于树龄差异影响程度不同;这可能是因为随着胡杨个体的生长,



白色为未进入繁殖期胡杨,灰色为进入繁殖期胡杨,***表示相同树龄阶段繁殖期与非繁殖期之间差异极显著。The white bar and grey bar respectively indicate non-reproduction and reproduction period. Differences between the reproduction and non-reproduction period are indicated by “***”.

图1 不同树龄繁殖期与非繁殖期胡杨叶宽(a)、叶长(b)和叶长宽比(c)的差异

Fig.1 Variations of leaf width(a), leaf length(b) and leaf length/leaf width(c) during reproduction and non-reproduction period at different tree ages

表2 树龄和繁殖期对胡杨叶结构性状特征影响的双因素方差分析

Tab.2 Comparisons of leaf structure traits between reproduction and non-reproduction period at different tree ages using two-way analysis of variance

叶结构性状 Leaf structure trait	变异来源 Variation source	F	P
叶长 Leaf length	树龄 Tree age	13.785	0.001
	繁殖期 Reproduction period	10.554	0.003
	树龄×繁殖期 Tree age×reproduction period	2.160	0.150
叶宽 Leaf width	树龄 Tree age	7.810	0.008
	繁殖期 Reproduction period	4.639	0.038
	树龄×繁殖期 Tree age×reproduction period	14.376	0.001
叶长/叶宽 Leaf length/leaf width	树龄 Tree age	14.122	0.001
	繁殖期 Reproduction period	20.224	0.000
	树龄×繁殖期 Tree age×reproduction period	16.632	0.000

繁殖期对胡杨叶结构性状特征的影响逐渐被树龄和树木生长状况的影响所掩盖,使得其影响程度与显著度逐渐减小。

2.3 叶结构性状特征与胡杨个体发育的关系

相关性分析表明,胡杨叶片长与叶片宽之间具有极显著的负相关(表3),表明随着胡杨叶片长的减小,叶片宽具有逐渐增加的趋势。叶片结构性状指标与胸径的回归分析表明,叶宽与胸径之间呈极显著正相关,而叶长、叶长宽比与胸径呈极显著负相关。图2表明,叶宽和叶长随胸径增加呈“拱形”增加和减小的趋势($R^2 = 0.5425, P < 0.0001$; $R^2 = 0.5742, P < 0.0001$)(图2a、2b);胸径对叶长宽比的影响更大,具有明显地随胸径增加叶长宽比呈指数减小的趋势($R^2 = 0.7802, P < 0.0001$),且6年生胡杨基本处于变化趋势的拐点处,胸径为2~8cm(图2c)。

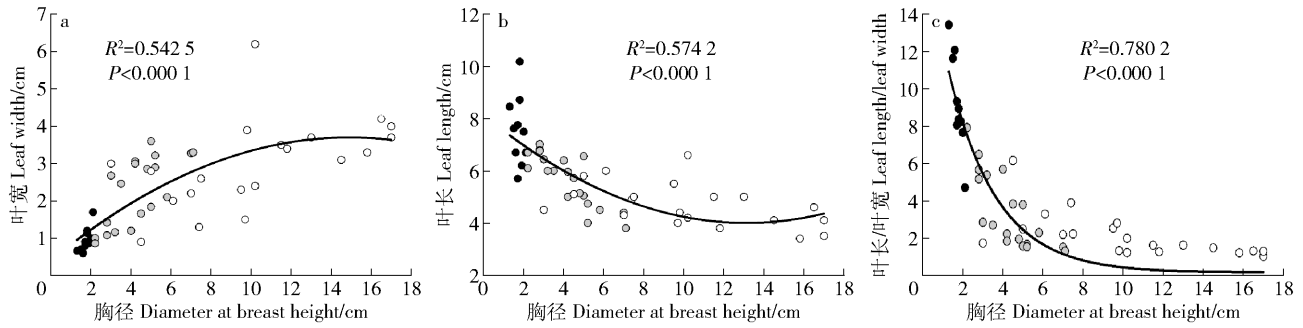
为进一步明确树龄、繁殖期、胸径对胡杨叶结构性状特征的影响,我们进行了一般线性逐步回归分析(表4)。结果表明,树龄对胡杨叶结构性状特征具有较大的影响,分别说明了胡杨叶长、叶宽和叶长宽比特征的53.1%、38.6%和66.1%的变异,且影响极显著。其次是胸径,对叶片各结构性状特征指标均具有极显著地影响,而与单因素回归分析相比,其对变异的解释率降低,分别说明胡杨叶长、叶宽和叶长宽比性状特征的8.6%、13.1%和3.4%的变异,这与胸径和树龄对叶片各结构性状指标具有交互影响相关。胡杨个体是否进入繁殖期对其叶长变化没有显著影响,而在叶宽和叶长宽比的变异上具有较低的解释(分别为5.1%和6.4%)。当然,胡杨胸径、繁殖期和树龄之间具有相关性,只有经过一定时期的生长发育(树龄),植物才能进入到繁殖期;随着植物的生长(树龄),其胸径逐渐增加,因此

表3 植物各性状指标间的 Pearson 相关分析

Tab. 3 Pearson correlation analysis among traits of *Populus euphratica*

变量 Variable	胸径 DBH	树高 Tree height	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width
树高 Tree height	0.890 ***			
叶长 Leaf length	-0.692 ***	-0.713 ***		
叶宽 Leaf width	0.706 ***	0.644 ***	-0.574 ***	
叶长/叶宽 Leaf length/leaf width	-0.674 ***	-0.697 ***	0.782 ***	-0.819 ***

注: *** 表示相关性极显著 ($P < 0.001$)。Note: *** indicates significant correlation between the variables ($P < 0.001$).



黑点、灰点和白点分别表示3、6和11年生胡杨。The black points, grey points and white points represent 3-year-old, 6-year-old and 11-year-old *Populus euphratica*, respectively.

图2 胸径与叶宽(a)、叶长(b)和叶长/叶宽之间的关系

Fig. 2 Relationships of diameter at breast height and leaf width, leaf length and leaf length/leaf width

表4 树龄、繁殖期和胸径对叶长、叶宽和叶长/叶宽的影响

Tab. 4 Effects of tree age, reproduction period and diameter at breast height on leaf length, leaf width and leaf length/leaf width

项目 Item	叶长 Leaf length/cm			叶宽 Leaf width/cm			叶长/叶宽 Leaf length/leaf width		
	df	方差百分比 Percentage of variance/%	F	df	方差百分比 Percentage of variance/%	F	df	方差百分比 Percentage of variance/%	F
树龄 Tree age	2.0	53.1	39.1 ***	2.0	38.6	34.7 ***	2.0	66.1	200.6 ***
繁殖期 Reproduction period	—	—	—	1.0	5.1	9.1 **	1.0	6.4	38.6 ***
胸径 DBH	1.0	8.6	12.6 ***	1.0	13.1	23.6 ***	1.0	3.4	20.5 ***
树龄 × 繁殖期 Tree age × reproduction period	—	—	—	1.0	18.7	33.7 ***	1.0	6.1	37.2 ***
树龄 × 胸径 Tree age × DBH	2.0	8.5	6.3 **	—	—	—	2.0	11.0	33.6 ***
繁殖期 × 胸径 Reproduction period × DBH	—	—	—	—	—	—	—	—	—
残差 Residual	44.0	29.8	—	44.0	24.5	—	42.0	7.0	—

注: **表示 $P < 0.01$ 相关性显著, ***表示 $P < 0.001$ 相关性极显著。Notes: ** means $P < 0.01$, and *** means $P < 0.001$.

在回归分析中树龄与繁殖期对胡杨叶片宽和长宽比具有交互作用;树龄与胸径对胡杨叶片长和长宽比具有交互作用(表2、4)。

3 讨论和结论

3.1 胡杨异形叶与树龄、繁殖期和胸径之间的关系

胡杨的叶形变化是长期适应干旱环境的一种适应性策略^[21]。研究表明,随着胡杨树龄的增加,胡

杨叶片长变小、叶片宽变大、叶片长宽比变小,且树龄对胡杨叶形变异的解释率达到53.1%(叶长)、38.6%(叶宽)、66.1%(叶长宽比)。说明随着树木的生长,胡杨叶形有从条形叶向卵形阔卵形叶转变,增加叶面积的趋势^[20]。结合前人的研究说明,随着植株的生长,其光合能力和抗旱能力逐渐增强,以满足不断增大的植株对能量和水分的需求^[22]。根据本研究,对于胡杨林人工林来讲,6年生胡杨整体上

胸径在 2 ~ 8 cm 范围,基本处于叶长宽比指数变化的拐点(图 2),说明 6 年生胡杨可能为胡杨叶形变化的重要时期。在一元回归分析中,胸径对胡杨叶片长、叶片宽和叶片长宽比的解释分别达到了 57.42%、54.25% 和 78.02%,而在多元回归分析中,其解释率下降为 8.6%、13.1% 和 3.4%。这一方面受胸径和树龄对胡杨叶各结构性状特征的交互作用影响(叶长 8.5%;叶长/叶宽 11.0%),另一方面也受胸径和树龄的相关性影响,随着树龄的增加,胸径也在增加。而目前的研究多从胡杨胸径的角度出发,代替实际树龄,得出随着胸径增大,阔椭圆形叶、圆形叶和阔卵形叶有规律地出现的结果^[23-24]。尽管胸径和树龄具有一定程度上的正相关,但是通过本研究表明,二者并不具有相互替代性,树龄反映的是树木实际生长的年限,而胸径反映了树木生长的好坏,分别从不同的方面反映了胡杨个体发育的情况,因此本研究对后续从胡杨个体发育过程的不同方面分析其对胡杨异形叶发生的影响,具有一定的借鉴意义。

是否进入繁殖期从性成熟的角度反映了胡杨个体发育的情况。本研究表明,是否进入繁殖期对胡杨叶片结构性状特征具有显著影响,影响程度基于树龄而具有差异,本文中是否进入繁殖期对 6 年生胡杨叶形变化具有显著影响,而对 11 年生胡杨没有显著影响(图 1)。同时对 6 年生繁殖期与非繁殖期叶结构性状特征进行比较发现,进入繁殖期的胡杨叶长更小,叶宽更大,长宽比更小,叶片更趋向于卵形阔卵形。此外进入繁殖期对胡杨叶形变化具有激发效应,促进了胡杨叶形的迅速变化,而未进入繁殖期胡杨则是逐渐由柳条形向阔卵形叶发展,因此胡杨是否进入繁殖期对胡杨叶形变化具有重要的影响。一方面随着树木个体的生长,需要更多的能量维持植物的营养生长;另一方面进入繁殖期的树木还需要分配能量给繁殖器官,比如花、种子等^[25]。这就需要树木个体能够提高自身生产力,而卵形、阔卵形叶具有叶面积大,光合速率和水分利用效率高的优势^[22, 26],就促进了进入繁殖期胡杨迅速向阔卵形叶转变。而在树木生长后期,开花结种所需的能量相对于其维持自身生长所需的能量几乎可以忽略,因此在生长后期,是否进入繁殖期对其叶形变化的影响较小;同时生长后期,叶形变化基本维持稳定,胡杨不能再通过叶形变化来提高其适应性,所以后期繁殖期或非繁殖期胡杨叶形基本相同,没有显著差异(图 1)。

3.2 胡杨叶片形态特征的适应策略

研究表明,胡杨阔卵形叶在能量积累和抗干旱

能力方面均较柳叶形叶更具优势。阔卵形叶在叶结构性状上具有叶面积、叶厚度、叶干重和叶干物质含量大、比叶面积小的特点^[23],在解剖结构上具有气孔密度更大、栅栏组织更发达、叶肉细胞中黏液细胞更多的性质^[27],这些结构性状更有利于胡杨适应较为干旱高温贫瘠的环境。本研究中,随着胡杨的生长,其叶片长宽比逐渐减小,叶结构形态由柳叶形向阔卵形转变。结合前人研究,反映了其适应干旱环境增强抗旱能力的特点和增大叶面积维持自身形态建成的物质能量需求,是胡杨生长对环境适应的一种表现^[21]。同一树龄中,处于繁殖期的胡杨叶片形态更趋向于阔卵形,这也是胡杨为满足繁殖期能量需求和分配的适应性策略。阔卵形叶具有较大的叶面积,可以提高光合效率,提高水分利用效率,增加光合作用产物,从而提高对植株能量的供应^[10]。

综合以上分析,胡杨个体发育的 3 个方面—树龄、胸径和是否进入繁殖期对胡杨叶结构性状特征均具有显著影响。随着树龄和胸径的增加,胡杨叶长和叶长宽比减小,叶宽增加;6 年生胡杨,胸径为 2 ~ 8 cm 是胡杨叶长宽比变化的拐点。然而,尽管树龄和胸径之间具有正相关性,但二者对胡杨异形叶发生的影响不可相互替代。繁殖期对胡杨异形叶的发生具有激发效应,后期从植物生理和基因水平分析繁殖如何刺激和影响胡杨叶形发生变化具有重要意义。本研究中,由于人工林的限制,胡杨树龄梯度较少,后续对胡杨个体不同树龄叶形变化的长年连续观测以及多指标测定是未来研究方向。此外,还要进一步补充和探索胡杨个体发育过程中的不同方面对异形叶影响。

参 考 文 献

- [1] 刘金环,曾德慧,Don Koo Lee. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系[J]. 生态学杂志,2006,25(8): 921-925.
Liu J H, Zeng D H, Lee D K. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin Sandy Land [J]. Chinese Journal of Ecology,2006,25(8):921-925.
- [2] Kikuzawa K. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants [J]. Canadian Journal of Botany, 1995, 73 (2): 158-163.
- [3] 刘晓娟,马克平. 植物功能性状研究进展 [J]. 中国科学:生命科学,2015,45(4):325-339.
Liu X J, Ma K P. Plant functional traits: concepts, applications and future directions [J]. Scientia China (Life Sciences), 2015, 45(4):325-339.
- [4] Sun L, Zhang B, Wang B, et al. Leaf elemental stoichiometry of *Tamarix* Lour species in relation to geographic, climatic, soil, and genetic components in China [J]. Ecological Engineering, 2017, 106:448-457.

- [5] Gamier E, Shipley B, Roumet C, et al. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 688-695.
- [6] 赵红洋, 李玉霖, 王新源, 等. 科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究[J]. *中国沙漠*, 2010, 30(6): 1292-1298.
- Zhao H Y, Li Y L, Wang X Y, et al. Variations in leaf traits of 52 plants in Horqin Sand Land [J]. *Journal of Desert Research*, 2010, 30(6): 1292-1298.
- [7] 李善家, 苏培玺, 张海娜, 等. 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系 [J]. *植物生理学报*, 2013, 49(2): 153-160.
- Li S J, Su P X, Zhang H N, et al. Characteristics and relationships of foliar water and leaf functional traits of desert plants [J]. *Plant Physiology Journal*, 2013, 49(2): 153-160.
- [8] 王世绩. 全球胡杨林的现状及保护和恢复对策 [J]. *世界林业研究*, 1996(6): 38-45.
- Wang S J. The status, conservation and recovery of global resources of *Populus euphratica* [J]. *World Forestry Research*, 1996(6): 38-45.
- [9] 周洪华, 李卫红, 李玉朋, 等. 基于树木年轮技术的塔里木河下游河岸胡杨林生态需水量研究 [J]. *生态学报*, 2017, 37(22): 7576-7584.
- Zhou H H, Li W H, Li Y P, et al. Estimation of ecological water demand of a desert riparian forest using tree rings of *Populus euphratica* in the lower Tarim River [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(22): 7576-7584.
- [10] 陈黎, 周玲玲, 庄丽, 等. 塔里木河下游胡杨三种异形叶的光合特性研究 [J]. *北方园艺*, 2014(18): 88-93.
- Chen L, Zhou L L, Zhuang L, et al. Study on photosynthetic characteristics of the three heteromorphic leaves of *Populus euphratica* in the lower Tarim River [J]. *Northern Horticulture*, 2014(18): 88-93.
- [11] 李景文. 大漠胡杨 [J]. *大自然*, 2014(6): 38-41.
- Li J W. *Populus euphratica* in desert [J]. *China Nature*, 2014(6): 38-41.
- [12] 冯梅. 胡杨叶形变化与个体径级间的关系研究 [C] // 中国植物学会第十五届会员代表大会暨八十周年学术年会论文集. 南昌: 中国植物学会, 2013.
- Feng M. Relationship between leaf shape change and individual diameter of *Populus euphratica* [C] // Proceedings of the 15th member congress and the 80th annual meeting of the Chinese plant society. Nanchang: Chinese plant society, 2013.
- [13] 肖磊, 陈宁美, 陈悦, 等. 内蒙古与北京地区胡杨异形叶表皮蜡质及气孔形态显微结构差异 [J]. *中央民族大学学报(自然科学版)*, 2016, 25(3): 85-91.
- Xiao L, Chen N M, Chen Y, et al. The difference of cuticle wax crystallization and stoma morphology of lanceolate and broad-ovate leaves of *Populus euphratica* olive between Ejina Area in Inner Mongolia and Beijing Area [J]. *Journal of MUC(Natural Sciences Edition)*, 2016, 25(3): 85-91.
- [14] 杨树德, 郑文菊, 陈国仓, 等. 胡杨披针形叶与宽卵形叶的超微结构与光合特性的差异 [J]. *西北植物学报*, 2005, 25(1): 14-21.
- Yang S D, Zheng W J, Chen G C, et al. Difference of ultrastructure and photosynthetic characteristics between lanceolate and broad-ovate leaves in *Populus euphratica* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(1): 14-21.
- [15] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 等. 胡杨异形叶光合作用对光强与 CO₂ 浓度的响应 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1099-1109.
- Wang H Z, Han L, Xu Y L, et al. Photosynthetic responses of the heteromorphic leaves in *Populus euphratica* to light intensity and CO₂ concentration [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(10): 1099-1109.
- [16] 李雁玲, 张肖, 冯梅, 等. 胡杨 (*Populus euphratica*) 异形叶叶片内源激素特征研究 [J]. *塔里木大学学报*, 2017, 29(3): 7-13.
- Li Y L, Zhang X, Fen M, et al. Characteristics of endhormones in leaf blade of *Populus euphratica* heteromorphic leaves [J]. *Journal of Tarim University*, 2017, 29(3): 7-13.
- [17] 王玉丽, 焦培培, 顾亚亚, 等. 胡杨叶形变化与 POD 同工酶的关系研究 [J]. *干旱区资源与环境*, 2013, 27(4): 181-186.
- Wang Y L, Jiao P P, Gu Y Y, et al. Study on the relationship between leaf shape change and POD enzyme of *Populus euphratica* [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2013, 27(4): 181-186.
- [18] 秦少伟, 李才林, 郭忠忠, 等. 参与胡杨异形叶发生的发育相关基因表达模式及作用 [J]. *基因组学与应用生物学*, 2017, 36(11): 4785-4792.
- Qin S W, Li C L, Guo Z Z, et al. Expression patterns and functions of genes related to the development of *Populus euphratica* Oliv. heteromorphic leaves morphogenesis [J]. *Genomics and Applied Biology*, 2017, 36(11): 4785-4792.
- [19] 秦少伟, 赵利峰, 张娜, 等. rot3, rot4, an 和 spk1 在胡杨异形叶发生中的表达模式和作用 [J]. *分子植物育种*, 2016, 14(10): 2630-2636.
- Qin S W, Zhao L F, Zhang N, et al. Expression patterns and effects of rot3, rot4, an and spk1 on the genesis of *Populus euphratica* Oliv. heteromorphic leaves [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2016, 14(10): 2630-2636.
- [20] 黄文娟, 李志军, 杨赵平, 等. 胡杨异形叶结构型性状及其与胸径关系 [J]. *生态学杂志*, 2010, 29(12): 2347-2352.
- Huang W J, Li Z J, Yang Z P, et al. Heteromorphic leaf structural characteristics and their correlations with diameter at breast height of *Populus euphratica* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(12): 2347-2352.
- [21] 岳宁, 郑彩霞. 胡杨异形叶蛋白质表达的电泳分析 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(32): 18058-18061.
- Yue N, Zheng C X. Electrophoresis analysis on the expressed proteins in heteromorphic leaves of *Populus euphratica* Oliv. [J]. *Journal of Anhui Agri Sci*, 2010, 38(32): 18058-18061.
- [22] 苏培玺, 张立新, 杜明武, 等. 胡杨不同叶形光合特性、水分利用效率及其对加富 CO₂ 的响应 [J]. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 34-40.
- Su P X, Zhang L X, Du M W, et al. Photosynthetic character and water use efficiency of different leaf shapes of *Populus euphratica* and their response to CO₂ enrichment [J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2003, 27(1): 34-40.
- [23] 黄文娟, 李志军, 杨赵平, 等. 胡杨异形叶结构型性状及其相互关系 [J]. *生态学报*, 2010, 30(17): 4636-4642.

- Huang W J, Li Z J, Yang Z P, et al. The structural traits of *Populus euphratica* heteromorphic leaves and their correlations [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(17): 4636-4642.
- [24] 刘帅飞, 焦培培, 李志军. 灰叶胡杨异形叶的类型及其时空特征 [J]. *干旱区研究*, 2016, 33(5): 1098-1103.
- Liu S F, Jiao P P, Li Z J. Diversifolious types and spatiotemporal characteristics of *Populus pruinosa* schrenk [J]. *Arid Zone Research*, 2016, 33(5): 1098-1103.
- [25] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, 6(4): 207-215.
- [26] Zheng C, Qiu J, Jiang C, et al. Comparison of stomatal characteristics and photosynthesis of polymorphic *Populus euphratica* leaves [J]. *Frontiers of Forestry in China*, 2007, 2(1): 87-93.
- [27] 赵鹏宇, 冯梅, 焦培培, 等. 胡杨不同发育阶段叶片形态解剖学特征及其与胸径的关系 [J]. *干旱区研究*, 2016, 33(5): 1071-1080.
- Zhao P Y, Feng M, Jiao P P, et al. Relationship between morphological or anatomical features of leaves and trunk diameter at breast height at different growing stages of *Populus euphratica* [J]. *Arid Zone Research*, 2016, 33(5): 1071-1080.

(责任编辑 赵 勃
责任编辑委 赵秀海)