

赵 龙,刘卫国,杨晓东,等. 胡杨异形叶的抗旱适应对策[J]. 江苏农业科学,2021,49(1):130-135.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.01.023

胡杨异形叶的抗旱适应对策

赵 龙,刘卫国,杨晓东,高兴旺,黄廷温

(新疆大学资源与环境科学学院/绿洲生态教育部重点实验室,新疆乌鲁木齐 830046)

摘要:以 3 种胡杨叶片结构性状与其光合特性间关系为切入点揭示荒漠植物叶的抗旱适应对策。结果表明:(1)胡杨老树净光合速率、蒸腾速率和气孔导度值在叶形上均表现为锯齿卵形叶 > 近卵形叶 > 披针形叶,且差异显著;而从幼树到老树发育过程中,叶净光合速率、蒸腾速率、气孔导度均有显著增加,胞间二氧化碳浓度没有明显差异。(2)幼树到老树发育过程中,胡杨叶片角质层厚度、栅栏组织厚度、表皮组织厚度、外层细胞壁厚度、气孔密度、气孔大小以及叶面积均呈增加趋势,且锯齿卵形叶与披针形叶差异显著,具备向旱生叶过渡的特征。(3)胡杨叶片净光合速率和气孔导度变化是由栅栏组织厚度和表皮组织厚度决定的;蒸腾速率变化主要由气孔大小和表皮组织厚度决定;胞间二氧化碳浓度变化是由气孔密度和角质层厚度引起的。

关键词:胡杨;异形叶;光合特性;叶片结构性状;旱生叶;抗旱适应对策

中图分类号: S792.110.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2021)01-0130-06

随着全球气候变化,水资源短缺、土地沙漠化已成为当今世界突出的生态环境问题^[1]。在干旱半干旱区,水分成为植物生存、生长和分布的关键限制因子,同时,植物会形成多种耐旱性的形态结构以减轻干旱胁迫带来的伤害,其中叶片结构可以表征植物抗旱的适应特征。叶片是植物光合作用的主要器官,也是对干旱胁迫最敏感的器官^[2],干旱胁迫下会导致植物叶片叶面积、厚度、气孔、栅栏组织、表皮细胞、角质层等解剖结构的改变,进而会引起植物生理生态功能的改变^[3-4]。如,干旱影响了叶片气孔开闭、光合底物二氧化碳的吸收^[5-6],最

终减弱植物的光合作用。因此,研究干旱环境下,植物叶片形态解剖结构如何响应植物叶片光合作用的机制具有重要意义。

研究表明,光合作用特征在基因型间的差异很大,这些差异与叶片的解剖结构有关^[7-8]。叶片光合速率的差异是环境对叶片解剖结构的影响造成的,植物通过叶片气孔与外界环境进行气体与水分的交换,其气孔的大小与密度直接影响叶片与外部环境间的气体交换量,进而影响植物的光合、呼吸与蒸腾作用^[9-10]。研究表明,叶片受外界环境影响十分敏感,在不同环境条件长期影响下进化为形态各异的叶片^[10],其中,胡杨是典型的多异形叶型的树种。目前,关于胡杨异形叶光合或解剖结构的研究分析不够全面。有学者研究发现,利用单一叶结构特征可以反映胡杨光合特性响应特征或将异形叶简单归纳为 2 种叶形来阐述其光合特性,而对胡杨发育阶段的光合特性、叶片结构性状及其之间的定量关系的研究鲜有报道^[10-12]。

近年来,艾比湖流域生态系统环境日趋恶化,

收稿日期:2020-02-22

基金项目:国家自然科学基金(编号:41871031、31860111、31260112);新疆联合基金(编号:2017D01C058);新疆自然科学基金(编号:2017D01C080)。

作者简介:赵 龙(1994—)男,陕西泾阳人,硕士研究生,研究方向为荒漠植物生理。E-mail:1426144283@qq.com。

通信作者:刘卫国,博士,副教授,主要从事绿洲生态学研究。E-mail:wgliuxj@126.com。

[J]. Botany,2012,90(8):704-710.

[15]姜佰文,谭 贺,于亚利,等. 氮钾调控对春玉米氮钾积累及产量的影响[J]. 东北农业大学学报,2013,44(8):58-63.

[16]王 雪,尹增芳,马清滢,等. 外源 Ca^{2+} 对南林 895 杨扦插苗光合作用及生长的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2020,34(6):23-27.

[17] Tavassoli A, Ghanbari A, Ahmadian A. Effect of zinc and

manganese nutrition on fruit yield and nutrient concentrations in greenhouse tomato in hydroponic culture[J]. Journal of Science and Technology of Greenhouse Culture,2010,1(1):1-7.

[18]李广会,郭素娟,熊 欢,等. 板栗结果枝叶片矿质营养特征研究[J]. 北方园艺,2012(20):8-12.

[19]肖家欣. 柑橘果实发育中钙和硼营养吸收规律的研究[D]. 武汉:华中农业大学,2005.

胡杨作为艾比湖流域优势成林树种,对该流域生态系统良性发展十分关键^[13]。本研究比较艾比湖流域内发育良好的胡杨树 3 种典型形状叶片(披针形、近卵形、锯齿卵形)的性状、光合特性及解剖结构,并对异形叶抗旱适应性进行分析,以期阐明以下问题:(1)胡杨个体发育阶段叶片光合作用是否存在差异?(2)胡杨个体发育过程叶结构性状变化是否具有差异?(3)胡杨叶结构性状特征与光合因子之间有什么关系?并揭示胡杨叶片性状的解剖学特征及适应策略。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区概况

艾比湖湿地自然保护区(82° 36′ ~ 83° 50′ E, 44°30′ ~45°09′ N)是准噶尔盆地西部的最低洼地和水盐汇聚中心^[13]。该区属于典型的温带大陆性气候,极端最高气温可达 44 ℃,极端最低气温达 -33 ℃,年平均气温为 5 ℃,四季气候差异较大,冬夏漫长,春秋季短暂,干燥少雨多风,年降水量分配不均,夏多冬少,蒸发量大。主要植物有胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)、梭梭[*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge]、怪柳(*Tamarix ramosissima* Ldb.)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum* Murr.)、芦苇[*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex

Steud.] 和沙拐枣(*Calligonum ebinuricum* Ivanova)等^[14]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与样品确定 于 2018 年 7 月底至 8 月初(胡杨叶片发育成熟期),在新疆艾比湖湿地自然保护区东大桥管护站(83° 33′ 50″ E, 44°36′58″N)旁的胡杨林集中分布区,设置面积为 100 m×100 m 的样地。依据叶形划分标准[条形叶(叶长/叶宽≥4)、披针形叶(2≤叶长/叶宽<4)、近卵形叶(1≤叶长/叶宽<2)和锯齿卵形叶(叶长/叶宽<1)]^[15],在样地内,根据胡杨个体自然呈现的叶形种类,选取具有代表性、人为影响小、冠形匀称、无严重枯梢、无枯枝现象的 3 个发育阶段进行研究(A、B、C 代表胡杨 3 个不同的生长发育阶段类型植株,发育顺序为 A→B→C,3 个发育阶段胡杨个体基本信息见表 1)。根据上述胡杨异形叶和植株类型划分依据,每个发育阶段个体各取 3 株(设计重复共 9 株)作为调查采样株。采样前用围尺测量植株胸径(diameter at breast height,DBH),用全站仪测量每棵样株高及冠长,在确定的 A、B、C 等 3 个发育阶段类型的胡杨植株上采样记录,用试镜纸轻柔擦拭无病虫害、无损伤的异形叶,装于对应编号的自封袋中,以备后续试验。

表 1 采样个体情况

发育阶段	平均胸径 (cm)	平均树高 (m)	平均冠幅 (m)	叶形平均采样高度 (m)	叶形类型
幼(A)	3.07±0.39	2.16±0.04	1.83±0.13	1.3±0.14	披针形叶(YPL)
中(B)	11.78±0.45	3.73±0.25	2.05±0.18	1.6±0.41/3.2±0.37	披针形叶(MPL)、近卵形叶(MPO)
老(C)	44.05±10.70	7.17±0.29	5.10±0.32	1.3±0.37/2.2±0.37/5.1±0.31	披针形叶(APL)、近卵形叶(APO)、锯齿卵形叶(APB)

注:Y、M、A 分别为幼、中、老英文单词的首字母、P 为胡杨拉丁名的首字母、L、O、B 分别是披针形叶、近卵形叶和锯齿卵形叶的英文首字母。

1.2.2 测定方法 叶片形态指标测定:将采集的叶片用 MRS-9600TFU2 扫描仪对叶片进行扫描,用 LA-S 型植物图像分析仪获取叶面积^[15];叶解剖结构测定:用石蜡切片法制作切片,用番红-固绿染色液进行染色,在奥林巴斯 BX51 显微镜下观察,使用软件 Image Pro Plus 6.0 进行参数测量^[16-17]。

气体交换参数测定:选择晴朗天气,于 10:00—11:00 挑选无病虫害、无损伤的异形叶进行光合测定,考虑树高的限制,测定过程均采用离体(剪下带有叶片的枝条迅速插入提前备好的水桶中)测量,每种叶片类型 3 次重复^[13,18]。利用 Li-6400 便携

式光合测定系统(Li-6400, Li-cor Inc, USA)测定叶片气体交换参数,主要参数有净光合速率(P_n , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、蒸腾速率[T_r , $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、气孔导度[G_s , $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]以及胞间二氧化碳浓度[C_i , $\mu\text{mol}/\text{mol}$]。

1.3 数据处理

利用 R 语言单因素方差(One-way ANOVA)对同株胡杨不同叶形光合特征进行差异性分析,用多重比较(multiple comparison)中的最小显著性差异法(LSD)分析不同发育阶段胡杨光合特征和叶片结构特征的差异性。同时,采用 R studio 主成分分析

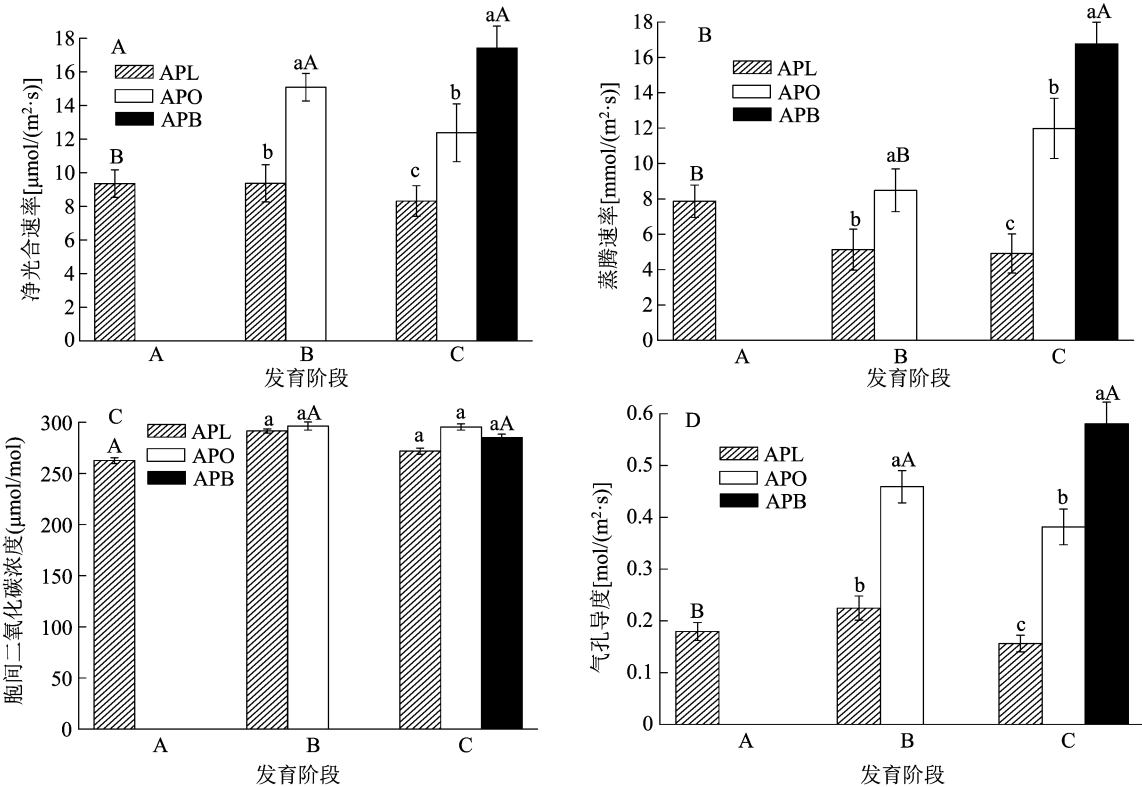
(PCA)对叶片解剖结构等相关性较强的变量降维,以获得新的无关变量,再用 SPSS 多元回归分析法(multivariate regression analysis)对所获得的新变量(主成分)进行回归,获得叶解剖结构与光合因子之间的关系,文中的图均用 Origin 2018 绘制。

2 结果与分析

2.1 不同发育阶段胡杨异形叶光合特征

如图 1 所示,从幼树(A)到老树(C)发育阶段胡杨异形叶净光合速率、蒸腾速率、气孔导度均有显著性差异($P < 0.05$),胞间二氧化碳浓度无显著性差异。胡杨不同发育阶段的叶平均光合特征变化表现为净光合速率在 A 到 B 过程中增加了 37.9%,B 到 C 增加了 13.4%,蒸腾速率在 A 到 B,

B 到 C 阶段分别增加了 7.2%、49.4%,胞间二氧化碳浓度在 A 到 B 阶段增加了 11.4%,B 到 C 阶段下降了 0.3%,气孔导度在 A 到 B,B 到 C 阶段分别增加了 60.9%、20.9%。老树胡杨净光合速率、蒸腾速率和气孔导度大小在叶形上均表现为锯齿卵形叶(APB) > 近卵形叶(APO) > 披针形叶(APL)。中树近卵形叶相对于披针形叶在净光合速率、蒸腾速率、胞间二氧化碳浓度、气孔导度分别增加了 38%、39.5%、1.6%、51.4%,老树锯齿卵形叶相比近卵形叶净光合速率、蒸腾速率、气孔导度分别增加了 28.9%、28.5%、7.9%、34.2%,胞间二氧化碳浓度下降了 3.6%,近卵形叶相较披针形叶净光合速率、蒸腾速率、胞间二氧化碳浓度、气孔导度分别增加了 32.8%、59%、7.9%、59.1%。



不同小写字母表示同一发育阶段胡杨不同叶形结构性状差异显著,不同大写字母表示不同发育阶段各个叶型的平均值之间差异显著,显著性水平 $P < 0.05$
图1 不同发育阶段胡杨光合特征

2.2 胡杨叶片结构性状特征

如表 2 所示,胡杨叶片结构特征呈现一定的规律性:(1)由幼树到老树发育过程中,胡杨叶片角质层厚度、栅栏组织厚度、表皮组织厚度、外层细胞壁厚度、气孔密度、气孔大小以及叶面积均有不同程度的增加,其中幼树、中树与老树叶片结构性状在栅栏组织厚度、表皮组织厚度、外层细胞壁厚度、气

孔密度、气孔大小以及叶面积上具有显著性差异($P < 0.05$),幼树和中树叶片外层细胞壁厚度、叶面积上体现出明显差异;(2)同一发育阶段下,中树叶片栅栏组织厚度和叶面积具有显著性差异($P < 0.05$),老树异形叶角质层厚度、栅栏组织厚度、表皮组织厚度、气孔密度、气孔大小和叶面积值具有显著性差异($P < 0.05$),同一个体异形叶外层细胞

表 2 胡杨发育阶段异形叶结构性状特征

发育阶段	叶形	角质层厚度(μm)	栅栏组织厚度(μm)	表皮组织厚度(μm)	外层细胞壁厚度(μm)	气孔密度(个/mm ²)	气孔大小(μm ²)	叶面积(cm ²)
A	YPL	2.60 ± 0.16AB	66.00 ± 0.99B	10.54 ± 0.43B	1.27 ± 0.12B	148.33 ± 2.05B	14.47 ± 0.45B	2.82 ± 0.28C
B	MPL	2.27 ± 0.33a	63.70 ± 0.92b	9.47 ± 0.70a	1.21 ± 0.15a	148.00 ± 4.90a	14.19 ± 0.66a	2.70 ± 0.22b
	MPO	2.81 ± 0.44aAB	78.90 ± 1.06aAB	11.33 ± 1.28aB	2.13 ± 0.14aAB	149.3 ± 8.38aB	16.17 ± 0.92aAB	5.52 ± 0.79aB
C	APL	2.25 ± 0.27b	65.10 ± 0.16b	9.47 ± 0.70b	1.53 ± 0.18a	138.33 ± 8.37b	14.18 ± 0.59b	3.04 ± 0.07b
	APO	3.18 ± 0.06ab	79.63 ± 1.06a	11.38 ± 1.28b	2.18 ± 0.03a	148.00 ± 3.56b	16.52 ± 0.46a	5.70 ± 0.51b
	APB	3.48 ± 0.03aA	82.61 ± 0.64aA	17.55 ± 0.43aA	2.71 ± 0.07aA	172.3 ± 4.03aA	18.02 ± 0.38aA	10.70 ± 0.41aA

注:小写字母表示胡杨同一发育阶段不同叶形差异显著,大写字母表示不同发育阶段各个叶型的平均值之间差异显著,显著性水平 $P < 0.05$ 。

壁厚度变化不大。

2.3 胡杨光合特征与叶片解剖结构的关系

主成分回归法是对具有一定相关性的变量指标进行重新组合以消除变量的共线性,使最终所得新的综合指标(主成分)能较好地反映变量的综合信息^[19]。将胡杨叶片角质层厚度、栅栏组织厚度、表皮组织厚度、外层细胞壁厚度、气孔密度、气孔大小等作为主成分,再对光合因子进行回归,以得到最优拟合回归方程。结合表 3 和表 4 得到 F_1 、 F_2 2

个主成分,共解释变量信息的 90.2%,对 2 个主成分进行回归后代入原始变量。拟合结果显示,叶片净光合速率和气孔导度变化主要由栅栏组织厚度和表皮组织厚度决定,其各影响变量对模型标准回归数分别为 0.770、0.660、0.033、0.032;蒸腾速率变化主要由气孔大小和表皮组织厚度引起,其各自回归系数分别为 0.940、0.910;胞间二氧化碳浓度变化主要是气孔密度和角质层厚度引起,其各自回归系数分别为 4.890、2.820。

表 3 叶片解剖结构主成分分析结果

主成分	回归系数						特征值	贡献率	累积(%)
	角质层厚度(CT)	栅栏组织厚度(PT)	表面组织厚度(ET)	多层细胞壁厚度(DCT)	气孔密度(SD)	气孔大小(SS)			
F1	0.393	0.408	0.428	0.419	0.363	0.433	4.901	0.817	81.7
F2	0.396	0.249	-0.115	-0.106	-0.815	0.304	1.020	0.085	90.2
主成分回归方程									
$F_1 = 0.393X_{CT} + 0.408X_{PT} + 0.428X_{ET} + 0.419X_{DCT} + 0.363X_{SD} + 0.433X_{SS}$;									
$F_2 = 0.396X_{CT} + 0.249X_{PT} - 0.115X_{ET} - 0.106X_{DCT} - 0.815X_{SD} + 0.304X_{SS}$;									
$P_n = 12.698 + 1.640F_1 - 0.402F_2$;									
$C_i = 284.382 + 2.054F_1 + 5.08F_2$;									
$G_s = 0.374 + 0.077F_1 - 0.007F_2$;									
$T_r = 11.248 + 2.114F_1 + 0.075F_2$ 。									

表 4 叶片解剖结构与光合特性主成分回归结果

光合参数	原始变量回归方程	R^2	F 值	P 值
P_n	$Y = 12.698 + 0.490X_{CT} + 0.770X_{PT} + 0.660X_{ET} + 0.650X_{DCT} + 0.270X_{SD} + 0.59X_{SS}$	0.959	95.403	0.000
G_s	$Y = -0.374 + 0.030X_{CT} + 0.033X_{PT} + 0.032X_{ET} + 0.031X_{DCT} + 0.022X_{SD} + 0.031X_{SS}$	0.929	53.723	0.000
C_i	$Y = 284.382 + 2.820X_{CT} - 0.430X_{PT} + 1.460X_{ET} + 1.400X_{DCT} + 4.890X_{SD} + 2.430X_{SS}$	0.360	3.680	0.026
T_r	$Y = -11.248 + 0.860X_{CT} + 0.840X_{PT} + 0.910X_{ET} + 0.890X_{DCT} + 0.830X_{SD} + 0.940X_{SS}$	0.892	34.040	0.001

3 讨论

3.1 胡杨光合特性

胡杨异形叶光合作用之间存在较大的差异,且

随叶片的生长发育和生境的改变而变化^[18,20-22]。本研究表明,从胡杨幼树(A)到老树(C)净光合速率、蒸腾速率、气孔导度均显著增加,胡杨从树冠底部到顶部,即披针形叶过渡到锯齿卵形叶的过程,

叶片净光合速率显著增加,该结果与 Su 等的研究结果相似^[12,18];同时,除净光合速率外,其蒸腾速率和气孔导度也具有显著差异,且随着胡杨异形叶形变化而增加,这说明胡杨在发育过程中通过光合、蒸腾、呼吸作用协同变化来适应生存环境。老树叶气孔导度相比蒸腾速率和净光合速率变化幅度更大,可能是气孔导度对外界环境更加敏感。施英俊通过分析胡杨光合生理指标与环境因子的关系,得出环境因子对胡杨气孔导度的影响相较于净光合速率和蒸腾速率更显著,这种光合特性上的差异赋予了胡杨锯齿卵圆形叶和近卵形叶更强的忍耐缺水环境的功能,本研究的观点与之相符^[23]。岳宁通过对胡杨异形叶进行解剖研究,认为锯齿阔卵形叶片光合碳同化能力及耐逆性强于披针形叶片^[17];邱箭研究认为卵圆形叶和锯齿卵圆形叶提高了光合效率,其耐干旱或强保水性结构大于披针形叶,所得结论在一定程度上支持了本研究结果^[21]。即在干旱环境下,荒漠植物通过调动体内防御机制,改变自身形态结构以加快光合作用,积累更多的干物质、各种抗逆生理生化物质等来满足逆境条件下的生长需求。

3.2 胡杨叶片结构性状特征

植物长期生长于干旱环境内,会进化出相应的生活型,表征在叶片解剖结构的适应对策上^[23-29]。本研究发现,随着胡杨发育进程的延长,胡杨叶片角质层厚度、栅栏组织厚度、表皮组织厚度、外层细胞壁厚度、气孔密度、气孔大小以及叶面积均有不同程度增加,进化出适应旱生性的生活策略。对老树异形叶而言,其锯齿卵形叶的角质层厚度、栅栏组织厚度、表皮组织厚度、气孔密度、气孔大小以及叶面积均显著大于披针形叶的;其锯齿卵形叶的表皮组织厚度、气孔密度及叶面积均显著大于近卵形叶的;而近卵形叶仅在栅栏组织厚度和气孔大小上显著大于披针形叶(如表 2 所示),这是胡杨叶片进化出强的耐旱和强紫外线的适应对策^[25],这与前人的研究结果存在差异,主要体现在本研究中外层细胞壁厚度没有显著性差异,这由于外层细胞壁结构对外界环境的敏感性较其他叶片结构低,须要长期进化来表达,或植物为适应外界环境将有限资源分配到不同器官及结构功能上所导致,也说明植物不同生长发育阶段采取的适应策略不同^[26]。从个体发育阶段看,老树在叶结构性状上均有显著性差异,表现为锯齿卵形叶(APB) > 近卵形叶(APO) >

披针形叶(APL)。一方面,胡杨通过增加叶面积和形成发达栅栏组织的方式大幅提高植物的光合作用面积;另一方面,胡杨通过增加表皮厚度、角质层厚度等方式提高水分由内部向叶片表面扩散的距离或阻力以及叶片保水能力,进而减少植物体内水分的散失。赵鹏宇在研究胡杨异形叶形态结构中认为,叶面积和胸径的异速生长体现了其个体发育阶段资源配置的关系,可能是叶片根据外界刺激和生长发育进程而进化出的一种主动应对策略,并验证了本研所得胡杨生长发育过程中的叶结构性状变化是其生存、生长的一种适应性对策,以及胡杨叶片解剖结构特征是协同变化的过程^[16]。

3.3 胡杨叶片光合特征与解剖结构的关系

不同发育阶段异形叶片解剖结构的变化必然导致其生理功能的变化^[30-31]。在本研究中,胡杨叶光合特征与解剖结构的主成分分析结果表明,胡杨叶片各解剖结构对光合因子的影响程度相异,叶片净光合速率和气孔导度变化主要由栅栏组织厚度和表皮组织厚度决定;胞间二氧化碳浓度变化主要是由气孔密度和角质层厚度引起;蒸腾速率变化主要由气孔大小和表皮组织厚度引起。这可能是随着胡杨个体的生长发育及所处生境的不断恶化,无法满足自身的养分需求而选择通过协调增强内部组织结构比例关系来适应生存。有学者提出形态和解剖结构的协同性是对进化的缓冲适应对策,植物在长期进化过程中会形成不同等级的输导网络组织,基于营养的选择会使其不停地向最适方向进化,在植物形态上表现为最优化叶片形态和解剖结构比例来提高自身生理代谢效率,以使光能的利用达到最大化^[16]。杨树德等从胡杨个体叶形光合或解剖特征进行研究,与之不同的是本研究将胡杨异形叶片光合特性和解剖特征进行量化并分析其中关系,对胡杨生态适应策略有了更清晰的认识,可知胡杨个体生长发育不仅是叶形态变化,还有旱生结构、增强光合速率的过程^[22-24]。本研究揭示了胡杨光合特性在其发育过程中对不同结构性状的响应机制,植物个体生长发育过程中,除受到各种内部因素的影响外,其生物学特征还会直接或间接地对外界环境作出响应,植物不同器官相互协调发展是其生长的一种生活史策略。同一个基因型会因不同生境而产生不同表型,这种响应机制是有机体对外界环境条件或刺激产生的最重要的反应特征^[17]。因此,从根本上认识胡杨的生态适应策略,

还须进一步从生理代谢及分子水平上深入开展研究。

4 结论

不同发育阶段,胡杨异形叶片光合特性具有差异,且随着发育程度的递进其光合特性有增强趋势。随着发育阶段的递进,荒漠植物为了生存往往表现出向旱生性过渡的特征。荒漠植物叶光合特性对叶片解剖结构变化的响应敏感性不同,以及植物应对外界环境是依靠功能性状和结构性状相互协调来适应的。

参考文献:

- [1] 张莉. 塔里木河下游胡杨和桉柳显微结构的生态适应特征研究[D]. 天津:天津大学,2009.
- [2] 王海珍,韩路,徐雅丽,等. 土壤水分梯度对灰胡杨光合作用与抗逆性的影响[J]. 生态学报,2017,37(2):432-442.
- [3] 钟悦鸣,董芳宇,王文娟,等. 不同生境胡杨叶片解剖特征及其适应可塑性[J]. 北京林业大学学报,2017,39(10):53-61.
- [4] Liu Y, Li X R, Chen G X, et al. Epidermal micromorphology and mesophyll structure of *Populus euphratica* heteromorphic leaves at different development stages [J]. PLoS One, 2015, 10(9): e0137701.
- [5] 玛丽娅·奴尔兰,刘卫国,霍举颂,等. 旱生芦苇对地下水位变化的生态响应及适应机制[J]. 生态学报,2018,38(20):7488-7498.
- [6] 夏振华,陈亚宁,朱成刚,等. 干旱胁迫环境下的胡杨叶片气孔变化[J]. 干旱区研究,2018,35(5):1111-1117.
- [7] 肖遥,易飞,韩东花,等. 楸树种间和种内杂种生长与光合系统氮素利用及分配的差异分析[J]. 林业科学,2019,55(5):55-64.
- [8] 刘延宾. 观赏植物净化甲醛能力差异的形态解剖学和气体交换特性研究[D]. 北京:北京林业大学,2009.
- [9] 李冬林,王火,江浩,等. 遮光对香果树幼苗光合特性及叶片解剖结构的影响[J]. 生态学报,2019,39(24):9089-9100.
- [10] 郑彩霞,邱箭,姜春宁,等. 胡杨多形叶气孔特征及光合特性的比较[J]. 林业科学,2006,42(8):19-24.
- [11] 冯梅. 胡杨叶形变化与个体发育阶段的关系研究[D]. 阿拉尔:塔里木大学,2014.
- [12] 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]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2003, 27(1):34-40.

- [13] 袁月. 艾比湖流域胡杨光合与水分生理特征研究[D]. 乌鲁木齐:新疆大学,2009.
- [14] 蒋腊梅. 荒漠生态系统植物物种共存机制研究[D]. 乌鲁木齐:新疆大学,2018.
- [15] 李加好. 胡杨阶段转变过程枝、叶和花芽形态数量变化及生理特征研究[D]. 阿拉尔:塔里木大学,2015.
- [16] 赵鹏宇. 胡杨、灰杨异形叶形态解剖特征与个体发育阶段的关系[D]. 阿拉尔:塔里木大学,2016.
- [17] 岳宁. 胡杨异形叶生态适应的解剖及生理学研究[D]. 北京:北京林业大学,2009.
- [18] 李雁玲. 胡杨异形叶光合水分生理特性与个体发育阶段的关系[D]. 阿拉尔:塔里木大学,2017.
- [19] Aguilera A M, Manuel E, Valderrama M J. Using principal components for estimating logistic regression with high-dimensional multicollinear data[J]. Computational Statistics & Data Analysis, 2006, 50(8):1905-1924.
- [20] Zhang L X, Guo J K, Li W R, et al. Diurnal changes in photosynthetic characteristics of two differently shaped leaves in the desert plant *Populus euphratica* [J]. Israel Journal of Plant Sciences, 2003, 51(4):251-259.
- [21] 邱箭. 胡杨多态叶气孔与光合作用特性研究[D]. 北京:北京林业大学,2005.
- [22] 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.
- [23] 施英俊. 灰胡杨光合生理指标与微气象环境因子的相关分析[J]. 新疆农垦科技,2018(2):16-21.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] Li Z X, Zheng C X. Structural characteristics and eco-adaptability of heteromorphic leaves of *Populus euphratica* [J]. Forestry Studies in China, 2005, 7(1):11-15.
- [27] 张金玲,李玉灵,庞梦丽,等. 臭柏异形叶解剖结构及其抗旱性的比较[J]. 西北植物学报,2017,37(9):1756-1763.
- [28] 赵阳. 黑河下游不同地下水位胡杨叶形态学生理学响应[D]. 兰州:兰州大学,2012.
- [29] 黄文娟,焦培培,黄金花,等. 塔里木河流域胡杨叶片解剖结构比较研究[J]. 植物研究,2016,36(5):669-675.
- [30] 潘莹萍,陈亚鹏,王怀军,等. 胡杨(*Populus euphratica*)叶片结构与功能关系[J]. 中国沙漠,2018,38(4):765-771.
- [31] He X L, Chen S F, Wang Z H, et al. Effect of saline water irrigation on sand soil salt and the physiology and growth of *Populus euphratica* Oliv [J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(11):3449-3459.