

胡杨异形叶结构型性状及其相互关系

黄文娟,李志军*,杨赵平,白冠章

(1. 新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护利用重点实验室;2. 塔里木大学植物科学学院,新疆阿拉尔 843300)

摘要:胡杨在个体生长发育过程中,叶形不断发生变化,植株上会逐年依次出现条形、披针形、卵形和阔卵形叶,且在同时具有这4种叶形的植株上,叶片在树冠中分布的顺序自上而下分别是阔卵形、卵形、披针形和条形。通过实验的方法对胡杨4种叶形叶片厚度、叶面积、比叶面积、叶片干重和干物质含量等5个结构型性状指标进行分析,研究不同叶形叶片的结构型性状与叶形(叶长/宽比值)之间的关系,以及各结构型性状指标间的相互关系。结果表明:叶片厚度、叶片干物质含量、叶面积和叶片干重与叶长/宽比值之间均呈明显负相关($P < 0.05$);比叶面积随着叶长/宽比值的减小而逐渐减小,但二者相关性不明显,表明胡杨在个体发育过程中通过增加叶面积、叶厚度,减小比叶面积等方式来提高适应环境的能力。各结构型性状指标间相关性表现为:比叶面积与叶干物质含量和叶干重之间均呈明显负相关($P < 0.05$),与叶厚度间呈极明显负相关($P < 0.01$);叶片干重与叶厚度间呈明显正相关($P < 0.05$);叶厚度与叶干物质含量之间、叶干重与叶面积之间均呈极明显正相关($P < 0.01$),其它指标间无明显相关性。

关键词:胡杨;异形叶;结构型性状

The structural traits of *Populus euphratica* heteromorphic leaves and their correlations

HUANG Wenjuan, LI Zhijun*, YANG Zhaoping, BAI Guanzhang

1 Key Laboratory of Biological Resources Protection and Utilization in Tarim Basin, Xinjiang Production and Construction Corps, Alar, Xinjiang 843300, China

2 College of Plant Science, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300, China

Abstract: *Populus euphratica* Oliv., a member in the family Salicaceae, is mainly distributed in central Asia, west Asia and the Mediterranean region, especially in Xinjiang of China and Kazakhstan where it occupies the widest distribution area. *P. euphratica* possesses many excellent characteristics such as cold tolerance, high temperature resistant, anti-drought, anti-sand, salt and alkali resistant etc. It plays an active role in climatic regulation, desert extension control, bank protection, channels stabilization and oasis conservation. It has not only protected desert fragile ecological system but also been an irreplaceable natural barrier in the ecological security maintenance and sustainable socio-economic development. During the growth and development of *P. euphratica*, the leaf morphology changed accordingly. The linear, lanceolate, ovate, or broadly ovate leaves come out in turn. In one plant with four types of leaf shapes at the same time, the heteromorphic leaf distribution in the canopy from top to bottom is broadly ovate, ovate, lanceolate, or linear, respectively. In one growth season, the leaves with small length/wide ratio appears earlier in the plant, which means that broadly ovate leaves at the top of canopy expansion first, and then the ovate leaves, lanceolate leaves, linear leaves at lower layer expansion one by one. Through analysis of five indices of structural traits, e. g. thickness (TH), area (AR), specific leaf area (SLA), dry weight (DW) and dry matter content (DMC) with four leaf shapes (broadly ovate, ovate, lanceolate and linear, respectively) of *Populus euphratica*, the relationship between structural traits of *Populus euphratica* heteromorphic

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30060007,30660018);国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2009CB426303);新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护利用重点实验室开放课题(BRYB1003)

收稿日期:2010-01-31; **修订日期:**2010-05-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lizhijun0202@126.com

leaves and length/width (L/W) and the correlations among five indices would be investigated. The results showed that, the L/W of leaves was significantly negatively correlated with their TH, DMC, AR, DW ($P < 0.05$), but positively correlated with their SLA. It indicated that the growth and development process of the *P. euphratica* individual, is also a process of increasing leaf area and leaf thickness, development of xerophytic structure, and increase of photosynthesis rate along with the leaves shape changing. It indicated that it the emerge of different leaf types results in bigger photosynthetic area, higher net photosynthetic rate, more accumulation of photosynthate and excellent guard structure gradually. Thus *P. euphratica* plant dramatically improve its photosynthetic area by increasing the leaf area and the leaf thickness and forming the developed stockade tissue to meet the demands of plant nutrient. On the other hand, *P. euphratica* plant improves the diffusion distance or the resistance from the leaf internal to the surface by increasing leaf thickness, cutin layer thickness and cell number of mucous etc., and improved the leaf water retaining capacity. The water dissipation was reduced to be a certain degree. It is also illustrated that the leaf shape changing in the growth process of *P. euphratica* is an adaptability performance of its survival and growth. Correlations among structural characteristics indices showed that, the SLA of leaves was significantly negatively correlated with DMC and DW ($P < 0.05$), and more significantly negatively correlated with their TH ($P < 0.01$), the TH of leaves was more significantly positively correlated with DMC ($P < 0.01$), and the DW of leaves was more significantly positively correlated with SLA ($P < 0.01$). There were no significant correlations among other indices.

Key Words: *Populus euphratica* Oliv.; heteromorphic leaves; structural traits

叶片作为植物的基本结构和功能单位,是植物进行光合作用的主要器官,也是生态系统中初级生产者的能量转换器。叶片性状特征又直接影响到植物的基本行为和功能,与植株生物量和植物对资源的获得、利用及利用效率的关系最为密切,能够反映植物适应环境变化所形成的生存对策。叶片性状可划分为功能型性状和结构型性状两大类。功能型性状主要包括光合速率、呼吸速率、气孔导度、叶片养分等,体现叶片的生长代谢指标,随时间和空间的变异相对较大;而结构型性状是指生物化学结构特征,包括比叶面积(SLA)、叶厚度(TH)、叶面积(AR)、叶干重(DW)、叶鲜重(FW)和叶干物质含量(DMC)等,是植物在外界环境条件,特别是气候条件的长期影响下,经遗传变异和自然选择而逐步形成的,这些表型性状相对稳定并可以很好地反映植物为获得最大化碳收获所采取的生存适应策略^[1-5]。对于叶片结构型性状,国内外已有不少学者做过相关研究,并得到以下结论:比叶面积通常与单位重量的叶氮含量成正相关关系,即具有较高比叶面积的植物种类,叶子的光捕获面积、单位重量的叶氮含量较高,并由此导致较高的净光合速率;而比叶面积较低的植物,叶中很大一部分物质用于构建保卫构造(防虫食、防止过度失水等)或者增加叶肉细胞密度,常形成厚度较大而面积较小的叶片^[6-7,4,8-9]。比叶面积与叶干物质含量、比叶面积与干重、叶干物质含量与厚度都呈负相关;SLA存在日变化,而 DMC 比 SLA 更稳定,不同物种间 DMC 比 SLA 变异大,如果仅用一种叶片性状因子表述植物,DMC 是最佳选择^[5]。

胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)是杨柳科杨属胡杨亚属植物,主要分布在中亚、西亚和地中海地区^[10],且以我国新疆和哈萨克斯坦为主要分布区。新疆胡杨的分布面积占全国胡杨总分布面积的 91.1%,其中 89.1%的胡杨又集中分布于南疆塔里木盆地^[11]。胡杨被誉为“沙漠卫士”,具有抗寒、抗热、抗大气干旱、抗风沙、抗盐碱等诸多优良特性,在调节气候、防风固沙、护岸、防止沙漠外延、稳定河道、保护绿洲等方面发挥了积极作用,不仅维护了荒漠区脆弱的生态系统平衡,同时在维护生态安全和社会经济发展中亦具有不可替代的天然屏障和保护作用^[12],目前胡杨已成为国家重点保护植物。胡杨叶形多变化,体现在幼苗、幼树和成年树下部萌生条上叶片呈线状披针形、狭披针形或披针形,似柳树叶;随着树体的生长,逐渐出现卵状菱形、卵圆形或肾形等叶形,似杨树叶。这种在不同发育阶段长出不同形状叶子的现象,是胡杨最突出的一种生物学特性,在植物学上称“进化异形叶”^[13]。近年来,随着对胡杨认识的不断加深,以及人们保护生态环境意识的不断

增强,胡杨的生存状况日趋受到人们广泛关注,对胡杨的研究也日趋深入。目前,对胡杨的研究主要集中在形态解剖特征、生理生态特性、生物学特性、遗传和繁殖及生态价值评估等方面,关于胡杨异形叶主要从解剖学和生理生态特性的角度进行了探讨^[13-18],但就胡杨异形叶叶片结构型性状的研究还未见报道。本研究从胡杨异形叶性入手,对胡杨异形叶的结构型性状(叶片厚度、叶面积、比叶面积、叶干重、叶干物质含量)特征及其相互关系进行研究,以期探明胡杨在生长发育过程中,叶片结构型性状的建成规律及其对环境的响应,为胡杨的进一步研究和保护提供科学依据。

1 研究地点与研究方法

1.1 研究地点

本研究在新疆阿拉尔市塔里木大学校园外的人工胡杨林内进行。该地区位于塔里木盆地西北缘,气候炎热干燥,终年干旱少雨,年降雨量仅约 50 mm,蒸降比为 38:1,年均气温 10.8℃,年均日照时数为 2900 h,是典型的温带荒漠气候。

1.2 研究方法

1.2.1 胡杨叶形和植株类型划分的依据

在胡杨生长发育的不同阶段,树体上不同空间部位叶形有变化,表现出叶的异形叶性。为了系统研究植株上不同叶形叶片的结构型性状与叶形之间的相互关系,我们依据叶形划分的标准(叶长与叶宽的比例以及最宽处的位置)将自然存在的各类异形叶划分成 4 种不同的叶形,即条形(叶长/叶宽 ≥ 4)、披针形($2 \leq$ 叶长/叶宽 < 4)、卵形($1 <$ 叶长/叶宽 ≤ 2)和阔卵形(叶长/叶宽 ≤ 1)。再根据植株上自然呈现的叶形种类将植株划分成 5 种类型,即 a 型(仅有条形叶 1 种叶形的植株)、b 型(具有条形叶和披针形叶 2 种叶形的植株)、c 型(具有条形叶、披针形叶和卵形叶 3 种叶形的植株)、d 型(具有条形叶、披针形叶、卵形叶和阔卵形叶 4 种叶形的植株)、e 型(具有披针形叶、卵形叶和阔卵形叶 3 种叶形的植株)。样品采集按照不同植株类型及不同叶形来进行。

1.2.2 野外调查和样品采集

根据胡杨上述植株类型划分依据,在研究地点确定 a、b、c、d、e 5 种类型植株各 5 株作为调查采样株,调查不同类型植株上胡杨叶形的类型和空间分布特征,并于 2009 年 7 月底—8 月初胡杨叶片发育成熟时期采集叶片。为全面考虑到以上 5 种不同类型植株上叶片的差异,每种叶形在采集时均要兼顾不同植株类型,即每种叶形的材料由具有该种叶形的所有类型植株上的叶片材料混合而成(如条形叶的材料是由具有该种叶形的 a、b、c 和 d 4 种类型植株上的条形叶混合而成),同时考虑到光照等因子对不同方位叶片生长的影响,各植株上每种叶形以东、南、西、北 4 个方位分别随机采取 5 枚成熟、完整而健康的叶片,用剪刀在叶片基部剪下(不带叶柄),并置于两片湿润的滤纸之间,对每种叶形叶片分植株类型及方位放入自封袋内,共得到 13 份叶片材料,即条形叶 4 份(a、b、c 和 d 4 种类型植株上的条形叶各 1 份,分别编号为 aA、bA、cA 和 dA),披针形叶 4 份(b、c、d 和 e 4 种类型植株上的披针形叶各 1 份,分别编号为 bB、cB、dB 和 eB),卵形叶 3 份(c、d 和 e 3 种类型植株上的卵形叶各 1 份,分别编号为 cC、dC 和 eC)及阔卵形叶 2 份(d 和 e 两种类型植株上的阔卵形叶各 1 份,分别编号为 dD 和 eD),带回实验室置于冰箱保鲜层中储存,留作结构型性状分析。

1.2.3 叶片相关指标的测定

每种类型叶片分别从每种类型植株的 5 次重复的东、南、西、北 4 个方位各取出 2 片叶片进行厚度(TH)的测量,厚度的测量采用游标卡尺测量法。选用精度为 0.02 mm 的游标卡尺,每个叶片均沿着主脉方向,在距离主脉两侧约 1mm 处各均匀选取 3 个点来进行测量(为尽量减小误差,测量时由同一个人使用同一把游标卡尺来进行),最后取平均值。测量叶片厚度的同时对叶片的长和宽进行测量,以确定各种叶形叶片的平均长/宽比值,用以进行叶形与各指标的相关性检验。

将用于测量叶厚之外的剩余叶片在 5℃ 的黑暗条件下储藏 12 h,取出后迅速用吸水纸吸干叶片表面水分,在 1/100 电子天平上称重(饱和鲜重 FW),然后迅速将叶片盖在均质透明硫酸纸上,沿叶片边缘描下叶片

轮廓,按叶形剪取后称重,根据纸重计算叶片面积(AR)。最后将叶片放入 50 ℃烘箱内烘干 48 h 后取出称重(干重 DW)。干物质含量 DMC = 叶片干重(DW)/叶片鲜重(FW),比叶面积 SLA = 叶片面积(AR)/叶片干重(DW)。

1.2.4 数据处理

用 Pearson 相关系数检验叶片长/宽比值与叶片干重、干物质含量、厚度、叶面积及比叶面积等结构型性状因子之间相关性。

2 结果与分析

2.1 胡杨个体发育过程中叶形变化规律

胡杨是典型的异形叶植物,在植株生长发育的同时,树体上的叶形也在不断发生着变化,据调查统计分析表明,胡杨个体发育过程中叶形变化呈现出如下 3 个特征:(1)随着生长发育的进行,植株由苗期的仅具条形叶,逐渐发展为同时具有 2 种(条形和披针形)、3 种(条形、披针形和卵形)和 4 种叶形(条形、披针形、卵形和阔卵形)的植株,且 4 种叶形在植株上出现的先后顺序依次为条形、披针形、卵形、阔卵形,即随着生长发育的进行和树龄的增加,逐渐出现叶长/宽比值小的叶片类型;(2)叶长/宽比值小的叶片首先从树冠上层出现,渐次扩展到树冠下层,即在同时具有条形、披针形、卵形和阔卵形叶的植株中,4 种叶形在树冠上分布的顺序自上而下分别是阔卵形、卵形、披针形和条形;(3)在同一个生长季内,越是长/宽比值小的叶片在植株上出现得越早,即总是树冠最顶端的阔卵形叶先展开,下层的卵形、披针形和条形叶逐渐依次展开。

2.2 胡杨异形叶结构型性状特征及其与叶形关系

对不同类型植株的同种叶形叶片各结构性状指标的测定值取平均数后,可比较各结构型性状指标在不同叶形之间的变化规律(表 1)。从表 1 中可以看出,4 种叶形叶片的平均长/宽比值分别为条形叶 5.60(长/宽 >4),披针形叶 3.52(2 < 长/宽 ≤4),卵形叶 1.53(1 < 长/宽 ≤2),阔卵形叶 0.88(长/宽 ≤1),表明叶片取材较具代表性,可以反映研究方案设计中的叶片形状特点;平均叶面积、平均叶厚度、平均叶干重和平均叶干物质含量均表现为条形叶 < 披针形叶 < 卵形叶 < 阔卵形叶;而平均比叶面积则为条形叶 > 披针形叶 > 卵形叶 > 阔卵形叶。说明随着叶片长/宽比值减小,比叶面积亦随之逐渐减小,而叶面积、叶厚度、叶干重和叶干物质含量则随之逐渐增大。

表 1 各种叶形叶片结构型性状
Table 1 Structural traits of different leaf shapes

叶片形状 Leaf shape		叶长/宽 Leaf L/W		叶干物质含量 Leaf DMC/%		叶面积 Leaf AR/cm ²		比叶面积 SLA/(cm ² ·g ⁻¹)		叶干重 Leaf DW/g		叶厚度 Leaf TH/mm	
		平均值		平均值		平均值		平均值		平均值		平均值	
条形	aA	6.06	5.60	35.51	36.24	3.68	4.18	96.83	91.30	0.038	0.046	0.026	0.28
Linear (A)	bA	5.45		36.76		3.78		81.30		0.047		0.037	
	cA	5.72		35.69		4.44		97.48		0.046		0.023	
	dA	5.17		36.99		4.84		89.61		0.054		0.028	
	披针形	bB	3.25	3.52	38.09	37.25	6.20	5.59	72.97	86.91	0.085	0.066	0.051
Lanceolate (B)	cB	3.66		36.64		5.44		97.18		0.056		0.029	
	dB	3.64		37.07		5.24		96.08		0.055		0.033	
	eB	3.53		37.20		5.49		81.39		0.068		0.039	
	卵形 Ovale(C)	cC	1.43	1.53	36.70	37.57	7.82	7.50	82.71	85.29	0.095	0.088	0.030
	dC	1.49		36.44		7.66		91.23		0.084		0.037	
	eC	1.67		39.58		7.01		81.94		0.086		0.049	
阔卵形 Broadly	dD	0.83	0.88	37.60	37.66	11.34	11.47	75.86	78.75	0.150	0.146	0.038	0.45
ovate (D)	eD	0.93		37.72		11.59		81.64		0.142		0.052	

为了准确检验各结构型性状参数与叶长/宽比之间的相关性,将4种叶形不同植株类型上的材料均作为1个样本,共得到13个样本,用来求算叶片各结构型性状指标与叶片长/宽比值之间的 Pearson 相关系数,以增加样本数,提高自由度,结果详见表2。

从表2可以看出,比叶面积与叶片长/宽比值间相关系数为0.516,表明比叶面积与叶长/宽比值之间呈一定的正相互关系,但相关性不明显。叶面积和叶干重与叶长/宽比值间相关系数分别为-0.895、-0.875,表明二者与叶长/宽比值间均呈极明显($P < 0.01$)负相关;叶厚度和叶干物质含量与叶长/宽比值间相关系数分别为-0.582和-0.576,表明二者与叶长/宽比值间均呈明显($P < 0.05$)负相关,即随着叶片长/宽比值的逐渐减小,叶面积、叶干重、叶厚度和叶干物质含量均会逐渐增大。

表2 叶片各结构型性状与叶长/宽比值相关系数

Table 2 Pearson correlation coefficients between traits and length/width of leaf

项目 Item	叶面积 Leaf AR	叶厚度 Leaf TH	比叶面积 SLA	叶干重 Leaf DW	叶干物质含量 Leaf DMC
与叶长/宽相关系数 Pearson correlation coefficients with L/W	-0.895 **	-0.582 *	0.516	-0.875 **	-0.576 *

注: $n=13$, * $P < 0.01$, * $P < 0.05$, AR 为叶面积, TH 为叶厚度, SLA 为比叶面积, DW 为干重, DMC 为干物质含量

2.3 叶片各结构型性状指标间相关性

叶片各结构型性状指标间相关系数见表3,从表中可以看出,叶片干物质含量与比叶面积之间呈明显负相关($P < 0.05$),与叶片厚度呈极明显正相关($P < 0.01$),即随着叶片厚度增加和比叶面积的减小,叶片的干物质含量明显增加;而叶片干物质含量与叶面积及叶片干重之间呈正相互关系,但相关性不明显($P < 0.05$)。叶片干重与叶面积之间呈极明显正相关($P < 0.01$),与叶厚度呈明显正相关($P < 0.05$),即叶面积和厚度越大的叶片,叶干重也越大;与比叶面积之

表3 各结构型性状指标间相关系数

Table 3 Pearson correlation coefficients among leaf traits

变量 Variables	DMC	DW	SLA	TH
AR	0.437	0.985 **	-0.515	0.518
TH	0.803 **	0.586 *	-0.764 **	
SLA	-0.658 *	-0.641 *		
DW	0.499			

注: $n=13$, * $P < 0.01$, * $P < 0.05$, AR 为叶面积, TH 为叶厚度, SLA 为比叶面积, DW 为干重, DMC 为干物质含量

间呈明显负相关($P < 0.05$),即比叶面积越大的叶片,叶干重也越大。比叶面积与叶厚之间呈极明显负相关($P < 0.01$),即随叶片厚度增加,比叶面积减小;而与叶面积有一定负相互关系,但相关性不明显。叶厚度与叶面积之间呈正相关,即叶片厚度大的叶片,其叶面积也较大,但二者相关性不明显。

3 讨论

杨树德等^[13]曾对胡杨披针形叶和宽卵形叶片的超微结构进行研究,发现与披针形叶相比,宽卵形叶的早生结构更明显,表现为角质层较厚、叶肉细胞排列更紧密、栅栏组织发达,且叶肉细胞中含有更多的粘液细胞。邱箭^[15]、郑彩霞^[16]、苏培玺^[18]等对胡杨多形叶光合特性的研究表明,锯齿卵圆形(即本研究中所指的阔卵形)、卵圆形和披针形叶三者的气孔密度及光合速率均有锯齿卵圆形叶最高,而披针形叶最低的特点。从胡杨不同叶形叶片的结构型性状与叶形关系的角度研究发现,胡杨随着生长发育的进行和树龄的增加,在植株上依次出现条形、披针形、卵形、阔卵形叶,即逐渐出现叶长/宽比值小的叶片类型,且叶片厚度、叶片干物质含量、叶面积和叶片干重与叶长/宽比值之间均呈明显负相关($P < 0.05$),表明从条形到阔卵形叶随着叶片长/宽比值逐渐减小,叶面积和叶厚度逐渐增加。本项研究结果并结合前人的研究结论可以从一定程度上说明,胡杨个体生长发育过程,同时是一个叶形态变化伴随着叶面积和叶片厚度增加、早生结构趋于发达^[13]、光合速率趋于增加^[15-16,18]的过程,即植株上逐渐出现光合作用面积大、净光合速率高、光合产物积累多、保卫构造完善的叶片类型。胡杨植株一方面通过增加叶面积和叶片厚度及形成发达栅栏组织的方式大幅提高植物的光合作用面积,以满足植株对养分的需求;另一方面通过增加叶片厚度、角质层厚度及细胞中粘液细胞数目等

方式提高水分由内部向叶片表面扩散的距离或阻力^[19]以及叶片保水能力,从而在一定程度上减少植物体内水分的散失。这也说明胡杨生长发育过程中的叶形变化是其生存、生长的一种适应性表现。

Ellsworth 对落叶林植物垂直光合特性与叶性状关系的研究表明:对于同一树种,植株冠层上部的比叶面积通常低于下部,具体表现在植物叶片厚度的增加和叶肉细胞密度的增大,这不仅有利于冠层上部叶子截获更多的光,也适当增强了叶片对于强光的防护作用。通常在冠层中最荫蔽的地方形成的叶子才具有最高的比叶面积^[20]。研究结果表明,从条形叶、披针形叶、卵形叶到阔卵形叶,叶片厚度、叶片干物质含量、叶面积和叶片干重与叶长/宽比值之间均呈明显负相关,比叶面积随叶长/宽比值的减小而减小,而且比叶面积最低的阔卵形叶出现在植株冠层上部,而比叶面积最高的条形叶只出现在冠层的下部,这一结果与 Ellsworth 的研究结果是一致的。有研究报道,植株上层叶片厚度较大,也可能与此处叶片寿命较长有关,因为通常叶寿命越长,叶片厚度就越大^[1-2,21]。对胡杨叶个体生长发育规律的调查发现,在同时具有 4 种异形叶的植株上,叶芽展叶的物候有所不同,总是树冠最顶端的阔卵形叶芽先展叶,向下依次分布的卵形叶芽、披针形叶芽和条形叶芽才渐次展叶,即树冠上层的叶片比下层叶片的生长期更长,说明在一个生长季内,阔卵形叶的寿命最长,卵形叶、披针形叶次之,条形叶寿命最短;与之相对应的是阔卵形叶片厚度 > 卵形叶片厚度 > 披针形叶片厚度 > 条形叶片厚度,表明 4 种异形叶叶片厚度上的差异与叶片寿命长短有一定关系。

比叶面积是植物碳收获策略的关键叶性状之一,通常具有较高比叶面积的植物种类,其叶子的光捕获面积较高并由此导致较高的净光合速率,而比叶面积较低的植物,叶中很大一部分物质用于构建保卫构造(防虫食、防过度失水等)或者增加叶肉细胞密度,常形成厚度较大而面积较小的叶片^[9]。而本研究中,随着胡杨生长发育的进行,在叶片比叶面积逐渐减小、叶片厚度逐渐增加、保卫构造逐渐完善的同时,叶片的光合作用面积(叶面积)和光合效率却也随之逐渐增加,在这看似矛盾的现象背后,恰恰说明了胡杨在适应干旱区环境方面有其独到的生存智慧,这也正是胡杨之所以能够在很多乔木都无法生存的恶劣环境中生存和繁衍的重要原因。但从生物生存对策及构建器官能量消耗的角度来说,植物若将较多能量用于构建叶片的保卫构造,便无法有更多能量用来增加叶片面积,但是胡杨却随着生长发育的进行,逐渐形成兼具叶面积大、叶片厚和抗性强等特征的叶片类型。不难理解胡杨要构建这种具有“完美”特征的叶片类型,每枚叶片必然要投入相对较多的能量,加之随着胡杨发育后期繁殖也需要消耗部分能量,因此可以推测,当胡杨发育到一定时期,叶片必然有变得稀疏(叶片数量变少)的趋势,因为能量不足以维持太多数量的这种需要较多能量才能建成的叶片类型,这或许可以从一定程度上解释胡杨在发育到一定时期时树冠会逐渐变得稀疏^[22]的原因,而这种稀疏的树冠,一方面可以最低限度地保证生存和繁衍的能量供应,另一方面还可以减小蒸腾作用面积,更能提高自身对环境的适应能力。

很多研究结果揭示了植物的叶干物质含量、叶厚度与比叶面积之间均呈明显负相关^[5,23-25]。对胡杨异形叶各结构型性状相互关系的研究表明,比叶面积与叶干物质含量和叶干重之间均呈明显负相关($P < 0.05$),与叶厚度间呈极明显负相关($P < 0.01$);叶片干重与叶厚度间呈明显正相关($P < 0.05$);叶厚度与叶干物质含量之间、叶干重与叶面积之间均呈极明显正相关($P < 0.01$),得到了与前人同样的结论。但叶厚度与叶干物质含量之间呈极明显正相关($P < 0.01$)的结论与前人结论有所不同,如刘金环等^[5]对科尔沁 16 种草本植物的叶干物质含量与叶厚度相互关系进行分析时却得到二者具有负相关关系的结论。出现相反研究结果的具体原因有待进一步研究。

References:

- [1] Kikuzawa K. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *The American Naturalist*, 1991, 138 (5): 1250-1263.
- [2] Kikuzawa K. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany*, 1995, 73: 158-163.
- [3] Kikuzawa K. The basis for variation in leaf longevity of plants. *Vegetatio*, 1995, 121: 89-100.
- [4] Reich P B, Walters M B. & Ellsworth D S. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 1992, 62(3): 365-392.

- [5] Liu J H, Zeng D H, Don K L. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin sandy land. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25 (8): 921-925.
- [6] Field C & Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants//Givnish T J ed. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 25-55.
- [7] Reich P B, Uhl C, Walters M B & Ellsworth D S. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, 1991, 86: 16-24.
- [8] Wright I J, Reich P B & Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, 15: 423-434.
- [9] Zhang L, Luo T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28 (6): 844-852.
- [10] Wang S J, Chen B H, Li H Q. *Populus euphratica* forest. Beijing: China Environmental Science Press, 1995: 141-144.
- [11] Wang S J. The present conditions and protection and restoration countermeasure of world *Populus euphratica* forest. *World Forestry Research*, 1996, 9 (6): 37-44.
- [12] Yang L W, He B Y, Huang P Y. Assessment of ecological service values for native *Populus euphratica* forest in Khotan watershed. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (3): 681-689.
- [13] Yang S D, Zheng W J, Chen G C, Zhang C L, Chen J, Wang X C. Difference of ultrastructure and photosynthetic characteristics between lanceolate and broad-ovate leaves in *Populus euphratica*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25 (1): 14-21.
- [14] Li Z J, Lu C X, Duan H J. Anatomical studies on the vegetative organs of *Populus euphratica* Oliv. and *Populus pruinosa* Schrenk. *Journal of Talimu University of Agricultural Reclamation*, 1996, 8 (2): 21-25.
- [15] Qiu J, Zheng C X, Yu W P. Comparison of photosynthetic rate and fluorescence characteristics of hetero morphism leaf of *Populus euphratica*. *Jilin Forestry Science and Technology*, 2005, 34 (3): 19-21.
- [16] Zheng C X, Qiu J, Jiang C N, Gao R F, Wang W F. Comparison of characteristics of stomas and photosynthesis of *Populus euphratica* polymorphic leaves. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42 (8): 19-24.
- [17] Luo Q H, Li Z J, Wu W M, Han L. Comparative study of photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of *Populus euphratica* and *P. pruinosa*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26 (5): 983-988.
- [18] Su P X, Zhang L X, Du M W, Bi Y R, Zhao A F, Liu X M. Photosynthetic character and water use efficiency of different leaf shapes of *Populus euphratica* and their response to CO₂ enrichment. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27 (1): 34-40.
- [19] Wilkins W B. *Advanced Plant Physiology*. London: Pitman Publishing Inc., 1984: 156.
- [20] Ellsworth D S, Reich P B. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 1993, 96: 169-178.
- [21] Coley P D. Effects of palnt growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*, 1988, 74: 531-536.
- [22] Yang C Y, Shen G M, Mao Z M. *Flora of Xinjiangensis (Volume 1)*. Urumqi: Xinjiang Science, Technology & Hygiene Publishing House, 1992: 125-127.
- [23] Shipley B, Thi-Tam Y. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 2002, 153: 359-364.
- [24] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 1998, 199: 213-227.
- [25] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143: 155-162.

参考文献:

- [5] 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. *生态学杂志*, 2006, 25 (8): 921-925.
- [9] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 2004, 28 (6): 844-852.
- [12] 杨丽雯, 何秉宇, 黄培祐. 和田河流域天然胡杨林的生态服务价值评估. *生态学报*, 2006, 26 (3): 681-689.
- [13] 杨树德, 郑文菊, 陈国仓, 张承烈, 陈珈, 王学臣. 胡杨披针形叶与宽卵形叶的超微结构与学合特征的差异. *西北植物学报*, 2005, 25 (1): 14-21.
- [14] 李志军, 吕春霞, 段黄金. 胡杨和灰叶胡杨营养器官的解剖学研究. *塔里木农垦大学学报*, 1996, 8 (2): 21-25.
- [15] 邱箭, 郑彩霞, 于文鹏. 胡杨多态叶光合速率与荧光特性的比较研究. *吉林农业科技*, 2005, 34 (3): 19-21.
- [16] 郑彩霞, 邱箭, 姜春宁, 高荣孚, 汪万福. 胡杨多形叶气孔特征及光合特性的比较. *林业科学*, 2006, 42 (8): 19-24.
- [17] 罗青红, 李志军, 伍维模, 韩路. 胡杨、灰叶胡杨光合及叶绿素荧光特性的比较研究. *西北植物学报*, 2006, 26 (5): 983-988.
- [18] 苏培玺, 张立新, 杜明武, 毕玉蓉, 赵爱芬, 刘新民. 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. *植物生态学报*, 2003, 27 (1): 34-40.
- [22] 杨昌友, 沈观冕, 毛祖美. *新疆植物志 (第一卷)*. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 1992: 125-127.