

DOI: 10.5846/stxb201411132243

邓荣华, 高瑞如, 刘后鑫, 赵亚锦, 朱广龙, 魏学智. 自然干旱梯度下的酸枣表型变异. 生态学报, 2016, 36(10): - .

Deng R H, Gao R R, Liu H X, Zhao Y J, Zhu G L, Wei X Z. Phenotypic variation in *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* along a natural drought gradient. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(10): - .

自然干旱梯度下的酸枣表型变异

邓荣华, 高瑞如, 刘后鑫, 赵亚锦, 朱广龙, 魏学智*

山西师范大学生命科学学院, 临汾 041000

摘要: 表型变异是植物应对环境变化的一种策略。酸枣植物从中国东部沿海到内陆腹地均有分布, 其表型性状的变异可能解释其对自然干旱梯度的适应机制。为验证这一假说, 我们以烟台、石家庄、银川、吐鲁番 4 个自然干旱梯度生境中生长的酸枣三年生植株的 12 个表型性状为调查研究对象, 采用变异系数和巢式方差分析对酸枣的表型变异进行分析。结果表明: (1) 从烟台到银川, 叶面积、叶长、叶周长和叶柄长总体呈减小的趋势, 而比叶面积呈增大的趋势; (2) 随着干旱程度的增强, 二次枝的长度、二次枝的基部粗、二次枝的枣吊数、茎比密度和茎水分含量均呈减小趋势, 并且种子重和种子短轴长也均呈减小的趋势; (3) 对沿干旱梯度分布的 4 个酸枣种群而言, 叶性状的平均变异系数 (33.70%) > 枝性状的平均变异系数 (32.41%) > 种子性状的平均变异系数 (9.07%), 并且酸枣性状间存在很强的协变。结果表明酸枣的地上部分形态性状沿干旱梯度表现出很强的变异, 推测在未来的气候变化下, 酸枣将通过这种表型变异的有效组合来适应环境变化。

关键词: 酸枣; 表型变异; 自然干旱梯度; 表型性状

Phenotypic variation in *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* along a natural drought gradient

DENG Ronghua, GAO Ruiru, LIU Houxin, ZHAO Yajin, ZHU Guanglong, WEI Xuezhong*

College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen 041000, China

Abstract: Phenotypic variation is a strategy used by some plants to cope with fluctuations in environmental factors. *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* is widely distributed from the east coast to the inland hinterland in North China, and variations in its phenotypic traits may represent an adaptive mechanism used by this species to adapt to natural drought gradients. In order to test this hypothesis, 12 phenotypic traits of 3-year-old plants from four natural populations along an aridity gradient (Yantai, Shijiazhuang, Yinchuan, and Turpan) were examined. Variations in the phenotypic traits of *Z. jujuba* var. *spinosa* were determined by the coefficient of variation and nested analysis of variance. The results showed that (1) leaf area, leaf length, leaf perimeter, and leaf stalk length all showed decreasing trends from Yantai to Turpan, whereas an adverse trend was observed in specific leaf area; (2) as the drought gradient increased, the secondary branch length and basal diameter, bearing branch number of the secondary branch, stem-specific density, stem water content, seed mass, and length of the short axis of the seed, all decreased; and (3) the average coefficient of variation was the highest for leaf traits (33.70%) in the four populations along the natural drought gradient. This was followed by branch traits (32.41%) and seed traits (9.07%), and all the measured traits showed strong covariance. Our results suggest that high levels of variation in the aboveground morphological traits of *Z. jujube* var. *spinosa* are expressed along a drought gradient, which indicates that *Z. jujube* var. *spinosa* should be able to cope well with future climate change by exploiting effective combinations of these

基金项目: 自然科学基金 (30972396, 31300157); 山西省自然科学基金项目资助 (2009011041-1)

收稿日期: 2014-11-13; 网络出版日期: 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wxz3288@163.com

phenotypic variations.

Key Words: *Ziziphus jujuba* var. *spinosa*; phenotypic variation; natural drought gradient; phenotypic trait

随着全球气候变暖和降水减少,干旱不断加剧,植物的生长和分布严重受到影响^[1],长期以来植物产生了一系列适应对策应对气候的变化。植物种群在长期适应环境的过程中,个体和种群之间存在着各种形式和不同程度的形态变异,植物个体形态上的差异是由本身的遗传物质组成以及所处的生态环境共同作用的结果,也是植物适应其生存环境的一种表现形式,因此研究天然群体的表型变异往往在适应和进化上具有重要意义^[2]。例如,随着土壤可获水分的减少,植株的高度、总生物量和枝生物量下降^[3];种子的特征在大尺度上的变化格局通常与气候及纬度梯度有关^[4]。同一种植物长期生长在不同异质环境条件下(温度、光照、水分和盐分等),通过适度调整能量分配格局、形态特征和生理活动,逐渐形成对自身有利的组合表型性状,从而增强其对局地环境的适应能力^[5],以此来维持种群的生存和更新。

酸枣(*Ziziphus jujuba* var. *spinosa*)广泛分布于我国北方的向阳山坡、荒芜丘陵和平原,是绿化荒山的先锋树种,具有重要的水土保持作用,同时酸枣也是一种资源植物,其果实可作药用^[6-7]。酸枣适应性强,从我国东部湿润的海滨到西部干旱的荒漠,均有分布^[8]。酸枣的树性、果实形态、果实风味和营养等变异丰富^[9-11],分子变异也很大^[12-14]。康东东等^[8]和梁静等^[15]研究发现不同生境下酸枣的叶片结构对干旱具有较强的适应性;戾立花等^[16]研究表明酸枣根系能够随着干旱程度的增加而做出调整,使其能适应缺水的环境。尽管有关酸枣的形态变异、分子变异和耐旱的生理机制研究较多,在很大程度上解释了该植物对不同生境的适应性,但未能解释酸枣的地上部分形态在大尺度上如何适应水分环境的变化,我们拟对分布于自然干旱梯度上的烟台、石家庄、银川、吐鲁番酸枣:(1)叶、枝和种子性状随干旱梯度的变化规律;(2)不同性状在自然干旱梯度下的变异大小进行研究(表型变异);(3)预测酸枣种群对未来气候变化的响应,以期探明酸枣对自然干旱梯度的适应机制,从而丰富酸枣适应环境变化的生活史对策理论,同时预测气候变化下,酸枣植物形态对极端干旱气候响应的演变趋势及未来的种群动态。

1 材料与方法

1.1 样地选择与样品采集

2013年9月(果实成熟但叶子未变黄),分别选取烟台、石家庄、银川、吐鲁番等4个天然居群,对其进行GPS定位,采样地点及其降水和湿润系数见表1。样地均布设于当地具有代表性的生境:人为干扰较少,坡度较小的阳坡,无明显侵蚀沟,且种群分布较为集中;所有样地均以酸枣为优势或建群种的灌木群落,土壤均为壤土,从而尽量减小微生境影响,突出水分梯度效应。每个居群随机取10株,树龄三年(依据芽鳞痕判断),生长正常,无明显缺陷,未发现病虫害的酸枣植株,植株间的距离不小于5m,以保证取样的均匀性,最大限度降低母树间的亲缘关系。

表1 采样地区地理环境及气候特征

Table 1 The geographical trait and climatic characteristics of sampled areas

| 地点 Site | 烟台牟平区南沟村 | 石家庄赞皇县五马山 | 银川贺兰山 | 吐鲁番托克逊县苗圃 |
|------------------------------|----------|-----------|---------|-----------|
| 经度 Longitude/(°) | 121°35' | 114°26' | 105°57' | 88°49' |
| 纬度 Latitude/(°) | 37°21' | 37°39' | 38°31' | 42°47' |
| 海拔 Altitude/m | 58.5 | 514.8 | 1398.6 | -84.3 |
| 年均降雨 Annual precipitation/mm | 760 | 568 | 200 | 7 |
| 湿润系数 Humidity coefficient | 1.65 | 1.07 | 0.50 | 0.04 |

表型性状的记录参照《中国果树志·枣卷》^[9]和《中国枣种质资源》^[11]中对酸枣形态的描述。在每株树

冠中部东南西北四个方向分别随机选取一枝二次枝测量其长度、直径及二次枝的枣吊数。在每株树冠中部随机挑选 20 片健康成熟叶片、10 枚果实及 4 根 10 cm 的茎干,野外测定叶面积、叶鲜重和茎干鲜重,然后将叶、果实和茎干带回实验室待测。

1.2 测量指标及方法

本研究对酸枣植物性状测量参考张国君等^[17]的方法,并做适当修改。

长度和直径的测定:用卷尺测量二次枝的长度,测量精度为 0.1 cm;用游标卡尺测量叶长、叶柄长、二次枝的基部粗、种子短轴长等,测量精度为 0.02 mm;

茎干体积测定:将每根茎干置于盛有水的量筒(100 mL)中,立即读数测其体积。

叶面积测定:叶面积用 AM300 便携式手持叶面积仪进行测量,测量精度为 0.01 cm²,并标记,待烘干后计算比叶面积。

生物量测定:将茎干和叶的鲜重称量后(FA1004A 型电子天平,测量精度为 0.0001 g),置于 75 °C 烘箱中 36 h 至恒重,然后称量其干重,计算茎比密度、茎含水量和比叶面积,然后将单株四个方位叶片性状取均值,各指标取平均值计算。

种子重的测定:随机取 100 粒发育正常的果实去果肉破壳处理,电子天平称重,计算 100 粒种子的平均值。所测量的性状及英文缩写见表 2。

1.3 统计分析方法

所有数据均用 SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 统计软件进行分析。分别采用 Kolmogorov-Smirnov Test 和 Homogeneity Tests 对数据的正态性和方差齐性进行检验,经检验各组数据均符合正态性($P>0.05$)且具有方差齐性($P>0.05$),无需进行数据转换,巢式方差分析(Nested analysis of variance)用来分析自然干旱梯度对酸枣植株各表型性状的影响;以性状指标为检验变量、以地点为因子,多重比较采用 Duncan 法,显著水平分别采用 0.05 和 0.01。指标计算:比叶面积=叶面积/叶干质量;茎比密度=茎的体积/茎的干重;茎的水分含量=茎的鲜重-茎的干重;表型性状变异系数(Coefficient of variation, CV)反映表型性状的离散程度,计算公式为:

$$CV = S / \bar{x}$$

式中, S 为标准差, \bar{x} 为平均值。

2 结果与分析

2.1 自然干旱梯度下酸枣植株叶性状的变异

由表 2 可知,随干旱程度的加剧,酸枣植株的各性状均发生显著变化($P<0.05$),其中叶长、叶柄长、叶面积、叶周长、二次枝的长度、二次枝的基部粗、茎含水量、二次枝的枣吊数、种子短轴长的差异达到极显著水平($P<0.001$),茎比密度、种子重的差异达到较显著水平($P<0.01$),比叶面积的差异达到显著水平($P<0.05$)。

由图 1 可知,四个样地酸枣叶片以烟台的最长,银川次之,与烟台酸枣相比,石家庄和吐鲁番的叶长分别降低了 28.82%、33.40%;随着干旱程度的加剧,酸枣叶柄长和叶面积呈减小的趋势;叶周长以烟台酸枣的最大,石家庄、银川、吐鲁番酸枣的降幅分别为 31.12%、31.10%、35.95%;比叶面积以吐鲁番酸枣的最大,烟台酸枣的最小,与吐鲁番酸枣相比,石家庄和银川酸枣分别降低了 15.79%、13.16%。随着干旱程度的增强,酸枣的叶长、叶柄长、叶周长和叶面积总体上呈减小的趋势,比叶面积总体上呈增大的趋势。

2.2 自然干旱梯度下酸枣植株枝性状的变异

由图 2 可知,茎比密度以烟台酸枣的最大,吐鲁番酸枣次之,与烟台酸枣相比,石家庄和银川酸枣分别降低了 3.36%、10.07%;从烟台到吐鲁番,二次枝的枣吊数呈减小的趋势;酸枣二次枝的长度也以烟台酸枣的最大,石家庄、银川和吐鲁番酸枣的降幅分别为 27.81%、29.59%、32.54%,总体呈减小的趋势;二次枝的基部粗和茎含水量,以烟台酸枣的最大,吐鲁番酸枣次之,从烟台到银川呈减小的趋势。

表 2 自然干旱梯度下酸枣形态特征的巢式方差分析

Table 2 Morphological characteristics of *Zizyphus jujuba* Mill. under natural drought gradient (nested analysis of variance)

| 性状 Trait | 缩写 Abbreviation | 自由度 <i>df</i> | 均方 MS | F 值 <i>F</i> value |
|--|-----------------|---------------|------------|--------------------|
| 叶长 Leaf length | LL | 39 | 636.229 | 40.801 *** |
| 叶柄长 Leaf stalk length | LSL | 39 | 9.679 | 20.800 *** |
| 叶面积 Leaf area | LA | 39 | 372609.037 | 96.187 *** |
| 叶周长 Leaf perimeter | LP | 39 | 5148.228 | 45.673 *** |
| 比叶面积 Specific leaf area | SLA | 39 | 0.032 | 3.589 * |
| 二次枝的长度 Secondary branch length | SBL | 39 | 87.153 | 2.515 *** |
| 二次枝的基部粗 Base diameter of secondary branch | DSB | 39 | 1.765 | 6.708 *** |
| 茎比密度 Stem specific density | SSD | 39 | 0.032 | 1.954 ** |
| 茎含水量 Stem water content | SWC | 39 | 2.451 | 10.516 *** |
| 二次枝的枣吊数 The bearing branch number of secondary branch | BNSB | 39 | 41.938 | 4.033 *** |
| 种子短轴长 Length of short axis | LSA | 39 | 0.872 | 2.611 *** |
| 种子重 Seed mass | SM | 11 | 0.002 | 36.679 ** |

“*”、“**”、“***”分别表示在 0.05、0.01 和 0.001 显著水平上差异显著

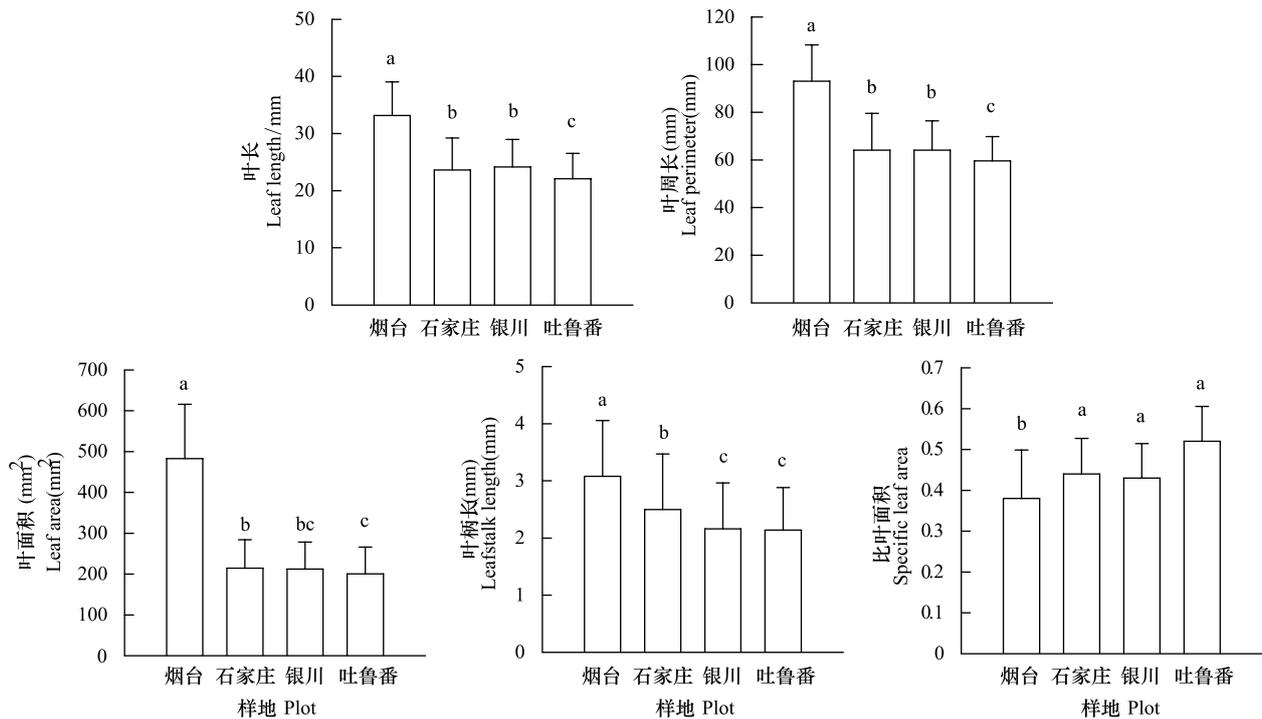


图 1 自然干旱梯度下酸枣植株叶性状的变化 (mean±S.E.)

Fig.1 The variations in leaf traits of *Zizyphus jujuba* Mill. along natural drought gradient (mean±S.E.)

A, B, C, D 和 E 分别代表叶长、叶周长、叶面积、叶柄长和比叶面积,不同的小写字母显示干旱梯度上的显著性差异 ($P < 0.05$)

2.3 自然干旱梯度下酸枣植株种子性状的变异

由图 3 可知,烟台酸枣的种子重最大,其它三个样地之间差异不显著,与烟台酸枣相比,石家庄、银川和吐鲁番种子重的降幅分别为 9.76%、12.20%、9.76%。烟台酸枣的种子短轴最长,银川酸枣次之,石家庄和吐鲁番种子短轴长分别降低了 10.64%、10.83%。随着干旱程度的增加,种子重总体呈减小的趋势。

2.4 自然干旱梯度下酸枣表型性状的变异

用变异系数表示性状值离散性特征,变异系数越大,则性状值离散程度越大。由表 3 可知,所测量的酸枣形态指标变异程度不同,叶面积在四个样地间变异最大,种子重的变异最小,变异系数分别为 53.28%、5.90%;

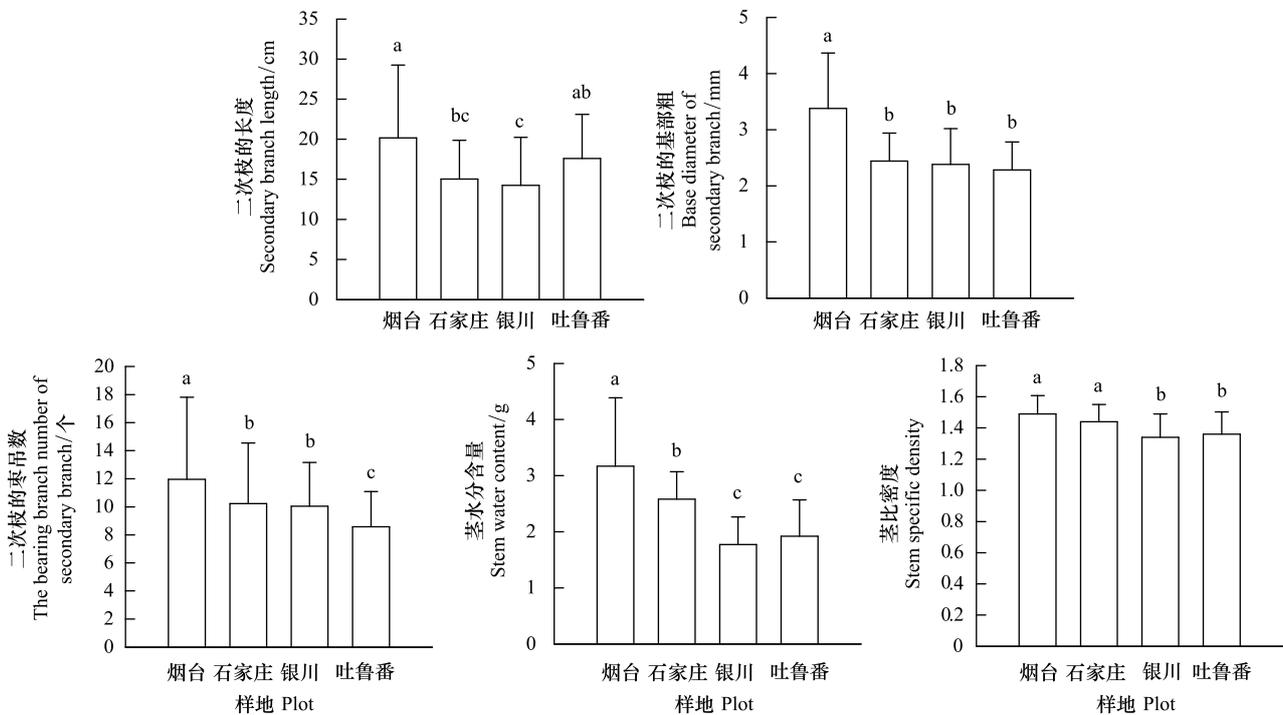


图 2 自然干旱梯度下酸枣植株枝性状的变化 (mean±S.E.)

Fig.2 The branch traits variation of *Zizyphus jujuba* Mill. under natural drought gradient (mean±S.E.)

A, B, C, D 和 E 分别代表二次枝的长度、二次枝的基部粗、二次枝的枣吊数、茎水分含量和茎比密度,不同的小写字母显示干旱梯度上的显著性差异 ($P < 0.05$)

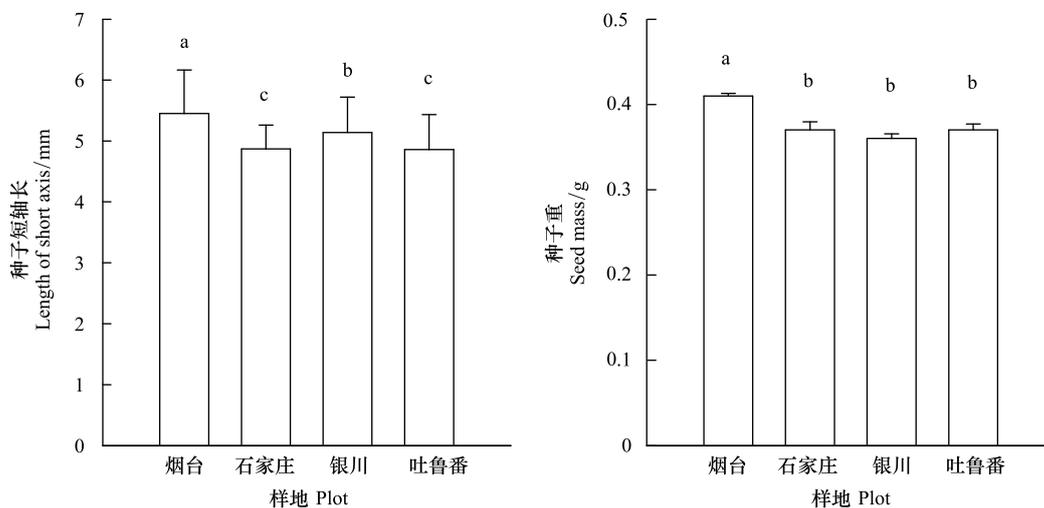


图 3 自然干旱梯度下酸枣植株种子性状的变化 (mean±S.E.)

Fig.3 The seed traits variation of *Zizyphus jujuba* Mill. under natural drought gradient (mean±S.E.)

A, B 分别代表种子短轴长和种子重,不同的小写字母显示干旱梯度上的显著性差异 ($P < 0.05$)

二次枝的枣吊数、二次枝的长度、茎含水量和叶柄长的变异较大,种子短轴长和茎比密度的变异较小。

从整体上看,叶的 5 个性状的平均变异系数 (33.70%) > 枝的 5 个性状的平均变异系数 (32.41%) > 种子的 2 个性状的平均变异系数 (9.07%),说明种子与枝、叶性状相比变异较小,枝和叶的性状变异大。

表 3 自然干旱梯度下酸枣形态特征的变异系数

Table 3 Variation coefficient of *Zizyphus jujuba* Mill. phenotypic traits along aridity gradient

| 样地 Plot | LL | LSL | LA | LP | SLA | SBL |
|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 烟台 | 17.68 | 31.74 | 27.54 | 16.38 | 31.44 | 44.98 |
| 石家庄 | 23.66 | 38.85 | 32.40 | 24.12 | 19.79 | 32.21 |
| 银川 | 19.83 | 37.21 | 31.08 | 19.21 | 19.60 | 41.98 |
| 吐鲁番 | 20.13 | 34.69 | 32.65 | 17.13 | 16.51 | 31.22 |
| 总体 All | 26.30 | 38.74 | 53.28 | 26.97 | 23.57 | 41.13 |
| 样地 Plot | DSB | SSD | SWC | BNSB | LSA | SM |
| 烟台 | 29.20 | 7.89 | 38.31 | 49.01 | 13.11 | 0.75 |
| 石家庄 | 20.49 | 7.64 | 18.99 | 41.34 | 8.05 | 2.61 |
| 银川 | 26.74 | 11.19 | 27.93 | 30.89 | 11.31 | 1.55 |
| 吐鲁番 | 20.28 | 10.53 | 33.78 | 29.16 | 11.76 | 1.97 |
| 总体 All | 29.74 | 10.28 | 39.14 | 41.75 | 12.24 | 5.90 |

LL:叶长 Leaf length; LSL:叶柄长 Leaf stalk length; LA:叶面积 Leaf area; LP:叶周长 Leaf perimeter; SLA:比叶面积 Specific leaf area; SBL:二次枝的长度 Secondary branch length; DSB:二次枝的基部粗 Base diameter of secondary branch; SSD:茎比密度 Stem specific density; SWC:茎含水量 Stem water content; BNSB:二次枝的枣吊数 The bearing branch number of secondary branch; LSA:种子短轴长 Length of short axis; SM:种子重 Seed mass

2.5 自然干旱梯度下酸枣测量性状的相关分析

对酸枣所测量性状之间的相关性进行了相关分析与检验。结果表明(表 4):叶长与叶面积、二次枝的基部粗及种子重均呈显著正相关(Person 相关系数分别为 0.989、0.967 和 0.960),与叶周长呈极显著的正相关(Person 相关系数为 0.999);叶柄长与茎水分含量呈显著地正相关(Person 相关系数为 0.976);叶面积与二次枝的基部粗及叶周长呈极显著正相关(Person 相关系数分别为 0.993 和 0.996),与种子重呈显著的正相关(Person 相关系数为 0.989);叶周长与二次枝的基部粗及种子重呈显著的正相关(Person 相关系数分别为 0.977 和 0.972);比叶面积与二次枝的枣吊数呈显著的负相关(Person 相关系数为 -0.981);茎比密度与茎水分含量呈显著的正相关(Person 相关系数为 0.994)。由以上结果可以看出,自然干旱梯度上的酸枣表型性状之间存在某种协同变化,尤其是叶性状与其它性状之间的联系更为密切。

表 4 自然干旱梯度下酸枣测量性状的相关分析矩阵

Table 4 Matrix of correlation coefficients of *Zizyphus jujuba* Mill. phenotypic traits along aridity gradient

| 性状 Trait | LL | LSL | LA | LP | SLA | SBL | DSB | SSD | SWC | BNSB | LSA |
|----------|----------|---------|----------|---------|----------|-------|-------|----------|-------|-------|-------|
| LSL | 0.935 | | | | | | | | | | |
| LA | 0.989 * | 0.938 | | | | | | | | | |
| LP | 0.999 ** | 0.948 | 0.996 ** | | | | | | | | |
| SLA | -0.848 | -0.814 | -0.773 | -0.830 | | | | | | | |
| SBL | 0.741 | 0.715 | 0.824 | 0.767 | -0.280 | | | | | | |
| DSB | 0.967 * | 0.926 | 0.993 ** | 0.977 * | -0.694 | 0.886 | | | | | |
| SSD | 0.770 | 0.946 | 0.786 | 0.795 | -0.684 | 0.619 | 0.786 | | | | |
| SWC | 0.836 | 0.976 * | 0.851 | 0.857 | -0.724 | 0.675 | 0.849 | 0.994 ** | | | |
| BNSB | 0.919 | 0.910 | 0.867 | 0.910 | -0.981 * | 0.445 | 0.445 | 0.795 | 0.835 | | |
| LSA | 0.933 | 0.755 | 0.896 | 0.914 | -0.843 | 0.581 | 0.581 | 0.505 | 0.594 | 0.859 | |
| SM | 0.960 * | 0.930 | 0.989 * | 0.972 * | -0.681 | 0.894 | 0.894 | 0.801 | 0.861 | 0.799 | 0.831 |

“*”“**”分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著相关。LL:叶长 Leaf length; LSL:叶柄长 Leaf stalk length; LA:叶面积 Leaf area; LP:叶周长 Leaf perimeter; SLA:比叶面积 Specific leaf area; SBL:二次枝的长度 Secondary branch length; DSB:二次枝的基部粗 Base diameter of secondary branch; SSD:茎比密度 Stem specific density; SWC:茎含水量 Stem water content; BNSB:二次枝的枣吊数 The bearing branch number of secondary branch; LSA:种子短轴长 Length of short axis; SM:种子重 Seed mass

3 讨论与结论

叶作为植物的同化器官,其面积的大小不仅与光合作用直接相关,同时也与植物的水分消耗关系密切。因而,叶是植物进化过程中对环境变化最为敏感的器官,其形态特征最能体现环境因子的影响或植物对环境的适应^[18]。本研究结果表明,酸枣叶片性状随环境的变化表现出了一定的变异。从烟台到吐鲁番,随着年均降雨量的减少,干旱程度的增加,叶面积、叶周长、叶长和叶柄长均减小。析其原因,随干旱程度的加剧,叶片面积及与其相关的叶周长和叶长的逐渐减小,可减少水分蒸发的面积^[19]。有学者对其它植物的研究表明,水分含量与叶柄长存在显著的正相关^[20]。本研究发现,随着干旱程度的增强,叶柄趋向缩短,可缩短水分传输距离,提高水分的运输效率。一般认为,比叶面积随土壤可获得水分的减少而增加,但也有人认为比叶面积的变化具有种的特异性^[3]。本研究结果表明,酸枣的比叶面积随着干旱的加剧呈增大的趋势,是其适应干旱的结果。因而酸枣叶性状的组合有利于增强酸枣植物抗旱性。

枝条是连接叶片和主茎,与其它器官信息交换的有效中介^[21-22]。茎形态特征的变化是其适应环境的一个重要方面,是反映环境变化的重要指标^[23]。有研究表明,植株可以通过枝特征的可塑性来响应土壤水分的变化^[3]。有学者认为,环境越好、枝条生长越长,枝条越粗,即表现出徒长现象,采取积极的生长对策,而当环境条件恶劣时,则采取保守的生长对策^[21]。我们的研究发现,酸枣二次枝的长度及其基部粗随干旱程度的增强均呈减小的趋势,一方面说明可能是环境资源匮乏导致植物枝条生长受抑制;另一方面说明酸枣随着生长环境的恶化采取保守的生长策略。酸枣二次枝的枣吊数随干旱加剧呈减少趋势,可能是由于植物在干旱胁迫下,细胞生长与分化受到抑制,顶端分生组织及侧生分生组织发育缓慢^[24],干旱区植物种群个体之间的竞争较弱,而湿润地区植物的竞争较强所致。茎比密度大、茎的干物质含量多的植物对环境变化(如强风)具有较高的机械抵御能力^[25]。沿干旱梯度,随着降雨量的减少,茎比密度和茎含水量呈减小趋势,主要是由于随干旱程度的增加,植株受营养和水分限制,干物质的积累较慢,且茎干直径减小,致使体积较小,所以两者的比值趋向减小。

在植物的生活史进化中,种子性状可能直接影响到植物的适合度^[26-28]。种子的大小和形状不仅影响到其未来幼苗的定居,而且会影响种子散布和土壤种子库的形成。一般认为,小种子更易萌发,大种子更易为动物捕食。酸枣种子随干旱梯度的变化,种子趋向变小,易被沙土掩埋,从而形成种子库,有利于其萌发,这是对强烈地表蒸发干旱环境的一种适应。尽管我们的研究发现种子的性状总体来说变异较小,但这种变化对植物提高适合度(促进萌发)有重要生态意义。

一般认为,植物的表型变异是其应对环境变化的一种适应机制^[29-30],其不仅在植物应对气候短期变化(如降水)中起重要作用,同时也是长期适应进化结果^[30],从而维持种群的生存和繁殖^[8]。有学者对其它植物的研究表明^[3],植株可以通过枝和叶的特征来响应土壤水分的变化。本研究中酸枣植株的叶面积、二次枝的枣吊数、二次枝的长度和叶柄长等性状对酸枣的变异起主要作用,变异较大,可见酸枣对干旱的响应主要通过叶和枝的性状变化,并且自然干旱梯度上的酸枣表型性状之间存在很强的协变(表4),因而,这些表型性状可塑性变化的有效组合决定了该植物具有很强的适应环境变化的能力。

酸枣植物的形态特征随环境的变化表现出一定的变异,使得其具有更宽的生态幅和更强的适应性,即使在未来气候变化所导致的干旱趋势加剧情况下,酸枣将通过表型性状组合的变异来应对环境变化,尤其是叶片性状。本研究对植物形态特征响应极端干旱气候的演变趋势具有一定的指导意义。

参考文献(References):

- [1] Dai A, Trenberth K E, Qian T T. A global dataset of palmer drought severity index for 1870—2002: relationship with soil moisture and effects of surface warming. *Journal of Hydrometeorology*, 2004, 5(6): 1117-1130.
- [2] 卢欣石, 何琪. 种群遗传变异及基因多样性分析. *草业学报*, 1999, 8(3): 76-82.
- [3] 关保华. 石荜苈属四种植物响应土壤水分的表型可塑性比较研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2004: 23-23.

- [4] García D, Zamora R, Gómez J M, Jordano P, Hódar J A. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology*, 2000, 88(3): 435-446.
- [5] 卓露, 管开云, 李文军, 段士民. 不同生境下细叶鸢尾表型可塑性及生物量分配差异性. *生态学杂志*, 2014, 33(3): 618-623.
- [6] Park J H, Lee H J, Koh S B, Ban J Y, Seong Y H. Protection of NMDA-induced neuronal cell damage by methanol extract of *Zizyphi Spinosi* Semen in cultured rat cerebellar granule cells. *Journal of Ethnopharmacology*, 2004, 95(1): 39-45.
- [7] Cao J X, Zhang Q Y, Cui S Y, Cui X Y, Zhang J, Zhang Y H, Bai Y J, Zhao Y Y. Hypnotic effect of jujubosides from Semen *Zizyphi Spinosae*. *Journal of Ethnopharmacology*, 2010, 130(1): 163-166.
- [8] 康东东, 韩利慧, 马鹏飞, 魏学智, 毕润成. 不同地理环境下酸枣叶的形态解剖特征. *林业科学*, 2008, 44(12): 135-141.
- [9] 曲泽洲, 王永惠, 彭士琪, 郭裕新. 中国果树志: 枣卷. 北京: 中国林业出版社, 1993.
- [10] Liu M J. Chinese jujube: Botany and horticulture. *Horticultural Reviews*, 2006, 32: 229-298.
- [11] 刘孟军, 江民. 中国枣种质资源. 北京: 中国林业出版社, 2009: 62-111.
- [12] 张春梅, 殷晓, 李新岗, 黄建, 王长柱, 练春兰. 黄河沿岸酸枣遗传多样性研究. *西北农林科技大学学报*, 2013, 41(12): 107-112.
- [13] Wang S Q, Liu Y, Ma L Y, Liu H B, Tang Y, Wu L P, Wang Z, Li Y Y, Wu R L, Pang X M. Isolation and characterization of microsatellite markers and analysis of genetic diversity in Chinese Jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.). *PLoS One*, 2014, 9(6): e99842.
- [14] Zhang C M, Huang J, Yin X, Lian C L, Li X G. Genetic diversity and population structure of sour jujube, *Ziziphus acidojujuba*. *Tree Genetics & Genomes*, 2015, 11: 809-809.
- [15] 梁静, 魏学智. 酸枣叶对土壤水分的生理生化响应. *植物研究*, 2010, 30(5): 549-555.
- [16] 战立花, 许阿美, 魏学智. 酸枣根系构型和活力对极端干旱气候的响应规律研究. *安徽农业科学*, 2012, 40(20): 10435-10438.
- [17] 张国君, 李云, 徐兆翻, 孙鹏, 孙宇涵, 黄禄君. 引种刺槐无性系形态及叶片营养的初步研究. *北京林业大学学报*, 2012, 34(2): 52-56.
- [18] 王勋陵, 王静. 植物的形态结构与环境. 兰州: 兰州大学出版社, 1989.
- [19] 孟庆杰, 王光全, 董绍锋, 张丽, 龚正道. 桃叶片组织解剖结构特征与其抗旱性关系的研究. *干旱地区农业研究*, 2004, 22(3): 123-126.
- [20] 徐飞. 不同生境下麻栎和刺槐幼苗整株及叶性状的表型可塑性研究[D]. 济南: 山东大学, 2009: 143-143.
- [21] 陈波, 宋永昌, 达良俊. 木本植物的构型及其在植物生态学研究的进展. *生态学杂志*, 2002, 21(3): 52-56.
- [22] Seino T. Intermittent shoot growth in saplings of *Acanthopanax sciadophylloides* (Araliaceae). *Annals of Botany*, 1998, 81(4): 535-543.
- [23] 马成仓, 高玉葆, 郭宏宇, 吴建波, 王金龙. 内蒙古高原西部荒漠区锦鸡儿属(*Caragana*)优势种的形态适应特征. *生态学报*, 2006, 26(7): 2308-2312.
- [24] Ogbonnaya C I, Nwalozie M C, Roy-Macauley H, Annerose D J M. Growth and water relations of Kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) under water deficit on a sandy soil. *Industrial Crops and Products*, 1998, 8(1): 65-76.
- [25] 李峰. 昆明西山半湿润常绿阔叶林木本植物功能性状的比较研究[D]. 昆明: 云南大学, 2011: 30-30.
- [26] Smith C C, Fretwell S D. The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 1974, 108(962): 499-506.
- [27] Happer J L. *The Population Biology of Plants*. San Diego: Academic Press, 1977.
- [28] Westoby M, Jurado E, Leishman M. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution*, 1992, 7(11): 368-372.
- [29] Halama K J, Reznick D N. Adaptation, optimality, and the meaning of variation in natural populations Orzack S, Sober E, eds. *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 242-272.
- [30] Coleman J S, McConaughay K D M, Ackerly D D. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 1994, 9(5): 187-191.