

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201711031

引文格式: 慕军鹏, 陈红利. 构树叶性状分化的生态功能初步研究 [J]. 广西植物, 2018, 38(8): 1088–1095

MU JP, CHEN HL. Ecological function of leaf trait differentiation in *Broussonetia papyifera* [J]. *Guihaia*, 2018, 38(8): 1088–1095

# 构树叶性状分化的生态功能初步研究

慕军鹏<sup>1\*</sup>, 陈红利<sup>1,2</sup>

(1. 绵阳师院学院 生态安全与保护四川省重点实验室, 四川 绵阳 621000; 重庆大学 生物工程学院, 重庆 沙坪坝 400000)

**摘要:** 叶性状分化在自然界中较为普遍, 不同的叶性状特征与植物对资源获得及利用效率密切相关, 反映了植物适应特定环境所形成的生存对策。叶性状分化的生态功能一直以来备受生态学家和进化生物学家的广泛关注。自然界构树 (*Broussonetia papyifera*) 在个体发育过程中出现全缘叶和裂缺叶的分化, 但其生态功能尚不清楚, 推测两者的叶型分化是构树对虫害规避的结果。为了探讨构树叶性状分化对应的可能生态功能, 该研究采用野外监测和室内分析的方法, 对构树全缘叶和裂缺叶的虫害发生率、叶面积、与抗虫有关的酚类物质 (总酚、缩合单宁、黄酮) 含量进行了比较。结果表明: (1) 相对于裂缺叶, 全缘叶虫害发生率显著增加, 全缘叶虫害发生率是裂缺叶的两倍。(2) 自然条件下, 全缘叶叶面积显著高于裂缺叶, 增加了约 44 个百分点。(3) 自然条件下, 裂缺叶中总酚、缩合单宁、黄酮含量均显著高于全缘叶, 分别提高了 6.0%、4.2% 和 16.2%。(4) 除黄酮外, 虫害处理下裂缺叶中总酚、缩合单宁含量显著高于全缘叶, 均提高了约 5.0%。(5) 人为移除部分叶片, 裂缺叶中总酚、缩合单宁、黄酮含量均显著高于全缘叶, 分别提高 8.0%、1.6% 和 25.4%。这说明构树全缘叶和裂缺叶中酚类物质含量对外来损伤响应不一致, 裂缺叶虫害发生率较全缘叶低可能由于两种类型叶片中酚类物质含量存在差异所引起。

**关键词:** 桑科, 构属, 次级代谢物, 叶性状分化, 功能生态学

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2018)08-1088-08

## Ecological function of leaf trait differentiation in *Broussonetia papyifera*

MU Junpeng<sup>1\*</sup>, CHEN Hongli<sup>1, 2</sup>

(1. Key Laboratory for Ecological Security and Protection of Sichuan Province, Mianyang Normal University, Mianyang 621000, Sichuan, China; 2. Bioengineering College, Chongqing University, Shapingba 400000, Chongqing, China)

**Abstract:** Leaf trait differentiation is common in the nature. Different leaf traits have close relationship with resources access and utilization efficiency of plants, and reflect the survival strategies of plants to certain environments. Their ecological function have been focused by ecologists and evolutionists. Dozens of studies have shown that the diversity of leaf traits reflected to the differential adaptive strategy of plant. There are two types of leaf traits (entire leaf and cleft leaf) of

收稿日期: 2018-02-19

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31270513); 四川省教育厅创新团队项目(13TD0015) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31270513); Innovative Research Team by Sichuan Provincial Department of Education(13TD0015)].

作者简介: 慕军鹏(1974-), 男, 甘肃庆阳人, 博士, 副教授, 研究方向为植物生态学, (E-mail) gbmujp@163.com。

\* 通信作者

*Broussonetia papyifera*. However, we are still unknown about the ecological function of these two types of leaves. We hypothesized that the entire leaf and the cleft leaf had differential function for adapting to herbivory disturbance. We conducted to the field and laboratory experiment for examining the incidence of pest, leaf area, total phenol, condensed tannins and flavonoid contents between the entire leaves and the crack leaves. The results were as follows: (1) Incidence of pest in the entire leaves was higher than that in the crack leaves, and it was increased averagely by 100%. (2) The entire leaf area was dramatically higher than that the crack leaves under natural conditions, and it was increased averagely by 44%. (3) There were the significant differences in total phenol, condensed tannins and flavonoid contents between the entire leaves and the cleft leaves under natural conditions. On average, total phenol, condensed tannins and flavonoid contents were increased by 6.0%, 4.2% and 16.2% in the crack leaves than those in the entire leaves, respectively. (4) Similarly, total phenol and condensed tannins content were increased averagely by 5.0% in the cleft leaves than those in the entire leaves under the pest damage leaf treatments. (5) In addition, there were significant differences in total phenol, condensed tannins and flavonoids content between the entire leaves and the cleft leaves under artificial remove leaf treatments. On average, total phenol, condensed tannins and flavonoids content were increased by 8.0%, 1.6% and 25.4% in the crack leaves than those in the entire leaves, respectively. The results suggested that the phenol content of the entire leaves and the cleft leaves divergently respond to the pest damage leaf and artificial remove leaf treatment. We speculate that the variation in pest damage rate between the entire leaves and the cleft leaves may result from the divergence of the phenol contents in leaves. The result offer the case study of leaf function to respond to herbivory disturbance.

**Key words:** Moraceae, *Broussonetia*, secondary metabolites, leaf traits differentiation, functional ecology

叶片功能性状是植物与其所处环境联系的桥梁,能够反映植物对环境适应的功能特征(Yang et al, 2008),备受生态学家和进化生物学家的广泛关注。叶片功能性状包括叶片的形态、结构和生理等可测量的特征,在不同环境条件下表现出较大的可塑性,反映植物适应环境变化所形成的生存对策(黄文娟等,2010)。例如,在不同的光照、温度和水分条件下,叶片在形态、结构和生理上表现出很大的差异(吴沿友等,2011;Peppe et al, 2011; Guo et al, 2013)。甚至同一植株在不同环境下或同一植物的不同部位,叶性状也会发生分化(易福华,1989)。生长在沙漠地区的胡杨叶片有披针形叶和圆形叶的分化(黄文娟等,2010)。研究表明,胡杨叶性状分化与其所处的生境水分条件密切相关(程春龙等,2008),是长期适应沙漠地区干旱生境的结果(王艳,2009)。此外,叶片功能性状与一些生物因素密切相关,如取食或者虫害均能引起叶片功能性状发生变化。邵旭平等(2011)研究表明,胡杨异形叶中由于抗氧化反应物质含量不同对虫害的反应存在差异。

植物体内次生代谢物酚类物质对植食动物及

有害生物具有重要的生态防御作用(Apple, 1993)。主要通过某些特异蛋白结合(Haslam et al, 1989)改变食物适口性(Hoven, 1984)、降低食物营养价值(Butler, 1989)、降低动物对植物消化能力(Panda et al, 1983)、产生有毒物质(Hoven, 1984)以及抑制动物生长发育(Barry & Forss, 1983)来减少动物对植物器官的取食,从而保证植物能够存活并正常繁殖。研究发现,胡杨叶片一旦受到土壤水分匮乏和虫害压力,酚类次生代谢物质含量在叶片中显著增加(程春龙等,2008;王艳,2009)。但是,关于同一物种不同叶性状之间酚类物质变化以及可能对应的生态功能研究目前报道相对较少(邵旭平等,2011)。

桑科植物构树(*Broussonetia papyifera*)由于经济价值高、适应性广等特点在我国南北方大部分地区都有分布和种植(杨小建等,2007;叶波等,2014)。自然条件下,其叶性状分化比较明显,有裂缺叶和全缘叶两种类型,但对于构树叶性状分化的生态功能尚不清楚。初步推测,构树叶性状分化主要与抗虫性能有关。本研究通过对构树全缘叶和裂缺叶虫害发生率、与抗虫有关的酚类物

质(总酚、缩合单宁、黄酮)含量进行比较,旨在揭示构树叶性状分化对应的可能生态功能。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究点概况

研究点设在绵阳师范学院高新校区,行政区域属于绵阳市高新区磨家镇。研究点地处四川盆地西北部,涪江中上游地区,103°45'E、30°42'N,海拔500 m。属盆地亚热带湿润季风气候,年均温14.9~16.8℃,1月为最冷月,平均气温为5.3℃,最热月为7月,平均气温为25.7℃。年均降水量为760~1230 mm(李再纯等,1997)。考虑到人为干扰等因素对构树生长的影响,实验在磨家校区随机选取3个样点进行取样和监测。样点1地理位置为103°35'22"E,31°27'14"N,海拔490 m;样点2地理位置为104°35'34"E,31°27'37"N,海拔489 m;样点3地理位置为103°35'40"E,31°27'19"N,海拔493 m。

### 1.2 物种介绍

构树(*Broussonetia papyifera*)属于桑科构属物种,株高为10~20 m。主要有裂缺叶和全缘叶(图1)两种不同的叶型,叶长为6~18 cm,叶宽为5~9 cm;叶柄长为2.5~8 cm不等,密被糙毛;雌雄异株;雄花序为柔荑花序,长为3~8 cm,苞片披针形,被毛,花被4裂,裂片三角状卵形,被毛,雄蕊4,花药近球形,退化雌蕊小;雌花序球形头状,苞片棍棒状,顶端被毛,花被管状,顶端与花柱紧贴,子房卵圆形,柱头线形,被毛。聚花果直径为1.5~3 cm,成熟时橙红色,肉质;瘦果具与等长的柄,表面有小瘤。花期4—5月,果期6—7月。构树分布广泛,我国南北各地均有分布,适应性强(郑汉民等,2004)。

### 1.3 叶片虫害发生率调查

分别于2014年7月和2015年7月在3个样地随机选取不同树龄构树为研究对象。分别统计每棵构树上全缘叶和裂缺叶的数目、全缘叶和裂缺叶被虫子取食叶片的数目。每个样地随机取样15株构树,试验总共统计了90棵构树。虫害发生率统计以每棵树上的叶片数为单位,即每棵构树

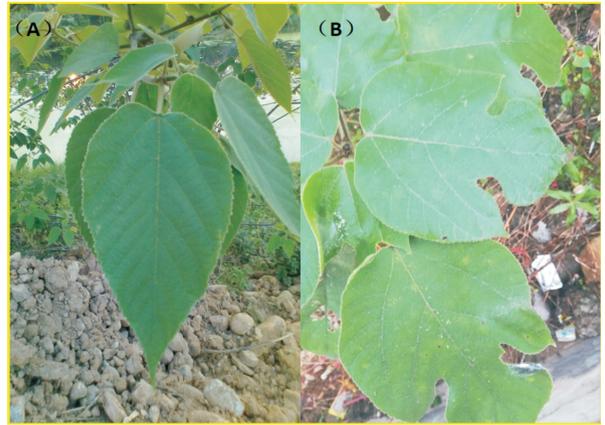


图1 构树全缘叶(A)和裂缺叶(B)  
Fig. 1 Entire leaf (A) and cleft leaf (B) of *Broussonetia papyifera*

上全缘叶或者裂缺叶有多少未被取食的叶子和已被取食的叶子。

叶片虫害发生率计算公式:叶片虫害发生率=(被取食叶片数量/总叶片数量)×100%。

### 1.4 叶面积测定

于2015年7月在样地1中随机选取25株构树,每株构树随机选取没有发生虫害和机械损伤的全缘叶和裂缺叶各4片,共计200个叶片。采用扫描仪扫描叶面积,用MapInfo软件处理图片,获取叶片面积。详见Yang et al(2008)。

### 1.5 酚类物质测定

于2014年8月在样地1中随机选取6棵成年构树,分别在每棵树上东、南、西、北4个方位随机选择1个一年生枝条,每个枝条上选取1个叶片作为供试对象。同时,在选取的枝条上,对全缘叶和裂缺叶人工去除部分叶片,移除面积约占总叶面积的20%。每个枝条上分别选择3个全缘叶和裂缺叶,移除部分叶片48 h后采集。以上样品立即带回实验室,放置在65℃烘箱中持续烘干48 h至恒重,样品放入真空干燥器中进行冷却。然后以每个叶片为单位在粉碎机上粉碎,过40目筛,装入自封袋中,并置于5℃冰箱中保存。

本研究共设置3个处理,即自然条件下全缘叶和裂缺叶酚类物质含量比较、发生虫害后全缘叶和裂缺叶酚类物质含量比较、人为剔除部分叶片

的全缘叶和裂缺叶酚类物质含量比较。以植株为单位,将每个处理中 4 个枝条上的全缘叶或者裂缺叶的叶片合并为 1 个样品,用来测定酚类物质含量变化。每个处理在个体水平上重复 6 次。

总酚测定采用福林酚试剂法(F-C 法)、缩合单宁含量采用香草醛盐酸法、黄酮采用硝酸铝-亚硝酸钠-氢氧化钠络合法测定。具体测定方法见王艳(2009)、程春龙等(2008)和 Covelo & Gallardo(2001)。

### 1.6 数据分析

采用 Shapiro-Wilk 检验对虫害发生率、叶片面积、酚类物质含量等数据进行正态检验,对不符合正态分布的数据进行了数据转换。用 Levene's 法检验方差齐性。用单因素方差分析检验裂缺叶和全缘叶叶面积是否存在差异显著性。用线性混合模型分析叶型和测定年份对虫害发生率、处理和取样个体对总酚、缩合单宁和黄酮含量的影响。构建 4 个模型,其中模型 1(Fixed = incidence of pest-leaf traits + year, random = -1 | site) 叶性状和取样年份对虫害发生率的影响;模型 2(Fixed = total phenol - treatment + individual, random = -1 | site) 不同处理和取样个体对总酚含量的影响;模型 3(Fixed = condensed tannins - treatment + individual, random = -1 | site) 不同处理和取样个体对缩合单宁含量的影响;模型 4(Fixed = flavonoids - treatment + individual, random = -1 | site) 不同处理和取样个体对黄酮含量的影响。用 R 分析软件 nlme 程序包中的 lme 进行分析。具体分析步骤参见 Mu et al(2017)。以上均在 R Core Team(2015)中进行(URL <http://www.R-project.org/>)。

## 2 结果与分析

### 2.1 裂缺叶、全缘叶虫害发生率比较

由表 1 和图 2 可知,叶型显著影响虫害发生率,但年际间变化不显著。全缘叶虫害发生率显著高于裂缺叶。自然条件下,全缘叶虫害发生率约为 20%,裂缺叶中虫害发生率约为 10%。

### 2.2 裂缺叶、全缘叶叶面积比较

由图 3 可知,不同叶型间叶面积存在显著差异

( $F=5.83, P<0.05$ )。自然条件下,全缘叶叶面积显著高于裂缺叶。

### 2.3 总酚含量比较

处理间总酚含量存在显著差异(表 2)。在自然条件下,裂缺叶总酚含量显著高于全缘叶(图 4:A),增加了约 6.0%。发生虫害后,无论全缘叶还是裂缺叶,总酚含量显著增加,全缘叶和裂缺叶分别增加了 7.0% 和 6.8%,并且裂缺叶中总酚含量显著高于全缘叶(图 4:A),增加了 5.3%。人为移除部分叶片,无论全缘叶还是裂缺叶,总酚含量均显著增加,全缘叶和裂缺叶分别增加了 8.3% 和 10.9%,并且裂缺叶中总酚含量显著高于全缘叶(图 4:A),增加了 8.0%。这说明无论在自然条件、虫害诱导还是人为移除部分叶片处理,裂缺叶中总酚含量均显著高于全缘叶。同时,取样个体间总酚含量达到了差异显著性(表 2)。

### 2.4 缩合单宁含量比较

处理间缩合单宁含量存在显著差异(表 2)。在自然条件下,裂缺叶缩合单宁含量显著高于全缘叶(图 4:B),增加了约 4.2%。发生虫害后,无论全缘叶还是裂缺叶,缩合单宁含量显著增加,全缘叶和裂缺叶分别增加了 11.5% 和 12.6%,并且裂缺叶中缩合单宁含量显著高于全缘叶(图 4:B),增加了 5.2%。人为移除部分叶片,无论全缘叶还是裂缺叶,缩合单宁含量均显著增加,全缘叶和裂缺叶分别增加了 15.3% 和 12.4%,并且裂缺叶中缩合单宁含量显著高于全缘叶(图 4:B),增加了 1.6%。这说明无论在自然条件、虫害诱导还是人为移除部分叶片处理,裂缺叶中缩合单宁含量均显著高于全缘叶。

### 2.5 黄酮含量比较

除虫害诱导外,处理间黄酮含量存在显著差异(表 2)。在自然条件下,裂缺叶黄酮含量显著高于全缘叶(图 4:C),增加了约 16.2%。发生虫害后,无论全缘叶还是裂缺叶,黄酮含量均显著增加,全缘叶和裂缺叶分别增加了 28.2% 和 14.9%,但是全缘叶和裂缺叶之间差异不显著(图 4:C)。人为移除部分叶片,无论全缘叶还是裂缺叶,黄酮含量均显著增加,全缘叶和裂缺叶分别增加了 22.6% 和 32.4%,并且裂缺叶中黄酮含量显著高

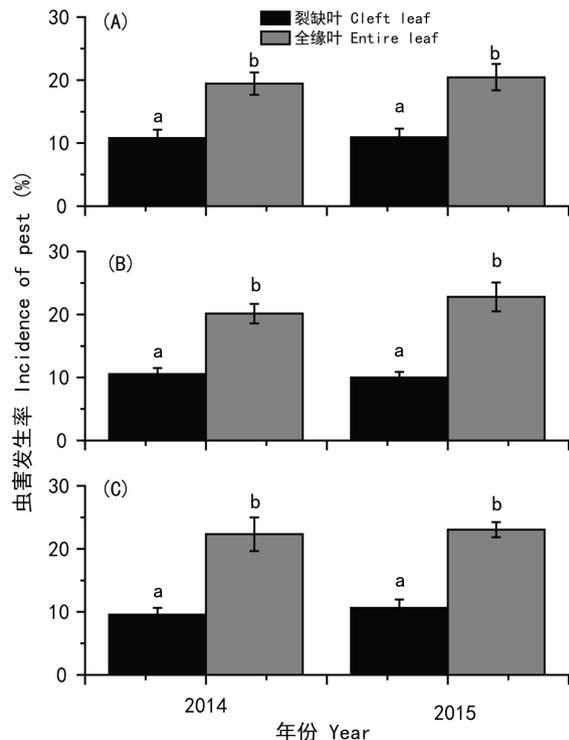
表 1 利用线性模型混合模型比较叶型、测定年份对虫害发生率的影响结果

Table 1 Summary of linear mixed effect models comparing the effects of leaf type and year on incidence of pest

变量/AIC/BIC Variable/AIC/BIC	固定效应 Fixed effect				
	值 Value	标准误 Standard error	自由度 <i>df</i>	<i>t</i> 值 <i>t</i> value	<i>P</i> 值 <i>P</i> value
<b>虫害发生率/675.3/684.0</b> <b>Incidence of pest</b>					
截距 Intercept	-1 712.87	275.73	175	-0.62	0.53
年份 Year	0.68	0.56	175	-0.54	0.64
叶性状 Leaf trait	-23.79	10.31	175	8.00	<b>&lt;0.001</b>
叶性状 × 年份 Leaf trait × Year	1.83	0.42	175	-0.94	0.17

注: **AIC**. 赤池信息量准则; **BIC**. 贝叶斯信息度量。下同。

Note: **AIC**. Akaike Information Criterion; **BIC**. Bayesian Information Criterion. *P* value at 0.05 level are in bold. The same below.



注: **A**. 样地 1; **B**. 样地 2; **C**. 样地 3。a, b 表示处理间存在差异显著性 ( $P < 0.05$ )。下同。

Note: **A**. Site 1; **B**. Site 2; **C**. Site 3. Different letters above the bars indicate that the values are statistically different among sites as revealed by Tukey tests ( $P < 0.05$ ). The same below.

图 2 构树全缘叶和裂缺叶虫害发生率比较

Fig. 2 Incidence comparison of pest in entire leaf and cleft leaf of *Broussonetia papyifera*

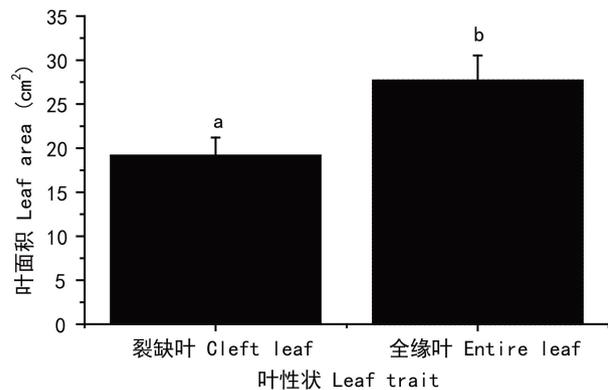


图 3 构树全缘叶和裂缺叶叶面积比较

Fig. 3 Comparison of leaf area between entire leaf and cleft leaf in *Broussonetia papyifera*

于全缘叶 (图 4:C), 增加了 25.4%。这说明无论在自然条件还是人为移除部分叶片处理, 裂缺叶中黄酮含量均显著高于全缘叶。同时, 取样个体间黄酮含量达到了差异显著性 (表 2)。

### 3 讨论与结论

在长期的自然选择过程中, 叶片进化出了与其功能相适应的结构特征及其相应的性状分化 (Wright et al, 2004), 反映植物适应环境变化所形

表 2 利用线性模型混合模型比较不同处理和个体对总酚含量、缩合单宁含量以及黄酮含量的影响结果  
Table 2 Summary of linear mixed effect models comparing the effects of different treatments and individual plant on the contents of total phenol, condensed tannins and flavonoids

变量/AIC/BIC Variable/AIC/BIC	固定效应 Fixed effect				
	值 Value	标准误 Standard error	自由度 df	t 值 t value	P 值 P value
<b>总酚含量/-1 129.1/-1 113.2</b> <b>Total phenol</b>					
截距 Intercept	0.005	0.001	102	11.78	<0.001
处理 Treatment	0.001	0.001	102	2.55	<0.05
个体 Individual	0.001	0.001	102	3.63	<0.001
处理 × 个体 Treatment × Individual	-0.001	0.001	102	-0.97	0.33
<b>缩合单宁含量/-774.81/-758.94</b> <b>Condensed tannins</b>					
截距 Intercept	0.001	0.002	102	3.83	<0.001
处理 Treatment	0.001	0.001	102	2.27	<0.05
个体 Individual	0.001	0.001	102	1.30	0.19
处理 × 个体 Treatment × Individual	-0.001	0.001	102	-1.91	0.059
<b>黄酮含量/-536.59/-520.73</b> <b>Flavonoids content</b>					
截距 Intercept	0.0233	0.007	102	2.88	<0.05
处理 Treatment	0.009	0.001	102	4.62	<0.001
个体 Individual	0.008	0.001	102	4.14	<0.001
处理 × 个体 Treatment × Individual	-0.001	0.001	102	-2.65	<0.05

成的生存对策 (Yang et al, 2008)。本研究结果表明,植物叶片功能性状与生长发育过程中经历的光照、温度和水分状况密切关联 (Peppe et al, 2011; Guo et al, 2013)。但也有研究表明,一些生物因素也影响叶片功能性状。胡杨异形叶中由于抗氧化反应物质含量不同对虫害的反应存在差异 (邵旭平等, 2011)。本研究结果表明,构树全缘叶和裂缺叶间虫害发生率存在显著差异,并且这种差异与构树胸径大小无直接关联,说明构树的叶性状分化是长期适应虫害胁迫的结果。

植物叶片在环境胁迫或者其他生物因素干扰下(例如受土壤水分胁迫和虫害压力),酚类等次生代谢物含量显著增加(王艳, 2009),例如剪叶损伤和虫害均能诱导兴安落叶松次级代谢物含量变化(袁红娥等, 2009)。本研究结果表明,裂缺叶中酚类物质含量显著高于全缘叶,并且在虫害或者人为引起叶片损伤处理下,无论全缘叶和裂缺叶酚类物质含量均显著增加,尤其是黄酮和缩合单宁含量增加幅度极为显著。叶片中酚类物质含量的高低常常与其抗虫性能密切相关(袁红娥等,

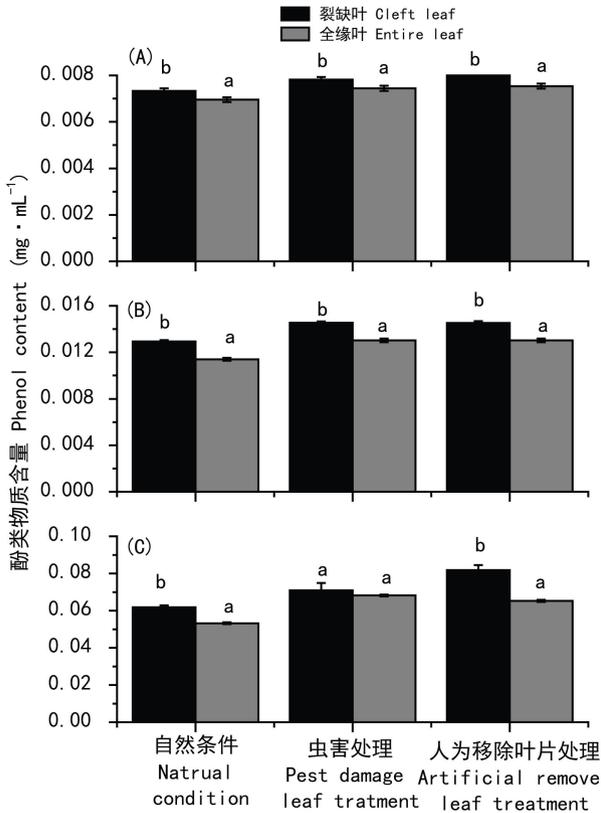


图 4 不同处理构树全缘叶和裂缺叶总酚(A)、缩合单宁(B)和黄酮含量(C)比较

Fig. 4 Comparison of total phenol (A), condensed tannins (B) and flavonoid contents (C) between entire leaf and cleft leaf of *Broussonetia papyifera* under different treatments

2009)。构树裂缺叶虫害发生率显著低于全缘叶可能与其含有较高的酚类物质有关,并且发现一旦受到虫害胁迫或者人为引起叶片损伤,均可导致构树裂缺叶和全缘叶叶片中酚类物质含量的显著增加,同时裂缺叶中酚类物质含量显著高于全缘叶。类似的研究报道发现虫害可以诱导植物产生一些抵御害虫的化学物质(穆丹等,2010)。

植物一生中可利用资源总量是有限的,投入到某一功能性状上的资源增加,势必导致在其他性状上资源投入总量下降,植物在不同生活史性状之间存在着一个“此消彼长”的权衡关系(Zhang & Jiang,2000)。例如植物一旦投资在花报酬上的资源增加,投入到胚株生产上资源的相应减少(Mu et al, 2014)。相对于全缘叶,裂缺叶叶面积显著

减少,构树通过降低投入到叶片面积上的资源用于酚类物质生产,从而使得裂缺叶抗虫性能明显高于全缘叶。

水分胁迫对植物叶片性状分化和结构特征均产生影响,例如干旱生境中植物叶片面积下降、厚度增加、叶脉密度减少,气孔密度下降等(Guo et al, 2013)。在自然条件下,构树在湿润和干旱的生境均有分布(郑汉民等,2004),暗示构树叶性状分化可能与适应不同水分生境有关。但是,本研究并未涉及土壤水分对全缘叶和裂缺叶分布格局及其与干旱有关的物质含量(脯氨酸含量等)变化的比较。

本研究结果表明,构树叶型分化与抵御虫害有关,但裂缺叶和全缘叶分化是否与其分布的生境条件存在一定的关联(例如土壤水分含量等),需要进一步验证。本研究结果对于理解构树叶性状分化的生态功能提供案例和数据支撑。

## 参考文献:

- APPLE HM, 1993. Phenolics in ecological interaction: The importance of oxidation [J]. *J Chem Ecol*, 19 (7): 1521-1551.
- BARRY TN, FORSS DA, 1983. The condensed tannin content of vegetative *Lotus pedunculatus*, its regulation by fertiliser application, and effect upon protein solubility [J]. *J Sci Food Agric*, 34(10): 1047-1056.
- BUTLER LG, 1989. Effects of condensed tannins on animal nutrition [M] // HEMINGWAY RW, KARCHESY JJ. Chemistry and significance of condense tannins. New York: Plenum Press: 391-402.
- CHENG CL, LIU S, LIAO RS, et al, 2008. Concentration and distribution of phenolic compounds in *Populus euphratica* in Ejina oasis and their correlation with soil water contents [J]. *Acta Ecol Sin*, 28(1): 69-74. [程春龙, 刘松, 廖容苏, 等, 2008. 额济纳绿洲胡杨(*Populus euphratica*) 酚类物质含量和分布及其与土壤水分的关系 [J]. *生态学报*, 28(1): 69-74.]
- COVELO F, GALLARDO A, 2001. Temporal variation in total leaf phenolics concentration of *Quercus robur* in forested and harvested stands in northwestern Spain [J]. *Can J Bot*, 79(11): 1262-1269.
- GUO X, GUO W, LUO Y, et al, 2013. Morphological and biomass characteristic acclimation of trident maple(*Acer buergerianum* Miq.) in response to light and water stress [J]. *Acta Physiol Plant*, 35(4): 1149-1159.

- HASLAM E, LILLEY E, CAI Y, et al, 1989. Traditional herbal medicines—the role of polyphenols [J]. *Plant Med*, 55(1):1–3.
- HOVEN WV, 1984. Tannins and digestibility in Greater Kudu [J]. *Can J Anim Sci*, 64(5): 177–198.
- HUANG WJ, LI ZJ, YANG ZP, et al, 2010. The structural traits of *populus euphratica* heteromorphic leaves and their correlations [J]. *Acta Ecol Sin*, 30(17): 4636–4642. [黄文娟, 李志军, 杨赵平, 等, 2010. 胡杨异形叶结构型性状及其相互关系 [J]. *生态学报*, 30(17): 4636–4642.]
- LI ZC, WANG WH, JIAN RJ, et al, 1997. Natural geography of Mianyang City [M]. Chengdu: Sichuan Lexicographical Press: 1–8. [李再纯, 王文鹤, 江瑞炯, 等, 1997. 绵阳市自然地理志 [M]. 成都: 四川辞书出版社: 1–8.]
- MU D, FU JY, LIU SA, et al, 2010. Advances in metabolic regulation mechanism of herbivore-induced plant volatiles [J]. *Acta Ecol Sin*, 30(15): 4221–4233. [穆丹, 付建玉, 刘守安, 等, 2010. 虫害诱导的植物挥发物代谢调控机制研究进展 [J]. *生态学报*, 30(15): 4221–4233.]
- MU JP, PENG YH, SUN SC, et al, 2014. Domesticated honeybees evolutionarily reduce flower nectar volume in a Tibetan Asteraceae [J]. *Ecology*, 95(11): 3161–3172.
- MU JP, YANG YL, LUO YL, et al, 2017. Pollinator preference and pollen viability mediated by flower color synergistically determine seed set in an alpine annual herb [J]. *Ecol Evol*, 7: 2947–2955.
- PANDA SK, PANDA NC, SAHUE BK, 1983. Effect of tree leaf tannin on dry matter intake by goats [J]. *Ind Vet J*, 60(8):660–664.
- PEPPE DJ, ROYER DL, CARIGLINO B, et al, 2011. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications [J]. *New Phytol*, 190(3): 724–739.
- SHAO XP, WAN JH, WAN DS, 2011. The anti-oxidation responses of two ecotype leaves of diversifolious popular (*Populus euphratica*) to pest [J]. *Acta Pratac Sin*, 28(7): 1396–1399. [邵旭平, 万建宏, 万东石, 2011. 不同生态型胡杨异形叶对虫害的抗氧化反应 [J]. *草业学报*, 28(7): 1396–1399.]
- WANG Y, 2009. Variation of foliar phenolic compounds in *Populus Euphratica* with environmental damage in Ejina Oasis [D]. Beijing: Beijing Forestry University: 32–39. [王艳, 2009. 额济纳绿洲胡杨叶片酚类物质含量变化对外来损伤的响应研究 [D]. 北京: 北京林业大学: 32–39.]
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al, 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428: 821–827.
- WU YY, LINAG Z, XING DK, 2011. Comparison of the physiological characteristics of paper mulberry (*Broussonetia papyifera*) and mulberry (*Morus alba*) under simulated drought stress [J]. *Guihaia*, 31(1): 92–96. [吴沿友, 梁铮, 邢德科, 2011. 模拟干旱胁迫下构树和桑树的生理特征比较 [J]. *广西植物*, 31(1): 92–96.]
- YANG DM, LI GY, SUN SC, 2008. The generality of leaf size versus number trade-off in temperate woody species [J]. *Ann Bot-London*, 102(4): 623–629.
- YANG XJ, WANG XJ, HU TX, 2007. Comprehensive utilization of Chinese *Broussonetia papyifera* [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 28(1): 39–42. [杨小建, 王金锡, 胡庭兴, 2007. 中国构树资源的综合利用 [J]. *四川林业科技*, 28(1): 39–42.]
- YE B, WU YB, SHAO W, et al, 2014. Effects of combined stress of elevated temperature and drought and of re-watering on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Broussonetia papyrifera* seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 33(9): 2343–2349. [叶波, 吴永波, 邵纬, 等, 2014. 高温干旱胁迫及复水对构树幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响 [J]. *生态学杂志*, 33(9): 2343–2349.]
- YI FH, 1989. The mystery and utilization of heterophylly [J]. *J Bot*, (2): 32–33. [易福华, 1989. 异形叶性的秘密及其利用 [J]. *植物杂志*, (2): 32–33.]
- YUAN HE, YAN SC, TONG LL, et al, 2009. Content differences of condensed tannin in needles of *Larix gmelinii* by cutting needles and insect feeding [J]. *Chin J Ecol*, 29(3): 1415–1420. [袁红娥, 严善春, 佟丽丽, 等, 2009. 剪叶损伤与昆虫取食对兴安落叶松针叶中缩合单宁诱导作用的差异 [J]. *生态学报*, 29(3):1415–1420.]
- ZHANG DY, JIANG XH, 2000. Costly solicitation, timing of offspring conflict, and resource allocation in plants [J]. *Ann Bot-London*, 86(1): 123–131.
- ZHENG HM, HUANG BK, QIN LB, et al, 2004. Biological character and resources distribution of *Broussonetia* [J]. *Chin Wild Plant Res*, 21(6): 11–13. [郑汉民, 黄宝康, 秦路平, 等, 2004. 构树属植物的分布及其生物学特性 [J]. *中国野生植物源*, 21(6):11–13.]