胡杨当年生小枝茎构型对展叶效率的影响

李 豪 马如玉 强 波 贺 聪 韩 路 王海珍*

塔里木大学植物科学学院, 新疆阿拉尔 843300

摘 要 枝叶异速生长关系对理解荒漠植物生物量分配和生活史策略具有重要意义。该研究以小枝茎长度、茎纤细率和茎体积表征茎构型, 以叶密度(单位茎长度的叶数量)、叶面积比(单位小枝茎干质量的总叶面积)和叶茎质量比(单位小枝茎干质量的总叶干质量)表征展叶效率, 采用标准化主轴回归(SMA)方法研究胡杨(*Populus euphratica*)当年生小枝茎构型对展叶效率的影响及二者沿地下水埋深(*GWD*)梯度的权衡策略。结果显示, 胡杨当年生小枝茎直径、展叶效率和比叶面积、叶大小随*GWD*增加而降低, 小枝茎长度、茎纤细率及其上的叶数量则增大。小枝茎构型性状均与展叶效率呈显著负相关关系, 即随小枝茎长度、茎纤细率和茎体积的增加, 展叶效率逐渐降低, 这可能是枝叶大小、水分传导与机械支撑间的权衡结果。小枝茎构型与展叶效率的异速生长指数(斜率)随*GWD*增加而增大, 是由于单位小枝茎投资获得的叶面积或者叶质量降低所致, 反映出随*GWD*增加胡杨采取了高消耗低收益的保守型策略。胡杨应对环境压力时, 倾向于在长枝上着生数量较多的小叶, 短枝上着生数量较少的大叶, 体现出胡杨小枝的资源利用策略与枝叶大小的权衡机制。综上所述, *GWD*显著影响胡杨小枝茎构型-展叶效率的权衡关系, 低展叶效率是胡杨应对日益旱化荒漠环境的适应策略。

关键词 胡杨; 小枝茎构型; 展叶效率; 地下水埋深; 权衡关系

李豪, 马如玉, 强波, 贺聪, 韩路, 王海珍 (2021). 胡杨当年生小枝茎构型对展叶效率的影响. 植物生态学报, 45, 1251-1262. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0425

Effect of current-year twig stem configuration on the leaf display efficiency of *Populus euphratica*

LI Hao, MA Ru-Yu, QIANG Bo, HE Cong, HAN Lu, and WANG Hai-Zhen*

College of Plant Science, Tarim University, Aral, Xinjiang 843300, China

Abstract

Aims Plant functional traits reflect the resource trade-offs and allocation strategy between different organs and functions in the process of plant adapting to environmental changes. Branches and leaves are the key components of tree canopy, and understanding the relationship of leaf-stem allometry is important for revealing adaptive strategies of desert plants with changing environmental constraints. In this study, our objective is to explore the scaling relationships between leaf display efficiency and current-year twig stem configuration, and trade-off strategy shift along groundwater gradients in extremely arid region.

Methods Leaf number, area, mass and stem length, diameter, volume, mass of current-year twigs were measured for *Populus euphratica* with 30 trees within three different groundwater depths in Tarim basin, Xinjiang, China. The stem length, stem slender ratios and stem volume of current-year twigs were used as the proxy of stem configuration traits. Density of leaf number (leaf number per stem length), leaf area ratio (total leaf area per stem mass) and leaf/stem mass ratio (total leaf mass per stem mass) were used as the proxies of leaf display efficiency. The standardized major axis (SMA) regression was used to examine the scaling relationship between stem configuration traits and leaf display efficiency within current-year twigs across groundwater gradients.

Important findings Stem diameter, leaf display efficiency, specific leaf area, individual leaf mass and area, all decreased with the increase of groundwater depths (*GWD*). In contrast, stem length, stem slender ratio and leaf number per twig increased with *GWD*. There was significant difference in stem and leaf functional traits across groundwater gradients. The density of leaf number, leaf area ratio and leaf/stem mass ratio as the proxies of leaf display efficiency were all significantly negatively correlated with stem length, stem slender ratio and stem volume of

收稿日期Received: 2020-12-23 接受日期Accepted: 2021-07-15

基金项目: 国家自然科学基金(31860165和31560182)和兵团区域创新引导计划(2018BB047)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31860165 and 31560182) and the Regional Innovation Program of Xinjiang Production and Construction Corps (2018BB047).

* 通信作者Corresponding author (whzzky@163.com)

the current-year twigs. These results suggest that leaf display efficiency decreases with stem configuration variation of current-year twigs, which may reflect the trade-off of twig-leaf size, water conduction and mechanical support. The allometric exponents (slope) of stem configuration and leaf display efficiency decreased with the increase in *GWD*, likely because the leaf area or mass per unit stem investment decreased with *GWD*. It may reflect that the desert woody plants tend to adopt a conservative adaptive strategy of high consumption and low benefit with habitat deterioration. When *Populus euphratica* responds to environmental stress, it tends to have a large number of small leaves on long twigs, or tends to have relatively few large leaves on short twigs, which reflects the strategy of resource utilization and trade-off mechanism of twig-leaf size. Our results demonstrate that *GWD* is a key factor for regulating the leaf-stem allometric relationship, and low leaf display efficiency is an adaptive strategy for *P. euphratica* to cope with the worsening arid desert environment.

Key words *Populus euphratica*; stem configuration; leaf display efficiency; groundwater depth; trade-off

Li H, Ma RY, Qiang B, He C, Han L, Wang HZ (2021). Effect of current-year twig stem configuration on the leaf display efficiency of *Populus euphratica*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1251-1262. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0425

植物是一个功能和结构平衡的生命体, 在漫长的进化过程中通过逐步调整结构, 使其功能和结构达到权衡状态, 这对植物提高光合收益和优化生存策略具有重要意义(Reich & Cornelissen, 2014)。枝叶是木本植物树冠的关键组分, 其大小、结构、形状、空间排列及相互间的协变规律直接决定了植物个体内的生物量分配、资源获取、竞争能力和生产力(Castro-Diez *et al.*, 2000; Xiang *et al.*, 2009b; 李俊慧等, 2017)。叶片作为植物获取资源的主要器官, 叶大小、数量及展叶效率等空间格局变化直接影响着植物光拦截效率和碳获取能力; 枝是植株运输水分、养分的重要通道, 也是着生叶片的机械支撑结构, 通过改变其长度、直径、分布方式等来调整冠层枝叶空间拓展, 形成一个合理的光捕获体系, 最大化地提高碳收益(李钰等, 2013; 李俊慧等, 2017; 卢艺苗等, 2019)。因此, 枝与叶构件大小的内在关系反映了植物枝叶性状构建过程的资源利用水平、分配策略及水力运输效率与安全的权衡(Sun *et al.*, 2006)。早在70多年前, Corner (1949)就发现较大的当年生小枝通常具有较大的叶片和果实(Corner法则), 且枝叶大小的正相关关系在种内与种间水平已被广泛证实(Westoby & Wright, 2003; Pickup *et al.*, 2005; Sun *et al.*, 2006; Kleiman & Aarssen, 2007; Huang *et al.*, 2016; 李曼等, 2017; 卢艺苗等, 2019)。前期学者研究当年生小枝(横截面积)与叶大小(总叶面积、单叶面积、叶生物量)关系时, 发现具有较大叶片、较大枝条的物种比具较小叶片、较小枝条的物种拥有更高的叶面积/小枝横截面积比值(Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006)和更高比例的叶生物量分配(Pickup *et al.*, 2005)。但李亚男等

(2008)认为枝长度或横截面积是一维或二维变量, 用其表示小枝大小则会丧失信息, 而在用体积或干质量(三维变量)分析枝叶大小间的成本-收益问题上, 用干质量表示成本更为适宜。Kleiman和Aarssen (2007)提出了出叶强度优势(leafing intensity premium)假说, 认为叶片大小与质量是植物对不同出叶强度(单位体积或质量小枝上的叶片数量)选择权衡的结果; 基于茎体积的出叶强度能作为解释枝叶大小-数量间权衡关系的指标, 且它能同时体现小枝内生物量的投资和茎组织密度(Huang *et al.*, 2016)。因此, 基于质量或体积的出叶强度更能体现小枝内生物量的投资, 可更好地探讨枝叶大小关系。此外, 枝叶大小之间的相关性反映了叶片在生化、水力生物学方面的功能需求, 是由茎上的叶质量对茎的机械支撑与传导的需求所导致, 是植株冠层结构权衡的结果(Westoby *et al.*, 2002)。茎生物力学特性与木材密度以及茎形状相关, 较大木质密度的小枝其茎更坚硬(Niklas & Spatz, 2012), 大枝(直径或导管)具有较强的水分传导能力(Tyree *et al.*, 1994), 且茎长宽比(纤细率)影响其机械稳定性(Lauri, 2019)。因而研究枝-叶大小的相互关系还需考虑小枝茎长度、纤细率(长度/直径)、体积、密度等相关性状。目前大量证据表明, 小枝结构性状与叶大小、数量、展叶效率之间的权衡关系普遍存在(Xiang *et al.*, 2009a; 杨冬梅等, 2012; 李俊慧等, 2017; 卢艺苗等, 2019; Zhu *et al.*, 2019; Yan *et al.*, 2021)。因此, 研究小枝茎构型对叶大小、展叶效率的影响及其权衡关系, 有助于我们理解荒漠植物资源利用、生物量分配与适应策略。

自然界植物生长发育除受到个体发育过程中不

同构件单元大小和数量的调节和控制(Barthélémy & Caraglio, 2007), 还受到物种所处环境条件的影响。水分是限制干旱区植物生长、分布与生产力的关键因素, 而荒漠植物能否适应干旱环境, 最主要的是看其能否很好地协调碳同化和水分消耗之间的关系, 即水分利用效率是荒漠植物生存的关键因子和重要的生态策略(Zhang *et al.*, 2012)。随土壤水分有效性(地下水位)降低, 水分胁迫加剧会导致植物碳水代谢受抑制, 促使植物权衡枝叶生长与生物量分配, 调整枝叶大小构建, 实现枝叶生理功能和生境异质性的协调, 体现植物最经济的生境适应性和风险规避对策(李钰等, 2013)。研究发现环境胁迫下(干旱、贫瘠及高海拔等)植物通常分配更多的生物量给茎(杨冬梅等, 2012; 孙俊等, 2019), 且比叶面积、总叶面积下降(Wright *et al.*, 2002; Sun *et al.*, 2006; 刘明虎等, 2013), 从而降低蒸腾, 提高水分利用效率(Torrecillas *et al.*, 1999; 刘明虎等, 2013); 受机械支撑、水力结构或发育等内在因素限制, 特定直径或长度的当年生小枝上支撑的总叶面积、叶干质量及比叶面积随环境胁迫增加而下降(Westoby & Wright, 2003; Sun *et al.*, 2006); 且植物小枝木质部水分传导和机械支撑能力之间的权衡关系决定了小枝-叶大小的异速生长模式(Fan *et al.*, 2017), 即立地条件影响小枝的展叶效率与枝叶生物量分配。近年来, 塔里木盆地大规模的水土资源开发, 致使塔里木河断流, 地下水位持续下降, 胡杨(*Populus euphratica*)林衰败, 引起众多学者的关注。因此, 胡杨小枝茎构型与枝叶生物量分配、展叶效率间的关系及枝叶大小权衡策略在不同地下水埋深(*GWD*)是否存在差异及如何变化等问题尚需进一步研究和探讨。近年来, 学术界对植物枝叶关系的研究多集中于小枝结构对枝叶生物量分配、枝叶大小形成与环境适应性、叶大小-数量的权衡关系等方面(Westoby *et al.*, 2002; Pickup *et al.*, 2005; 李亚男等, 2008; Xiang *et al.*, 2009a; 杨冬梅等, 2012; 李钰等, 2013; 李曼等, 2017; 孙俊等, 2019), 但对极端干旱区木本植物小枝茎构型对展叶效率的影响及其权衡关系的研究鲜见报道。鉴于此, 本研究以塔里木极端干旱区建群种胡杨为研究对象, 以当年生小枝茎长度、纤细率(长度/直径)、茎体积表征茎构型, 以叶密度、叶面积比和叶茎质量比表征展叶效率, 研究胡杨当年生小枝茎构型对展叶效率的影响及其生

境差异, 探讨小枝茎构型与展叶效率间的权衡关系及二者沿地下水埋深的协变关系, 以期深入理解荒漠植物生活史策略及丰富干旱区荒漠植物枝叶关系经济谱的理论。

1 材料和方法

1.1 研究区自然概况

研究区位于新疆塔里木河干流上游(80.38°–81.98° E, 40.32°–40.68° N), 该区属典型暖温带大陆性干旱气候, 区内光热资源丰富, 年日照时间2 729.0 h, 年平均气温10.4 °C, ≥ 10 °C年积温4 340 °C; 极端最高气温40.6 °C, 极端最低气温–23.4 °C。年降水量48.5 mm, 年蒸发量1 998.4 mm。胡杨林集中分布于塔里木河两岸, 植物群落结构简单, 乔灌木3层结构明显, 物种多样性低, 植被稀疏, 乔木密度低(184–743株·hm⁻²)。建群种为胡杨、灰胡杨(*P. pruinosa*), 林下主要分布有多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)、铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、芦苇(*Phragmites australis*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)等植物。土壤类型为胡杨林土(吐咯依土)。

1.2 研究方法

1.2.1 植物样品采集与功能性状测定

经野外实地踏查, 选择塔里木河干流上游胡杨林分布集中、人为干扰较小的丰收三场、塔里木河源头地下水埋深不同的3个生境, 于2020年8月至9月初当枝条生长和叶片完全展开成熟时, 每个生境随机选择胸径相似, 生长健康、无病虫害的10株胡杨作为采样株。从每个采样株树冠中上部四周方向(高度5.5 m左右)随机选取无遮阴、生长正常、叶片无损伤的3–5个当年生小枝(无花/果, 无分枝), 用高枝剪剪下放入塑料袋中, 带回实验室置于冰箱保鲜层中储存。

所有样品在12 h内完成测定。以小枝为单位, 记录其上所有叶数量、叶面积(扫描仪扫描叶片, Image软件计算叶面积)。用米尺测量茎长度, 数显游标卡尺测量茎直径, 采用排水法测量小枝茎体积, 然后将茎、叶分别在80 °C烘48 h至恒质量称其干质量。以小枝长度、纤细率和茎体积表征小枝茎构型特征, 其中小枝茎纤细率用小枝茎长度与茎直径的比值表示。用叶密度、叶面积比和叶茎质量比表征展叶效

率, 其中叶面积比由当年生小枝上总叶面积与茎干质量的比值表示; 叶茎质量比由当年生小枝上总叶干质量与茎干质量的比值表示; 叶密度由当年生小枝上的叶数量与小枝长度的比值表示(李俊慧等, 2017)。

1.2.2 地下水埋深测定

根据前期对塔里木荒漠胡杨群落的研究, 在3个不同生境机械打井, 各设置了一口地下水位观测井(PVC管, 10 m), 于2020年植物枝叶样品采集时采用电导法测定不同生境的GWD。

1.3 数据分析

本研究在小枝水平进行分析(绝大部分小枝间性状变异大于种内变异, 表1), 将当年生小枝性状进行lg转换, 使之符合正态分布。小枝茎构型性状与展叶效率的关系采用异速生长方程 $y = bx^a$ 来描述, 方程两边取对数转换为: $\log(y) = \log(b) + a\log(x)$, 其中 x 和 y 表示两个性状变量, b 表示性状关系的截距, 即异速生长常数, a 表示性状关系的斜率, 即异速生长指数, 当 $a = 1$ 时为等速生长, $a > 1$ 或 $a < 1$ 时为异速生长。异速生长方程的参数估计采用标准化主轴回归(SMA, Warton *et al.*, 2006), 用R语言的“SMATR”程序包计算完成。同时, 计算小枝性状回归斜率的置信区间, 并采用Warton和Weber (2002)的方法对斜率进行异质性检验, 斜率若同质则计算共同斜率。共同斜率下的截距差异(y 轴向)通过 t 检验

或方差分析检验。作图采用Origin 2018完成。

2 结果

2.1 胡杨枝叶性状对地下水埋深梯度的响应

由表2可见, 胡杨当年生小枝的大部分茎、叶功能性状和展叶效率在不同GWD间存在显著差异($p < 0.05$)。GWD 1.7 m生境胡杨叶面积比、叶茎质量比、比叶面积、单叶面积、单叶质量与小枝茎直径最大, 而GWD 7.1 m生境小枝上的总叶面积与比叶面积最小, 叶厚度则最大, 反映GWD显著影响胡杨当年生小枝的茎、叶性状。

2.2 胡杨当年生小枝茎构型对展叶效率的影响

2.2.1 小枝茎构型与叶密度的关系

任一GWD胡杨小枝茎长度、茎纤细率、茎体积与其上着生的叶数量均呈显著正相关关系($p < 0.05$; 图1A–1C; 表3), 且任意两个GWD间二者的异速生长指数(斜率)均无显著差异($p > 0.05$), 均具有显著小于1.0 ($p < 0.05$)的共同异速生长指数, 分别为0.842 ($p = 0.603$, 95%置信区间(Cs) = 0.760–0.932)、0.773 ($p = 0.251$, $Cs = 0.684$ –0.874)、0.638 ($p = 0.250$, $Cs = 0.540$ –0.754), 表明叶数量的增加速度小于小枝茎长度、茎纤细率、茎体积的增加速度。不同GWD胡杨小枝长度、茎纤细率与叶数量的共同斜率下异速生长常数均无显著差异($p = 0.737$, 0.167)(图1A、1B); 但GWD 4.8 m和7.1 m生境胡杨小枝茎体积

表1 不同地下水埋深胡杨种群16个枝叶性状的嵌套方差分解(%)

Table 1 Summary of hierarchical variance partitioning (type I) for sixteen leaf-shoot architectural traits of *Populus euphratica* under different groundwater depth, with the variance at each level standardized to a proportional scale (%)

性状 Trait	生境 Across-habitat	种内 Across-individual within species	小枝 Across-twigs within plant
叶数量 Leaf number	41.22	20.45	32.26
单叶干质量 Individual leaf mass	18.19	26.41	47.27
单叶面积 Individual leaf area	43.08	25.01	26.46
小枝茎长度 Twig stem length	35.31	18.14	39.71
小枝茎粗 Twig stem diameter	32.74	26.26	34.41
小枝茎体积 Twig stem volume	1.04	35.12	55.57
小枝纤细率 Twig stem slender ratio	53.83	16.71	24.57
叶面积比 Leaf area ratio	37.42	14.96	40.91
叶茎质量比 Leaf/stem mass ratio	15.16	26.92	49.53
叶密度 Density of leaf number	0.01	26.74	73.17
比叶面积 Specific leaf area	65.12	0.76	31.30
小枝茎组织密度 Twig stem tissue density	52.92	0.79	42.83
小枝茎干质量 Twig stem mass	0.01	41.70	58.21
小枝干质量 Twig mass	0.01	53.65	46.17
小枝上总叶干质量 Total leaf mass of twig	1.06	55.61	36.63
小枝上总叶面积 Total leaf area of twig	2.76	56.80	33.15

表2 不同地下水埋深胡杨当年生小枝的茎叶性状特征(平均值±标准误)
Table 2 Characteristics of stem and leaf functional traits of *Populus euphratica* at different groundwater depth (mean ± SE)

性状 Trait	地下水埋深 Ground water depth (m)		
	1.7	4.8	7.1
茎长度 Stem length (cm)	10.72 ± 2.89 ^b	16.60 ± 4.46 ^a	17.21 ± 2.47 ^a
茎直径 Stem diameter (cm)	0.255 ± 0.023 ^a	0.211 ± 0.035 ^b	0.205 ± 0.023 ^b
茎纤细率 Stem slender ratio (cm·cm ⁻¹)	42.98 ± 12.21 ^b	78.60 ± 19.36 ^a	87.74 ± 14.11 ^a
茎体积 Stem volume (cm ³)	0.38 ± 0.16 ^{ab}	0.41 ± 0.17 ^a	0.32 ± 0.12 ^b
叶面积比 Leaf area ratio (cm ² ·g ⁻¹)	486.52 ± 42.05 ^a	399.11 ± 86.23 ^b	326.59 ± 98.99 ^b
叶茎质量比 Leaf/stem mass ratio (g·g ⁻¹)	6.48 ± 2.04 ^a	5.76 ± 1.38 ^b	5.66 ± 1.53 ^b
叶密度 Density of leaf number (No.·cm ⁻¹)	0.72 ± 0.10 ^a	0.70 ± 0.16 ^a	0.69 ± 0.05 ^a
叶数量 Leaf number	7.27 ± 1.77 ^b	11.15 ± 2.89 ^a	11.88 ± 1.04 ^a
茎干质量 Stem mass (g)	0.205 ± 0.056 ^b	0.269 ± 0.103 ^a	0.273 ± 0.075 ^a
叶干质量 Total leaf mass (g)	1.328 ± 0.271 ^a	1.469 ± 0.475 ^a	1.457 ± 0.411 ^a
比叶面积 Specific leaf area (cm ² ·g ⁻¹)	80.12 ± 7.243 ^a	72.27 ± 5.273 ^b	59.44 ± 2.826 ^c
总叶面积 Total leaf area (cm ²)	99.82 ± 26.085 ^a	100.89 ± 46.093 ^a	82.97 ± 23.446 ^b
单叶面积 Individual leaf area (cm ²)	13.46 ± 2.657 ^a	8.89 ± 2.453 ^b	7.09 ± 2.064 ^b
单叶质量 Individual leaf mass (g)	0.181 ± 0.033 ^a	0.129 ± 0.037 ^b	0.124 ± 0.036 ^b
叶厚度 Leaf thickness (mm)	0.268 ± 0.017 ^c	0.288 ± 0.024 ^b	0.332 ± 0.015 ^a
树高 Tree height (m)	8.36 ± 1.004 ^a	7.61 ± 1.207 ^a	4.76 ± 0.583 ^b

同行不同小写字母表示显著差异($p < 0.05$)。
Different lowercase letters in same row indicate significant differences ($p < 0.05$).

图1 胡杨当年生小枝上的叶数量、叶密度与小枝茎构型之间的关系。GWD, 地下水埋深。
Fig. 1 Relationships between leaf number per twig, density of leaf number and current-year twig stem configuration of *Populus euphratica* measured at different groundwater depths. GWD, groundwater depth.

与叶数量的共同斜率下异速生长常数显著大于 $GWD\ 1.7\ m$ ($p = 0.001$)(图1C), 表明在某一给定的茎体积下, 胡杨小枝在 $GWD\ 4.8\ m$ 、 $7.1\ m$ 生境比 $GWD\ 1.7\ m$ 着生更多数量的叶, 而 $GWD\ 4.8\ m$ 与 $7.1\ m$ 间无显著差异($p = 0.145$), 与不同 GWD 下叶数量的多重比较结果(表2)一致。

表3 不同地下水埋深胡杨当年生小枝上的叶数量、叶密度与小枝茎构型的标准化主轴(SMA)回归分析
Table 3 Standardized major axis (SMA) regression analysis on the scaling relationships between current-year twig stem configuration and density of leaf number, or leaf number of *Populus euphratica* under different groundwater depth

指标(y轴-x轴) Index (y axis-x axis)	地下水埋深 Groundwater depth (m)	斜率 Slope	95%置信区间 95% confidence interval	截距 Intercept	R^2	$p_{1.0}, p_{-1.0}$	p
叶数量-茎长度 Leaf number-stem length	1.7	0.787	0.635, 0.974	0.057	0.690	0.029	0.000 5
	4.8	0.803	0.649, 0.994	0.070	0.571	0.044	0.000 6
	7.1	0.813	0.652, 1.016	0.076	0.535	0.031	0.002 8
叶数量-茎纤细率 Leaf number-stem slender ratio	1.7	0.734	0.588, 0.917	-0.332	0.667	0.008	0.001 3
	4.8	0.981	0.735, 1.310	-0.813	0.206	0.897	0.003 3
	7.1	0.914	0.691, 1.209	-0.700	0.254	0.523	0.000 9
叶数量-茎体积 Leaf number-stem volume	1.7	0.615	0.472, 0.803	-0.718	0.517	0.001	0.019 0
	4.8	0.480	0.387, 0.595	-0.191	0.562	0.001	0.000 9
	7.1	0.505	0.385, 0.661	-0.169	0.308	0.007	0.000 2
叶密度-茎长度 Density of leaf number-stem length	1.7	-0.559	-0.753, -0.414	0.491	0.385	0.001	0.000 3
	4.8	-0.657	-0.852, -0.507	0.620	0.358	0.002	0.030 3
	7.1	-0.687	-0.893, -0.528	0.675	0.347	0.006	0.043 1
叶密度-茎纤细率 Density of leaf number-stem slender ratio	1.7	-0.522	-0.728, -0.374	0.676	0.232	0.001	0.007 0
	4.8	-0.803	-0.986, -0.654	1.342	0.603	0.037	0.000 5
	7.1	-0.771	-0.987, -0.603	1.314	0.424	0.039	0.013 2
叶密度-茎体积 Density of leaf number-stem volume	1.7	-0.437	-0.634, -0.301	0.950	0.133	0.019	0.026 4
	4.8	-0.392	-0.537, -0.287	0.833	0.158	0.001	0.012 7
	7.1	-0.426	-0.579, -0.313	0.866	0.114	0.003	0.038 5

$n = 40$, $p_{1.0}, p_{-1.0}$ 分别表示斜率值与1.0、-1.0在 $\alpha = 0.05$ 水平上的显著性。
 $n = 40$, $p_{1.0}, p_{-1.0}$ indicates a significant difference test between the slope and 1.0, -1.0 at $\alpha = 0.05$ level, respectively.

任一GWD胡杨小枝茎长度、茎体积与叶密度均呈显著负相关关系(图1D、1F; 表3), 在任意两个GWD间异速生长指数均无显著差异($p > 0.05$), 共同异速生长指数分别为-0.536 ($p = 0.224$, $Cs = -0.629 - -0.457$)、-0.407 ($p = 0.828$, $Cs = -0.489 - -0.338$), 均与-1.0差异显著($p < 0.05$), 表明叶密度随小枝茎长度、茎体积的增加而逐渐降低, 长枝较短枝具有较低的叶密度。不同GWD小枝茎长度、茎体积与叶密度的共同斜率下异速生长常数均无显著差异($p = 0.058, 0.090$), 这与不同GWD下叶密度的多重比较结果(表2)一致。

任一GWD胡杨小枝茎纤细率与叶密度均呈显著负相关关系(图1E; 表3), GWD 4.8 m和7.1 m生境小枝茎纤细率与叶密度具有共同异速生长指数-0.774 ($p = 0.568$, $Cs = -0.906 - -0.661$), 且显著大于GWD 1.7 m ($p = 0.044$), 表明叶密度随小枝茎纤细率的增加而逐渐降低, 且其在GWD 4.8 m、7.1 m生境比GWD 1.7 m下降得更快。GWD 4.8 m和7.1 m小枝茎纤细率与叶密度的共同斜率下异速生长常数则无显著差异($p = 0.063$)。

2.2.2 小枝茎构型与叶面积比的关系

任一GWD胡杨小枝茎长度、茎纤细率与叶面积

比均呈显著负相关关系(图2A、2B; 表4), GWD 4.8 m和7.1 m生境具有共同异速生长指数分别为-1.106 ($p = 0.353$, $Cs = -1.362 - -0.900$)和-1.289 ($p = 0.935$, $Cs = -1.571 - -1.057$), 且均显著大于GWD 1.7 m ($p = 0.002, 0.004$), 表明叶面积比随小枝茎长度、茎纤细率的增加而降低, 且其在GWD 4.8 m、7.1 m生境比GWD 1.7 m下降得更快(表2)。但GWD 4.8 m和7.1 m小枝茎长度、茎纤细率与叶面积比共同斜率下异速生长常数均无显著差异($p = 0.562, 0.228$)。

不同GWD胡杨小枝茎体积与叶面积比均呈显著负相关关系(图2C; 表4), 任意两个GWD间异速生长指数均无显著差异($p > 0.05$), 具有共同异速生长指数-0.727 ($p = 0.495$, $Cs = -0.877 - -0.603$)且与-1.0差异显著($p < 0.001$), 表明叶面积比随小枝茎体积的增加而逐渐降低。不同GWD小枝茎体积与叶面积比的共同斜率下异速生长常数存在显著差异($p = 0.001$), 异速生长常数随GWD增加呈降低趋势(图2C), 表明某一给定的小枝茎体积下, GWD越深则叶面积比越小。

2.2.3 小枝茎构型与叶茎质量比的关系

任一GWD胡杨小枝茎长度、茎纤细率与叶茎质

图2 胡杨小枝茎构型与叶面积比之间的关系。GWD, 地下水埋深。
Fig. 2 Relationships between leaf area ratio and current-year twig stem configuration of *Populus euphratica* under different groundwater depths. GWD, groundwater depth.

图3 胡杨小枝茎构型与叶茎质量比之间的关系。GWD, 地下水埋深。
Fig. 3 Relationships between leaf/stem mass ratio and current-year twig stem configuration of *Populus euphratica* under different groundwater depths. GWD, groundwater depth.

表4 不同地下水埋深的胡杨小枝茎构型与叶面积比、叶茎质量比的标准化主轴(SMA)回归分析
Table 4 Standardized major axis (SMA) regression analysis on the scaling relationships between current-year twig stem configuration and leaf area ratio, or leaf/stem mass ratio of *Populus euphratica* under different groundwater depth

指标(y轴-x轴) Index (y axis-x axis)	地下水埋深 Groundwater depth (m)	斜率 Slope	95%置信区间 95% Confidence interval	截距 Intercept	R ²	p _{-1.0}	p
叶面积比-茎长度 Leaf area ratio-stem length	1.7	-0.707	-0.915, -0.546	3.430	0.617	0.010	0.004 9
	4.8	-1.070	-1.449, -0.791	3.849	0.125	0.657	0.025 4
	7.1	-1.098	-1.485, -0.811	3.843	0.127	0.542	0.024 1
叶面积比-茎纤细率 Leaf area ratio-stem slender ratio	1.7	-0.660	-0.913, -0.477	3.780	0.383	0.013	0.000 7
	4.8	-1.308	-1.745, -0.981	5.026	0.207	0.068	0.003 1
	7.1	-1.232	-1.652, -0.919	4.864	0.179	0.160	0.006 5
叶面积比-茎体积 Leaf area ratio-stem volume	1.7	-0.568	-0.789, -0.409	4.168	0.368	0.001	0.001 1
	4.8	-0.639	-0.866, -0.472	4.197	0.122	0.004	0.033 6
	7.1	-0.680	-0.927, -0.499	4.149	0.106	0.002	0.044 8
叶茎质量比-茎长度 Leaf/stem mass ratio-stem length	1.7	-0.774	-1.015, -0.590	1.620	0.557	0.063	0.019 7
	4.8	-0.906	-1.226, -0.669	1.819	0.123	0.518	0.026 3
	7.1	-1.014	-1.367, -0.747	1.983	0.107	0.928	0.039 1
叶茎质量比-茎纤细率 Leaf/stem mass ratio-stem slender ratio	1.7	-0.723	-0.998, -0.523	2.003	0.362	0.049	0.000 9
	4.8	-1.107	-1.474, -0.831	2.815	0.218	0.482	0.002 4
	7.1	-1.139	-1.523, -0.851	2.926	0.192	0.378	0.004 6
叶茎质量比-茎体积 Leaf/stem mass ratio-stem volume	1.7	-0.617	-0.870, -0.437	2.417	0.271	0.007	0.005 2
	4.8	-0.541	-0.739, -0.396	2.113	0.128	0.001	0.029 6
	7.1	-0.629	-0.860, -0.460	2.265	0.107	0.015	0.043 3

n = 40, p_{-1.0}表示斜率值与-1.0在α = 0.05水平上的显著性。
n = 40, p_{-1.0} indicates a significant difference test between the slope and -1.0 at α = 0.05 level.

量比均呈显著负相关关系(图3A、3B; 表4), 其中 *GWD* 4.8 m和7.1 m生境具有共同异速生长指数分别为-0.944 ($p = 0.322$, $Cs = -1.166$ – -0.765)和-1.100 ($p = 0.884$, $Cs = -1.344$ – -0.901), 且均与-1.0无显著差异($p > 0.05$), 但均显著大于*GWD* 1.7 m ($p = 0.015$, 0.003), 表明叶茎质量比随小枝茎长度、茎纤细率的增加而逐渐降低, 且叶生物量分配比例在*GWD* 4.8 m、7.1 m生境比*GWD* 1.7 m下降得更快。*GWD* 4.8 m和7.1 m小枝茎长度、茎纤细率与叶茎质量比的共同斜率下异速生长常数则无显著差异($p = 0.432$, 0.076), 这与叶茎质量比的多重比较结果(表2)一致。

不同*GWD*胡杨小枝茎体积与叶茎质量比均呈显著负相关关系(图3C; 表4), 在任意两个*GWD*间异速生长指数均无显著差异($p > 0.05$), 其共同异速生长指数为-0.611 ($p = 0.730$, $Cs = -0.735$ – -0.507), 与-1.0差异显著($p < 0.05$), 表明叶茎质量比随小枝茎体积的增加而降低。*GWD* 4.8 m和7.1 m小枝茎体积与叶茎质量比的共同斜率下异速生长常数无显著差异($p = 0.108$), 但均明显小于*GWD* 1.7 m ($p = 0.019$), 表明某一给定的茎体积下, 小枝叶茎生物量分配比例随*GWD*增加而降低, *GWD*越大叶生物量分配比例越低。

3 讨论

3.1 当年生小枝茎构型对展叶效率的影响

本研究显示, 极端干旱荒漠区生态关键种——胡杨当年生小枝茎构型(小枝茎长度、茎纤细率、茎体积)与表征展叶效率的叶面积比、叶密度、叶茎质量比均呈负相关关系, 而与小枝上着生的叶数量呈正相关关系(图1–3), 表明小枝上着生的叶数量随当年生小枝茎长度、茎纤细率、茎体积增大而增多, 相反展叶效率则逐渐降低, 这与李亚男等(2008)、Yang等(2010)、李俊慧等(2017)的研究结果相似。胡杨小枝茎构型与展叶效率间的权衡关系也许可由以下方面来解释。首先, 胡杨单位小枝茎长基础上的叶面积、叶密度与当年生小枝茎长度、茎纤细率均呈显著负相关关系($R^2 = 0.286$, 0.535 , $p < 0.01$; 图1D、1E), 且小枝上着生的叶数量与小枝茎长度、茎纤细率、茎体积呈斜率显著小于1.0的正异速生长关系(图1A–1C; 表3), 反映出小枝上着生叶数量的增加速度低于小枝茎长度、茎纤细率、茎体积的增加

速度, 细长枝条相对短粗枝条具有更低的单位小枝茎长基础上的叶面积及叶密度(表2)。这与较长或大的当年生小枝具有更小的单位小枝茎长基础上的叶面积(Yagi, 2004)及较低叶密度(Yagi, 2004; 李俊慧等, 2017)的研究结果相似。同时, 叶面积支持效率(单位质量小枝支持的叶面积)与当年生小枝茎长度、茎纤细率均呈负相关关系($R^2 = 0.078$, 0.104 , $p < 0.01$), 即细长小枝具有较低的叶面积支持效率(李亚男等, 2008); 而且干旱荒漠区胡杨具有较大的叶厚度与比叶质量(比叶面积倒数)(表2), 从而降低了同等质量叶片的叶面积, 导致叶面积支持效率、叶面积比较低。其次, 小枝大小可能是影响叶大小-数量(出叶强度)的一个潜在机制(Xiang *et al.*, 2009a; 杨冬梅等, 2012; Fan *et al.*, 2017)。本研究结果显示, 胡杨小枝上着生的叶数量与单叶质量、单叶面积均呈负相关关系($R^2 = 0.190$, 0.214 , $p < 0.01$), 即叶数量与叶大小之间存在权衡关系。出叶强度(单位小枝茎质量上的叶数量)与小枝茎长度、茎体积、小枝茎干质量均呈显著负相关关系($R^2 = 0.078$, 0.265 , 0.4744 , $p < 0.01$), 而小枝总叶面积、总叶干质量与小枝茎干质量均呈正相关关系($R^2 = 0.590$, 0.515 , $p < 0.001$), 即大的枝条相对小的枝条具有较低的出叶强度, 且干旱荒漠区植物具小叶特征, 因而展叶效率与小枝茎构型间的权衡关系可能是小枝大小对出叶强度作用结果的一种表现。然而, 对自然界生长的植物来说其没有逃避风险的能力, 只有采取适当的策略去适应外部环境压力, 尤其是干旱缺水的生境会迫使荒漠植物调整茎叶生物量分配、叶大小-数量的权衡去适应环境压力, 而且在恶劣环境下(高温、强光、干旱和低养分)植物产生小的叶片(Wright *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2009)及低展叶效率则有利于防止过度蒸腾而维持水力供应与光合碳获取的收益-成本平衡, 以最经济的方式将水分、养分等分配给光合机构, 这将更有利于荒漠植物生存。

从生物力学角度看, 小枝作为支撑结构, 首先要能够抵抗来自茎及其上附属物重量所带来的压力和风拽胁迫以确保小枝机械安全(Yang *et al.*, 2010)。根据恒定胁迫模型理论预测, 小枝茎基部所能承受的最大弯曲胁迫是由枝条长度和叶面积决定的, 并且两者之间是负相关关系(李俊慧等, 2017); 随生境压力如海拔增加, 植物所需要的物理支持以及水分、养分传输安全的风险增加, 对茎的投入增

加(Xiang *et al.*, 2009b; 李曼等, 2017; 孙俊等, 2019)。因此, 随环境压力增加, 荒漠木本植物必须增加小枝额外支撑投资以密度的形式积累在茎结构中, 提高茎组织密度, 增强茎机械强度, 却降低了叶生物量投资; 同时减少小枝叶面积或叶干质量以减轻机械载重和风力拖拽来提高机械稳定性, 致使展叶效率降低。其次, 枝也是输送水分、养分的输导组织, 在塑造植物水力结构及维持水力安全与效率中发挥重要的作用(Fan *et al.*, 2017; Sun *et al.*, 2019)。根据“管道模型”理论, 小枝支撑的总叶面积应与小枝导管横截面积成正比(Yang *et al.*, 2010), 而叶面积增加需要小枝茎输导面积或输水效率的增加(Fan *et al.*, 2017)。荒漠区干旱少雨、土壤贫瘠, 植物生存长期受到水分胁迫致使其导管变窄及对养分、水分的传输效率降低(Zhu *et al.*, 2017), 且光合作用常受限, 则倾向于在给定的小枝上着生较小的叶片(表2), 以减少水分蒸发和增加植物的抗旱能力(Sun *et al.*, 2006)。植物小枝木质部的双重功能即水分传导和机械支撑能力之间的权衡关系决定了小枝叶大小异速生长的模式(Niklas & Spatz, 2004; Fan *et al.*, 2017)。因此, 小枝茎构型与展叶效率的负相关关系将增强荒漠木本植物小枝茎的机械强度、抗旱能力及对木质部栓塞、空穴化的抵抗力, 维持水力-机械安全与光合碳获取的收益-成本平衡, 有利于其在干旱贫瘠逆境中生存。

3.2 展叶效率与小枝茎构型关系的水分限制效应

以往研究表明, 植物枝叶大小的权衡配置关系影响着枝叶的表型构造和功能塑造, 进而影响植物碳获取和分配策略及水力运输效率与安全的权衡(Brouat & McKey, 2001; Niklas & Spatz, 2004; Sun *et al.*, 2006; Normand *et al.*, 2008; Fan *et al.*, 2017); 而荒漠植物形态可塑性调整是植物实现资源优化分配的重要手段和应对环境胁迫的生态对策(Diaz *et al.*, 1998; 李钰等, 2013; 张剑等, 2019; 王鑫等, 2020; Chaturvedi *et al.*, 2021)。张剑等(2019)报道芦苇在低水分环境下采取高收入低投入的积极型生存策略, 高水分环境下则采取低获取高消耗的保守型生存策略, 功能性状在土壤水分梯度上已基本形成了一个相互权衡或协同变化的功能性状组合(王鑫等, 2020)。本研究结果显示, 胡杨当年生小枝茎构型性状与展叶效率之间的斜率在不同GWD间存在显著差异($p < 0.05$), 其中GWD 4.8 m和7.1 m生境小

枝茎长度、茎纤细率与叶面积比、叶茎质量比具有共同异速生长指数, 且均显著大于GWD 1.7 m (图2A、2B, 图3A、3B), 表明随GWD增加, 胡杨当年生小枝叶生物量分配比例及单位质量茎生物量投资获得的叶面积、叶干质量降低。同时, 小枝茎体积与叶面积比、叶茎质量比之间的斜率在不同GWD间无显著差异($p > 0.05$), 但共同斜率下GWD 4.8 m、7.1 m的异速生长常数均显著小于GWD 1.7 m ($p < 0.05$)(图2C, 图3C), 表明在某一给定的小枝茎体积下, GWD越深胡杨展叶效率越低。进一步对数据分析发现, GWD 4.8 m、7.1 m生境胡杨的叶面积比、叶茎质量比、比叶面积、叶大小(单叶面积、质量)较小, 但叶数量较多, 均与GWD 1.7 m存在显著差异($p < 0.05$, 表2); 且其小枝上的总叶面积与小枝茎干质量的斜率(0.979)显著小于GWD 1.7 m (1.472, $p = 0.028$), 即深GWD胡杨小枝上着生叶的总叶面积更小。前人研究指出叶面积比与比叶面积(SLA)、叶干质量分数、净同化率(NAR)呈显著正相关关系(Poorter & Remkes, 1990), 比叶面积较低的植物其叶片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以抵御环境胁迫, 而形成厚度较大、面积较小的叶片(Reich *et al.*, 1998)。可见, 干旱贫瘠生境, 低展叶效率可能是低比叶面积及叶大小-数量、枝叶大小权衡适应的结果。另一方面, 枝叶大小的权衡可能是植物对环境梯度下某些生理功能的最优化选择。小枝起着机械支撑、水分传导和水分、光合产物储存3大功能(Bittencourt *et al.*, 2016)。根据Hagen-Poisuille定律, 木质部水分流动阻力会随着导管长度的增加而增加, 导管水流量与导管直径的4次方成正比(Meinzer *et al.*, 2001)。随GWD增加, 胡杨木质部导管栓塞加剧, 枝条导水面积与液流通量密度(树木单位输导面积下的液流量及速率)显著降低(马建新等, 2010; 蒋少伟等, 2017), 引起树木导水能力下降、干旱脆弱性增强(Barigah *et al.*, 2013; Pan *et al.*, 2016), 导致气孔导度降低, 从而降低光合速率(Ryan *et al.*, 2006); 同时, 干旱区荒漠植物具有低的水力导度和叶水势(Gries *et al.*, 2003), 而低水势需要加强机械组织和维管组织的额外生物量投资, 以增强茎的机械强度与抗栓塞能力(Mencuccini, 2003)。因此, 为维持水分供应、确保水分运输安全以增加水力支持投资所带来的光合回报逐渐减少, 以便实现单位成本的收

益最大化, 即低展叶效率对于干旱荒漠区植物可能更具经济优势。综上所述, *GWD*对胡杨展叶效率与小枝茎构型的权衡关系产生显著影响, 胡杨沿*GWD*采取不同的枝条伸展策略从而改变了小枝茎构型与展叶效率之间的生长权衡关系, 反映胡杨在适应进化过程中因资源状况而进行枝-叶大小、构件间生物量分配、水力输导-机械安全-碳固定间的权衡策略。

参考文献

- Barigah TS, Charrier O, Douris M, Bonhomme M, Herbette S, Améglio T, Fichot R, Brignolas F, Cochard H (2013). Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Annals of Botany*, 112, 1431-1437.
- Barthélémy D, Caraglio Y (2007). Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, 99, 375-407.
- Bittencourt PRL, Pereira L, Oliveira RS (2016). On xylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety efficiency tradeoff. *New Phytologist*, 211, 1152-1155.
- Brouat C, McKey D (2001). Leaf-stem allometry, hollow stems, and the evolution of caulinary domatia in myrmecophytes. *New Phytologist*, 151, 391-406.
- Castro-Díez P, Puyravaud JP, Cornelissen JHC (2000). Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 124, 476-486.
- Chaturvedi RK, Tripathi A, Raghubanshi AS, Singh JS (2021). Functional traits indicate a continuum of tree drought strategies across a soil water availability gradient in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 482, 118740. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118740.
- Corner EJJ (1949). The durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany*, 13, 367-414.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113-122.
- Fan ZX, Sterck F, Zhang SB, Fu PL, Hao GY (2017). Tradeoff between stem hydraulic efficiency and mechanical strength affects leaf-stem allometry in 28 *Ficus* tree species. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1619. DOI: 10.3389/fpls.2017.01619.
- Gries D, Zeng F, Foetzki A, Arndt SK, Bruehlheide H, Thomas FM, Zhang X, Runge M (2003). Growth and water relations of *Tamarix ramosissima* and *Populus euphratica* on Taklamakan desert dunes in relation to depth to a permanent water table. *Plant, Cell & Environment*, 26, 725-736.
- Huang Y, Lechowicz MJ, Price CA, Li L, Wang Y, Zhou D (2016). The underlying basis for the trade-off between leaf size and leafing intensity. *Functional Ecology*, 30, 199-205.
- Jiang SW, Zhou DD, Wu GL, Li J (2017). Hydraulic conductivity and its seasonal variation of *Populus euphratica* shoot at the sites with varying groundwater depths. *Arid Zone Research*, 34, 648-654. [蒋少伟, 周多多, 吴桂林, 李君 (2017). 不同地下水埋深下胡杨枝条水力导度及其季节变化. 干旱区研究, 34, 648-654.]
- Kleiman D, Aarssen LW (2007). The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology*, 95, 376-382.
- Lauri PÉ (2019). Corner's rules as a framework for plant morphology, architecture and functioning—Issues and steps forward. *New Phytologist*, 221, 1679-1684.
- Li JH, Peng GQ, Yang DM (2017). Effect of stem length to stem slender ratio of current-year twigs on the leaf display efficiency in evergreen and deciduous broadleaved trees. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 650-660. [李俊慧, 彭国全, 杨冬梅 (2017). 常绿和落叶阔叶物种当年生小枝茎长度和茎纤细率对展叶效率的影响. 植物生态学报, 41, 650-660.]
- Li M, Zheng Y, Guo YR, Cheng L, Lu HD, Guo BQ, Zhong QL, Cheng DL (2017). Scaling relationships between twig size and leaf size of *Pinus hwangshanensis* along an altitudinal gradient in Wuyi Mountains, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 537-544. [李曼, 郑媛, 郭英荣, 程林, 卢宏典, 郭炳桥, 钟全林, 程栋梁 (2017). 武夷山不同海拔黄山松枝叶大小关系. 应用生态学报, 28, 537-544.]
- Li T, Deng JM, Wang GX, Cheng DL, Yu ZL (2009). Isometric scaling relationship between leaf number and size within current-year shoots of woody species across contrasting habitats. *Polish Journal of Ecology*, 57, 659-667.
- Li Y, Zhao CZ, Dong XG, Hou ZJ, Ma XL, Zhang Q (2013). Twig and leaf trait differences in *Stellera chamaejasme* with slope in alpine grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 709-717. [李钰, 赵成章, 董小刚, 侯兆疆, 马小丽, 张茜 (2013). 高寒草地狼毒枝-叶性状的坡度差异性. 植物生态学报, 37, 709-717.]
- Li YN, Yang DM, Sun SC, Gao XM (2008). Effects of twig size on biomass allocation within twigs and on lamina area supporting efficiency in *Rhododendron*: allometric scaling analyses. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1175-1183. [李亚男, 杨冬梅, 孙书存, 高贤明 (2008). 杜鹃花属植物小枝大小对小枝生物量分配及叶面积支持效率的影响: 异速生长分析. 植物生态学报, 32, 1175-1183.]
- Liu MH, Xin ZM, Xu J, Sun F, Dou LJ, Li YH (2013). Influence of leaf size of plant on leaf transpiration and temperature in arid regions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 436-442. [刘明虎, 辛智鸣, 徐军, 孙非, 窦立军, 李永华 (2013). 干旱区植物叶片大小对叶表面蒸腾及叶

- 温的影响. 植物生态学报, 37, 436-442.]
- Lu YM, Wang MT, Chen XP, Lyu M, Zhong QL, Cheng DL (2019). Effects of the current-year shoot stem configuration on leaf biomass in different canopy heights of woody plants in evergreen broad-leaved forest in Jiangxi Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 3653-3661. [卢艺苗, 王满堂, 陈晓萍, 吕敏, 钟全林, 程栋梁 (2019). 江西常绿阔叶林木本植物不同冠层高度当年生小枝茎构型对叶生物量的影响. 应用生态学报, 30, 3653-3661.]
- Ma JX, Chen YN, Li WH, Huang X, Zhu CG, Ma XD (2010). Response of sap flow in *Populus euphratica* to changes in groundwater depth in the middle and lower reaches of the Tarim River of northwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 915-923. [马建新, 陈亚宁, 李卫红, 黄湘, 朱成刚, 马晓东 (2010). 胡杨液流对地下水埋深变化的响应. 植物生态学报, 34, 915-923.]
- Meinzer FC, Clearwater MJ, Goldstein G (2001). Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environmental and Experimental Botany*, 45, 239-262.
- Mencuccini M (2003). The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell & Environment*, 26, 163-182.
- Niklas KJ, Spatz HC (2004). From the cover: growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 15661-15663.
- Niklas KJ, Spatz HC (2012). Mechanical properties of wood disproportionately increase with increasing density. *American Journal of Botany*, 99, 169-170.
- Normand F, Bissery C, Damour G, Lauri PÉ (2008). Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytologist*, 178, 590-602.
- Pan YP, Chen YP, Chen YN, Wang RZ, Ren ZG (2016). Impact of groundwater depth on leaf hydraulic properties and drought vulnerability of *Populus euphratica* in the Northwest of China. *Trees*, 30, 2029-2039.
- Pickup M, Westoby M, Basden A (2005). Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. *Functional Ecology*, 19, 88-97.
- Poorter H, Remkes C (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83, 553-559.
- Reich PB, Cornelissen H (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275-301.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Vose JM, Volin JC, Gresham C, Bowman WD (1998). Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 114, 471-482.
- Ryan MG, Phillips N, Bond BJ (2006). The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell & Environment*, 29, 367-381.
- Sun J, Wang MT, Cheng L, Lyu M, Sun MK, Chen XP, Zhong QL, Cheng DL (2019). Allometry between twig size and leaf size of typical bamboo species along an altitudinal gradient. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 165-172. [孙俊, 王满堂, 程林, 吕敏, 孙蒙柯, 陈晓萍, 钟全林, 程栋梁 (2019). 不同海拔典型竹种枝叶大小异速生长关系. 应用生态学报, 30, 165-172.]
- Sun J, Wang MT, Lyu M, Niklas KJ, Zhong QL, Li M, Cheng DL (2019). Stem and leaf growth rates define the leaf size vs. number trade-off. *AoB Plants*, 11. DOI: 10.1093/aobpla/plz063.
- Sun SC, Jin DM, Shi PL (2006). The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, 97, 97-107.
- Torrecillas A, Galego R, Pérez-Pastor A, Ruiz-Sánchez MC (1999). Gas exchange and water relations of young apricot plants under drought conditions. *The Journal of Agricultural Science*, 132, 445-452.
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H (1994). Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal*, 15, 335-360.
- Wang X, Yang L, Zhao Q, Zhang QD (2020). Response of grassland community functional traits to soil water in a typical the Loess Plateau watershed. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 2691-2697. [王鑫, 杨磊, 赵倩, 张钦弟 (2020). 黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应. 生态学报, 40, 2691-2697.]
- Warton DI, Weber NC (2002). Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 44, 161-174.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259-291.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125-159.
- Westoby M, Wright IJ (2003). The leaf size-twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, 135, 621-628.
- Wright IJ, Westoby M, Reich PB (2002). Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 90, 534-543.
- Xiang S, Liu YL, Fang F, Wu N, Sun SC (2009a). Stem

- architectural effect on leaf size, leaf number, and leaf mass fraction in plant twigs of woody species. *International Journal of Plant Sciences*, 170, 999-1008.
- Xiang S, Wu N, Sun SC (2009b). Within-twig biomass allocation in subtropical evergreen broad-leaved species along an altitudinal gradient: allometric scaling analysis. *Trees*, 23, 637-647.
- Yagi T (2004). Within-tree variations in shoot differentiation patterns of 10 tall tree species in a Japanese cool-temperate forest. *Canadian Journal of Botany*, 82, 228-243.
- Yan YM, Fan ZX, Fu PL, Chen H, Lin LX (2021). Size dependent associations between tree diameter growth rates and functional traits in an Asian tropical seasonal rainforest. *Functional Plant Biology*, 48, 231-240.
- Yang DM, Niklas KJ, Xiang S, Sun SC (2010). Size-dependent leaf area ratio in plant twigs: implication for leaf size optimization. *Annals of Botany*, 105, 71-77.
- Yang DM, Zhan F, Zhang HW (2012). Trade-off between leaf size and number in current-year twigs of deciduous broad-leaved woody species at different altitudes on Qingliang Mountain, southeastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 281-291. [杨冬梅, 占峰, 张宏伟 (2012). 清凉峰不同海拔木本植物小枝内叶大小-数量权衡关系. 植物生态学报, 36, 281-291.]
- Zhang GC, Xia JB, Shao HB, Zhang SY (2012). Grading woodland soil water productivity and soil bioavailability in the semi-arid Loess Plateau of China. *Clean-Soil, Air, Water*, 40, 148-153.
- Zhang J, Bao YL, Su L, Wang LP, Lu JW, Cao JJ (2019). Response of *Phragmites australis* leaf traits to soil moisture in Yangguan wetland, Dunhuang. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 7670-7678. [张剑, 包雅兰, 宿力, 王利平, 陆静雯, 曹建军 (2019). 敦煌阳关湿地芦苇叶性状对土壤水分的响应. 生态学报, 39, 7670-7678.]
- Zhu GJ, Niklas KJ, Li M, Sun J, Lyu M, Chen XP, Wang MT, Zhong QL, Cheng DL (2019). "Diminishing returns" in the scaling between leaf area and twig size in three forest communities along an elevation gradient of Wuyi Mountain, China. *Forests*, 10, 1138. DOI: 10.3390/f10121138.
- Zhu SD, Chen YJ, Fu PL, Cao KF (2017). Different hydraulic traits of woody plants from tropical forests with contrasting soil water availability. *Tree Physiology*, 37, 1469-1477.

责任编辑: 王襄平 责任编辑: 李 敏